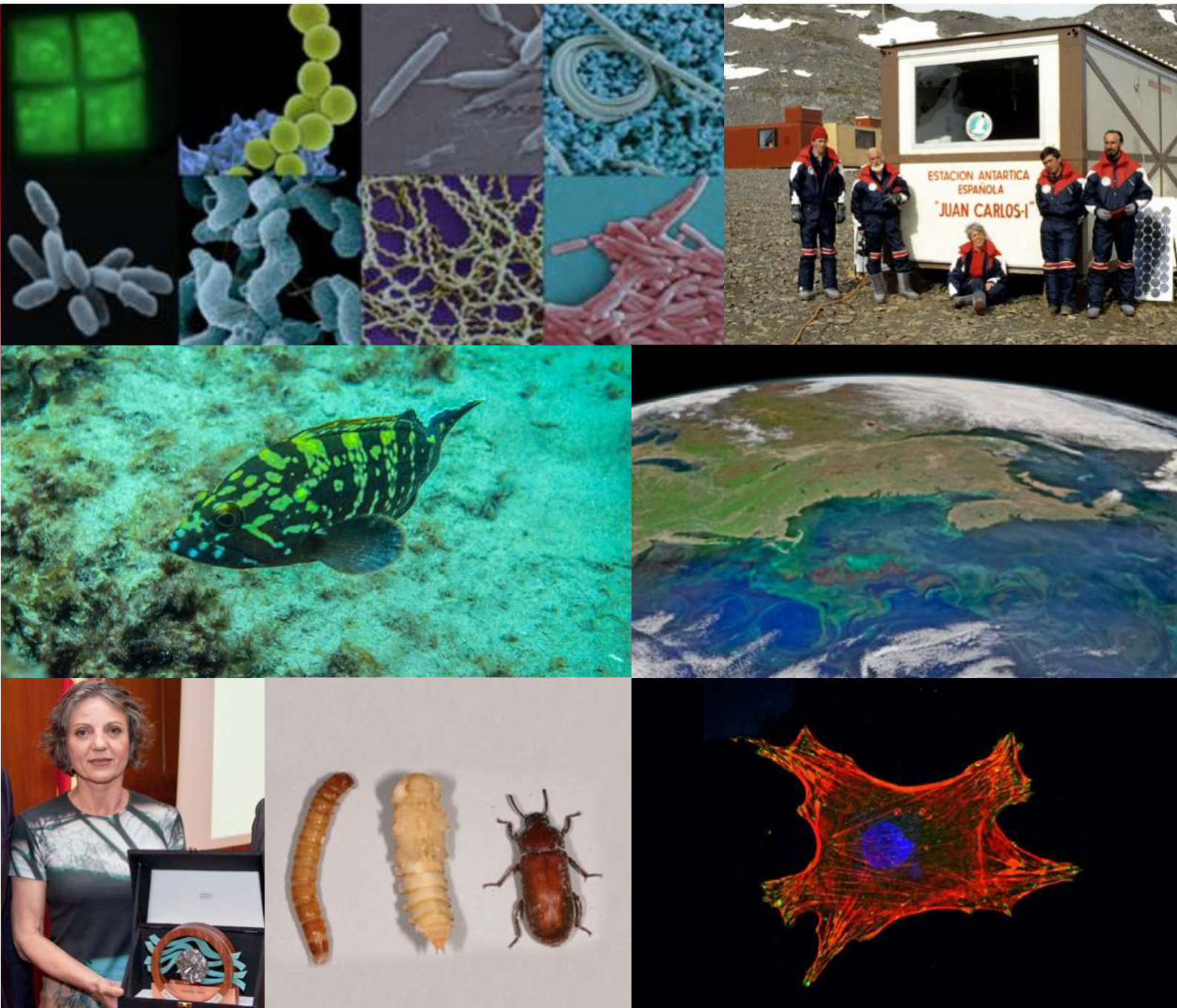


# treballs

de la Societat Catalana de Biologia



Volum 69

2019 revista anual

ISSN 0212-3037 (edició impresa)

ISSN 2013-9802 (edició digital)



Societat Catalana  
de **BIOLOGIA**



Institut  
d'Estudis  
Catalans



- 1) Diversitat morfològica en procarïotes (p. 20)
- 2) Base Antàrtica Espanyola "Juan Carlos I" (p. 89)
- 3) Juvenil de mero (p. 65)
- 4) Imatge de color de la superfície del mar (p. 46)
- 5) Sandra Díaz rebent el premi Ramon Margalef d'Ecologia (p. 84)
- 6) Metamorfosi completa d'insectes (p. 66)
- 7) Immunofluorescència de cèl·lules mare (p. 85)

La propietat intel·lectual dels articles és dels autors respectius.

L'SCB està exempta de tota responsabilitat derivada de l'eventual vulneració de drets de propietat intel·lectual per part dels autors.

Els continguts publicats a la revista estan subjectes —llevat que s'indiqui el contrari en el text o en el material gràfic— a una llicència Reconeixement - No comercial - Sense obres derivades 3.0 Espanya (by-nc-nd) de *Creative Commons*, el text complet de la qual es pot consultar a <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/es/deed.ca>. Així doncs, s'autoritza el públic en general a reproduir, distribuir i comunicar l'obra sempre que se'n reconegui l'autoria i l'entitat que la publica i no se'n faci un ús comercial ni cap obra derivada.

TREBALLS DE LA SOCIETAT CATALANA DE BIOLOGIA no es fa responsable de les idees i opinions exposades pels autors dels articles publicats.

© Societat Catalana de Biologia, filial de l'Institut d'Estudis Catalans, per a aquesta edició

Edita: ACV Global Tel.: 933 042 980 www.acvglobal.com

Dipòsit Legal B 12164-1963 ISSN 0212-3037 (ed. impresa) 2013-9802 (ed. digital) Imprès per CEGE

Web de la versió digital: <http://revistes.iec.cat/index.php.TSCB>

#### COMITÈ DE PUBLICACIONS

MARIA MONTSERRAT SALA, presidenta, ICM-CSIC

RICARD ROCA, vocal, SCB

RAFEL ABÓS-HERRÀNDIZ, vocal, ICS

JOSEP M. ESPELTA, vocal, UAB

#### EQUIP EDITORIAL

ORIOI IZQUIERDO, cap editorial

MARIA MONTSERRAT SALA, redacció editorial

La Societat Catalana de Biologia (SCB) és una de les filials més antigues de l'Institut d'Estudis Catalans. Està regida per un Consell Directiu i organitzada en seccions especialitzades, que són les que organitzen les activitats principals que duu a terme la Societat.

#### CONSELL DIRECTIU DE L'SCB

PRESIDENTA: Montserrat Corominas

VICEPRESIDENT PRIMER: Jordi Barquinero

VICEPRESIDENT SEGON: Marc Martí-Renom

SECRETARI GENERAL: Albert Jordan

VICESECRETARI: Oriol Cabré

TRESORERA: Marina Rigau

VOCAL D'ACCIÓ TERRITORIAL: Eduard Escrich

VOCAL DE COMUNICACIÓ: Raül Delgado

VOCAL D'ENSENYAMENT: Jordi Morral

VOCAL DE PROMOCIÓ: Oriol Iborra

VOCALS DE PUBLICACIONS I LEXICOGRAFIA: Maria Montserrat Sala i Ricard Roca

VOCAL DE SECCIONS: Josep Saura

DELEGAT DE L'IEC: Jaume Bertranpetit

#### SECCIONS

AQUICULTURA: Nerea Roher

BIOFÍSICA: Àlex Perálvarez

BIOLOGIA COMPUTACIONAL: Roderic Guigó

BIOLOGIA DEL DESENVOLUPAMENT: Francesc Cebrià

BIOLOGIA EVOLUTIVA: Josefa González

BIOLOGIA MOLECULAR: Joan Roig

BIOLOGIA MOLECULAR DEL CÀNCER: Oriol Casanovas

BIOLOGIA I SOCIETAT: Laura Castarlenas

BIOLOGIA DE LA REPRODUCCIÓ: Rafael Oliva

CROMATINA I EPIGENÈTICA: Albert Jordan

ECOLOGIA: Josep Maria Espelta

ENSENYAMENT: Jordi Morral

BIOLOGIA DE PLANTES: Anna Caño

MICROBIOLOGIA: Eduard Torrents

NEUROBIOLOGIA EXPERIMENTAL: Carles Saura

SENYALITZACIÓ CEL·LULAR I METABOLISME: Laura Herrero

VIROLOGIA: Núria Busquets

SCB A ALACANT: Sergi Soriano

SCB A BALEARS: Anna Traveset, Núria Marbà

SCB A CATALUNYA SUD: Jaume Folch, Miguel Mulero

SCB A CASTELLÓ: Vicent Arbona, Ferran Martínez-Garcia

SCB A GIRONA: Elisabeth Pinart, Enriquet Verdú

SCB A LLEIDA: Judit Ribas

SCB A VALÈNCIA: Lluís Pascual

SCB A VIC: Julita Oliveras

- 2 Editorial. Ricard Roca  
El racó de l'SCB. Jordi Barquinero

## DESTACATS DE RECERCA

### DIALEGS DE FÍSICS I BIÒLEGS

- 3 Pròleg. Òscar Guadayol i Mariona Segura i Noguera
- 4 El sorollós i meravellós món molecular de la biologia.  
Fèlix Ritort
- 11 Dispositius avançats per al nanodiagnòstic clínic.  
M. Carmen Estévez i Laura M. Lechuga
- 17 Microecologia del plàncton, o de com la física governa la vida dels microorganismes.  
Òscar Guadayol, Fouad El Baidouri i Rudi Schuech
- 23 L'activitat de bacteris heterotròfics marins en un camp turbulent.  
Francesc Peters, Helena Torné, Òscar Guadayol
- 30 De retroalimentacions dependents d'escala a competició de llarg abast: una breu revisió dels mecanismes de formació de patrons en ecosistemes àrids.  
Ricardo Martínez-García, Cristóbal López
- 37 Els models en l'ecologia del plàncton marí: una revisió.  
Jordi Solé i Ollé
- 41 Corrents i ecosistemes oceànics com a subsistemes d'un organisme planetari.  
Josep L. Pelegrí
- 49 El balanç de carboni i el canvi climàtic.  
Josep Enric Llebot
- 56 Termodinàmica i biologia: algunes consideracions generals.  
David Jou

## DESTACATS DE CIÈNCIA

### FLAIXOS DE CIÈNCIA

- 62 Mascle o femella? Depèn dels gens i l'ambient.  
Laia Ribas
- 64 La ictiodiversitat a la platja de Torredembarra.  
Pau Abelló Simón
- 66 Els modificadors més menuts: microARNs i el control de la metamorfosi dels insectes.  
Jesús Lozano Fernández

- 69 Vespapp-STOP vespa asiàtica: eines de ciència ciutadana per a la detecció i control de la vespa invasora.  
Mar Leza Salord

- 71 Crisi evitada: caracterització d'una nova màquina d'ATP nuclear.  
Roni H.G. Wright

- 76 Bioseguretat i biocontenció: *walking, safely, on the wild side?* Les instal·lacions d'alta i màxima contenció, elements crítics en la recerca de les malalties letals, emergents o no.  
Xavier Abad Morejón de Girón

### ENTREVISTES

- 81 Entrevista a Miguel Beato del Rosal, Premi de l'SCB a la trajectòria professional.  
Guillaume Filion
- 83 Entrevista a Sandra Díaz. Premi Ramon Margalef d'Ecologia 2017. Bru Papell

### PREMI GEMMA ROSELL I ROMERO

- 85 Mutació del domini Heparin Binding II de la fibronectina: generació d'una seqüència RGD per guiar la resposta de cèl·lules mare mesenquimals.  
Maria Gelabert

### CENTRE

- 87 La col·lecció Zariquiey de crustacis decàpodes. Col·leccions Biològiques de Referència (ICM-CSIC).  
Ricardo Santos, Francisco Javier Olivas, Antoni Lombarte, Pere Abelló

### CARRERA

- 88 Entre l'oceanografia i la política. Com construir una base antàrtica en quatre mesos.  
Josefina Castellví Piulachs

### PREMI NOBEL DE FISIOLOGIA O MEDICINA 2017

- 89 L'engranatge bàsic del rellotge biològic.  
Bru Papell

### EL PERSONATGE

- 90 Jesús Maria Bellido. Fisiòleg i ciutadà.  
Josep M. Camarasa

### CIÈNCIA EN SOCIETAT

- 91 La ciència, amb humor, entra.  
Daniel Arbós

### LECTURA

- 92 La millor manera de preveure el futur és inventar-lo.  
Oriol Izquierdo

# Editorial

En aquest volum 69 de *Treballs de la Societat Catalana de Biologia* us presentem, en la part de «Destacats de recerca», un monogràfic sobre la comunicació entre física i biologia, un tema complex on es posa a prova la interdisciplinarietat de la recerca, en què se cerca la mirada de l'altre a l'hora d'abordar problemes conjunts en la investigació. En l'article de Fèlix Ritort repassarem les diverses tècniques que ens permeten observar el món molecular atenent a la termodinàmica. Després, M. Carmen Estévez i Laura M. Lechuga ens parlaran sobre nano-diagnòstic clínic, una àrea clau en nanomedicina, atesa la importància del diagnòstic i el seguiment posterior de les teràpies. Òscar Guadayol i altres autors tracten, a continuació, el tema de la microecologia del plàncton, amb aspectes com la viscositat, la difusió molecular i el moviment brownià. Francesc Peters i d'altres esbossen l'activitat dels bacteris heterotròfics marins en un camp turbulent, amb aspectes com la difusió molecular i la turbulència. Més endavant, Ricardo Martínez García i Cristóbal López fan una revisió dels mecanismes de formació de patrons en ecosistemes àrids, i fan esment en els processos biològics que s'han proposat per explicar la formació del patró en els ecosistemes àrids i com s'han implementat en models matemàtics. Tot seguit, Jordi Solé revisa els models en l'ecologia del plàncton marí, una peça clau en recerca per a l'estudi de processos biològics o d'interaccions entre física i biologia. Més endavant, Josep L. Pelegrí ens parla de corrents i ecosistemes oceànics com a subsistemes d'un organisme planetari, i fa esment a la importància dels oceans en el funcionament del nostre planeta. Josep Enric Llebot tracta sobre el balanç del carboni i el canvi climàtic i la seva relació amb la composició de gasos amb efecte d'hivernacle a l'atmosfera, un tema de gran actualitat en els temps que ens ha tocat viure en el nostre pas pel planeta. Finalment, David Jou ens porta el tema sempre complex de la relació entre la termodinàmica i la biologia.

En l'apartat «Destacats de ciència» veureu les seccions habituals de flaixos de ciència, entrevistes i premis diversos atorgats per l'SCB. Hi trobareu articles que parlen de la determinació genètica del sexe, d'ictiodiversitat, del control de la metamorfosi en els insectes, d'aplicacions per a mòbil que serveixen per controlar plagues com la de la vespa asiàtica, de màquines d'ATP nuclear i d'instal·lacions de contenció biològica. Us presentem també dues entrevistes, una a Miguel Beato, premi de l'SCB a la trajectòria professional 2017, i l'altra a Sandra Díaz, premi Ramon Margalef d'Ecologia 2017. A més, hi trobareu articles diversos sobre la fibronectina, la Col·lecció Zariquiey de crustacis decàpodes dipositada a l'Institut de Ciències del Mar, una ressenya sobre la carrera de Josefina Castellví escrita per ella mateixa, un article sobre el Premi Nobel de Fisiologia o Medicina 2017, una semblança de Josep Maria Bellido, una reflexió sobre l'humor i la ciència i, finalment, la lectura recomanada sobre invents i inventors diversos.

Esperem que gaudiu d'aquest volum, i aprofitem per anunciar-vos alguns projectes en què treballem actualment en l'SCB: a part de la Bioagenda, de què parla Jordi Barquinero tot seguit, estem enlllestint la publicació de la primera part de la *Història de la Societat Catalana de Biologia*, de Josep M. Camarasa, Oriol Casassas i Cristina Junyent, i la represa de la publicació del *Què Cal Saber?*, incloent-hi un volum recopilatori dels números 101-250 i eines de consulta web, així com una aplicació per a dispositius portàtils.

RICARD ROCA.Vocal de Lexicografia i Publicacions, SCB

# El racó de l'SCB

## Dresden, Barcelona i la Bioagenda

Quantes vegades ens ha passat com a professionals, o com a curiosos de la ciència, que ens hem perdut conferències o seminaris de col·legues respectats o admirats, o simplement que tractaven de temes que ens interessaven especialment, per la senzilla raó que no ens n'haviem assabentat; de ben segur que moltes. En plena era d'Internet, i en una ciutat moderna com Barcelona, no hi havia cap motiu per no dotar-nos d'una eina en xarxa, un calendari que difongui i faciliti la cerca dels centenars de convocatòries científiques que mensualment s'organitzen al nostre entorn. Per això és un motiu d'alegria que a partir d'ara disposem d'aquest instrument, que estic segur que, una vegada el comencem a utilitzar, per a molts de nosaltres es convertirà en quelcom tan fonamental que ja no en sabrem prescindir.

Els antecedents d'aquesta iniciativa els hem d'anar a buscar, en el nostre cas, a la ciutat alemanya de Dresden, la capital de l'estat federat de Saxònia, al cor d'Europa. La ciutat, que va ser totalment destruïda per un bombardeig de càstig per part de les tropes aliades a les acaballes de la Segona Guerra Mundial, va ser reconstruïda, inclosos molts dels seus edificis històrics, principalment barrocs, i ara és una bella metròpoli amb una riquíssima vida cultural i artística. Del poc més de mig milió d'habitants que té, quasi el 10% són estudiants universitaris. A més, una aliança estratègica d'unes trenta institucions, inclosos la seva prestigiosa Technische Universität i els principals centres i institucions culturals, ha constituït l'anomenat Dresden-concept, una iniciativa que vol promoure i comunicar tota l'activitat científica i cultural que té lloc a la ciutat. Un dels instruments dissenyats per a aquest fi i que s'ofereix lliurement a tothom és el calendari científic de Dresden (<https://www.dresden-science,calendar.de/en>), un cercador virtual que permet trobar molt fàcilment informació sobre les nombroses convocatòries científiques i culturals que s'organitzen a la ciutat. Una vegada la vam descobrir, des de l'SCB hem intentat portar la idea al nostre entorn. Òbviament aquesta mena d'iniciatives necessita una gran dosi de bona voluntat per part de moltes persones; de fet, els intents anteriors havien fracassat justament per manca de suport i de consens. Resulta crucial la complicitat dels responsables de les diferents institucions, i això no sempre és una cosa fàcil. Sobre el paper a tothom li semblava molt bona idea, però a l'hora de la veritat sempre sortia algun entrebanc que aturava el projecte. Finalment, i gràcies a la tossuderia dels membres del Consell Directiu de l'SCB, els entrebancs es van anar superant i, finalment, s'ha aconseguit crear la Bioagenda (<http://bioagenda.scb.cat>). En aquest sentit ha estat un element clau el fet que la ciutat, o com a mínim la ciència que es fa a la ciutat, estigui raonablement organitzada. A Barcelona, ens podem queixar que no es destinen suficients recursos al coneixement i la recerca, però no del fet que no existeixi aquesta organització suprainstitucional. A favor nostre també juga la suposició que, encara que el projecte arrenqui inicialment amb unes poques institucions, moltes altres s'hi aniran afegint a mesura que vagi augmentant el nombre d'usuaris i la percepció entre la comunitat científica que es tracta d'una eina realment útil. La Bioagenda entronca amb el concepte de ciència oberta (Open Science), un moviment que defensa l'accessibilitat dels resultats de la recerca científica a la societat en general, que és finalment la que d'alguna manera finança, en gran mesura, aquesta recerca. A més, com a part d'aquesta visió, ens encantaria que aquesta Bioagenda sigui simplement una llavor que s'estengui a altres àrees del coneixement i de la cultura, i per què no, també a altres ciutats; de fet, aquest racó és una crida per tal que acabi sent així. Hi sortiríem guanyant tots.

JORDI BARQUINERO, vicepresident de l'SCB

## DIÀLEGS DE FÍSICS I BIÒLEGS

# Pròleg

Òscar Guadayol i Mariona Segura Noguera (editors)

La comunicació entre física i biologia no és sempre fàcil. Tot i que totes dues estan dedicades a la recerca de principis universals fonamentals que ens ajudin a entendre com funciona el món, en molts sentits representen visions contraposades, no ja pel fet que estudien sistemes diferents, sinó pel llenguatge i la metodologia que utilitzen. Per exemple, en física es tendeix a abordar els problemes simplificant-los al màxim i, en tot cas posteriorment, afegint-hi elements per aproximar el model a la realitat. Es busca una comprensió mecanística de l'univers, i el mètode hipoteticodeductiu, en què les prediccions teòriques acostumen a precedir les comprovacions empíriques, tendeix a ser dominant. En biologia, en canvi, l'extraordinària complexitat dels sistemes biològics ha fet molt difícil (i sovint impossible) aquesta aproximació reduccionista i determinista. Així, tot i que la cerca dels mecanismes subjacents també hi ha estat —i hi és— òbviament important, històricament el mètode hipoteticodeductiu ha compartit protagonisme amb l'inductiu. En els seus orígens, la biologia es va dedicar principalment a descriure i categoritzar organismes i sistemes, és a dir, a posar ordre al caos donant noms a les coses, i fins i tot ara la majoria d'hipòtesis surten de l'observació directa de la natura i d'experiments al camp o al laboratori.

La diferència de cultures i llenguatges sempre ha dificultat la recerca interdisciplinària. Però creiem que cada cop més aquesta diferència és percebuda més com una oportunitat molt valuosa que no pas com una barrera infranquejable. En qualsevol disciplina científica aquesta mirada de «l'altre» és extraordinàriament fèrtil perquè, tot i que és fàcil que sigui ingènua, també és lliure de prejudicis i, sobretot, funciona amb automatismes, esquemes i eines mentals diferents, que proporcionen noves maneres de veure vells problemes. No cal dir que la contribució dels físics a molts dels grans avenços de la biologia, començant pel descobriment de l'estructura de l'ADN, ha estat i és cabdal. I que la biologia també ha estat fonamental en el creixement de la física; per exemple, com diu Richard Feynman, en el desenvolupament de la llei de conservació de l'energia. De fet, durant els darrers segles han estat molts els valents que s'han atrevit a fer el viatge a través de la frontera que separa les dues ciències, i alguns s'hi han quedat a viure, amb resultats fenomenals. Sense anar més lluny, al nostre país, en Jorge Wagensberg, a qui volem rendir homenatge en aquest volum, ha estat un pioner d'aquesta visió integradora entre la física i la biologia.

Aquest diàleg de ciències és, a més, absolutament essencial. Sobretot per als biòlegs, perquè tot sistema biològic s'edifica en un

món físic i en segueix les lleis. En una època en què l'entorn acadèmic ens empeny cada cop més a l'especialització, a la vegada que se'ns demana insistentment la mirada interdisciplinària, els biòlegs hem de combatre el nostre recel per les matemàtiques i la física (en aquest sentit creiem que fora bo potenciar-ne al màxim la presència a les facultats de Biologia). D'altra banda, avui en dia els sistemes biològics representen per als físics un repte i un estímul nou. És fàcil, però, que se sentin aclaparats per la gran complexitat dels sistemes biològics o per l'existència de propietats emergents que desafien el determinisme clàssic de la física. Conceptes com ara l'evolució, la contingència històrica o la teleonomia són totalment aliens a la manera de pensar dels físics. Tot i que no hi pot haver cap dubte que la biologia s'edifica sobre les lleis de la física, molt sovint aquestes són insuficients per explicar-la. Així doncs, el diàleg és un repte difícil però a la vegada necessari i estimulants tant per a físics com per a biòlegs.

En aquest volum hem volgut aplegar mirades de físics i biòlegs treballant en conceptes que avui en dia estan a la frontera entre les dues ciències. Tot i que en cap cas pretén ser una recopilació exhaustiva, ni tan sols de la recerca que es fa als Països Catalans, sí que hem intentat donar una idea de la immensitat d'escalles i conceptes que la biofísica, en el sentit més ampli possible, estudia. Els articles adrecen un rang molt ampli d'escalles i nivells d'organització, des de les implicacions i aplicacions de la física a nivell molecular (Ritort; Estévez i Lechuga), fins a les interaccions entre física i biologia a escala planetària (Pelegrí; Llebot), passant per l'ecologia física dels microorganismes (Guadayol *et al.*; Peters *et al.*), i la modelització d'ecosistemes (Solé; Martínez-García i López), i acabant amb una revisió general de la relació entre termodinàmica i vida (Jou). Sens dubte ens hem deixat temes importants (per exemple, l'origen de la vida i l'astrobiologia o la biologia de sistemes), i no cal dir que l'elecció deixa veure les nostres dèries i els nostres interessos. Però creiem que el resultat, si més no, reflecteix la gran vitalitat de la biofísica al nostre país. Des d'aquí volem agrair molt sincerament l'esforç i la predisposició de tots els autors i autores i reconèixer la gran qualitat de tots els treballs. Estem vivint un període molt engrescador en què les dues disciplines cada cop estan més integrades, i donen lloc a nous camps interdisciplinaris, com ara la física biològica o la biologia de sistemes. Qui sap si això durà, en un futur no gaire llunyà, a l'emergència d'una teoria unificadora de la física i la biologia, com en Fèlix Ritort suggereix en el seu article. Arribarà el dia en què podrem parlar de la biologia com d'una «física de la complexitat»?

Fèlix Ritort

Small Biosystems Lab, Departament de Física de la Matèria Condensada, Universitat de Barcelona.

Correspondència: Fèlix Ritort, Small Biosystems Lab, Departament de Física de la Matèria Condensada, Facultat de Física, Universitat de Barcelona, 08028 Barcelona. Adreça electrònica: ritort@ub.edu

DOI: 10.2436/20.1501.02.175  
ISSN (ed. impresa): 0212-3037  
ISSN (ed. digital): 2013-9802  
http://revistes.iec.cat/index.php/TSCB  
Rebut: 10/02/2018  
Acceptat: 02/05/2018

## Resum

En el camp molecular, la biologia és intrínsecament sorollosa. Les forces que regulen els milions de reaccions moleculars són petites, de l'ordre de piconewtons ( $10^{-12}$  newtons), i tot i això les reaccions se succeeixen en la seqüència adequada per fer possible la vida. Entendre com això és possible és una de les qüestions més fonamentals que els biofísics voldríem entendre. Els experiments realitzats amb molècules individuals ofereixen l'oportunitat d'aprofundir en les lleis fonamentals que fan sorgir la complexitat biològica en un món dominat per la segona llei de la termodinàmica. Tècniques com l'espectroscòpia de força, la fluorescència, la microfluidica, la seqüenciació molecular i els estudis computacionals, entre d'altres, projecten una visió del món biomolecular governada per la lluita desfermada entre les forces desorganitzadores degudes al moviment tèrmic i l'impuls còsmic de l'evolució. En aquest article aprofundirem en algunes de les evidències que donen suport a aquest punt de vista, així com en el paper de la informació física en la biologia.

**Paraules clau:** biofísica, experiments de molècula individual, física del no-equilibri, teoria de la informació.

Aquest article està escrit en memòria de Jorge Wagensberg, que va morir el 3 de març del 2018 a l'edat de 69 anys. El doctor Wagensberg va ser un científic i filòsof inspirador que va veure en la ciència i l'art la bellesa de la natura i el coneixement. El seu amor per totes les expressions de la humanitat intel·lectual continuarà essent font d'inspiració i llegat per a futures generacions de científics.

## Biologia, física i tot plegat

El 1944 Erwin Schrödinger va publicar un inspirador assaig titulat *Què és la vida?* en què deia (Schrödinger, 1944): «La gran, important i àmpliament discutida qüestió és: com podem explicar a través de la física i la química els esdeveniments espacials i temporals que tenen lloc dins els límits d'un organisme viu?». Acceptem que els organismes vius no violen les lleis fonamentals de la física. No obstant això, els éssers vius són estranys. Com va dir el químic Addy Pross (Pross, 2012), sembla com si els éssers vius eludissin o fessin mofa de les lleis tal com les entenem. Una pedra caurà per gravetat si la deixem caure, però un ocell volarà sempre que ho vulgui. Els biòlegs han inventat un terme (*teleonomia*) per expressar el

fet fonamental que els éssers vius tenen els seus propis plans. Amb això els biòlegs volen dir que els éssers vius es mouen, salten, juguen, mengen, es reproduïen, planifiquen, negocien, compren, investiguen, etcètera. La biologia abasta totes les escales possibles de mida i temps, des de molècules fins a cèl·lules, teixits, òrgans, comunitats i ecosistemes, etcètera, i des de temps molt antics (tal com testimonien els registres fòssils) fins al present. La biologia, per tant, no és tan diferent de la física, les lleis de la qual prevalen en totes les escales temporals i espacials. La universalitat, això és la recerca d'uns quants principis fonamentals que unifiquin els fenòmens més diversos, ha estat el principi bàsic de les ciències experimentals que ha fet possible el progrés de la humanitat. Normalment, els fenòmens fisicoquímics més diversos es poden explicar apel·lant a tan sols un grapat de lleis universals de la física (per exemple, les lleis de conservació o la segona llei de la termodinàmica). De manera similar, els processos biològics més diversos es poden explicar de manera recurrent amb mecanismes similars, o fonamentalment idèntics. Però hi ha una diferència. La meravellosa complexitat de la matèria viva es troba lluny de ser tan sols una interacció simple o casual de

les lleis de la física i la química. Per justificar la impressionant complexitat dels éssers vius es recorre sense excepció al terme d'*evolució biològica*. El dilema de l'ou o la gallina plana damunt de tots els aspectes de la biologia, en la mateixa mesura que la teleonomia. En contrast, en física no trobem conceptes equivalents als de l'ou o la gallina i la teleonomia, ja que les observacions poden ser explicades i predites a partir d'un grapat de lleis fonamentals.

La biologia és reconeguda com la ciència natural dedicada a l'estudi de tots els aspectes dels organismes vius. No és cap exageració afirmar que tradicionalment la física ha evitat estudiar la qüestió dels éssers vius. Deixant de banda la seva aparent complexitat, a la matèria viva se l'ha considerada igual a la matèria ordinària. Sovint s'atribueix als químics del segle XIX el reconeixement de la importància d'entendre la matèria viva, cosa que dona peu a una nova disciplina: la bioquímica. Tanmateix, conceptes com espai, temps, força o energia no són només quantitats fonamentals en física, sinó que també són centrals en biologia. La biofísica ha emergit com la disciplina que aplica els conceptes i les tècniques de la física a l'estudi dels éssers vius. D'aquesta manera, tècniques usades en física, com la difracció de

raigs X, la ressonància magnètica nuclear, i la microscòpia electrònica, entre d'altres, han contribuït a revolucionar la biologia. En els darrers temps som, però, testimonis de la tendència oposada: els físics utilitzen sistemes biològics com a models físics inspiradors per contrastar i analitzar noves teories físiques (Bialek, 2012). Un exemple d'aquesta nova tendència són els experiments amb molècules individuals (Ritort, 2006) en què molècules d'origen biològic es manipulen individualment mentre se'n mesura la força exercida (Quadre 1).

La matèria biològica està intrínsecament fora d'equilibri, i les forces intra i intermoleculars en determinen l'estabilitat termodinàmica i cinètica. Les energies típiques implicades en els processos de remodelació cauen en l'escala de baixa energia de l'ordre  $k_B T$  ( $1 k_B T \approx 4 \cdot 10^{-21}$  joules en condicions estàndard,  $T = 298$  °K). Aquest és també el nivell del soroll tèrmic o brownià determinat per l'energia cinètica mitjana de les molècules d'aigua quan es mouen lliurement en medis aquosos (Quadre 2). En els darrers anys s'han produït nombrosos avenços en l'estudi físic del no-equilibri en sistemes petits, és a dir, en sistemes on la magnitud de les forces d'interacció febles i les forces brownianes presents són comparables (Bustamante *et al.*, 2005; Ritort, 2008). Això ha portat a una fructífera transferència i fertilització creuada de conceptes teòrics i mètodes experimentals entre la física i la biologia. Molts físics han emprès l'estudi de l'estat de no-equilibri més sorprenent en la naturalesa: la matèria viva. És en la matèria viva on els científics reconeixen l'energia, l'entropia i la informació com els tres principals eixos motors de la natura. Mentre els processos termodinàmics en la matèria ordinària estan controlats per la minimització de l'energia lliure (és a dir, la competició entre energia i entropia), la matèria viva sembla estar predominantment governada per fluxos d'informació a través de tots els nivells organització i estratificació (des de molècules a cèl·lules, teixits, òrgans, organismes...). En aquest article es tracten els aspectes esmentats de la matèria viva des del punt de vista del físic. Hi sostinc que és necessari un nou avenç en conceptes físics fonamentals per tal d'aconseguir una comprensió satisfactòria de la matèria viva i la vida en general.

## La matèria viva és heterogènia i plàstica

La matèria biològica és intrínsecament tova. L'estabilitat termodinàmica la hi donen forces

moleculars dèbils (electroestàtica, hidrofòbica...). A més a més, les energies típiques que intervenen en processos de remodelació cauen en el rang d'energia de  $k_B T$ , al nivell de les fluctuacions de soroll tèrmic. Això vol dir que la matèria viva està sotmesa a fortes fluctuacions degudes al fet que les magnituds de les forces dèbils d'interacció són comparables a les forces brownianes presents en medis aquosos. Aquesta característica distingeix la matèria biològica de la matèria ordinària, i fa de la primera un terreny ideal per investigar els fenòmens físics fora de l'equilibri.

Una característica principal de la matèria viva comparada amb la matèria inanimada és la seva gran complexitat. Es pot considerar les cèl·lules com petites bosses plenes de diferents tipus de molècules que interactuen a través d'una infinitat de vies reguladores. Aquesta complexitat és diferent al que podem

observar, per exemple, en una gota d'aigua. Hi ha dos aspectes fonamentals de la matèria viva que la fa única als ulls d'un físic. Les poblacions biològiques són fonamentalment heterogènies i plàstiques. Què signifiquen aquestes paraules? Parlem primerament d'heterogeneïtat. Les variacions fenotípiques i genotípiques entre individus d'una determinada població mono específica són la norma. Una població de cèl·lules de la mateixa soca és intrínsecament heterogènia, la qual cosa fa que els experiments no sempre siguin reproduïbles: la mateixa tensió, les mateixes condicions ambientals, el mateix «tot» sovint produeix resultats diferents. A escales biològiques més grans, el desenvolupament imprevisible de les malalties evolutives en organismes (per exemple, el càncer), són un exemple prominent que mostra el paper principal de l'heterogeneïtat en cèl·lules i teixits. Les conseqüències de l'hete-

Quadre 1. Experiments amb molècules individuals. «Agafa una única molècula d'ADN i estira'n els extrems, mesurant a la vegada la corba entre l'extensió i la força fins que estigui completament redreçada.» Aquesta idea experimental, que era un somni fa només unes dècades, és ara mateix un experiment rutinari en molts instituts de recerca d'arreu del món. Marcant els extrems d'una molècula d'ADN amb grups químics específics (biotina, avidina, digoxigenina), és possible ancorar una única molècula d'ADN entre dues superfícies. Movent una superfície respecte de l'altra, i usant-ne una com a sensor de força, és possible mesurar la corba de força-extensió en biopolímers individuals, des d'ADN fins a ARN i proteïnes. Les pinces òptiques es basen en el principi de conservació del moment lineal pel qual un objecte microscòpic transparent (per exemple, una esfera de poliestirè o de silici), amb un índex de refracció superior al medi circumdant, desvia un raig de llum entrant que exerceix una força neta sobre l'objecte. També es pot crear una trampa òptica per a la manipulació de molècules individuals enfocant un feix de raigs infrarojos a l'interior d'una cambra fluidica, atrapant òpticament una esfera de mida micromètrica i mesurant o bé la llum desviada usant detectors sensibles a la posició, o bé la posició de l'esfera amb una càmera CCD o per interferometria de pla focal posterior. En els experiments dissenyats per estirar molècules s'usen unes manilles fetes amb una molècula unida a dues esferes (Figura 1, esquerra). En configuracions amb una sola trampa, una esfera s'immobilitza amb una pipeta per aspiració d'aire, l'altra es captura en una trampa òptica i es mesura la força exercida sobre la molècula. En moure la trampa òptica en relació amb la pipeta, podem registrar l'anomenada corba d'extensió-força. A la Figura 1 (dreta) es mostra una corba extensió-força obtinguda mitjançant l'estirament d'una molècula d'ADN de 24 kb. Aquests experiments s'utilitzen no només per mesurar les propietats elàstiques de biopolímers individuals (per exemple, la longitud de persistència o rigidesa de la flexió dels biopolímers), sinó també per desxifrar les reaccions moleculars més complexes, des del plegament de les proteïnes fins a reaccions enzimàtiques. També s'utilitzen per estudiar les propietats viscoelàstiques de cèl·lules individuals i, fins i tot, per contrastar teories físiques.

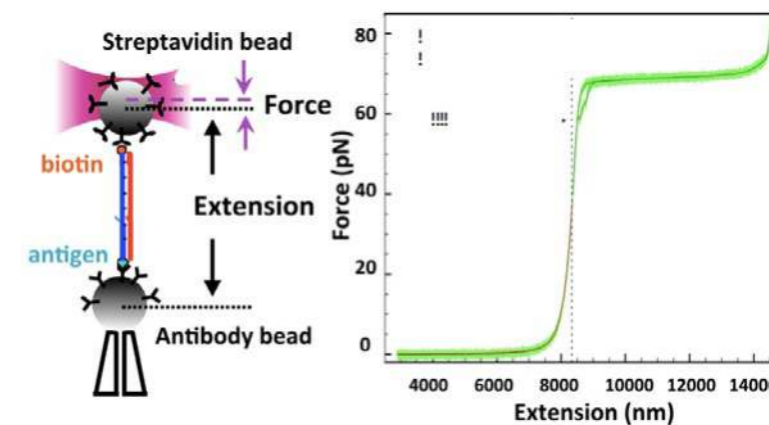


Figura 1. (Esquerra) Configuració experimental d'un experiment d'estirament d'ADN. (Dreta) Corba d'extensió vs. força mesurada mitjançant l'estirament d'un únic ADN de 24 kb en condicions estàndard ( $T = 298$  K i tampó Tris 1M NaCl). Es poden identificar almenys tres regims de força. Per forces inferiors a 10 pN l'ADN s'allarga contra les fluctuacions tèrmiques (règim entròpic); per forces entre 10 pN i 60 pN l'ADN s'estira per sobre de la seva longitud de contorn (8.3  $\mu$ m) (règim entàlpic). Per sobre de 65 pN l'ADN està sobreestirat en aproximadament un 70% de la seva longitud de contorn (règim de sobreestirament).

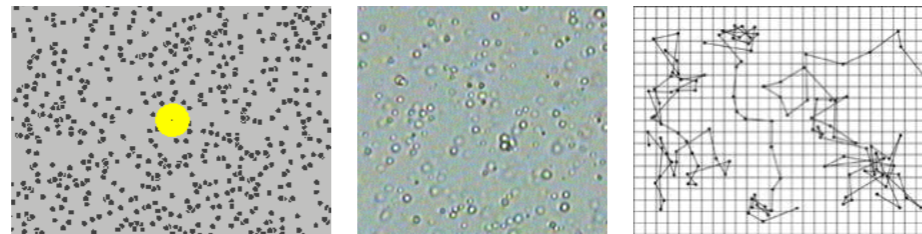
rogeïtat són tràgiques per al tractament del càncer: es desconeix si n'hi ha una cura universal (Zhang i Austin, 2012).

L'heterogeneïtat no és només una característica de poblacions cel·lulars, sinó que també està present en totes les escales. A nivell molecular estructural, se sap que la mioglobina, la proteïna de transport d'oxigen en el teixit muscular dels vertebrats, es replega en un conjunt heterogeni de diferents estructures natives, totes elles funcionals per a l'enllaç amb l'oxigen (Austin *et al.*, 1975). El recent descobriment d'una multiplicat d'estats nadius d'enzims d'ARN (Solomartin *et al.*, 2010), d'helicases de desenrotllament de l'ADN (Liu *et al.*, 2013) i la gran variabilitat observada d'anticossos policlonals evolucionats en el sistema immunitari (Thorpe i Brooks, 2007) són tan sols manifestacions del mateix fet fonamental.

La segona característica bàsica de la matèria viva és la plasticitat. La plasticitat té dues cares, amb característiques aparentment oposades: adaptabilitat (capacitat de canviar) i resiliència (capacitat de resistència als canvis). La vida i la matèria viva s'adapten als canvis ambientals intermitents i es resisteixen a les agressions continuades. Sota l'acció continuada de les forces remodelitzadores, les estructures biològiques han de ser prou estables per mantenir la seva integritat estructural (resiliència) i, al mateix temps, suficientment maleables per adaptar-se a canvis ambientals importants (adaptabilitat). Si no són capaces de fer-ho, la funció biològica en resulta danyada. La plasticitat també és essencial en un context evolutiu on les mutacions (adaptabilitat) i l'amplificació dels individus millor adaptats (resiliència) condueixen a la diversificació i a noves poblacions més ben adaptades. La resiliència i l'adaptació són forces de caràcter oposat i ingredients essencials de la plasticitat de la matèria viva. Massa resiliència dificulta l'adaptació i massa adaptació inhibeix la resiliència. En el context evolutiu, es necessita un equilibri entre aquestes dues forces que es contraresten per garantir organismes de vida suficientment llarga que es reproduïxin a taxes prou altes per evitar l'extinció de les espècies.

La plasticitat està present en biologia a través de totes les escales de la vida: des de molècules i cèl·lules fins a teixits, òrgans, individus i fins i tot poblacions, societats i comunitats. Curiosament, aquests dos tipus de forces contràries (resiliència i adaptació) fins i tot estan presents en el món físic inanimat. Inserides en sorollosos entorns aquosos, les forces que sostenen la matèria biològica han de ser prou for-

Quadre 2. Moviment brownià. El 1827 Robert Brown, un botànic molt conegut per les seves descripcions detallades del nucli i el citoplasma de la cèl·lula i per les seves contribucions a la taxonomia de les plantes, va fer un important descobriment durant els seus estudis de pol·linització. Mentre examinava a través del microscopi el moviment dels grans de pol·len d'una planta suspesos en aigua, va observar que el moviment era erràtic i imprevisible, com si els grans estiguessin vius. Després del desenvolupament de la teoria atòmica a principis del segle xx, es va fer evident que el que Brown havia observat era l'efecte de les col·lisions estocàstiques o aleatòries de les molècules d'aigua contra els grans de pol·len. Colpejats per molècules d'aigua que provenen de totes direccions, els grans de pol·len, de mida molt més gran, es belluguen erràticament dins de la solució d'aigua. Aquest moviment erràtic ha rebut el nom de moviment brownià i és clau per a totes les reaccions moleculars (Figura 2). A principis del segle xx la teoria del moviment brownià va ser desenvolupada per Marian Smoluchowski a Cracòvia i Albert Einstein a Berna, de manera gairebé independent l'un de l'altre. Experiments posteriors a la dècada del 1920 realitzats per Jean Baptiste Perrin en partícules col·loïdals difusives va proporcionar-ne la prova final. Perrin va poder també extreure estimacions del nombre d'Avogadro utilitzant només mètodes físics, que van coincidir amb els obtinguts per mètodes químics.



† Figura 2. (Esquerra) Il·lustració del moviment brownià. Un gra de pol·len (cercle central, groc) envoltat per l'aigua (molècules d'aigua representades com petits punts negres). (Centre) Imatge confocal d'una solució col·loïdal. En solucions aquoses (fons gris), les partícules col·loïdals estan sotmeses al moviment brownià. Les molècules d'aigua no es poden veure. (Dreta) Trajectòries mesurades i dibuixades per Perrin de partícules de làtex en els seus experiments originals fa un segle. La constant de difusió  $D$  es pot estimar calculant el desplaçament quadrat mitjà de la posició. A partir de la viscositat de l'aigua  $\eta$  i de l'expressió per al coeficient de fricció pel cas d'una esfera,  $\gamma = 6R\pi\eta$ , es pot calcular el valor de la constant de Boltzmann  $k_B$  i el nombre d'Avogadro:  $N_A = R/k_B$ , essent  $R$  la constant dels gasos ideals.

tes perquè les molècules siguin estables i funcionals i, al mateix temps, prou febles per permetre'n la remodelació i adaptació. La coexistència d'aquestes dues característiques és possible en presència del moviment brownià, el soroll de fons degut al moviment erràtic de les molècules d'aigua en un ambient aquós (Quadre 2). En el moviment brownià operen dues forces contràries que cancel·len la mitjana: la col·lisió activa per molècules d'aigua en el gra de pol·len i la força de resistència per fricció experimentada pel gra quan es mou a través de l'aigua. L'intercanvi energètic entre el gra i el medi ambient segueix la regla «el que obtens és el que dones». L'energia cinètica mitjana subministrada al gra per les col·lisions d'aigua es perd en forma d'escalfament al medi ambient a causa de la fricció amb l'aigua. En física, aquest equilibri energètic es coneix com a relació Stokes-Einstein o, en termes més generals i tècnics, com a teorema de fluctuació-dissipació (Chandler, 1987). La relació Stokes-Einstein estableix que la constant de difusió del gra,  $D$ , és igual a la unitat d'energia tèrmica  $k_B T$  dividida pel coeficient de fricció

$\gamma$ ,  $D = k_B T / \gamma$ . La constant de difusió  $D$  és una mesura de quant es mou del gra de pol·len en totes direccions. Per tant, és equivalent a l'adaptabilitat en biologia, a la facilitat per canviar de configuració o d'estat. En comparació, el coeficient de fricció  $\gamma$  és l'equivalent a la resiliència en biologia, és la resistència al moviment induït per les col·lisions del gra amb les molècules d'aigua de l'entorn circumdant.

#### La vida al llindar del caos

L'equilibri entre les forces d'adaptació i les de resiliència té una conseqüència visible en la matèria viva a escala molecular. Les forces biològiques fonamentals que regulen les interaccions a nivell intra i intermolecular operen al llindar del caos. Això vol dir que el nivell de soroll tèrmic i les energies estabilitzants de les macromolècules en els teixits són comparables i del mateix ordre, generalment de pocs kcal/mol, o  $k_B T$  ( $1k_B T \cong 0,6$  kcal/mol a 298K). Aquest equilibri només es pot aconseguir mitjançant la compensació entre les forces entàlpiques i entròpiques, sovint coneguda com a compensació entalpia-entropia. En termodi-

nàmica, l'entalpia ( $H$ ) i l'entropia ( $S$ ) són les dues aportacions a l'energia lliure ( $G$ ):  $\Delta G = \Delta H - T\Delta S$ . L'energia lliure  $G$  expressa la quantitat de treball que un sistema pot exercir en condicions específiques de temperatura ( $T$ ) i pressió. La majoria de les interaccions intra i intermoleculars són el resultat de l'acció combinada de diverses forces febles (enllaços d'hidrogen, electrostàtics, hidrofòbics...). L'entalpia típica d'un sol enllaç d'hidrogen en una molècula d'aigua és d'unes 7 kcal/mol, per tant, l'entalpia de formació  $\Delta H$  de la majoria de complexos biomoleculars que implica diversos enllaços d'hidrogen (per exemple, l'estat natiu d'una proteïna) pot arribar fàcilment a uns quants centenars de kcal/mol. Tanmateix, l'estabilitat general d'aquest complex, mesurada per la seva energia lliure de formació  $\Delta G$ , no supera les desenes de kcal/mol, és a dir, és deu vegades més petita (això explica perquè les proteïnes solen fondre's a temperatures molt per sota del punt d'ebullició de l'aigua, 100 °C). Això només es pot aconseguir si la contribució de l'entropia a la formació d'aquest complex  $\Delta S$  és comparable a  $\Delta H$  i del mateix signe, fent la diferència  $\Delta G = \Delta H - T\Delta S$  menor que la magnitud dels dos termes,  $\Delta H$  i  $T\Delta S$ . De manera il·lustrativa, podríem dir que les proteïnes són com roques que, tanmateix, es fonen a temperatures moderades.

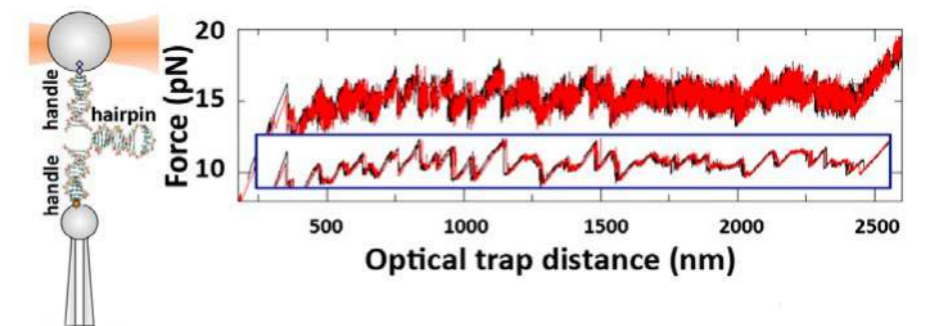
Una característica notable de la plasticitat molecular és el plegament molecular. En les condicions adequades, els àcids nucleics (ADN i ARN), les proteïnes i altres biopolímers es pleguen espontàniament adquirint les seves estructures estables i natives (és a dir, l'estructura tridimensional plegada adequada i biològicament funcional). Si s'escalfen per sobre de la temperatura de fusió  $T_M$ , les múltiples interaccions que estabilitzen els àcids nucleics i les proteïnes es veuen afectades i generen un cabdell desordenat. El procés invers, el plegament molecular, s'obté després de refredar la mostra per sota de  $T_M$ . És destacable que els processos d'escalfament i refredament sovint són quasi reversibles, la qual cosa significa que les biomolècules transiten sense problemes entre les conformacions plegades i desplegadas, evitant quedar atrapades per estats mal plegats o parcialment plegats. La plasticitat molecular es pot observar en experiments de desnaturalització mecànica de molècules individuals, en què s'altera l'estructura nativa d'una biomolècula mitjançant l'aplicació de forces mecàniques. Per exemple, per dissociar ADN, les dues cadenes d'ADN s'estiren entre elles fins que la doble hèlix es disso-

cia en dues cadenes individuals. El procés de tornar a entrellaçar les cadenes és quasi reversible, la qual cosa porta al replegament de les dues cadenes en una doble hèlix (Quadre 3).

Els estats no-natius són problemàtics per a la funció biològica: els plegaments deficients sovint impedeixen les reaccions moleculars i els processos reguladors en general. Els àcids nucleics i les proteïnes són polímers desordenats que transmeten informació biològica, ja sigui al nivell de la seva seqüència monomèrica (estructura primària) o en la seva estructura plegada tridimensional (estructura secundària i terciària). En el procés cinètic del plegament, les proteïnes haurien de o bé quedar atrapades en un dels múltiples estats termodinàmicament estables i d'energies comparables, o bé

no plegar-se en absolut. No obstant això, solen plegar-se de manera reproducible en una única estructura nativa molt estable, determinada per la seqüència (hipòtesi d'Anfinsen; vegeu, tanmateix, els desenvolupaments recents esmentats a la secció anterior). Dissenyar seqüències d'àcids nucleics (cadenes soltes) o cadenes polipeptídiques que es dobleguin en estructures específiques és un problema matemàtic complicat (pertanyent a la classe de problemes d'optimització completa no-polinòmica, Mezard i Montanari, 2009). El plegament molecular (el problema de l'existència de plegaments nadius ben definits i únics en cadenes polipeptídiques desordenades) és, per tant, un tema important en la biofísica que encara no es comprèn completament. La clau, com en la

Quadre 3. Trencament molecular. Un experiment bonic i senzill que demostra la plasticitat de les biomolècules és el desenrotllament de l'ADN, el procés físic pel qual la doble hèlix es veu alterada mecànicament, separant-ne les dues cadenes. Aquests experiments es poden dur a terme amb pinces òptiques (Quadre 1) unint cadascuna de les dues cadenes dels extrems d'un fragment d'ADN a esferes micromètriques de plàstic a través d'uns enllaços flexibles d'ADN (Figura 3, esquerra). Després, una de les esferes és capturada amb una trampa òptica que actua com a sensor de força. Movent la trampa òptica lluny de la pipeta, és possible exercir forces cada vegada més grans, primer per estirar els enllaços flexibles d'ADN i, en sobrepassar els 15 pN, per trencar els enllaços (d'aparellament i apilament de bases) que estabilitzen la doble hèlix. Les corbes d'extensió-força mesurades mostren un patró serrat característic indicatiu de fusió «induïda per força» de la doble hèlix. Cada corba de trencament específica és característica d'una seqüència d'ADN particular. La plasticitat de les molècules d'ADN és revelada en invertir el moviment de la trampa òptica. La doble hèlix pot restablir-se reversiblement (és a dir, sense histèresi) proporcionant una mesura de la corba termodinàmica d'extensió-força (Figura 3, dreta). Reproduir aquesta corba emprant models de polinucleòtids per a la formació de dúplex d'ADN ens permet extreure valors millorats d'energia per a la hibridació de seqüències complementàries, útils per predir temperatures de fusió en dúplex d'ADN de seqüències arbitràries (Huguet *et al.*, 2010, 2017). L'experiment de trencament també es pot utilitzar per a tècniques d'empremta d'ADN o per a la determinació de la posició en què els lligands petits s'uneixen a l'ADN amb una resolució de pocs parells de bases (Manosas *et al.*, 2017).



† Figura 3. (Esquerra) Configuració experimental per a experiments de trencament. La figura no és a escala. (Dreta) Posició de trampa òptica vs. força mesurada en un experiment de trencament (corba negra) i renaturalització (corba vermella) d'un fragment d'ADN de 2,2 kB adquirida a 1 kHz de freqüència. El patró serrat de la força a 15 pN mostra el trencament progressiu dels parells de bases al llarg de la seqüència. La part més dreta de la corba correspon a la resposta elàstica de l'ADN monocatenari. Noteu les fluctuacions de força al llarg de la corba causades pel soroll tèrmic i la baixíssima histèresi entre les corbes de desintegració i renaturalització (superposició de dades negres i vermelles). A sota s'ha inserit la mateixa figura filtrada a 1 Hz d'amplada de banda. Dades de Huguet *et al.* (2010).

majoria dels problemes de la biologia, rau en el context evolutiu. Per entendre el plegament molecular cal comprendre les seqüències primàries i els plecs terciaris des d'una perspectiva coevolutiva. Aquest és el clàssic dilema de l'ou o la gallina que impregna la biologia.

La majoria de les vies de reacció i els processos reguladors a la cèl·lula pateixen el mateix problema: els paràmetres termodinàmics i cinètics estan molt ben ajustats per operar en un marge estret de condicions, essent una altra manifestació de la vida a la vora del caos. Desafortunadament, la tasca de determinar amb precisió els paràmetres de la majoria de vies moleculars en les cèl·lules (tant en condicions *ex vivo* com *in vivo*), que ja de per si és tediosa i requereix molt de temps, es fa molt difícil a causa de l'extraordinària complexitat de la infinitat de factors endògens i exògens implicats, essent l'heterogeneïtat l'obstacle final que limita la precisió de les mesures. En aquesta nova era de la informació i de la biologia podem ser testimonis d'una nova indeterminació fonamental en la biologia, que recorda el paper que va jugar la teoria del caos en les matemàtiques i la física a principis del segle passat.

La tendència actual en la biologia de classificar les eines de caracterització i quantificació col·lectivament utilitzant el neologisme *-òmica* (genòmica, proteòmica, metabolòmica, interactòmica...) pot resultar insuficient tant per comprendre millor la complexitat biològica com per fer prediccions fiables en les ciències de la vida. Com en la teoria matemàtica del caos, el fet que el nostre coneixement dels detalls biològics mai no sigui prou complet, evitarà prediccions fiables de l'«agenda» dels éssers vius: la teleonomia (primera secció de l'article) seguirà sent inaccessible. Igualment, el progrés en el pronòstic mèdic de la majoria de les malalties evolutives i degeneratives (en aquest moment, possiblement el repte més gran en medicina) es revelarà frustrant a pesar de les inversions i els esforços financers massius. Les malalties evolutives, com el càncer i molts trastorns neurològics relacionats amb l'envelliment, continuaran sent un desafiament. En aquest sentit, el raonament per inferència, més que el coneixement deductiu, podria ser l'estratègia apropiada per afrontar els nous reptes de la biologia.

### Energia, entropia i informació

L'entropia és una de les quantitats més rellevants en física, propera a l'energia, l'altra quantitat física que mesura la capacitat d'un sistema físic per exercir treball (Callen,

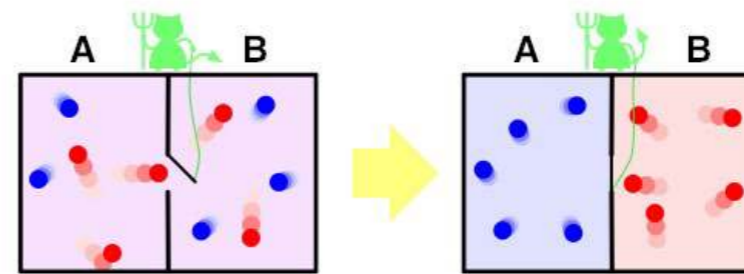
2006). No obstant això, l'entropia està dotada d'algunes característiques que la fan especial, de vegades evasiva i, per què no, fins i tot misteriosa. El concepte d'energia es va introduir a finals del segle XVII pel duet, pare i fill, Johann i Daniel Bernoulli, i per l'inventor del càlcul Leibnitz, per quantificar la *vis viva*, la capacitat d'un sistema per generar moviment. L'entropia va ser introduïda molt més tard, a mitjan segle XIX, per Clausius, el qual va intentar quantificar la superior qualitat del treball en comparació amb la calor en els processos tèrmics. D'acord amb la primera llei de la termodinàmica, la calor i el treball són dos tipus d'energia totalment intercanviables. No obstant això, tot i que el treball es pot convertir completament en calor, el contrari no és cert. L'entropia regeix el destí de les transformacions termodinàmiques segons la segona llei: l'entropia total de l'univers sempre augmenta. Probablement, la termodinàmica és l'única disciplina en la física les lleis de la qual es mantenen fermament malgrat tots els avenços revolucionaris de la física durant el segle XX. Fins i tot el naixement de la mecànica quàntica va ser estimulada per la termodinàmica: els estudis de Boltzmann, Wien i altres sobre la radiació del cos negre van ser el camp de proves de la llei de radiació de Planck i dels nombrosos desenvolupaments que van arribar a continuació (Abro, 1952).

Tanmateix, energia i entropia presenten diferències sorprenents. En primer lloc, l'energia és conservativa (primera llei), mentre que l'entropia no ho és (segona llei). Això fa que la segona llei sigui encara més estranya, perquè probablement és l'única llei física descrita per una desigualtat matemàtica, mentre que la resta de lleis descriuen la conservació de les quantitats físiques (energia-massa, moment lineal i angular, càrrega elèctrica...). Si no fos pel fet que la segona llei està tan fermament establerta, un científic suspicax podria pensar que en l'equilibri de l'entropia hi falta alguna cosa que redimeix la segona llei en plena igualtat. En segon lloc, l'energia és una quantitat determinada assignada a un estat caracteritzat per un conjunt de probabilitats  $P_i$  per a les  $i$  diferents configuracions disponibles. Tot i que és possible fer una instantània d'un sistema i definir el seu contingut energètic en un moment donat, no és possible definir el seu contingut d'entropia. L'entropia estadística de Gibbs sol definir-se per la relació matemàtica  $S = -k_B \sum p_i \log(p_i)$ , en què la suma passa per tots els resultats experimentals possibles, i és igual a l'entropia termodinàmica en condicions

d'equilibri. A més, l'entropia estadística de Gibbs coincideix amb la definició matemàtica d'informació. Però, què és la informació? En ciència, i en la física en particular, una quantitat determinada només té un significat veritable si es pot mesurar. La informació, un terme àmpliament utilitzat en els àmbits humans més diversos, va veure el seu desenvolupament més fructífer en l'obra de Claude Shannon el 1948, que va establir la base de la teoria de la informació moderna (Cover i Thomas, 1991). Segons Shannon, «la informació és la resolució de la incertesa» i la seva mesura quantitativa és l'anomenada *funció d'incertesa H*, que és igual a l'entropia estadística de Gibbs. S'ha atribuït a John Von Neumann, el pare de l'ordinador modern, la següent cita: «Heu d'anomenar-ho entropia per dos motius. En primer lloc, la vostra funció d'incertesa s'ha utilitzat en mecànica estadística amb aquest nom, de manera que ja té un nom. En segon lloc, i més important, ningú sap què és realment l'entropia, així que en un debat sempre tindreu avantatge». L'entropia i la informació són, doncs, dues cares de la mateixa moneda. És natural esperar que, si sabem com mesurar l'energia i l'entropia, també hem de saber mesurar la informació. Algunes pistes ja es van descobrir durant les acalorades discussions de fa un segle entre químics i físics sobre la irreversibilitat en la mecànica estadística (per exemple, les paradoxes de Loschmidt i el dimoni de Maxwell) desencadenades per la hipòtesi molecular (Quadre 4).

Encara no està clar com mesurar la informació (Shanon, 1948; Cover i Thomas, 1991) en condicions i sistemes arbitraris, encara que el recent desenvolupament dels teoremes de fluctuació en l'àmbit de la física n'ha donat algunes pistes. Recentment s'han descobert relacions matemàtiques en mecànica estadística que poden estendre la validesa del teorema fluctuació-dissipació o la relació Stokes-Einstein (segona secció de l'article) a sistemes lluny de l'equilibri (Evans i Searles, 2002; Ritort, 2008; Seifert, 2012). La clau per mesurar la informació és determinar les diferències d'energia amb mesures de treball. De la mateixa manera que les entropies corresponen a diferències d'energia lliure mesurades a dues temperatures properes, la informació correspon a diferències d'energia lliures mesurades en dues condicions experimentals determinades. En el cas del dimoni de Maxwell (Quadre 4), el treball mitjà per cycle que es pot extreure correspon a la diferència d'energia lliure d'esborrar un sol bit. La generalització d'aquests

.....  
 Quadre 4. Entropia i informació. La relació entre entropia i informació es remunta a James Clerk Maxwell, que, el 1867, va proposar un experiment pensat per violar la segona llei de la termodinàmica. Maxwell va imaginar «un ésser molt petit i intel·ligent dotat de lliure albir, i amb suficient capacitat d'organització tàctil i perceptiva per donar-li la facultat d'observar i influir en molècules individuals de la matèria» (Bennett, 1987; Leff i Rex, 1990). Observant la velocitat de les molècules en un recipient aïllat amb dos compartiments separats per una paret, però connectats a través d'una petita porta, el dimoni podria, sense esforç i sense cap despesa de treball, obrir i tancar la porta per separar les molècules fredes (de moviment lent) de les calentes (de moviment ràpid) (Figura 4). El decidit dimoni genera un gradient de temperatura en un sistema aïllat de temperatura constant, disminuint així l'entropia total, en contra de la segona llei. Una variant del dimoni de Maxwell és el motor de Szilard, en què el dimoni actua en un sistema isotèrmic (en comptes d'aïllat) i utilitza la mesura de la posició d'una molècula per extreure calor del bany i convertir-la completament en treball, arribant al màxim de  $k_B T \log(2)$ , també anomenat límit Landauer, en el cas d'un sol bit (dos estats). La resolució d'aquesta paradoxa (col·loquialment, exorcitzar el dimoni) prové de la termodinàmica del processament de dades. El 1961, Rolf Landauer va demostrar que qualsevol operació lògica irreversible és també termodinàmicament irreversible, requerint una dissipació de calor típicament de l'ordre de  $k_B T$  (Landauer, 1961). Posteriorment Charles H. Bennett va demostrar que esborrar un bit és una operació lògica intrínsecament irreversible necessària per a restaurar l'estat inicial del dimoni (Bennett, 2003). Aquesta connexió explícita salva la segona llei i resol la vella paradoxa centenària. Hom no pot evitar comparar l'acció de retroalimentació del dimoni de Maxwell i els multitudinaris processos reguladors en éssers vius cursats per màquines moleculars. Fins on podem estirar l'analogia? Saber si la informació és una quantitat rellevant i mesurable en processos biològics continua sent un problema obert.  
 .....



.....  
 † Figura 4. (Esquerra) El dimoni (de color verd) observa les partícules en moviment d'un gas i separa les que es mouen ràpidament (punts vermells) de les que es mouen lentament (punts blaus) obrint una porta sense fer cap esforç. (Dreta) S'estableix un gradient de temperatura en contra de la segona llei de la termodinàmica. La imatge «Maxwell's demon», per Htkym, està sota llicència CC BY-SA 3.0 de Wikimedia Commons.  
 .....

resultats a condicions i sistemes arbitraris de no-equilibri segurament generarà nous avenços fascinants en física i biologia.

### Observacions finals

En biologia, els éssers vius i els individus (des de molècules a organismes) no estan sols, sempre formen part d'una població o un conjunt d'individus. Els éssers vius, les poblacions i la vida en general són el resultat de l'evolució natural. Les poblacions evolucionen sota les regles de la selecció darwiniana, en què els individus més adequats a la pressió ambiental avantatgen la resta. L'evolució darwinista es basa en dinàmiques d'un tipus molt especial

en què les mutacions i les amplificacions selectives de les espècies més aptes determinen l'evolució dels fenotips. Des del punt de vista d'un físic, l'evolució de les poblacions produeixen un sorprenent estat no estacionari en què conceptes bàsics en termodinàmica, com ara l'energia, la matèria, l'entropia i la informació, es troben entrelaçats d'una manera complexa i indesxifrable (Goldenfeld i Woese, 2011). Elucidar com s'ha de definir i mesurar la informació en sistemes biològics sembla un pas crucial per avançar en la comprensió de la complexitat biològica. La plasticitat, la característica més destacada de la matèria viva, prové de la interacció entre l'energia (resiliència) i

l'entropia (adaptabilitat). Tanmateix, no està clar com aquestes dues forces motores (energia i entropia) poden totes soles conduir la matèria inanimada fins a una matèria viva d'una tal meravellosa complexitat. No hi ha cap evidència que l'estat viu estigui en conflicte amb cap llei fonamental de la física i la química, però tanmateix no sabem com explicar la teleonomia (o el fet que els éssers vius tenen agendes pròpies) a partir només dels principis físics. La informació física pot ser l'enllaç perdut que necessitem per fer de la teleonomia un aspecte universal de la matèria viva, i potser també de la matèria inanimada. Hom podria especular que la informació, la germana de l'entropia, és una quantitat físicament mesurable governada per lleis encara desconegudes que, malgrat els grans avenços en biologia, ha passat desapercibuda pel científic esperant ser descoberta en el futur. Està clar que això és pura especulació. En el que estan d'acord els científics que investiguen la matèria viva en la seva vida quotidiana és que la informació és allà fora, penetrant totes les capes del món vivent (Kirschner *et al.*, 2000). Hom pot fins i tot ser una mica més agosarat i afirmar que la informació és la contribució perduda que fa de la llei física més estranya (la segona llei) una igualtat matemàtica (en lloc d'una desigualtat). Per tal d'avançar en aquesta línia de pensament, és imprescindible buscar teories que elevin la informació al mateix estatus científic que tenen l'energia i l'entropia. Sense un treball teòric i experimental dedicat i simultani no serà possible desenredar els fils d'aquest misteri.

En ciència, molts descobriments es poden atribuir a assaigs experimentals de teories en què s'han observat discrepàncies respecte de les previsions esperades. L'experiment o l'observació crucial que revoluciona la ciència canviant completament la nostra visió del món (el canvi de paradigma de Kuhn [Kuhn, 1962]) és un tema recurrent en ciència. Alguns exemples d'aquests experiments són l'experiment Michelson-Morley del moviment de la Terra en relació amb l'èter (que va donar a llum la teoria de la relativitat) o l'efecte fotoelèctric (que va estimular el desenvolupament de la teoria quàntica). Fins ara, tots els desenvolupaments teòrics i experimentals destinats a comprendre millor la matèria viva no han impugnat cap llei fonamental de la física i la química. Però pot arribar un moment en el qual, en el curs d'una nova observació o prova experimental, hi hagi un clar desacord amb les prediccions teòriques. Aquest dia pot estimu-

lar un canvi de paradigma que desencadeni una nova revolució científica unificant la física i la biologia (com ho va fer la teoria quàntica per a la física i la química fa un segle). Tal vegada la informació sigui l'element crucial de la pròxima revolució científica.

### Agraïments

Vull agrair el suport del Premi ICREA Acadèmia 2013 i del Projecte del MCYT, FIS2016-80458-P. També agraeixo l'excel·lent tasca duta a terme per Mariona Segura en la traducció d'aquest article, originalment redactat en anglès, al català.

### Bibliografia

D'ABRO, A. (1952). «*The Rise of the New Physics*. Dover.  
AUSTIN, R. H. [et al.] (1975). Dynamics of ligand binding to myoglobin». *Biochemistry*, 14(24): 5355–5373.  
BENNETT, C. H. (1987). «Demons, engines and the second law». *Scientific American*, 257(5): 108–116.  
BENNETT, C. H. (2003). «Notes on Landauer's principle, reversible computation, and Maxwell's Demon». *Stud. Hist. Philos. Sci.*, 34: 501–510.  
BIALEK, B. (2012). *Biophysics: searching for principles*. Princeton University Press.  
BUSTAMANTE, C. [et al.] (2005). «The nonequilibrium thermodynamics of small systems». *Phys. Today*, 58(7): 43.  
CALLEN, H. (2006). *Thermodynamics & Introduction to Thermostatistics*. Wiley.  
CHANDLER, D. (1987). *Introduction to Modern Statistical Mechanics*. Oxford University Press.  
COVER, T. M.; THOMAS, J. A. (1991). *Elements of information theory*. John Wiley & Sons, Inc.  
EVANS, D. J.; SEARLES, D. (2002). «The fluctuation theorem». *Adv. Phys.*, 51(7): 1529–1585.  
GOLDENFELD N.; WOESE, C. (2011). «Life is Physics: Evolution as a Collective Phenomenon Far From Equilibrium». *Annu Rev. Condens. Matter Phys.*, 2: 375–399.

HUGUET, J. M. [et al.] (2010). «Single-molecule derivation of salt dependent base-pair free energies in DNA». *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 107(35): 15431–15436.  
HUGUET, J. M. [et al.] (2017). «Derivation of nearest-neighbor DNA parameters in magnesium from single molecule experiments». *Nucleic Acids. Res.*, 45(22): 12921–12931.  
KIRSCHNER, M. [et al.] (2000). «Molecular "vitalism"». *Cell*, 100(1): 79–88.  
KUHN, T. S. (1962). *The structure of scientific revolutions*. University of Chicago Press.  
LANDAUER, R. (1961). «Irreversibility and heat generation in the computing process». *IBM J. Res. Develop.*, 5: 183–191.  
LEFF H. S.; REX, A. F. (ed.) (1990). *Maxwell's Demon: Entropy, Information, Computing*. Bristol: Adam-Hilger.  
LIU, B., [et al.] (2013). «DNA unwinding heterogeneity by RecBCD results from static molecules able to equilibrate». *Nature*, 500: 482–485.  
MANOSAS, M., [et al.] (2017). «Single molecule high-throughput footprinting of small and large DNA ligands». *Nature Communications*, 8: 304.  
MEZARD M.; MONTANARI, A. (2009). *Information, Physics, and Computation*. Oxford University press.

PROSS, A. (2012). *What is life?* Oxford University Press.  
RITORT, F. (2006). «Single molecule experiments in biological physics: methods and applications». *J. Phys.: Condens. Matter*, 18: R531.  
RITORT, F. (2008). «Nonequilibrium fluctuations in small systems: from physics to biology». *Adv. Chem. Phys.*, 137: 31–123.  
SCHRÖDINGER, E. (1944). *What is life?* Cambridge University Press 1944, Re-edited 1992.  
SEIFERT, U. (2012). «Stochastic thermodynamics, fluctuation theorems and molecular machines». *Rep. Prog. Phys.*, 75: 126001  
SHANNON, C. E. (1948). «A Mathematical Theory of Communication». *Bell Syst. Tech. J.*, 27(3): 379–423.  
SOLOMATIN, S. V., [et al.] (2010). «Multiple native states reveal persistent ruggedness of an RNA folding landscape». *Nature*, 463(7281): 681–684.  
THORPE I. F.; BROOKS, C. L. (2007). «Molecular evolution of affinity and flexibility in the immune system». *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 104(21): 8821–8826.  
ZHANG, Q.; AUSTIN, R. H. (2012). «Physics of cancer: the impact of heterogeneity». *Annu Rev Condens. Matter Phys.*, 3: 363–382.

# Dispositius avançats per al nanodiagnòstic clínic

M. Carmen Estévez i Laura M. Lechuga

Grup de Nanobiosensors i Aplicacions Bioanalítiques (Grup NanoB2A), Catalan Institute of Nanoscience and Nanotechnology (ICN2), CSIC, CIBER-BBN i BIST.

Correspondència: Laura M. Lechuga, (Grup NanoB2A), Catalan Institute of Nanoscience and Nanotechnology (ICN2), CSIC, CIBER-BBN i BIST, 08193 Bellaterra, Barcelona. Adreça electrònica: [laura.lechuga@icn2.cat](mailto:laura.lechuga@icn2.cat).

DOI: 10.2436/20.1501.02.176  
ISSN (ed. impresa): 0212-3037  
ISSN (ed. digital): 2013-9802  
<http://revistes.iec.cat/index.php/TSCB>  
Rebut: 13/02/2018  
Acceptat: 26/03/2018

### Resum

El diagnòstic del futur (ràpid, precís, mínimament invasiu i portàtil) ha esdevingut una àrea clau en nanomedicina, ja que és sempre el primer pas en medicina i esdevé posteriorment imprescindible en el seguiment de les teràpies. Les noves tècniques analítiques proporcionaran una detecció més ràpida, precisa i fiable en estats precoços de la malaltia, requerint idealment una mínima quantitat de mostra del pacient (una gota de mostra), la qual cosa tindrà un clar impacte social i econòmic. Les noves tecnologies de diagnòstic apareixen com una combinació hàbil i imaginativa de principis físics que apareixen a la nanoescala, amb receptors biològics altament selectius envers dels biomarcadors específics per a una determinada condició o malaltia. En aquesta revisió es descriurà l'estat de l'art i les perspectives de futur de l'àrea de nanodiagnòstic i, en particular, dels dispositius nanobiosensors i del tipus *point-of-care* per al diagnòstic precoç i descentralitzat, posant especial èmfasi en aquells basats en detecció òptica, atès el seu creixent potencial i les excel·lents propietats que presenten.

**Paraules clau:** diagnosi precoç, *point-of-care*, biosensors òptics, biomarcadors, nanomedicina.

### Introducció

La nanomedicina, entesa com l'aplicació de les eines i els fenòmens físics que ofereix la nanotecnologia en l'escala nanomètrica ( $10^{-9}$  m) en l'àmbit clínic i biomèdic, ha esdevingut en els darrers anys una disciplina clau per assolir reptes revolucionaris dirigits a millorar la qualitat de vida del pacient. L'enorme progrés produït en el vessant físic i tecnològic de la nanotecnologia, especialment en la fabricació i caracterització de nous instruments i sobretot de materials i nanoestructures amb propietats úniques, ha obert un camp d'aplicacions ampli i ha situat la nanomedicina en el focus d'atenció. En termes generals la nanomedicina engloba dos grans àmbits d'investigació: el terapèutic i el diagnòstic. En l'àmbit terapèutic, se centra en (i) el desenvolupament de noves tècniques i materials que millorin l'eficiència de l'administració de fàrmacs, de manera dirigida als òrgans o teixits diana, esquivant així efectes secundaris a zones sanes de l'organisme,

i en (ii) la medicina regenerativa emprant nous biomaterials, amb l'objectiu de reparar o substituir teixits o òrgans afectats. En l'àmbit diagnòstic, la nanomedicina es focalitza a generar noves eines de diagnòstic que ofereixin prestacions avançades tant per al (i) diagnòstic *in vivo*, desenvolupant nous agents d'imatge amb propietats més potents, o per al (ii) diagnòstic *in vitro*, promovent el desenvolupament de dispositius d'anàlisi compactes, sensibles, específics i econòmics. Ambdós vessants del diagnòstic van dirigits principalment a la detecció precoç de malalties de forma ràpida i mínimament invasiva, al disseny de tractaments personalitzats més eficients i al seguiment constant de l'evolució de la malaltia. Aquestes metes plantejades per la nanomedicina són actualment factibles en part gràcies a la major comprensió en els mecanismes subjacents a malalties complexes, com el càncer, malalties autoimmunes o neurodegeneratives, que al seu torn, ha vingut donada per l'expansió

### Advanced devices for clinical nanodiagnosics

#### Summary

Advanced diagnostics (fast, accurate, non-invasive and portable) has become a key area in the field of nanomedicine, as it is the crucial first step to establish the disease and later on, for the therapy follow-up. Forthcoming novel analytical techniques will provide a fast, precise and reliable detection in early stages of a disease, requiring a low volume of patient's sample (ideally a simple drop of sample), which will result in a noticeable social and economic impact. New diagnostic technologies ingeniously merge physical principles at the nanoscale with the use of highly selective biological receptors towards specific biomarkers related to particular clinical conditions or diseases. In this review we describe the state-of-the-art and future perspectives in the area of nanodiagnosics, in particular in the field of point-of-care devices for early and decentralized diagnosis: We especially emphasize those based on optical detection, as they currently show increasing potential and excellent properties for this purpose.

**Keywords:** early diagnosis, optical biosensors, point-of-care, biomarkers, nanomedicine.

sió de disciplines com la proteòmica, la genòmica o la metabòlica.

Desenvolupar estratègies de diagnòstic a nivell precoç de la malaltia i altament específiques requereix inevitablement nous instruments de detecció avançats i, en aquest sentit, els dispositius del tipus *point-of-care* (POC) s'han convertit en eines indispensables. Tenir un diagnòstic ràpid, fiable i idealment de baix cost permetria abordar tractaments i un seguiment del pacient més eficients. Milloraria la capacitat de resposta i podria oferir més probabilitats de recuperació al pacient, incidint en una disminució de costos per al sistema sanitari i un increment de la qualitat de vida del pacient. Així doncs, plataformes sensors descentralitzades (allunyades de laboratoris d'anàlisi tradicionals) i ubicades en centres clínics o d'atenció primària, que permetin l'anàlisi de marcadors de certes malalties i el monitoratge de la seva evolució per avaluar, per exemple, l'eficiència d'un tractament determinat, estan

destinades a ser clau en la medicina «a mida».

Tenint com a precedents aquestes bases, en aquesta revisió es pretén descriure quin és l'estat de l'art i les perspectives de futur en l'àrea de nanodiagnòstic i, en particular, dels dispositius nanobiosensors i tipus POC per al diagnòstic precoç i descentralitzat.

### Nanodiagnòstic

El diagnòstic en termes generals implica la detecció i identificació de la patologia, el seu grau de progressió i la selecció del tractament més adient. Disposar de tècniques que permetin fer un seguiment eficient de l'evolució de la malaltia i la resposta davant del tractament aplicat suposa uns beneficis afegits que globalment poden, en gran mesura, millorar la qualitat de vida del pacient.

En l'àmbit del nanodiagnòstic *in vivo*, focalitzat en el disseny de tècniques d'imatge que permetin visualitzar o detectar anomalies a nivell molecular, cel·lular o anatòmic dintre de l'organisme, la nanotecnologia ha trobat un sector clau en el desenvolupament de nous agents de contrast d'imatge, particularment aquells basats en nanopartícules (Bogart *et al.*, 2014). Entre elles destaquem nanopartícules com els *quantum dots*, o punts quàntics, que són partícules semiconductoras d'entre 1 i 10 nm de diàmetre amb propietats òptiques i electròniques úniques dependents de la seva forma i grandària. Poder ajustar acuradament aquestes propietats seleccionant, doncs, aquelles partícules amb les dimensions adients (és a dir, la tunabilitat que ofereixen) les ha posicionat com a candidates líders en molts tipus d'aplicacions no vinculats a l'àmbit nanomèdic, com per exemple en components electrònics (transistors) i òptics (LED, làsers), tot i que en destaca el potencial que tenen precisament com a sondes fluorescents en diagnòstic per imatge. Tot i així, els dubtes no resolts referents a la seva degradació i efectes toxicològics en limiten parcialment una futura aprovació com a eina de diagnòstic. Altres tipus de nanopartícules destacables són les metàl·liques (essencialment d'or i/o plata). De fàcil fabricació, i també amb una elevada tunabilitat, ofereixen prestacions similars tot i que són més estables a l'organisme i tenen una toxicitat menor. A més, són particularment interessants des d'un punt de vista també terapèutic, per a l'aplicació de tractament de calor (hipertèrmia local) generat intrínsecament a les partícules i que pot ser útil, per exemple, en oncologia. Altres nanopartícules, com les magnètiques, que poden ser dirigides a la zona d'estudi de l'orga-

nisme mitjançant l'ús de camps magnètics, són també un exemple representatiu que fusiona imatge i teràpia a partir del mateix principi. De fet, ja hi ha actualment la primera teràpia basada en nanotecnologia amb aprovació de la UE basada en l'ús d'hipertèrmia amb nanopartícules magnètiques per al tractament de tumors cerebrals (NanoTherm, de Mag-Force AG, [www.magforce.de](http://www.magforce.de)). En general, aquests i altres tipus de nanopartícules són candidats ideals com a agents en diagnòstic per imatge, ja que poden ser fàcilment modificables. La incorporació de diverses funcionalitats que promoguin la unió de fàrmacs (bé encapsulats a l'interior o ancorats a la superfície) i de receptors específics (per exemple, pèptids o anticossos) que dirigeixin la partícula a la zona diana a visualitzar o tractar, les converteix en sondes multimodals amb prestacions molt versàtils. Així, un únic sistema pot detectar, veure i administrar tractament de manera específica i localitzada, permetent idealment rebaixar la dosi de fàrmac administrada. Aquest concepte de nanosistemes multimodals, que poden integrar imatge, diagnòstic i tractament (concepte global anomenat *teranòstic*), es pot estendre a altres partícules que permetin combinar agents de contrast a l'interior, augmentar-ne l'estabilitat, millorar-ne la distribució en l'organisme, l'especificitat i selectivitat, etc., la qual cosa obre un ventall fascinant de possibilitats en el seu disseny. De manera global, aquests sistemes van clarament dirigits a potenciar la medicina personalitzada.

El diagnòstic *in vitro* es basa en l'anàlisi i detecció de biomarcadors específics indicatius de la presència o de la severitat d'una determinada patologia o condició en tot tipus de fluids biològics (sang, orina, saliva, llàgrimes, etc.). Les tècniques tradicionals emprades en l'anàlisi clínica, basades en processos ben establerts i en molts casos automatitzats, però duts a terme en laboratoris centralitzats, impliquen multiplicar les visites mèdiques per a la posterior discussió de resultats, per exemple, i s'allunyen del model cada vegada més demanat d'atenció assequible, amb resultats instantanis en qualsevol lloc i moment. Aquestes noves tècniques han de garantir uns nivells de sensibilitat suficients per proporcionar una detecció precoç, si és possible en els primers estadis de la patologia, i que permetin, en conseqüència, la presa de mesures terapèutiques adequades. Addicionalment, el diagnòstic *in vitro* hauria de possibilitar el seguiment o progressió de la malaltia en el moment en què es comença a aplicar el tractament. Actualment

hi ha una tendència ascendent a desenvolupar dispositius intel·ligents que proveixin instrumentació compacta, però amb un nombre creixent de prestacions, i el camp de la salut representa un mercat immens d'expansió. Els biosensors i en particular els dispositius POC poden, en darrer terme, cobrir aquests requeriments.

**Dispositius POC.** El valor global del mercat diagnòstic amb POC és enorme i s'espera que assoleixi un valor de 36.960 milions de dòlars al 2021, amb un creixement anual del 9,8%.<sup>1</sup> Algunes àrees amb major projecció, tant per la seva rellevància clínica com pel nivell d'incidència en la població, inclouen els sensors de detecció de glucosa, de marcadors cardíacs, de malalties infeccioses, de drogues, tests de fertilitat/embaràs, marcadors de càncer, tests de colesterol o tests de coagulació. L'OMS va establir uns criteris que haurien de proporcionar els dispositius POC per a la detecció de malalties de transmissió sexual, però que podrien ser assimilables per a tot tipus d'aplicacions. La directriu és coneguda com a ASSURED en anglès, i inclou els següents criteris: *Affordable* (assequible); *Sensitive, Specific* (sensibles i específics); *User-friendly* (fàcil d'emprar per personal no qualificat); *Rapid and Robust* (ràpid i robust); *Equipment free* (mínima o nul·la instrumentació) i *Delivered* (entregat a l'usuari final). La disponibilitat d'aquest tipus de dispositius permetria dur a terme, per exemple, cribratges ràpids i econòmics i deteccions de malalties especialment en localitzacions amb recursos limitats, que podrien ser prèvies a una confirmació de diagnòstic en l'àmbit hospitalari. Permetria també, en certes malalties, el control continuat de la patologia mitjançant el seguiment de biomarcadors, dut a terme directament pel pacient a casa, amb la consegüent disminució de costos per al sistema de salut. Els POC podrien primerament classificar-se en funció del resultat que aporten, diferenciant aquells pensats com a eines per a un primer cribratge o seguiment d'un procés crònic d'aquells pensats per ser ubicats en hospitals per dur a terme, per exemple, un seguiment més exhaustiu de condicions més complexes. En el primer cas tindriem, per exemple, POC per al control de sucre, embaràs, detecció de drogues, virus com HIV o hepatitis, entre d'altres, mentre que en el segon cas hi hauria dispositius més sofisticats amb capacitat per fer biòpsies líquides, com el dispositiu RainDrop<sup>Plus</sup>™ ([www.raindancetechn.com](http://www.raindancetechn.com)), analitzant sang per detectar cèl·lules o

trossos d'ADN cancerosos o el dispositiu Quanterix SR-X ([www.quanterix.com](http://www.quanterix.com)) per a la detecció multiplexada (simultània) de fins a sis biomarcadors, seleccionats de la llista oferta per la companyia.

En termes generals, podem trobar dos tipus de dispositius POC: (1) aquells basats en tires reactivives, en què la tècnica principal es basa en assaigs en flux lateral (*lateral flow assays*), essent-ne el test d'embaràs convencional l'exemple més distintiu, i (2) els dispositius biosensors pròpiament dits, en què l'exemple més conegut és el biosensor de glucosa, àmpliament estès en la societat i que requereix l'ús d'una petita gota de sang de l'usuari.

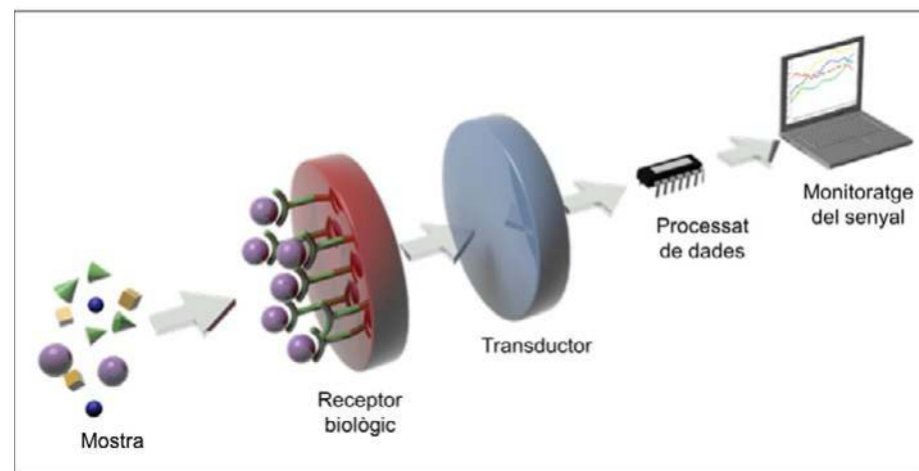
**Assaigs en flux lateral.** Les tires reactivives estan habitualment fabricades en materials adsorbents, com paper o derivats de cel·lulosa, i contenen adsorbents diferents tipus de substàncies que, en entrar en contacte amb els marcadors que han de detectar, condueixen a un canvi generalment visual (canvi de color detectat a ull nu) (Koczuka i Gallota, 2016). El primer POC basat en aquest sistema data ja dels anys cinquanta, amb les tires reactivives d'orina, que actualment detecten el pH de la mostra a la presència de glucosa, proteïnes, leucòcits, etc. La tira s'introdueix en la mostra durant uns segons, i aquesta flueix per capillaritat fins arribar a les diferents zones de detecció, on s'estableixen reaccions químiques que condueixen a la generació de colors diferenciats. Avui dia, aquestes tires reactivives es fonamenten principalment en la formació d'una reacció immunoquímica, és a dir, basada en el reconeixement específic del marcador per part d'anticossos. En aquest cas, la mostra migra per diverses zones de la tira, fins arribar a la zona de captura, on es revela la resposta.



↑ Figura 1. Exemples d'assaigs en flux lateral per anàlisi d'orina, detecció d'ingesta de gluten (GlutenDetect, de l'empresa Biomedal SL Espanya) o test d'ovulació (Clearblue®, de l'empresa SPD Swiss Precision Diagnostics GmbH, Suïssa).

<sup>1</sup> <https://www.marketsandmarkets.com/Market-Reports/point-of-care-diagnostic-market-106829185.html>





† Figura 2. Esquema d'un biosensor que inclou la mostra, el receptor, el transductor i el sistema de processat de senyal.

Els avenços en nanotecnologia han facilitat enormement l'expansió en el terreny dels transductors, no sols pel que fa a millorar-ne la sensibilitat explotant nous principis físics que ocorren en la nanoescala, sinó també en la miniaturització dels components físics i electrònics (que en facilita la integració i la portabilitat) i en la capacitat d'anàlisi multiplexada, mitjançant la incorporació de sistemes microfluídics que permeten distribuir les mostres fent-les fluir d'una manera controlada i precisa. En molts casos es pretén dissenyar dispositius compactes, i fins i tot anar més enllà, fins a obtenir dispositius miniaturitzats del tipus *lab-on-a-chip* (que engloba la integració de diverses funcionalitats en un únic xip de pocs mil·límetres o centímetres amb una àmplia autonomia).

Els biosensors es poden classificar segons la naturalesa física del transductor, és a dir, pel tipus de canvi generat a la superfície un cop s'estableix la interacció específica. Els més habituals són els sensors electroquímics, òptics i nanomecànics. En els transductors electroquímics es produeixen canvis electroquímics en el medi i es mesuren canvis elèctrics en un elèctrode, com per exemple en el corrent (amperomètrics), en el potencial (potenciomètrics), en la conductivitat (conductimètrics) o en la impedància (impedimètrics) (Da Silva *et al.*, 2017). Generalment, empen enzims que proporcionen l'especificitat requerida, i es generen o consumeixen espècies com electrons, ions o compostos amb estats d'oxidació variable. Permeten nivells adequats de miniaturització; avui dia es tracta d'un dels tipus més

emprats, però els principals desavantatges provenen de la necessitat de recórrer a l'ús de marcadors o etapes que n'amplifiquin el senyal per tal d'assolir nivells de sensibilitat suficients i tenen una limitada capacitat multiplexadora. Van ser dels primers a desenvolupar-se, essent-ne el d'anàlisi de glucosa en sang, de tipus amperomètric i descrit el 1962, el primer i més reeixit exemple (tot i que la seva comercialització va trigar al voltant de trenta anys). La incorporació de nous nanomaterials que poden millorar-ne les prestacions, com ara el grafè, que ofereix extraordinàries propietats elèctriques i és de fàcil i econòmica fabricació, pot suposar una nova etapa en l'àmbit de sensors electroquímics, com demostra, per exemple, el recent llançament al mercat del primer biosensor basat en grafè i produït en massa (Agile R100, de Nanomedical Diagnostics, Inc, [www.nanomedicaldiagnostics.com](http://www.nanomedicaldiagnostics.com)), tot i que actualment va dirigit a l'àmbit de recerca, i no a l'usuari final.

La tendència actual, però, indica que aquells biosensors amb més pes són els biosensors òptics. Els transductors òptics mesuren variacions en les propietats de la llum que es donen en produir-se la interacció molecular sobre la seva superfície, com ara les variacions en l'absorció, fluorescència o luminescència. Mentre que aquests canvis habitualment impliquen l'ús de marcadors que els generin, els dispositius òptics en els quals es mesuren canvis d'índex de refracció (IR) a la superfície del transductor ofereixen avantatges addicionals: (i) no requereixen marcadors, ja que la interacció amb el receptor immobilitzat a la superfície altera directament l'IR; (ii) els nivells de

sensibilitat són especialment elevats; (iii) ofereixen una major capacitat de miniaturització i, per tant, de ser integrats en dispositius *lab-on-a-chip*, que al seu torn facilita (iv) un volum de mostra especialment petit. El principi físic darrer d'aquest tipus de dispositius es basa en l'ona evanescent, que s'observa precisament a la nanoescala. Breument, les ones evanescentes es generen quan la llum que viatja a través d'un medi ho fa sota unes condicions tals que es produeix reflexió interna total (la llum incideix amb un angle determinat que fa que es transmeti a través de múltiples reflexions internes). Sota aquest règim, un cert component de la llum, anomenat camp evanescent, es propaga fora del medi unes poques desenes de nanòmetres. El camp evanescent és altament dependent de l'entorn, de manera que petits canvis en l'IR en aquesta zona (per exemple, en establir-se una interacció entre un receptor i un biomarcador) n'alteren les propietats que poden ser mesurades i relacionades amb el nombre d'interaccions. Aquest fenomen ofereix un nivell de sensibilitat enorme i ha estat àmpliament explotat en el disseny dels anomenats dispositius (nano)plasmònics i nanofotònics. Poden detectar canvis en l'IR de l'ordre del  $10^{-5}$  –  $10^{-8}$  unitats, que implica, en condicions òptimes d'anàlisi, deteccions de biomolècules de l'ordre de nM-fM, el que en la majoria de casos cobreix els requeriments necessaris en diagnòstic clínic. La detecció de la interacció no requereix amplificacions ni etapes addicionals, cosa que en facilita la mesura directa en mostres d'orina, plasma, o altres fluids humans. Permeten també realitzar mesures en temps real, i això fa que n'ampliï el tipus d'informació que se'n pot extreure. S'han desenvolupat diverses configuracions i dissenys (de materials i estructures), millorant-ne les prestacions en tres àmbits ja anomenats: sensibilitat, capacitat integradora de components (i, per tant, de miniaturització) i capacitat multiplexadora. Alguns dissenys empen transductors basats en superfícies metàl·liques d'or o plata, o bé planes de pocs nanòmetres de gruix (generalment entre 40-50 nm) o bé basades en nanoestructures de diverses formes també d'escala nanomètrica, i han donat lloc als biosensors plasmònics i nanoplasmònics, respectivament (Lopez *et al.*, 2017), en els quals s'explota el fenomen de ressonància de plasmó superficial (SPR) o localitzat (LSPR). Els biosensors SPR foren els primers a ser desenvolupats i avui dia estan àmpliament estesos i establerts tant en recerca com a nivell industrial en el camp farmacèutic i mèdic, i ofereixen infor-

mació clau en la caracterització d'interaccions proteïna-proteïna o en la detecció de biomolècules de tota mena (metabòlits, espècies com virus i bacteris, proteïnes, anticossos, RNA, DNA, etc.). Diverses empreses en comercialitzen avui dia diferents models (Biacore, BioNavis, Nicoya, Horiba, Bio-rad, entre d'altres) amb diferències en mides, sensibilitat i capacitat multiplexadora, tot i que en general es tracta de dispositius de dimensions mitjanes-grans que no es poden considerar POC. Els dispositius basats en LSPR tenen uns requeriments òptics més flexibles, la qual cosa permet dissenyar dispositius més compactes i amb una major versatilitat multiplexadora si es compara amb la configuració SPR. En aquest cas també es poden assolir nivells de sensibilitat majors modulant acuradament el disseny de les nanoestructures. La penetració en el mercat és avui dia molt més limitada en comparació amb els biosensors SPR. La companyia LamdaGen ([www.lamdagen.com](http://www.lamdagen.com)) n'és un exemple, tot i que en aquest cas tampoc no podem parlar de dispositiu POC; segueix tractant-se de productes dirigits essencialment a l'àmbit de recerca. Tot i així, malgrat que el progrés és lent, hi ha tendències que permeten augurar perspectives interessants en l'assoliment de dispositius plasmònics portàtils: (i) el disseny i fabricació controlada de multitud de nanoestructures susceptibles de ser explotades en LSPR, emprant processos dirigits a abaratir costos i augmentar-ne la reproductibilitat i producció en massa; (ii) el progrés en telefonia mòbil, tant en prestacions dels dispositius com en el desenvolupament d'aplicacions, que pot resultar una eina complementària en el desenvolupament de POC dins de l'àmbit de la salut, especialment en zones amb recursos limitats.

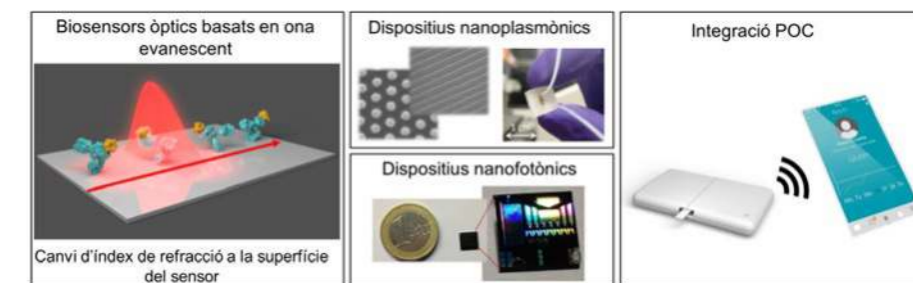
D'altra banda, els biosensors òptics nanofotònics de silici engloben els dispositius basats en òptica integrada, que inclou tots aquells processos de fabricació microelectrònica anàlegs als emprats en la fabricació de circuits integrats en l'electrònica tradicional (Estévez *et al.*, 2012). L'òptica integrada ofereix molta versatilitat en la fabricació de sensors pel que fa a materials (silici, òxid de silici, nitrur de silici o polímers) i configuracions, i condueix a rendiments, fiabilitat, qualitat i robustesa elevats. A més, facilita la integració de totes les funcionalitats (òptica, química, electrònica i microfluídica) en el mateix procés de fabricació, cosa que n'expandeix les possibilitats de miniaturització. Els dispositius nanofotònics són els que avui dia ofereixen una major sensibilitat, que pot ser d'entre 2 i 3 ordres de mag-

nitud millor que, per exemple, el biosensor SPR. En particular aquest nivell de sensibilitat l'ofereixen els anomenats interferòmetres en diverses variants. Un d'ells, l'interferòmetre basat en guies bimodals, desenvolupat al nostre laboratori, presenta unes prestacions especialment atractives de cara a situar-se en la primera posició en l'àmbit sensor: sensibilitat màxima, capacitat multiplexadora (gràcies a un disseny i una fabricació optimitzada que permet, per exemple, obtenir en un procés desenes de xips que incorporin entre 4 i 16 sensors) i capacitat d'integració final.

En definitiva, la conjunció de diverses àrees com (i) disseny i fabricació de noves nanoestructures, (ii) caracterització amb tecnologies compatibles amb les seves dimensions, (iii) explotació dels fenòmens físics que en deriven, (iv) integració dels components (físics i microfluídics), (v) integració final dels components electrònics, *software* i *hardware* per tenir autonomia completa, esdevé clau per a l'obtenció de dispositius operatius. Tot i això, el seu potencial per ser implementats i arribar amb èxit al mercat depèn en gran mesura de la viabilitat de transferir mesures puntuals a escala de laboratori a anàlisis autònomes, fiables i reproductibles en ambients descentralitzats. És en aquest sentit que el paper de la biologia i la química esdevenen igualment crucials de cara a explotar al màxim les seves prestacions. A continuació s'indiquen alguns exemples d'aplicabilitat de dispositius òptics en l'àmbit diagnòstic i biomèdic.

**Aplicacions dels biosensors òptics en diagnòstic clínic.** Les aplicacions compatibles amb els biosensors òptics abasten pràcticament tots els camps, des d'àmbits relacionats amb la vigilància mediambiental, control

i tractament d'aigües, seguretat alimentària, passant pel descobriment de nous fàrmacs fins arribar a l'àmbit de diagnòstic. Emprant un dispositiu nanoplasmònic desenvolupat al nostre laboratori ha estat possible, per exemple, la detecció d'al·lèrgia a antibiòtics (a amoxicil·lina) mitjançant l'anàlisi directa de sèrum del pacient. En particular, el biosensor és capaç de detectar la presència d'immunoglobulines (IgE) generades per l'organisme en un brot al·lèrgic. En aquest cas, un xip modificat amb derivats de l'antibiòtic proporciona l'especificitat necessària per fer una quantificació precisa i fiable, que queda validada amb tècniques actualment emprades per aquest diagnòstic (Soler *et al.*, 2015). L'anàlisi només necessita una petita mostra de sang, cosa que en facilita una futura introducció a anàlisis rutinàries. Emprant un dispositiu molt similar, s'ha posat a punt una aplicació dirigida al monitoratge de la ingesta de gluten basat en la detecció de petits pèptids excretats en l'orina un cop metabolitzat el gluten. L'assaig és prou sensible per poder distingir pacients que han ingerit quantitats puntuals d'aliments amb gluten, el que el fa adient com a eina per al seguiment d'adhesió a una dieta lliure d'aquesta proteïna. Un assaig com aquest resulta molt interessant, ja que és no invasiu, és sensible i específic, i només requereix una petita mostra d'orina (Soler *et al.*, 2016). Aquests serien dos exemples que es poden fàcilment implementar en el mercat de manera àmplia, ja sigui en l'àmbit d'usuari final o en centres d'atenció primària. Pensant en la implementació de dispositius en escenaris amb recursos limitats, s'han desenvolupat aplicacions centrades en la detecció de tuberculosi en països en vies de desenvolupament, a partir de la detecció de biomarcadors específics (glicolípid, proteïnes i ADN) per a la di-



† Figura 3. (Esquerra) Esquema que mostra el principi físic de l'ona evanescent, base del funcionament dels dispositius nanoplasmònics i nanofotònics. (Centre) Exemples de sensors basats en aquest principi, on es veuen les dimensions que es poden assolir. (Dreta) Possible disseny de producte final tipus POC, amb el sensor integrat (cartutx extraïble per a la càrrega de la mostra) i potencial connectivitat per a l'enviament de dades.

agnosi ràpida de la malaltia en orina, sang o esput. S'ha treballat en aquesta línia amb dos biosensors, un plasmònic i un nanofotònic, amb la finalitat de, un cop assolida una integració completa i viable, possibilitar la transferència a mesures de camp. Un altre àmbit que requereix de manera creixent tècniques ràpides, sensibles, i sobretot específiques, és el de les malalties infeccioses. Detectar l'agent patogen amb rapidesa i identificar-ne la variant per esbrinar-ne la possible resistència a antibiòtics és una necessitat urgent, donat l'augment preocupant dels anomenats *superbacteris*, amb resistència a un espectre ampli d'antibiòtics. És igual d'important per millorar la diagnosi de sèpsia, un procés d'elevada mortalitat el diagnòstic del qual no és sempre senzill ni ràpid. Una detecció precoç de la infecció pot permetre l'aplicació del tractament adient amb més celeritat, millorant-ne la perspectiva de recuperació del pacient. En aquest sentit, el potencial dels biosensors fotònics per detectar bacteris de manera directa, ràpida, a nivells relativament baixos (pocs bacteris per mL de mostra), s'ha demostrat a nivell de laboratori en mostres de pacients cirròtics (detecció d'*E. coli* en líquid ascític), emprant anticossos específics com a receptor immobilitzat al sensor. (Maldonado *et al.*, 2016). També la detecció de perfils de resistència a antibiòtics està sent subjecte d'estudi, ja sigui emprant receptors que siguin capaços de distingir entre una variant del bacteri resistent d'una convencional, o mitjançant la detecció de gens específics que codifiquin per mecanismes de resistència. En termes globals, traslladar dispositius d'aquest

tipus directament a l'hospital per analitzar de manera immediata mostres de pacients pot suposar un avenç clau en el diagnòstic avançat dels processos infecciosos, i això pot proporcionar un tractament antibiòtic dirigit, precís i immediat que ajudi a prevenir complicacions posteriors.

### Conclusions i perspectives futures

En termes generals, l'assistència sanitària ha entrat en un nou paradigma, en el qual comença a predominar el concepte d'una medicina més personalitzada, centrada en el pacient. D'altra banda, l'augment de la població i el seu progressiu envelliment a nivell mundial, juntament amb la situació econòmica global, situa l'àmbit de salut amb una pressió pressupostària en certs casos insostenible. En aquest sentit, molts països s'enfronten a la realitat d'haver de controlar o reduir el pressupost destinat a l'assistència mèdica. Incentivar l'atenció duta a terme als centres d'atenció primària, descentralitzar les anàlisis per evitar multiplicar les visites mèdiques o facilitar i promoure la tele-assistència són tendències creixents que ajudarien a reduir despeses, tant en països desenvolupats com al Tercer Món, on facilitaria l'accés a l'assistència. En aquest sentit, eines de diagnòstic i tractament avançades que ofereixin precisió, rapidesa, especificitat, sensibilitat, a un cost assequible suposen un atractiu innegable. Els avenços en diverses branques de la ciència han permès progressar en gran mesura en aquest terreny, tal com queda clar en els exemples descrits aquí, i la nanotecnologia aplicada n'és un dels camps que més hi ha con-

tribuit. Els dispositius POC i en particular els nanobiosensors han demostrat el seu potencial, tot i que tret d'algunes excepcions reeixides ja comentades, en la majoria dels casos encara es troben a escala de laboratori. Continua essent necessari dirigir l'esforç a accelerar el trasllat d'aquests prototips a la pràctica clínica, la qual cosa es pot assolir aconseguint els nivells de miniaturització, autonomia i senzillesa d'ús necessaris per fer-los competitiu amb les metodologies tradicionals. La tendència global va indubtablement en aquest camí, i és esperable una presència creixent d'aquests dispositius a la vida diària en les properes dècades.

### Bibliografia

- BOGART, L.K. [et al.] (2014). «Nanoparticles for Imaging, Sensing, and Therapeutic Intervention». *ACS Nano*, 8: 3107–3122.
- KOCZULA, K.M.; GALLOTTA, A. (2016). «Lateral Flow Assays». *Essays Biochem.*, 60: 111–120.
- DA SILVA, E.T.S.G. [et al.] (2017). «Electrochemical Biosensors in Point-of-Care devices: Recent Advances and Future Trends». *Chemelectrochem*, 4: 778–794.
- LÓPEZ, G.A. [et al.] (2017). «Recent Advances in nanoplasmonic biosensors: Applications and lab-on-a-chip Integration». *Nanophotonics*, 1: 123–136.
- ESTÉVEZ, M.-C. [et al.] (2012). «Integrated optical devices for lab-on-a-chip biosensing Applications». *Laser Photon. Rev.*, 6: 463–487.
- SOLER, M. [et al.] (2015). «Highly sensitive dendrimer-based nanoplasmonic biosensor for drug allergy diagnosis». *Biosens. Bioelectron.*, 66: 115–123.
- SOLER, M. [et al.] (2016). «Label-free SPR detection of gluten peptides in urine for non-invasive celiac disease follow-up». *Biosens. Bioelectron.*, 79: 158–164.
- MALDONADO, J. [et al.] (2016). «Label-free bimodal waveguide immunosensor for rapid diagnosis of bacterial infections in cirrhotic patients». *Biosens. Bioelectron.* 2016, 85: 310–316.

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

Òscar Guadayol, Fouad El Baidouri i Rudi Schuech

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

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

DOI: 10.2436/20.1501.02.177  
ISSN (ed. impresa): 0212-3037  
ISSN (ed. digital): 2013-9802  
<http://revistes.iec.cat/index.php/TSCB>  
Rebut: 19/01/2018  
Acceptat: 12/04/2018

### Resum

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

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

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

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

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

### Plankton microecology, or how physics rules the life of microorganisms

### Abstract

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

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

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

### Física per a microbis

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

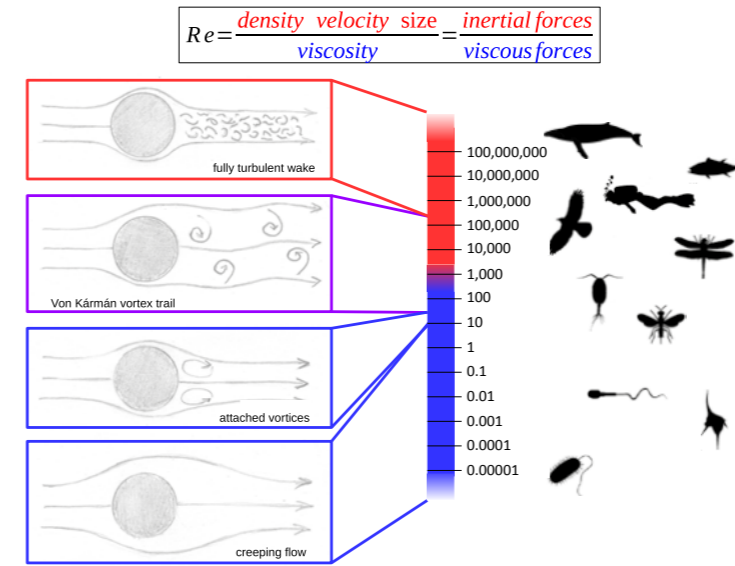
on  $\langle x^2 \rangle^{1/2}$  és la mitjana quadràtica del desplaçament en una dimensió d'una població de partícules,  $D$  és el coeficient de difusió i  $t$  és el temps. Així, com molt bé saben els publicistes de perfums i colònies i altres venedors de fum, la difusió molecular és molt ràpida en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

### La vida a nombres de Reynolds baixos

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

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

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



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

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

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

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

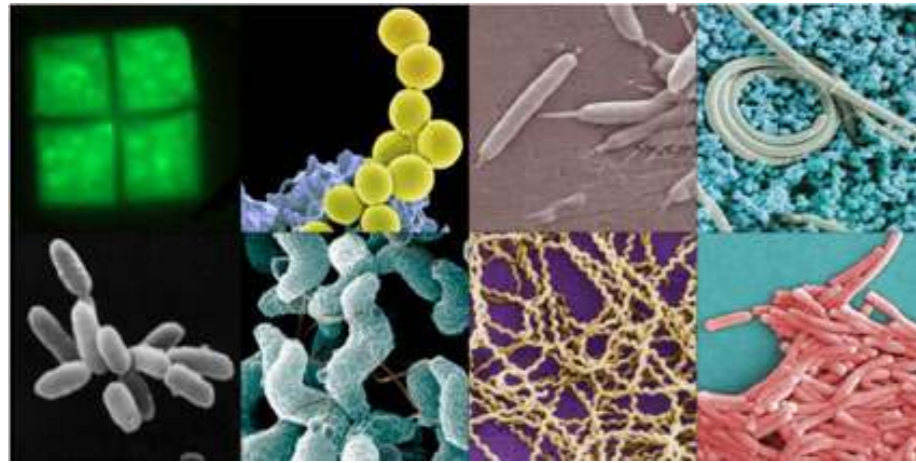
El gran problema de seguir un gradient quan ets tan petit és que no pots nedar en línia recta durant gaire temps, perquè el moviment brownià fa que et desviïs de la teva trajectòria. S'ha calculat, per exemple, que una cèl·lula d'*Escherichia coli* d'uns dos micròmetres de llargada perd completament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

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

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

### La funció de la bellesa és un misteri

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



↑ Figura 2: Diversitat morfològica en procariotes.

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

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

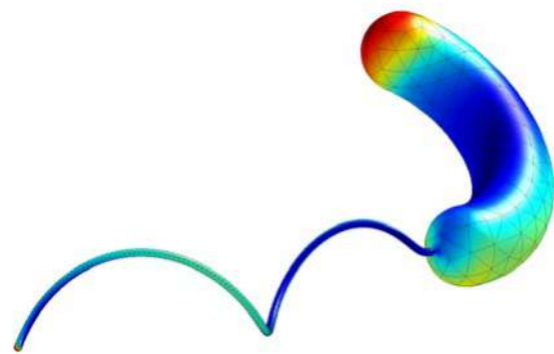
La motilitat és una altra funció bàsica en què la forma té un paper essencial, i que està íntimament lligada a la necessitat d'incorporar nutrients. La mida dels microorganismes fa que les preguntes sobre les conseqüències físiques de la morfologia en relació amb la motilitat siguin especialment difícils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

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

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

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

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



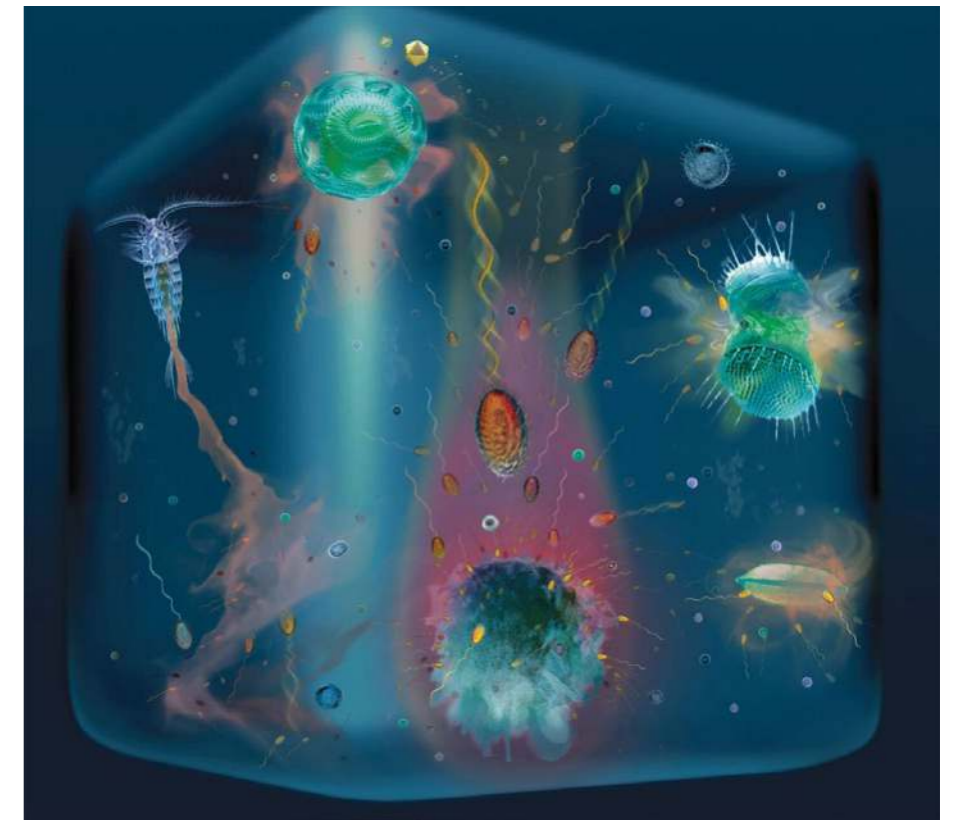
↑ Figura 3. Exemple de simulació numèrica d'un bacil corbat propulsat per un flagell helicoidal. Els colors representen la tensió hidrodinàmica en la superfície durant la natació.

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

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

### Un nou paradigma

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



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

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

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

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

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

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

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

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

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

### Agraïments

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

### Bibliografia

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

# L'activitat de bacteris heterotròfics marins en un camp turbulent

Francesc Peters<sup>1</sup>, Helena Torné<sup>1</sup>, Òscar Guadayol<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Institut de Ciències del Mar (CSIC).

<sup>2</sup> Physical Ecology Lab, School of Life Sciences, University of Lincoln, Regne Unit.

Correspondència: Francesc Peters. Institut de Ciències del Mar (CSIC). Pg. Marítim de la Barceloneta, 37-49. 08003 Barcelona, Catalunya. Adreça electrònica: [cesc@icm.csic.es](mailto:cesc@icm.csic.es).

DOI: 10.2436/20.1501.02.178

ISSN (ed. impresa): 0212-3037

ISSN (ed. digital): 2013-9802

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

Rebut: 13/03/2018

Acceptat: 18/04/2018

### Resum

Els bacteris heterotròfics marins necessiten substàncies dissoltes per metabolitzar i créixer. El flux de soluts cap als microorganismes per difusió molecular és molt lent, però la turbulència, que és un fenomen ubic en el mar, pot fer augmentar aquest flux. Aquest efecte depèn de la difusivitat dels soluts i de la mida dels organismes. Així, el fet que els bacteris requereixin matèria orgànica dissolta que pot ser d'elevat pes molecular, i per tant baixa difusivitat, pot magnificar l'efecte de la turbulència. En aquest article fem un breu repàs dels fonaments teòrics dels efectes de la turbulència en els microorganismes osmòtrofs, i presentem els resultats d'uns experiments en què vam exposar poblacions naturals de bacteris marins a fonts de carboni de diferent pes molecular i a diferents nivells de turbulència. Els resultats confirmen les prediccions teòriques d'un major efecte de la turbulència en presència de substrat d'elevat pes molecular, tot i que els valors absoluts dels efectes observats s'ajusten pobrament al nivell dels efectes esperats. Els agregats de bacteris, que hidrodinàmicament es poden considerar una partícula, expliquen una part de la discrepància però no tota.

Paraules clau: bacteris, turbulència, difusivitat, producció, agregats.

### Heterotrophic bacteria activity in a turbulent field

#### Abstract

Marine heterotrophic bacteria need dissolved substances for metabolism and growth. The flux of solutes towards microorganisms by molecular diffusion is quite slow. Turbulence, ubiquitous in the ocean, may increase this flux. This effect depends on the diffusivity of the solute and the size of organisms. Bacteria require dissolved organic matter that may be of high molecular weight, that is, low diffusivity, and thus the enhancement owing to turbulence may be larger. After a brief overview of the effects of turbulence on osmotrophic microorganisms, we show the results of bacterial growth experiments under turbulence conditions and with carbon sources of different molecular weight. We see a general trend of larger effects of turbulence with the high molecular weight substrate, albeit the absolute values of the observed effects adjust poorly to expected effects. The formation of aggregates that hydrodynamically may be considered as a particle explain part of this discrepancy but not all.

Keywords: bacteria, turbulence, diffusivity, production, aggregates.

### Introducció

La turbulència en el mar. Els bacteris heterotròfics (a partir d'ara, bacteris) són actors crucials en els cicles biogeoquímics marins i globals per la seva degradació de matèria orgànica, reciclatge de nutrients i contribució al CO<sub>2</sub> atmosfèric amb la seva respiració (Jiao *et al.*, 2010). Els bacteris marins viuen en un medi on el flux és turbulent. La turbulència és l'estat natural del flux de l'aigua en entorns naturals i, especialment, en el mar. El flux turbulent es caracteritza per moviments estocàstics de l'aigua en totes tres dimensions de l'espai. A més, és dissipatiu i, per tant, necessita la contínua entrada d'energia cinètica, generalment a escales grans, per mantenir-se (Tennekes i Lumley, 1972). Si no és així, la viscositat del fluid acaba per esmorteir-ne el moviment. Naturalment, la turbulència a l'oceà augmenta significativament amb increments en l'entrada d'energia, per exemple durant les tempestes, i a prop de la superfície amb l'efecte del vent.

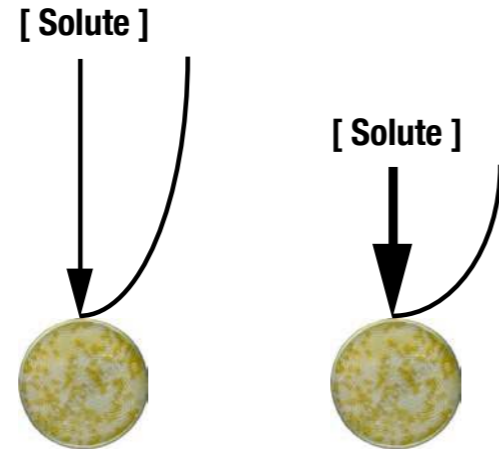
La turbulència té nombroses implicacions en el manteniment del balanç de les energies mecànica i tèrmica de l'oceà, la barreja de masses d'aigua i molt més. Al llarg dels anys s'ha anat evidenciant que la turbulència té, a més, efectes a l'escala dels organismes planctònics, per exemple en les taxes d'encontre entre depredadors i preses, o bé en la captació de nutrients per part de cèl·lules de fitoplàncton i en el seu creixement (Peters i Marrasé, 2000). Pot la turbulència també afectar la captació de substàncies dissoltes per part dels bacteris heterotròfics?

Els bacteris solen ser força més petits que les escales per sota de les quals el moviment turbulent isotròpic, representat per remolins en les tres dimensions de l'espai, deixa de ser dominant (escala de Kolmogorov). Però de fet, s'han observat nombrosos efectes sobre organismes planctònics més petits que l'escala de Kolmogorov (Peters i Marrasé, 2000). Això es pot explicar, en part, pel fet que l'escala més

rellevant per als osmòtrofs (aquells que necessiten captar substàncies dissoltes del medi per viure) pot ser no tant la de Kolmogorov com la de Batchelor, més petita, que caracteritza els gradients químics resultants de la turbulència. De fet, estudis teòrics indiquen que la turbulència pot incrementar l'heterogeneïtat espacial a escales de l'ordre de centenars de micròmetres (Taylor i Stocker, 2012).

L'estudi experimental dels efectes de la turbulència sobre els organismes osmòtròfics, tant marins com d'aigua dolça, s'ha centrat sobretot en el fitoplàncton. En canvi, l'experimentació amb bacteris ha estat més anecdòtica i, en molts casos, poc rigorosa amb la generació i quantificació de la turbulència. Com que en el camp de dinàmica de fluids les diferències entre l'aigua de mar i l'aigua dolça són mínimes, barrejarem exemples d'estudis de diferents ambients. Logan i Kirchman (1991) no van trobar cap augment en taxes d'absorció d'una substància de baix pes molecular per

bacteris a nivells naturals de turbulència, mentre que Confer i Logan (1991) van trobar que el moviment del fluid feia augmentar les taxes d'absorció de substrats d'alt pes molecular per part dels bacteris. Moeseneder i Herndl (1995) van mesurar la producció bacteriana d'una comunitat aquàtica natural en condicions turbulentes dins de petits vials i van observar-hi efectes negatius, excepte quan la mostra havia estat preexposada a turbulència. Si es feia la prova només amb bacteris, sense la resta de la comunitat, llavors no hi havia efecte. Tant Confer i Logan (1991) com Moeseneder i Herndl (1995) van fer servir nivells de turbulència 3 o 4 ordres de magnitud més alts que els nivells que es poden trobar a l'oceà durant una tempesta. D'altra banda, Peters *et al.*, (1998), utilitzant nivells de turbulència realistes, van trobar efectes positius sobre el creixement de bacteris només per efecte indirecte sobre les taxes de depredació, ja que en turbulència els depredadors microbians preferien eucariotes fototròfics a bacteris.



↑ Figura 1. Representació gràfica del gradient de la concentració d'un solut des del camp llunyà fins a la superfície d'un microorganisme. Si el camp llunyà és més a prop del microorganisme (dreta), el gradient del solut serà més gran i, per tant, també el flux cap a l'organisme.

**El nombre de Sherwood.** Els bacteris són organismes osmòtrofs. Els organismes osmòtrofs són aquells que necessiten substàncies dissoltes en l'aigua per al seu metabolisme i creixement. Són osmòtrofs els diferents microorganismes autotròfics que requereixen fòsfor, nitrogen, silici o microelements de l'aigua, i també els bacteris heterotròfics que necessiten fòsfor, nitrogen, microelements i carboni orgànic. A l'oceà, i en general en tots els sistemes aquàtics naturals, normalment aquests elements es troben en concentracions baixes o no saturants. Com que la potencialitat de captació d'aquests elements per part dels microorganismes és molt gran, es crea una zona teòrica de concentració nul·la just a la paret cel·lular a l'espera de l'arribada per difusió de noves molècules des del que anomenem camp llunyà (Figura 1). Aquesta arribada en aigua quieta ve donada per la difusió molecular del solut en el medi, que és un procés relativament lent. Qualsevol moviment relatiu de cèl·lules o microorganismes respecte del medi que els envolta fa que el camp llunyà de concentració del solut s'apropi una mica més. Per tant, el gradient del solut fins a la paret cel·lular augmenta i el flux del solut incrementa.

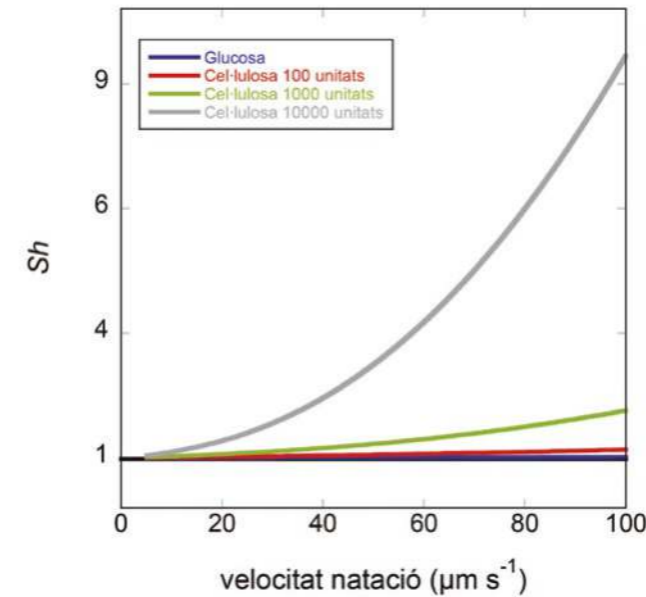
Aquest efecte es pot quantificar amb el nombre de Sherwood ( $Sh$ ), que és la proporció entre la taxa total de transport d'un solut sota unes condicions hidrodinàmiques determinades i la taxa de transport deguda a la difusió molecular (Karp-Boss *et al.*, 1996).  $Sh$  depèn del nombre de Péclet ( $Pe$ ), un altre nombre adimensional que relaciona la velocitat d'advecció d'un flux i la velocitat per difusió.

**$Sh$  i la natació.** Una manera d'incrementar el moviment relatiu entre organisme i medi és la natació. Molts bacteris marins tenen capacitat natatòria. En aquest cas,  $Pe$  es calcula segons l'Eq. 1 i  $Sh$ , segons l'Eq. 2:

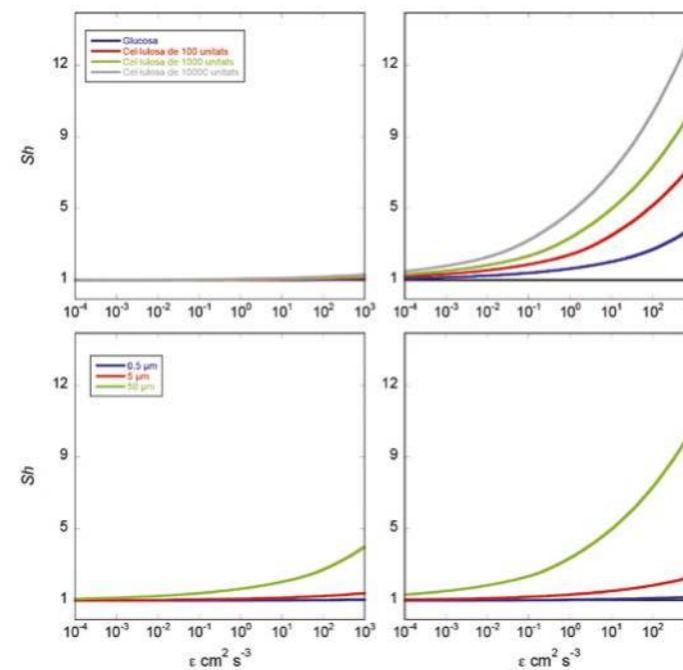
$$(Eq. 1) \quad Pe = \frac{Er^2}{D}$$

$$(Eq. 2) \quad Sh = 1 + 0.5Pe + 0.5Pe^2 \ln(Pe) + O(Pe^2)$$

on  $U$  és la velocitat de natació de l'organisme,  $r$  n'és el radi i  $D$  és la difusivitat del solut que ens interessa, mentre que  $O$  vol dir de l'ordre de. Es pot veure en la (Figura 2) que el  $Sh$  és molt baix per a una substància de baix pes molecular com la glucosa, encara que els bacteris nedin a  $100 \mu\text{m s}^{-1}$  ( $Sh = 1,02$ , és a dir, un increment de 2% en el flux respecte a difusió molecular). Amb soluts d'alt pes molecular, com poden ser cadenes llargues de cel·lulosa, fins i tot a unes velocitats de natació més realistes com  $30 \mu\text{m s}^{-1}$  es poden aconseguir  $Sh$  més grans d'1,50. Els avantatges de la natació, però, semblen estar sobretot relacionats amb la quimiotaxi i la capacitat d'anar a buscar zones amb alt contingut de soluts. Aquest camp d'investigació és força actiu avui en dia gràcies als avenços en microfluídica i visualització (Son *et al.*, 2015). També en aquest mateix número (Guadayol *et al.*) ja es tracta el tema de la natació dels bacteris i la relació amb la morfologia.



↑ Figura 2. Comportament del  $Sh$  amb la velocitat de natació d'un bacteri de  $0,5 \mu\text{m}$  de diàmetre. Les línies corresponen a diferents compostos de creixent pes molecular i, per tant, de decreixent difusivitat. La línia horitzontal negra marca  $Sh = 1$  (difusió molecular només).



↑ Figura 3. Comportament del  $Sh$  amb la turbulència per a diferents compostos de creixent pes molecular i, per tant, de decreixent difusivitat (dalt) per a un microorganisme de  $0,5 \mu\text{m}$  de diàmetre (dalt-esquerra) i  $50 \mu\text{m}$  de diàmetre (dalt-dreta), i per a diferents mides de microorganismes (baix) per a glucosa (baix-esquerra) i per a cel·lulosa de 1.000 monòmers (baix-dreta). La línia horitzontal negra marca  $Sh = 1$  (difusió molecular només).

$Sh$  i la turbulència. La turbulència, mesurada com la taxa de dissipació d'energia cinètica turbulenta ( $\epsilon$ ), i la taxa de cisallament ( $E$ ) que se'n deriva també poden incrementar la velocitat relativa entre organisme i fluid. En aquest cas tenim que el  $Pe$  es calcula segons:

$$(Eq. 3) \quad Pe = \frac{Ur}{D}$$

$E$  es pot obtenir segons l'Eq. 4:

$$(Eq. 4) \quad E = \sqrt{\frac{\epsilon}{\nu}}$$

on  $\nu$  és la viscositat cinemàtica, que depèn del fluid i la seva temperatura i salinitat i es pot entendre com la difusivitat del moviment del fluid. Una  $\nu$  normal per l'oceà volta els  $0,01 \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ .

En aquest cas tenim diferents equacions per calcular  $Sh$  segons el nombre de  $Pe$ . Així, sempre segons Karp-Boss *et al.* (1996) tenim les equacions següents:

$$(Eq. 5) \quad \text{Si } Pe \ll 1$$

$$Sh = 1 + 0.29\sqrt{Pe}$$

$$(Eq. 6) \quad \text{Si } Pe \gg 100$$

$$Sh = 0.55\sqrt[3]{Pe}$$

I per a valors de  $0,01 < Pe < 100$  es poden fer servir les aproximacions empíriques:

$$(Eq. 7) \quad Sh = 1.014 + 0.15\sqrt{Pe}$$

$$(Eq. 8) \quad Sh = 0.955 + 0.344\sqrt[3]{Pe}$$

Per a un bacteri marí d'uns  $0,5 \mu\text{m}$  de diàmetre, l'augment del nombre  $Sh$  és insignificant encara que el solut sigui d'alt pes molecular (Figura 3 dalt-esquerra), superant un llindar del 5% només per a nivells de turbulència superiors a  $2 \cdot 10^{-1} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-3}$ . En canvi, si parlem d'un microorganisme de  $50 \mu\text{m}$  de diàmetre (Figura 3 dalt-dreta), a una turbulència mitjana per la capa de barreja superficial de l'oceà de  $10^{-3} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-3}$ , tenim uns increments del 15% per glucosa, una molècula relativament petita, i del 75% per a una molècula de cel·lulosa composta d'uns 10.000 monòmers. L'efecte de la

mida de la partícula es pot veure també a la Figura 3 (baix).

**Agitem els cultius bacterians.** Si entrem en un laboratori de bacteriologia és molt probable que hi vegem cultius bacterians creixent en medi líquid en flascons sotmesos a alguna mena d'agitació, sobretot en agitadors orbitals. Si es pregunta per què s'agita, la resposta més comuna és que és per airejar el medi per tal que l'oxigen necessari per al creixement de bacteris aeròbics no esdevingui limitant. La multitud de respostes també inclou que els diferents nutrients tinguin una distribució homogènia en el medi, que els bacteris no formin biofilms i d'altres, de dubtosa generalitat.

L'oxigen, com altres gasos, equilibra la seva concentració en aigua segons la seva solubilitat i la seva pressió parcial en aire. Si hi ha processos de consum en l'aigua, com ara respiració dels bacteris aeròbics, la concentració disminuirà quan la taxa de consum sigui més elevada que no pas la difusió molecular a través de la interfície aigua-aire i dins l'aigua. L'agitació augmenta la superfície d'intercanvi aigua-aire i, a la vegada, introdueix un flux turbulent en l'aigua que augmenta molt la difusió de l'oxigen en el medi líquid, tendint a l'homogeneïtzació de la concentració.

Bergstedt *et al.* (2004) van fer un experiment interessant. Van fer créixer una soca d'*Escherichia coli* amb un medi ric de glucosa (150 mg l<sup>-1</sup>) i àcid glutàmic (150 mg l<sup>-1</sup>). Van sotmetre els cultius líquids a agitació, amb la particularitat que una capa d'oli cobria el medi líquid i prevenia l'entrada d'oxigen de l'aire. En els cultius, l'oxigen dissolt decreixia molt més ràpidament pel consum bacterià quan s'agitava que en aigua quieta, plasmant la importància de l'augment de la difusió turbulenta dins l'aigua, ja que no hi havia intercanvi amb l'aire. Els nivells de turbulència eren alts, de fins a 45 cm<sup>2</sup> s<sup>-3</sup>, i els cultius amb agitació augmentaven 3,55 vegades el seu metabolisme. Els substrats tenien un pes molecular de ca. 180 i una difusivitat de ca. 6·10<sup>-6</sup> cm<sup>2</sup> s<sup>-1</sup>. Considerem una mida dels bacteris relativament gran d'1 µm de diàmetre. Si es fan els càlculs amb les Eq. 3-8, es veu que el *Sh* és 1,05, un flux del solut cap als bacteris de només un 5% més alt respecte de la difusió molecular. La natació dels bacteris tampoc no pot explicar aquests resultats. Suposant que els bacteris nedessin a una velocitat de 30 µm s<sup>-1</sup>, el *Sh* només seria de menys d'1,01 i, en qualsevol cas, els

bacteris poden nedar tant en agitació com en aigua quieta i, per tant, la natació no hauria de representar cap diferència entre ambdues condicions. Per tant, ens trobem amb uns resultats inexplicables.

El que sí que s'ha observat sovint en experiments amb cultius i organismes marins és la formació de filaments i agregats (Schuster i Herndl, 1995, Malits *et al.*, 2004). A Malits *et al.* (2004) els agregats van arribar a uns 50 µm de diàmetre. Aquests agregats hidrodinàmicament poden actuar com una partícula única, però ara de dimensions molt més grans que no pas les cèl·lules individuals que el componen i, així, poden prendre molt avantatge de l'Eq. 3, on el nombre de *Pe* s'escala amb el quadrat del radi de la partícula. Això augmenta significativament el *Sh* i, per tant, el flux de soluts cap a les cèl·lules. Si fem els càlculs per l'experiment de Bergstedt *et al.* (2004) considerant partícules de 50 µm, llavors tenim un *Sh* de 4,01, molt proper al 3,55 que s'observa experimentalment. Per tant, segurament els bacteris, activament o passivament, formen agregats sota determinades condicions hidrodinàmiques, cosa que els pot afavorir molt en la captació de soluts.

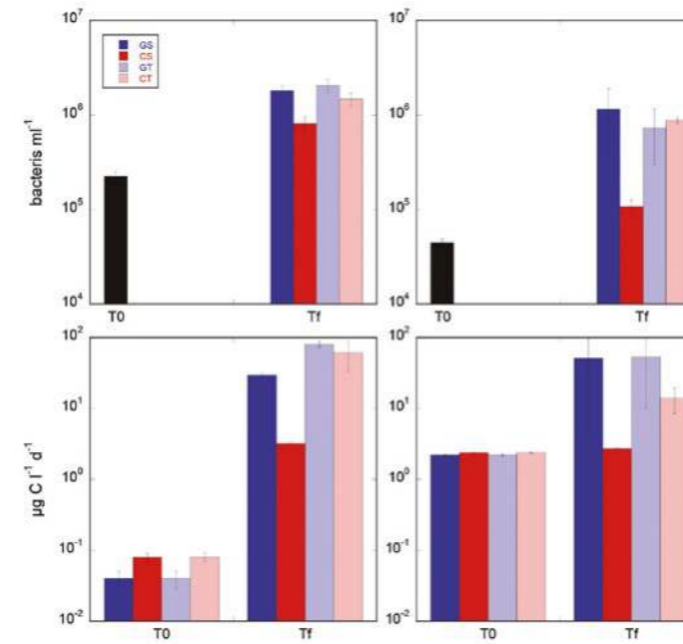
Per tal de validar la hipòtesi que els bacteris poden beneficiar-se directament de la turbulència, ja sigui a l'hora d'adquirir substàncies d'alt pes molecular o bé incrementant la seva mida efectiva, vam dur a terme experiments amb comunitats naturals de bacteris marins. Vam realitzar incubacions de bacteris marins, afegint-hi o bé glucosa o bé cel·lulosa com a font de carboni. Les incubacions les vam fer tant en aigua quieta com en nivells de turbulència de 5·10<sup>-3</sup> cm<sup>2</sup> s<sup>-3</sup> o 5·10<sup>-2</sup> cm<sup>2</sup> s<sup>-3</sup>. En aquestes condicions l'efecte teòric de la turbulència és de 0,24% i 0,43% per a la glucosa i d'entre 0,97% i 1,71% per a una cel·lulosa de 1.000 monòmers.

### Material i mètodes

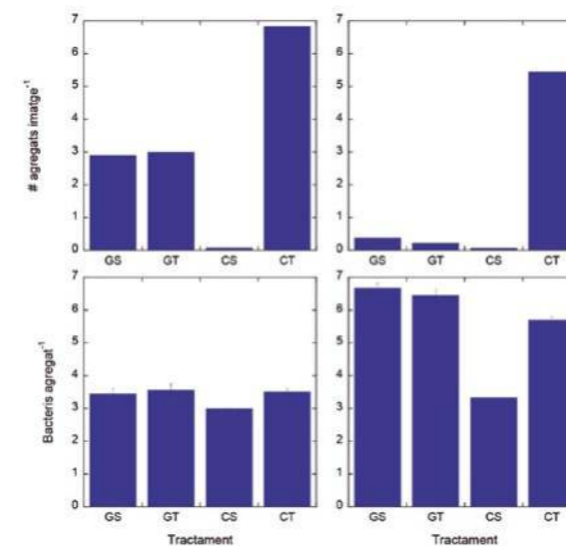
Es va agafar aigua subsuperficial d'una zona costanera del litoral mediterrani (41°22'23"N, 2°12'58"E) en contenidors de 25 l de polietilè netejats amb àcid clorhídric 10%, aigua ultrapura i aigua de mostra. En menys d'1 h des del mostreig, al laboratori l'aigua es va filtrar per 0,8 µm amb filtres de policarbonat. L'aigua experimental consistia en aigua de mar artificial (aigua ultrapura amb NaCl afegit a una concentració final del 35‰), a la qual s'afegia l'inòcul de l'aigua amb bacteris a raó de 10% (v/v). També s'hi va afegir 0,038 mg l<sup>-1</sup> de

Na<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub> i 0,238 mg l<sup>-1</sup> de NH<sub>4</sub>Cl. Els tractaments eren la font de carboni (G: glucosa a 0,5 mg l<sup>-1</sup>; C: cel·lulosa) i si es va sotmetre a turbulència (T) o no (S). Cada combinació constava de contenidors diferents com a rèpliques. En el primer experiment (Exp#1) vam utilitzar un nivell alt de turbulència (5·10<sup>-2</sup> cm<sup>2</sup> s<sup>-3</sup>) i la concentració de cel·lulosa era d'1,75 mg l<sup>-1</sup>. En el segon (Exp#2) el nivell de turbulència era més baix (5·10<sup>-3</sup> cm<sup>2</sup> s<sup>-3</sup>) i la concentració de cel·lulosa era de 0,5 mg l<sup>-1</sup>. El volum dels contenidors cilíndrics era de 2 l. El nivell baix correspon a una turbulència al voltant de la mitjana que es troba en la capa de barreja superficial del mar, mentre que el valor alt correspon a una tempesta en aquesta capa.

La turbulència es va generar mitjançant un sistema de reixeta vertical oscil·lant descrit anteriorment a Guadayol *et al.* (2009) en una càmera experimental a temperatura controlada i a les fosques. Les incubacions van durar uns 4 dies. A l'inici i al final de les incubacions es va mirar la producció bacteriana amb el mètode de la incorporació de leucina radioactiva (Kirchman *et al.*, 1985). També es van agafar mostres per enumeració de bacteris fent servir la tècnica de Porter i Feig (1980) i mitjançant un microscopi d'epifluorescència Olympus BX 61. De les mostres de microscòpia es van obtenir imatges amb una càmera Olympus DP72 a partir de les quals vam comptar agregats bacterians i el nombre de bacteris per agregat.



↑ Figura 4. Abundància (dalt) i producció (baix) bacterianes en l'Exp#1 (esquerra) i l'Exp#2 (dreta). S'hi representen la concentració inicial (T0) i les concentracions finals (Tf) dels diferents tractaments (GS: glucosa, quiet; GT: glucosa, turbulència; CS: cel·lulosa, quiet; CT: cel·lulosa, turbulència). Les barres d'error són 1 error estàndard. En el cas de les d'abundància només se'n va fer una mostra única inicial.



↑ Figura 5. Nombre mitjà d'agregats per imatge (filera superior) i nombre mitjà de bacteris per agregat (filera inferior) per a cadascun dels tractaments al final de l'Exp#1 (esquerra) i l'Exp#2 (dreta).

### Resultats

La concentració de bacteris augmenta en tots els tractaments i experiments (Figura 4). En el cas dels tractaments S la concentració final és una mica més gran en els tractaments amb glucosa que amb cel·lulosa, segurament perquè la glucosa és un compost fàcilment degradable, mentre que en el cas de la cel·lulosa els bacteris han de trencar les cadenes, generalment amb ectoenzims, abans de poder catabolitzar els monòmers. En canvi, els tractaments amb turbulència afavoreixen més el creixement dels bacteris sobre cel·lulosa que sobre glucosa, en relació amb els tractaments amb aigua quieta.

La producció bacteriana reproduceix el mateix patró que la concentració (Figura 4), tot i que l'efecte de la turbulència en el tractament amb cel·lulosa hi és més pronunciat. En tots els casos es formen agregats (Figura 5), però és justament en el tractament CT on el nombre d'agregats és significativament més gran. El nombre de cèl·lules per agregat també és més gran amb turbulència en el cas de la cel·lulosa, sobretot en l'Exp#2.

Els resultats dels efectes es troben resumits a la Taula 1. Es pot observar que els efectes del tractament T en relació amb el tractament S sempre són més grans pel cas de la cel·lulosa que pel de la glucosa, encara que no sempre els efectes s'escalin amb la turbulència aplicada. Si es fan servir aquestes dades, després d'una normalització per transformació logarítmica, per a una anàlisi estadística de model lineal general fent servir el nivell de turbulència com a variable contínua i el substrat com a variable categòrica, s'observa que només el substrat resulta significatiu ( $p < 0,05$ ), essent l'efecte més gran per a la cel·lulosa. Amb totes les dades surt que l'efecte de la turbulència respecte de l'aigua quieta és, de mitjana, 8,13 per a la cel·lulosa i d'1,03 per a la glucosa.

▼ Taula 1. Relació entre el resultat del tractament amb turbulència dividit pel resultat del tractament amb aigua quieta que podria relacionar-se amb els *Sh* teòrics. Les dades estan sumariades pels diferents paràmetres mesurats i detallats pel tractament del solut i el nivell de turbulència usat.

Paràmetre	Solut	Nivell de turbulència (cm <sup>2</sup> s <sup>-3</sup> )	
		(Exp#2) 5·10 <sup>-3</sup>	(Exp#1) 5·10 <sup>-2</sup>
Abundància	Glucosa	0,63	1,14
	Cel·lulosa	8,09	1,81
Producció	Glucosa	1,05	2,72
	Cel·lulosa	5,14	19,11
Nombre agregats	Glucosa	0,58	1,03
	Cel·lulosa	77,86	85,38
Mida agregats	Glucosa	0,97	1,03
	Cel·lulosa	1,71	1,17

## Discussió

Els resultats, a grans trets, conformen amb la hipòtesi inicial que la turbulència pot afectar el creixement dels bacteris de manera diferencial depenent de la difusivitat del solut que es faci servir. El fet que els resultats no s'escalin ben bé amb el nivell de turbulència segurament és degut al fet que els dos experiments no s'han fet en les mateixes condicions inicials de població bacteriana, nutrients disponibles, etc. Segurament que si haguéssim fet servir nivells molt més alts de turbulència, els efectes s'haurien vist més clars. També és obvi que la diferència mitjana dels efectes entre turbulència i aigua quieta de 8,13 no es pot explicar simplement per la diferència de difusivitat de solut i s'ha de deure a l'increment del nombre d'agregats i la mida d'aquests agregats. Per tant, la resposta final de la comunitat bacteriana al pes molecular del substrat és complexa i depèn també d'altres canvis fisiològics i morfològics que passen en aquestes condicions, la relació causa-efecte de les quals no és fàcil de destriar. Potser el paràmetre que més directament s'apropa al significat del nombre de Sherwood seria la producció bacteriana, que ha de dependre directament de la incorporació de soluts. En aquest cas veiem (Taula 1) que els valors sí que augmenten amb el nivell de turbulència. Els valors per la glucosa al nivell baix de turbulència és d'1,0455, mentre que el valor teòric era d'1,0024. Per aconseguir el valor experimental amb els càlculs de *Sh*, hem de tenir una mida de partícula d'uns 9 µm.

Aquesta mida sembla més gran que els agregats que veiem que es formen, però queda dins d'un ordre factible. En el cas de la glucosa al nivell alt de turbulència, necessitariem mides de partícula de 360 µm, que no hem vist en cap cas. Per tant, hi ha d'haver altres factors, conjuntament amb la turbulència, que estiguin afavorint la producció en aquestes condicions. En el cas de la cel·lulosa ens trobem que també podem jugar amb la incògnita de la difusivitat, ja que la llargada de les cadenes no és constant. Ajustant la mida de 9 µm que hem obtingut per a la glucosa, necessitariem una difusivitat de la cel·lulosa d'1,75·10<sup>-10</sup> cm<sup>2</sup> s<sup>-1</sup>. Això implicaria cadenes de cel·lulosa d'1,84·10<sup>10</sup> monòmers, molt més grans que les cadenes d'uns 100.000 monòmers que podrien ser possibles. Per tant, altra vegada, hi ha mecanismes, segurament biològics, que d'una manera o altra interaccionen amb els processos físics teòrics per produir aquests efectes de la turbulència sobre la captació de soluts i el creixement d'organismes tan petits com els bacteris, tenint en compte, això sí, que la difusivitat del solut hi té un efecte molt important.

També s'ha de tenir en compte que la majoria de càlculs teòrics es basen en assumpcions i aproximacions i, per tant, es fa difícil de saber-ne la semblança de la realitat. Per posar alguns exemples, l'aproximació de considerar partícules esfèriques, o no considerar desviacions de l'aigua respecte a un fluid newtonià, o la impossibilitat de tenir solucions analítiques per a *Sh* en fluxos complexos o en situacions

combinades de flux i natació d'organismes, generen una gran incertesa teòrica. De fet, els càlculs dels nombres de Sherwood que hem fet servir s'apliquen a un cisallament constant, que no és necessàriament cert en una turbulència isotròpica desenvolupada com la que hem simulat en els experiments. Tot plegat sense tenir en compte que la comprensió de la turbulència a les escales de dissipació segueix essent una de les fronteres del coneixement en física i, per tant, no acaba d'estar resolta ni contrastada. Tenint en compte aquestes incerteses i la complexitat fisiològica i dels camps biogeoquímics que els organismes es troben, és realment sorprenent que els resultats experimentals i els teòrics presentin, a grans trets, els mateixos patrons, malgrat no estar escalats en els seus valors absoluts. Per posar un exemple de tot el que hi ha encara per treballar en aquest camp, es pot mencionar la barreja que poden generar petits organismes a l'aigua amb la seva natació individual o conjunta (Dabiri, 2010), un aspecte que fins fa ben poc era descartat des del punt de vista teòric.

L'afavoriment del creixement dels bacteris per la turbulència és, doncs, molt rellevant en sistemes artificials, com bioreactors, plantes de tractament d'aigües, etc., que poden presentar alts nivells de turbulència i de compostos orgànics d'alt pes molecular. En el mar hauria de ser rellevant en condicions on els compostos d'alt pes molecular fossin majoritaris, com pot ser just després de creixements algals massius o a prop d'emissaris submarins o en situacions de turbulència molt elevada. Però, en qualsevol cas, petits increments del metabolisme i creixement bacterià deguts a la turbulència poden tenir grans efectes en els cicles biogeoquímics globals, especialment del carboni, ja que els bacteris en són actors principals.

## Agraïments

Aquest treball ha estat possible gràcies als projectes de recerca ADEPT (CTM2011-23458) i ANIMA (CTM2015-65720-R) del Ministeri d'Economia i Competitivitat del Govern espanyol. Agraïm a I. Marín, C. Marrasé i M. M. Sala la participació en els experiments. A la memòria de Jorge Wagensberg, que ens ha deixat frases tan brillants com la del títol d'un dels seus llibres: *Si la natura és la resposta, quina era la pregunta?*

## Bibliografia

- BERGSTEDT, M. S. [et al.] (2004) «Effects of small scale fluid motion on bacterial growth and respiration». *Freshwater Biol.* 49: 28–40.
- CONFER, D. R.; LOGAN, B.E. (1991). «Increased bacterial uptake of macromolecular substrates with fluid shear». *Appl Environ Microbiol.*, 57: 3093–3100.
- DABIRI, J. O. (2010). «Role of vertical migration in biogenic ocean mixing». *Geophys. Res. Letters*, 37: L11602.
- GUADAYOL, Ò. [et al.] (2009). «Evaluation of oscillating grids and orbital shakers as means to generate isotropic and homogeneous small-scale turbulence in laboratory enclosures commonly used in plankton studies». *Limnol. Oceanogr. Meth.*, 7: 287–303.
- JIAO, N. [et al.] (2010). «Microbial production of recalcitrant dissolved organic matter: longterm carbon storage in the global ocean». *Nature Rev. Microbiol.*, 8: 593–599.
- KARP-BOSS, L. [et al.] (1996). «Nutrients fluxes to planktonic osmotrophs in the presence of fluid motion». *Oceanogr. mar. Biol. Annu. Rev.*, 34: 71–107.
- KIRCHMAN, D. L. [et al.] (1985). «Leucine incorporation and its potential as a measure of protein synthesis by bacteria in natural aquatic systems». *Appl. Environ. Microbiol.*, 49: 599–607.
- LOGAN, B. E.; KIRCHMAN, D. L. (1991). «Uptake of dissolved organics by marine bacteria as a function of fluid motion». *Mar Biol.*, 111: 175–181.
- MALITS, A. [et al.] (2004). «Effects of small-scale turbulence on bacteria: A matter of size». *Microb. Ecol.*, 48: 287–299.
- MOESENEDER, M. M.; HERNDL, G. J. (1995). «Influence of turbulence on bacterial production in the sea». *Limnol. Oceanogr.*, 40: 1466–1473.
- PETERS, F. [et al.] (1998). «Effects of turbulence on bacterial growth mediated through food web interactions». *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 172: 293–303.
- PETERS, F.; MARRASÉ, C. (2000). «Effects of turbulence on plankton: an overview of experimental evidence and some theoretical considerations». *Mar Ecol Prog Ser.*, 205: 291–306.
- PORTER, K. G.; FEIG, Y. S. (1980). «The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora». *Limnol. Oceanogr.*, 25: 943–948.
- SHUSTER, S.; HERNDL, G. J. (1995). «Formation and significance of transparent exopolymeric particles in the northern Adriatic Sea». *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 124: 227–236.
- SON, K. [et al.] (2015). «Live from under the lens: exploring microbial motility with dynamic imaging and microfluidics». *Nature Rev. Microbiol.*, 13: 761–775.
- TAYOR, J. R.; STOCKER, R. (2012). «Trade-off of chemotactic foraging in turbulent water». *Science*, 338: 675–679.
- TENNEKES, H.; LUMLEY, J. L. (1972). *A first course in turbulence*. Cambridge: MIT Press.



# De retroalimentacions dependents d'escala a competició de llarg abast: una breu revisió dels mecanismes de formació de patrons en ecosistemes àrids

Ricardo Martínez-García<sup>1,2</sup>, Cristóbal López<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Department of Ecology and Evolutionary Biology, Princeton University, Princeton NJ 08544, Estats Units d'Amèrica.

<sup>2</sup> ICTP - South American Institute for Fundamental Research.

<sup>3</sup> IFISC, Instituto de Física Interdisciplinar y Sistemas Complejos, (CSIC-UIB).

Correspondència: Ricardo Martínez-García, ICTP - South American Institute for Fundamental Research, Rua Dr. Bento Teobaldo Ferraz 271, Bloco 2 - Barra Funda 01140-070 São Paulo, SP Brazil. Adreça electrònica: ricardom@ictp-saifr.org.

DOI: 10.2436/20.1501.02.179  
ISSN (ed. impresa): 0212-3037  
ISSN (ed. digital): 2013-9802  
<http://revistes.iec.cat/index.php/TSCB>  
Rebut: 04/01/2018  
Acceptat: 03/04/2018

## Resum

Els patrons de vegetació són abundants en ecosistemes àrids i semiàrids, però la forma en què es formen no queda clara. Una de les teories més esteses sosté l'existència de retroalimentacions dependents d'escala (SDF, en anglès) en les interaccions entre plantes i entre plantes i aigua. Les distàncies curtes estan dominades per interaccions facilitadores, mentre que les interaccions competitives dominen a escales més grans. Aquestes retroalimentacions generen distribucions de l'aigua espacialment inhomogènies que, en última instància, generen l'aparició de patrons de vegetació. Tot i que la presència d'interaccions facilitadores i competitives és clara, sovint són difícils de deslligar en el camp i, per tant, la seva rellevància en la formació de patrons de vegetació encara és discutible. En aquest article revisem els processos biològics que s'han proposat per explicar la formació del patró en els ecosistemes àrids i com s'han implementat en models matemàtics. Es conclou l'article discutint l'existència d'estructures similars en diferents sistemes biològics i físics.

## Introducció

L'autoorganització és ubiqüa en la natura. Se'n poden trobar exemples a qualsevol escala espaciotemporal, des dels microbis fins a paisatges sencers, i en organismes tant mòbils com sèssils (Solé i Bascompte, 2006). Un dels casos més extensament estudiats és el de la formació de patrons de vegetació en ecosistemes àrids, en què l'ordre sorgeix a escales molt grans i sota diferents condicions biòtiques (espècies vegetals) i abiòtiques (tipus de sòl). La formació de patrons en sistemes biològics sovint és una resposta als estressors externs (Meron, 2018) i, per tant, les estructures emergents contenen informació important sobre els processos físics i biològics subjacents. És per això que els canvis en els patrons vegetals han estat proposats teòricament com un indicador precoç de desertificació i pèrdua de biomassa vegetal (Scheffer i Carpenter, 2003; Rietkerk *et al.*, 2004), així com una mesura indirecta de la resposta dels ecosistemes a canvis en l'entorn (Siteur *et al.*, 2014).

Tot i la gran varietat de regions en què s'han identificat patrons de vegetació (vegeu-ne revisions a Borgogno *et al.*, 2009; Deblauwe *et al.*, 2008; Rietkerk i van de Koppel, 2008), les mateixes formes es troben consistentment arreu; principalment, la vegetació forma taques intercalades amb zones de sòl nu, així com patrons laberíntics de vegetació i sòl i una capa de vegetació gairebé homogènia escampada amb llacunes de sòl nu (Figura 1). En els últims anys, un nombre creixent d'estudis teòrics han proposat una gran varietat de mecanismes per explicar l'aparició de patrons de vegetació. Tot i que alguns d'aquests models utilitzen un enfocament individual i explícit en l'espai, en el qual cada planta es modelitza com una entitat discreta (De Angelis i

## From scale-dependent feedbacks to long-range competition alone: a short review on pattern-forming mechanisms in arid ecosystems

### Abstract

Vegetation patterns are abundant in arid and semiarid ecosystems, but how they form remains unclear. One of the most extended theories lies in the existence of scale-dependent feedbacks (SDF) in plant-to-plant and plant-water interactions. Short distances are dominated by facilitative interactions, whereas competitive interactions dominate at larger scales. These feedbacks shape spatially inhomogeneous distributions of water that ultimately drive the emergence of patterns of vegetation. Even though the presence of facilitative and competitive interactions is clear, they are often hard to disentangle in the field, and therefore their relevance in vegetation pattern formation is still disputable. Here, we review the biological processes that have been proposed to explain pattern formation in arid ecosystems and how they have been implemented in mathematical models. We conclude by discussing the existence of similar structures in different biological and physical systems.

Yurek, 2017), la majoria utilitza un enfocament continu en el qual la biomassa de la vegetació es descriu com un camp continu que evoluciona en l'espai i el temps d'acord amb una equació diferencial en derivades parcials (PDE, en anglès). L'objectiu d'aquesta revisió és discutir les diferents implementacions d'aquesta última família de models.

Des d'un punt de vista matemàtic, les descripcions basades en PDE es poden agrupar en dues categories principals: (i) models de tipus Turing que descriuen explícitament la dinàmica de l'aigua i la vegetació amb un parell de PDE acoblats, i (ii) models nuclears (*kernel-based models*, en anglès) que descriuen la dinàmica de la vegetació utilitzant una única equació integral-diferencial en derivades parcials (Borgogno *et al.*, 2009). Des d'una perspectiva més biològica, la primera classe explica l'existència de retroalimentacions positives i

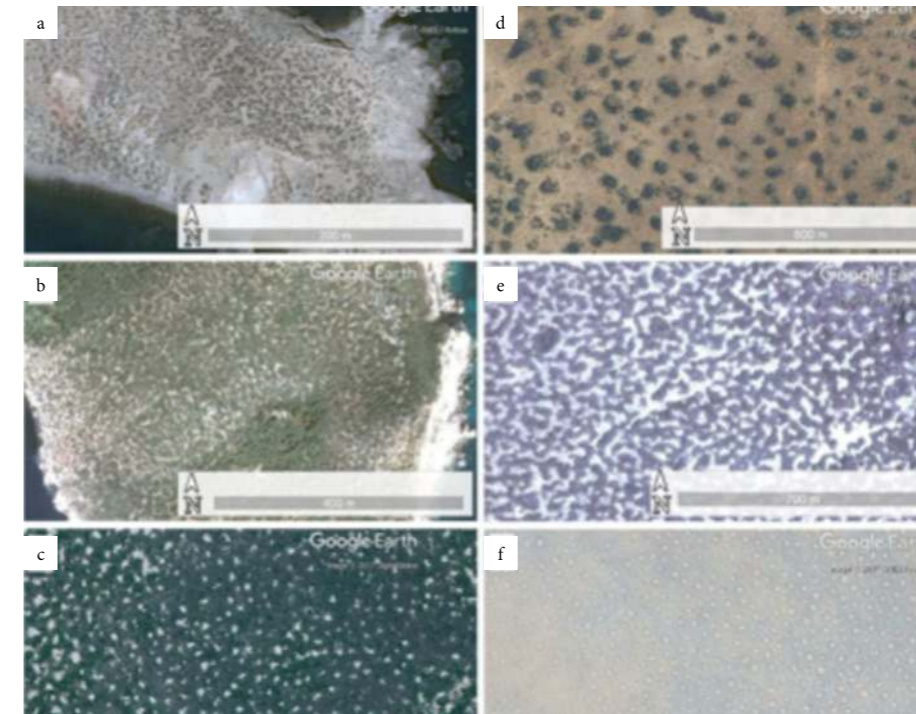


Figura 1. Imatges aèries de patrons de vegetació representatius. Imatges: Google, DigitalGlobe i CNES Airbus. a) Patró de punts a les illes Chafarinas (Espanya); 35° 10'44,73" N, 2° 26'26,54" W; b) patró del laberint a l'arxipèlag de Cabrera (Espanya); 39° 10'45,87" N, 2° 57'55,73" E; c) patró de buits a la República del Níger; 13° 11'29" N, 1° 15'9,07" E; d) patró de taques al Txad; 11° 52'9,52" N, 15° 59'42,7" E; e) patró de laberint a la República del Níger; 13° 6'8,29" N, 213° 19,12" E (Bailey 2011); f) cercles de fades al desert de Namíbia; 24° 57' S 15° 55' E.

negatives entre l'aigua i la vegetació, mentre que en la segona aquestes retroalimentacions s'incorporen implícitament en l'existència d'interaccions competitives i/o facilitadores entre plantes. Els models més sofisticats inclouen processos addicionals, com ara les interaccions entre la vegetació i altres organismes (Bonachela *et al.*, 2015; Tarnita *et al.*, 2017; Pringle i Tarnita, 2017), topografia paisatgística (Klausmeier, 1999; Von Hardenberg *et al.*, 2001), i diferents fonts estocàstiques que poden tenir efectes importants sobre el patró de vegetació. Per exemple, canvis aleatoris en les condicions ambientals poden provocar l'aparició de distribucions regulars de vegetació (Ridolfi *et al.*, 2011; D'Odorico *et al.*, 2006b), mentre que fluctuacions demogràfiques incrementen el ventall de condicions en què es pot formar el patró (Martínez-García, Calabrese i López, 2013; Butler i Goldenfeld, 2009).

## Models de tipus Turing de la dinàmica aigua-vegetació

El 1952, Turing va mostrar en el seu treball pioner sobre la morfogènesi que una interacció

Klausmeier (1999). Tot i que es va formular inicialment per descriure la formació de ratlles de vegetació en paisatges inclinats, es pot ampliar a terrenys plans (Kealy i Wollkind, 2012). El parell de PDE acoblades proposat és:

(Eq. 1a)

$$\frac{\partial W}{\partial t} = P - LW - RG(W)F(V)V + D_w \nabla^2 W,$$

(Eq. 1b)

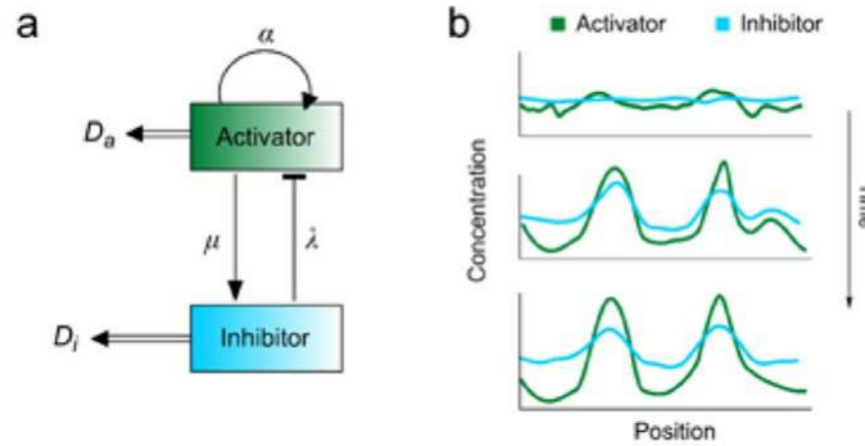
$$\frac{\partial V}{\partial t} = RJG(W)F(V)V - MV + D_v \nabla^2 V,$$

en què  $W(x, y; t)$  i  $V(x, y; t)$  representen les densitats bidimensionals d'aigua del sòl i de biomassa vegetal, respectivament. Per simplificar la notació hem omès la dependència espacial i temporal en ambdós camps. A l'Eq. 1a, l'aigua se subministra contínuament a una velocitat de precipitació  $P$  i es perd per evaporació a una taxa  $L$  i per l'absorció local per part de les plantes. L'absorció de l'aigua està modelada pel terme  $RG(W)F(V)V$ , en què  $R$  és la taxa d'absorció de la planta,  $G(W)$  descriu com el creixement de la planta canvia amb la disponibilitat d'aigua, i  $F(V)$  és una funció creixent que representa la retroalimentació positiva en la infiltració de l'aigua deguda a la presència de vegetació. Finalment, l'aigua difon amb un coeficient de difusió  $D_w$ . A l'Eq. 1b, la biomassa de vegetació té un terme de creixement que depèn de la presència d'aigua i un de mortalitat  $M$  que és independent de la densitat.  $J$  és el rendiment de la biomassa vegetal per unitat d'aigua consumida. En el model original, per simplicitat es trien funcions lineals tant per a la taxa d'absorció de la planta com per a la resposta de les plantes a l'aigua:  $G(W)=W$  i  $F(V)=V$ . Tanmateix, es poden utilitzar moltes altres aproximacions. Per exemple, usant funcions de saturació que donarien lloc a un terme de creixement logístic per a la biomassa vegetal. Finalment, el terme de difusió amb un coeficient de difusió  $D_v$  representa la dispersió de plantes mitjançant la disseminació de llavors.

Una característica compartida per tots els models d'aquesta classe és l'existència d'una retroalimentació dependent de l'escala (SDF, en anglès) que actua de manera similar al principi d'activació-inhibició de Turing. S'han estudiat diverses retroalimentacions positives entre vegetació i aigua (Meron, 2016; Meron, 2018). Per exemple, a les Eq. 1 el creixement de la vegetació augmenta la infiltració de l'aigua a través de la funció  $F(V)$  i, així, estimula el crei-

d'activació-inhibició entre dos productes químics, en conjunció amb les diferències en els seus coeficients de difusió, pot conduir a la formació d'una distribució espacial inhomogènia de les dues substàncies (Turing, 1952). En el model original de Turing, la substància activadora s'autoreplica a través d'una reacció autocatalítica mentre que una segona substància inhibeix la producció de l'activador i, per tant, n'equilibra la concentració (Figura 2a). Per tal que emergeixi un patró, l'inhibidor ha de difondre's més ràpidament que l'activador, de manera que n'inhibeix la producció a escales llargues, a la vegada que confina la concentració de l'activador localment (vegeu la Figura 2b per a una representació 1D). Aquest principi d'inhibició-activació és, doncs, dependent de l'escala: les retroalimentacions positives dominen a escales curtes, i les negatives, a les més grans.

En el nostre context, la vegetació actua com l'activador autoreplicador, mentre que, com que l'aigua és un recurs limitat, la seva escassetat actua com a inhibidor del creixement vegetatiu. Per discutir aquesta família de models, ens centrarem en el treball fundacional de



↑ Figura 2. Principi de Turing. a) Esquema del principi d'inhibició-activació de Turing. L'activador, amb coeficient de difusió  $D_a$ , produeix l'inhibidor a una taxa  $\mu$  i s'autoreplica a una taxa  $\alpha$  a través d'una reacció autocatalítica. L'inhibidor degrada l'activador a velocitat  $\lambda$  i es difon a una taxa  $D_i > D_a$ ; b) esquema del procés de conformació de patrons en un sistema unidimensional.

xement de més vegetació a escala curta. En conjunt, l'efecte de les retroalimentacions positives, independentment del mecanisme que representin, és millorar la disponibilitat d'aigua en zones més poblades. Les retroalimentacions negatives, en canvi, representen un augment del consum d'aigua provocat pel creixement de la vegetació, que inhibeix un major creixement de la biomassa. Com que la dispersió de plantes es dona a escales molt més curtes que la difusió d'aigua (Rietkerk *et al.*, 2002), les retroalimentacions negatives es produeixen a una escala espacial molt més gran ( $D_w \gg D_v$ ).

Donada la semblança entre el mecanisme SDF i el principi d'activació-inhibició de Turing, els models de vegetació-aigua proporcionen el conjunt complet de patrons característics del model de Turing: a mesura que la precipitació, que és el paràmetre de control de l'aridesa de l'ecosistema, disminueix, la biomassa vegetal passa d'estar distribuïda de manera homogènia a organitzar-se deixant clapes de sòl nu, primer, després formant patrons laberíntics i, finalment, formant una matriu de taques intercalades amb sòl nu (Von Hardenberg *et al.*, 2001). A més, i depenent de les condicions inicials del model, també s'observen estructures anulars transitòries en el pas cap als patrons claps estacionaris (Meron *et al.*, 2004).

### Models espacialment no-locales: un enfocament basat en el nucli (kernel)

Els models de tipus Turing, en els quals s'inclou explícitament la dinàmica de l'aigua, permeten una identificació directa dels paràmetres del model amb els processos que representen. Alternativament, les retroalimentacions entre aigua i vegetació es poden descriure implícitament com a interaccions entre plantes. Això condueix a una nova classe de models que utilitzen una única equació en derivades parcials per descriure únicament la dinàmica espaciotemporal de la vegetació. Les interaccions planta-planta es produeixen en un rang finit i es representen mitjançant termes no-locales (integrals). Per tant, la dinàmica de la vegetació en qualsevol punt de l'espai depèn de la presència de vegetació en altres posicions. Les propietats d'aquest acoblament, per exemple si augmenta o inhibeix el creixement de les plantes així com el seu abast espacial, estan contingudes en una funció nuclear que anomenem  $G$ .

Els models basats en el nucli permeten una avaluació més directa dels mecanismes que intervien entre les interaccions planta-planta i el seu paper en la formació del patró a través de diferents opcions per a la funció nuclear. Es poden classificar depenent de com s'introdueixi el nucli en l'equació i els mecanismes que representa.

Models basats en el nucli amb interaccions competitives i facilitadores. Utilitzant arbres per il·lustrar nuclis dependents d'escala, l'abast de la facilitació sol estar determinat pel radi de la corona, mentre que el de la competència ho està per la longitud de l'arrel lateral (Figura 3a). El nucli es defineix sovint com l'addició de dues funcions gaussianes amb diferents amplades, de les quals la més ampla està invertida per tal d'incorporar l'abast més llarg de les interaccions competitives (D'Odorico *et al.*, 2006a) (Figura 3b). Donada l'analogia entre aquests nuclis i els que s'utilitzen per modelar processos neuronals, inclosa la formació de ratlles en el còrtex visual, aquests models també es denominen models neuronals (Murray, 2002).

Els models d'aquesta família es poden classificar segons si l'acoblament espacial (interaccions no-locales) s'introdueix en les equacions linealment (D'Odorico *et al.*, 2006a) o multiplicativament (Lefever i Lejeune, 1997). En el cas lineal més senzill, l'acoblament espacial s'afegeix a la dinàmica local:

(Eq. 2)

$$\frac{\partial V}{\partial t} = h(V) + \int_{\Omega} dx' dy' G(x', y'; x, y) [V(x', y') - V_0]$$

El primer terme al costat dret de l'Eq. 2 descriu la dinàmica local de la vegetació, és a dir, la dinàmica de  $V$  en una posició determinada i independentment de la quantitat de vegetació que l'envolta. El segon terme descriu l'acoblament espacial, és a dir, les interaccions entre la vegetació en una posició  $(x, y)$  i la resta del sistema, tal com denota la integral per tot l'espai  $(x', y') \in \Omega$ . Suposant isotropia espacial, la funció del nucli decau radialment amb la distància a la posició de la planta focal, i, per tant, es pot escriure com  $G(x', y'; x, y) = G(r; x, y)$ , en què  $(x, y)$  són les coordenades de la planta focal. En absència d'acoblament espacial, la densitat de vegetació augmenta o disminueix a cada punt de l'espai segons el signe d' $h(V)$ . Equivalentment, l'acoblament espacial pot tenir un efecte positiu o negatiu sobre el creixement de la vegetació segons el seu signe, que es determina tant pel senyal de la funció nuclear  $G$  (Figura 3b) com per la diferència entre la densitat de vegetació en una posició determinada,  $V(x', y')$ , i l'estat estacionari uniforme  $V_0$  (és a dir, el valor de densitat de vegetació tal que  $h(V_0) = 0$ ). La forma de la funció nuclear  $G$  és, doncs, responsable del creixement o la de-

gradació de les inhomogeneïtats en la distribució espacial de la vegetació.

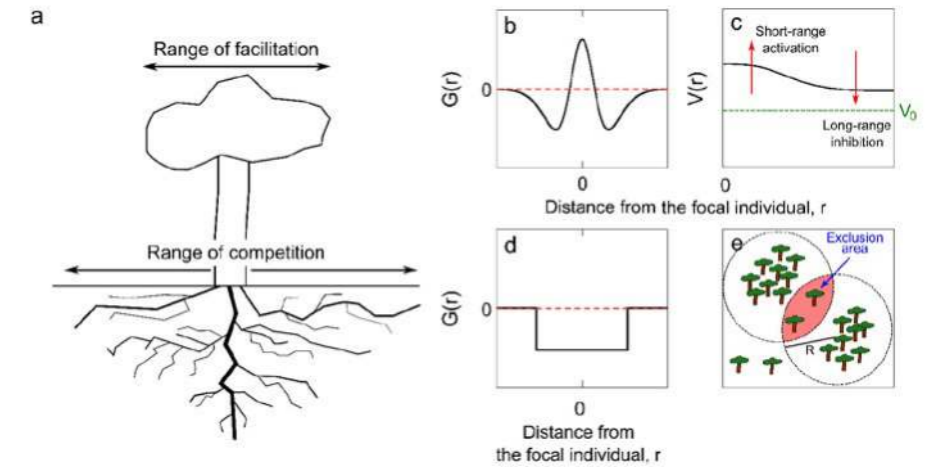
Suposant nuclis com el de la Figura 3b (positiu a prop i negatiu lluny de la planta focal), les perturbacions en la densitat de vegetació al voltant de  $V_0$  s'accentuen localment si són més grans que  $V_0$  i s'atenuen d'altra manera. Això comporta la pèrdua d'estabilitat de l'estat homogeni i l'aparició d'inhomogeneïtats en el sistema. Les interaccions inhibidores de llarg abast, juntament amb termes no lineals en el terme local  $h(V)$ , eviten el creixement indefinit de les perturbacions i estableixen el patró (Figura 3c). Finalment, tot i que els models neuronals imposen un límit superior a la densitat de la vegetació, permeten valors negatius de  $V$  que no tenen sentit biològic. Per evitar aquest problema, les integracions numèriques de l'Eq. 2 sempre inclouen un límit artificial a  $V = 0$ , de manera que la densitat de vegetació retorna a zero cada vegada que esdevé negativa.

Com a alternativa a limitar artificialment el domini de la densitat de vegetació, la modulació de l'acoblament espacial amb termes no lineals evita valors negatius per a la densitat de vegetació de forma natural. Aquest enfocament, que s'origina en el model pioner desenvolupat per Lefever i Lejeune (1997), descriu la dinàmica espaciotemporal de creixement i mort d'una sola espècie vegetal,

(Eq. 3)

$$\frac{\partial V}{\partial t} = F_1(V)F_2(V) - F_3(V),$$

on  $F_1$ ,  $F_2$  i  $F_3$  descriuen el creixement de la vegetació, les interaccions inhibidores entre plantes i amb l'ambient, i la pèrdua de vegetació, respectivament. Cadascuna d'aquestes tres funcions està modulada per termes integrals amb diferents funcions nuclears que actuen a diferents escales per explicar la naturalesa no-local de cada procés. Com que els autors ajusten l'escala de les interaccions inhibidores perquè sigui més gran que la de les positives, el model inclou un SDF amb facilitació de curt abast i competència de llarg abast. A més, com que cada funció  $F$  és modulada per la densitat local de vegetació, la variable  $V$  té un límit inferior natural i no pot prendre valors negatius. Partint d'aquest treball, altres models han introduït acoblaments espacials no lineals a través de termes integrals (Ruiz-Reynés *et al.*, 2017; Fernández-Oto *et al.*, 2014; Escaff *et*



↑ Figura 3. Propietats del model basat en nucli. a) Rang característic de facilitació, definit per la corona d'arbre, i de competència, definit per la longitud de l'arrel (Borgogno *et al.*, 2009); b) nucli utilitzat per representar facilitació de curt abast i competència de llarg abast; c) mecanisme d'inestabilitat que trenca la simetria en models amb interaccions facilitadores i competitives; d) nucli purament competitiu. Per als panells (b-d),  $G(r)$  representa la funció del nucli i  $V(r)$  la densitat de vegetació;  $r$  és la distància a l'individu focal; e) esquema de la formació d'àrees d'exclusió.

*al.*, 2015). N'hi ha que fins i tot han combinat un plantejament de tipus Turing amb interaccions no-locales (Gilad *et al.*, 2004).

Models basats en el nucli amb interaccions purament competitives. En els apartats anteriors hem invocat l'existència de SDF en les interaccions entre plantes per explicar la formació de patrons. Tanmateix, la competència i la facilitació solen actuar simultàniament i són difícils de deslligar (Barbier *et al.*, 2008). És més, alguns estudis han posat de relleu la importància de retroalimentacions negatives de llarg abast sobre la formació de patrons (Rietkerk i Van de Koppel, 2008; Van de Koppel *et al.*, 2006), suggerint que les retroalimentacions positives de curt abast podrien ser actors secundaris que augmenten en gran mesura la resolució de les taques. Seguint aquests arguments, es va proposar una família de models purament competitiu (Martínez-García *et al.*, 2013, 2014), amb l'objectiu de donar a conèixer un conjunt mínim de processos que podrien impulsar l'aparició de patrons de vegetació en zones àrides i ecosistemes semiàrids.

Acoblament espacial lineal no-local. Inspirada en els models basats en el nucli amb facilitació de curt abast i competència de llarg

abast discutits en apartats anteriors, la formulació més senzilla de models purament competitiu també té en compte un acoblament espacial lineal. Els models d'aquesta família es poden escriure com

(Eq. 4)

$$\frac{\partial V}{\partial t} = DV^2V + \beta V \left(1 - \frac{V}{V_{\max}}\right) + \lambda \int G(r; x, y) V(r, t) dr,$$

en què el primer terme a la dreta representa la disseminació de llavors de llarg abast. El segon és un terme de creixement logístic en què el factor de limitació de creixement  $(1 - V/V_{\max})$  representa la dispersió local de llavors i té en compte, per tant, la competència local per a l'espai;  $\beta$  és la taxa de producció de llavors. El tercer terme és l'acoblament espacial. Com que la funció del nucli  $G(r; x, y)$  només representa interaccions competitives, és per força una funció negativa;  $\lambda$  és un paràmetre positiu que controla la intensitat de la competència. A causa del terme lineal no-local,  $V$  pot prendre valors negatius i s'ha d'imposar un límit artificial a  $V = 0$  per a integracions numèriques de l'Eq. 4. Com que  $\lambda$  i  $V$  són sempre positius i  $G$  és negatiu, l'acoblament espacial sempre és negatiu i, per tant, representa una contribució a la pèrdua de biomassa. Una opció típica per al

nucli  $G$  és una funció de la coordenada de distància de tipus caixa invertida (Figura 3d). No obstant això, utilitzant una anàlisi d'estabilitat lineal de l'Eq. 4 es pot demostrar que molts altres nuclis indueixen la formació de patrons. Seguint aquest enfocament, la forma dels patrons, ja siguin laberints o clapes de vegetació, s'assembla als obtinguts en models de tipus Turing (Figura 4a, b).

**Interaccions espacials no-locales i no-lineals.** Alternativament, hom pot introduir interaccions no-locales de manera no-lineal, modulant ja sigui el creixement o la pèrdua de biomassa. En ambdós casos recuperem la mateixa seqüència de patrons. Primer discutirem el model amb un terme no-local introduït a Martínez-García *et al.* (2013), que assumeix que el creixement de la població segueix una seqüència de producció de llavors, dispersió local i establiment, i que la població disminueix a un ritme constant,

$$(Eq. 5) \quad \frac{\partial V}{\partial t} = P_E(\bar{V}, \delta)\beta V(1 - V) - \alpha V,$$

en què  $\beta$  és la taxa de producció de llavors,  $\delta$  és el paràmetre d'intensitat de competència i  $\bar{V}(x, y, t)$  és la densitat mitjana de vegetació al voltant de la posició focal  $(x, y)$ , que anomenarem densitat de vegetació no-local a continuació. Es calcula com:

$$(Eq. 6) \quad \bar{V}(x, y; t) = \int g(r; x, y)V(r, t)dr.$$

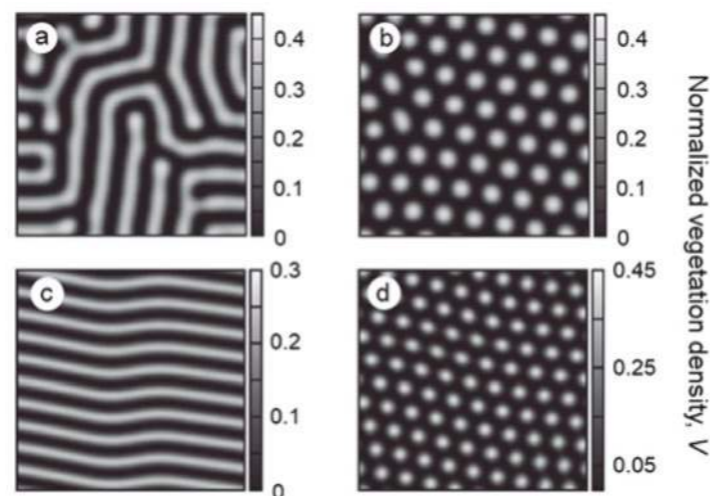
Cal remarcar aquí la diferència entre la funció del nucli  $g$  a l'Eq. 6 i les funcions nuclears  $G$  definides prèviament. En tots dos casos, ens hi referim com a funcions nuclears perquè entren a la integral de l'equació, però representen diferents magnituds. La funció  $G$  conté informació sobre interaccions entre plantes en funció de la distància entre elles, i pot representar facilitació si és positiva i competència si és negativa (Figura 3b). Per contra,  $g$  només defineix una àrea d'influència d'una planta focal, típicament determinada per l'escala característica de la funció,  $R$ , i per com aquesta influència canvia en l'espai. Podem utilitzar la longitud típica de les arrels multiplicada per dos com una primera aproximació de  $R$ , però

calen mesures empíriques per determinar el rang en el qual els individus d'una espècie de planta determinada poden influir en els seus veïns. Per tant,  $g$  sempre és una funció positiva normalitzada a 1, independentment de la naturalesa de les interaccions considerades en el model. Finalment, ens limitarem aquí a casos isotròpics en què la funció del nucli només depèn de la distància radial de la planta focal.

Mentre que la pèrdua de vegetació se suposa que es produeix a una taxa constant  $\alpha$ , el creixement de la població es modelitza a través d'una seqüència de producció de llavors, dispersió local i establiment. Matemàticament, això es representa amb tres factors que contribueixen al primer terme a la dreta de l'Eq. 5. Inicialment, les plantes produeixen llavors a una taxa constant  $\beta$ ; si assumíssim que cada llavor s'estableix i dona lloc a una nova planta, llavors el creixement de la biomassa estaria representat únicament per un terme  $\beta V$ . Tanmateix, el model considera dos mecanismes competitius que actuen després de la producció de llavors. El primer és la dispersió local de llavors i la competència per l'espai. Seguint el raonament de l'Eq. 4, assumim que la disponibilitat d'espai limita la densitat màxima en cada punt de l'espai a un valor màxim  $V_{\max}$ . Per simplicitat, aquest valor màxim es pot reescalar de manera que  $V_{\max}$  sigui 1, i la proporció d'espai disponible en una posició  $x, y$  sigui

$1 - V(x, y; t)$ . Això explica el factor  $1 - V(x, y; t)$  que limita el creixement a l'Eq. 5. El segon mecanisme és la competència pels recursos vehiculada per la probabilitat d'establiment de plantes. El model assumeix que una vegada s'han superat les limitacions d'espai, les llavors han de superar la competència amb plantes ja establertes pels recursos, principalment d'aigua. Aquest procés s'introdueix amb un terme de probabilitat d'establiment,  $P_E$ . Com que la captació d'aigua la fan les arrels,  $P_E$  és una funció de la densitat de vegetació modulada pel paràmetre de força de competència,  $\delta$ , que representa bàsicament la limitació per recursos. Això vol dir que en condicions d'abundància d'aigua ( $\delta = 0$ ), la competència per l'aigua no és intensa i  $P_E$  és 1, mentre que en paisatges extremadament àrids ( $\delta \rightarrow \infty$ ) les noves plantes no poden establir-se. A més, poblacions més denses també representen escenaris més competitius, de manera que la probabilitat d'establiment disminueix amb una creixent densitat de vegetació:

$$(Eq. 7) \quad \left(\frac{\partial P_E}{\partial \bar{V}}\right) < 0.$$



† Figura 4. Patrons generats per models basats en nucli amb interaccions purament competitives en el terme de mortalitat. Les interaccions no-locales entren linealment (a, b) o no linealment (c, d) en el model. Dades de simulació i parametrització com a Martínez-García *et al.* (2014).

Una descripció completa del model necessita especificar la funció del nucli  $g$  i la probabilitat d'establiment  $PE$ . Tanmateix, amb aquesta formulació general ja es pot demostrar l'existència de patrons, sempre que la influència de les plantes en la competència pels recursos (és a dir, la forma de la funció  $g$ ) compleixi una sèrie de condicions (Martínez-García *et al.*, 2013). Concretament, una condició necessària és que la transformada de Fourier de  $g$  esdevingui negativa per algun nombre d'ona, cosa que es compleix amb qualsevol funció que presenti una discontinuïtat a una distància de la planta focal. Aquesta distància estaria relacionada amb la llargada típica de l'arrel. Un exemple d'aquests nuclis és una funció de tipus caixa (Figura 3d invertida). Una vegada que la funció nuclear  $g$  compleix aquesta condició, la parametrització del model determina si els patrons es formen o no. Per a valors baixos de la força de competència  $\delta$ , un estat homogeni amb  $V \neq 0$  és estable; a mesura que augmenta  $\delta$ , l'estat homogeni es torna inestable i la distribució estacionària de la vegetació consisteix en un patró de ratlles de vegetació i sòl nu intercalades. Si  $\delta$  continua augmentant, el patró espacial canvia a clapes de vegetació escampades sobre un fons de sòl nu. Aquestes clapes es disposen en una xarxa hexagonal (Figura 4b, d) similar a les que es registren en diverses espècies d'animals territorials (Pringle i Tarnita, 2017). Finalment, en el límit de competència molt forta ( $\delta \rightarrow \infty$ ), l'únic estat estable és un de desèrtic en què  $V = 0$ .

Una formulació alternativa dins d'aquesta família de models consisteix a assumir que la competència pels recursos influeix en la probabilitat que té una planta de morir en lloc de la d'establir-se. Matemàticament, això vol dir que  $P_E = 1$  i que la mortalitat es modula amb una probabilitat de morir  $P_D$ ,

$$(Eq. 8) \quad \frac{\partial V}{\partial t} = \beta V(1 - V) - \alpha P_D(\bar{V}, \delta)V.$$

Com que el paper de  $P_D$  és el d'augmentar la mortalitat de les plantes en comptes d'inhibir-ne el creixement, les seves propietats són contràries a les de  $P_E$  (Martínez-García *et al.*, 2014). S'ha demostrat que els termes de mortalitat modulats per la competència no-local afavoreixen l'agrupament d'individus en models poblacionals (Birch i Young, 2006).

En aquesta secció hem parlat de dues implementacions diferents d'interaccions no-locales

que donen lloc a la mateixa seqüència de patrons. Les condicions necessàries per tenir patrons estan completament incorporades en la forma de les interaccions espacials a través de la negativitat de la transformada de Fourier de la funció nuclear  $g$ . A més, una anàlisi espectral dels patrons indica que tenen una periodicitat entre una i dues vegades el rang  $R$  d'interaccions espacials (Martínez-García *et al.*, 2013). Aquests dos resultats suggereixen que la inestabilitat que trenca la simetria de l'estat homogeni i afavoreix la transició als patrons està codificada en el terme no-local, més que no pas en algun tipus de no-linealitat en la dinàmica local del model. Per a determinades formes de la funció nuclear  $g$ , les inhomogeneïtats en la distribució de vegetació es magnifiquen per la formació d'àrees d'exclusió, és a dir, regions de l'espai en què la densitat d'arrels i, per tant, la competència entre plantes són extremadament altes (Martínez-García *et al.*, 2014; Pigolotti *et al.*, 2007). La formació d'aquestes àrees, impulsada només per la competència i sense cap interacció facilitadora, també proporciona un argument per explicar la distància entre taques de vegetació. Una distribució aleatòria i espacial heterogènia de la vegetació tindrà màxims locals, és a dir, regions de l'espai amb una major densitat de plantes. En el cas en què dos d'aquests màxims estiguin separats per una distància entre  $R$  i  $2R$ , les plantes d'un grup no interactuaran amb les de l'altre perquè estaran separades per una distància més gran que el rang d'interacció  $R$  (Figura 3e). Com que la distància entre aquests dos grups és inferior a  $2R$ , hi ha una regió a mig camí entre els dos grups en què les llavors germinants competeixen amb les plantes d'ambdós grups per tal d'establir una nova planta. Aquestes regions entre grups són les anomenades àrees d'exclusió. De la mateixa manera, quan la competència no-local s'implementa en el terme de mortalitat, la competència és més forta en les àrees d'exclusió i la biomassa vegetal tendeix a desaparèixer en aquestes regions. Una vegada que els individus desapareixen de la regió entre clapes, les plantes del grup experimenten una competència més feble per als recursos, la qual cosa dona com a resultat una retroalimentació positiva que augmenta la biomassa dins de la taca.

## Conclusions

Malgrat les diferències entre els models que hem revisat i els elements biològics que consideren, tots els models recuperen el mateix es-

pectre de patrons, cosa que posa de manifest que la formació de patrons és independent del model i dels mecanismes que incorpori. En aquest context, sorgeixen dues línies de recerca diferents. D'una banda tenim els estudis amb base biològica, que haurien de tenir com a objectiu combinar models específics del sistema amb mesures empíriques de retroalimentacions vehiculades per la vegetació. D'altra banda tenim els esforços teòrics, que haurien d'avançar cap a la reconciliació dels dos tipus de models, els de tipus Turing i els basats en funcions nuclears, i establir una connexió directa entre els mecanismes inclosos en cadascun d'ells. Aquesta connexió encara no s'ha fet, excepte per certes aproximacions dels models neuronals, en què el terme no-local s'expandeix en una sèrie d'operadors diferencials (Borgogno *et al.*, 2009). Fins on sabem, cap dels intents de derivar un model per al camp de vegetació basat en una funció nuclear a partir d'una descripció més fonamental que consideri la dinàmica de l'aigua i la vegetació ha reproduït adequadament la forma de les funcions nuclears (Martínez-García *et al.*, 2014).

Des d'un punt de vista mecanicista, a més de recapitular satisfactòriament la varietat de patrons de vegetació observats en la naturalesa, els models SDF i de competència de llarg abast poden explicar l'emergència d'autoorganització espacial en molts altres sistemes. Per exemple, una combinació de forces atractives i repulsives actuant a diferents escales és responsable de la formació de ratlles regulars en colònies de musclos. Altes densitats d'individus augmenten la competència pels nutrients a llargues distàncies, però faciliten l'adhesió dels musclos al substrat a escales més curtes (Rietkerk i Van de Koppel, 2008). Altres models que estudien la formació de diferents estructures en l'agrupació d'animals també es basen en principis similars d'atracció-repulsió o d'inhibició-activació (Couzin *et al.*, 2002; Couzin, 2003; Martínez-García *et al.*, 2015; Liu *et al.*, 2013; Liu *et al.*, 2016; Vicsek i Zafeiris, 2012; Alonso *et al.*, 2002). D'altra banda, encara que la idea que només les interaccions competitives o forces repulsives poden conduir a l'agrupació i la formació de patrons sigui contraintuïtiva, s'ha observat en molt diversos escenaris. En sistemes biològics, hom ha predit agrupaments d'espècies en l'espai dels nínxols en el context d'espècies que competeixen per recursos compartits (Scheffer i Van Nes, 2006; Pigolotti *et al.*, 2007). Altres exemples provenen de la física, com ara la for-

mació dels anomenats cristalls de raïm en algunes molècules i col·loides que interactuen via forces repulsives efectives (Mladek *et al.*, 2006; Likos *et al.*, 2007; Delfau *et al.*, 2016). La formació de patrons en aquests sistemes tan dispersos comparteix algunes propietats: la competència indueix una distribució hexagonal dels grups i la transició als patrons està controlada matemàticament pel signe de la transformada de Fourier de la funció nuclear. Aprofundir en la generalitat d'aquestes propietats de l'agrupament induït per repulsió/competència és un dels grans reptes d'aquest camp.

En conjunt, aquest compendi de sistemes mostra que patrons aparentment idèntics poden emergir en diferents escenaris i com a

conseqüència de diferents interaccions. Això és especialment important des d'un punt de vista ecològic, ja que els patrons que semblen idèntics, però que provenen de diferents mecanismes, poden tenir conseqüències totalment diferents a nivell de l'(eco)sistema que requeririen estratègies de gestió completament diferents.

### Agraïments

Donem les gràcies als nostres estrets col·laboradors Justin M. Calabrese i Emilio Hernández-García. També agraïm a Corina E. Tarnita, Federico Vázquez, Damià Gomila, Miguel Ángel Muñoz i Juan A. Bonachela que ens han cedit informació i col·laboracions sobre

aquests temes i altres de relacionats. Finalment, agraïm a Òscar Guadayol i Mariona Segura la traducció del manuscrit original al català. RMG és becari postdoctoral de Life Sciences Research Foundation. Aquest treball està finançat per la Fundació Gordon & Betty Moore a través de la subvenció GBMF2550.06 a RMG i el Ministeri d'Economia i Competitivitat i Fons Europeu de Desenvolupament Regional a través del projecte CTM2015-66407-P (MINECO/FEDER) a CL.

### Bibliografia

- ALONSO, D. [et al.] (2002). «Mutual interference between predators can give rise to Turing spatial patterns». *Ecology*, 83(1): 28–34.
- DE ANGELIS, D. L.; YUREK, S. (2017). «Spatially Explicit Modeling in Ecology: A Review». *Ecosystems*, 20: 284–300.
- BAILEY, R. M. (2011). «Spatial and temporal signatures of fragility and threshold proximity in modelled semi-arid vegetation». *Proc. R. Soc. London Ser. B*, 278(1708): 1064–1071.
- BARBIER, N. [et al.] (2008). «Spatial decoupling of facilitation and competition at the origin of gapped vegetation patterns». *Ecology*, 89(6): 1521–1531.
- BIRCH, D. A.; YOUNG, W. R. (2006). «A master equation for a spatial population model with pair interactions». *Theor. Popul. Biol.*, 70(1): 26–42.
- BONACHELA, J. A. [et al.] (2015). «Termite mounds can increase the robustness of dryland ecosystems to climatic change». *Science*, 347(6222): 651–655.
- BORGOGNO, F. [et al.] (2009). «Mathematical models of vegetation pattern formation in ecohydrology». *Rev. Geophys.*, 47(1), 1–36.
- BUTLER, T.; GOLDENFELD, N. (2009). «Robust ecological pattern formation induced by demographic noise». *Phys. Rev. E*, 80(3): 30902.
- COUZIN, I. D. [et al.] (2002). «Collective Memory and Spatial Sorting in Animal Groups». *J. Theor. Biol.*, 218(1): 1–11.
- COUZIN, I. D.; KRAUSE, J. (2003). «Self-Organization and Collective Behavior in Vertebrates». *Advan. Study Behav.*, 32: 1–75.
- D'ODORICO, P. [et al.] (2006a). «Patterns as indicators of productivity enhancement by facilitation and competition in dryland vegetation». *J. Geophys. Res. Biogeosci.*, 111(3): 1–7.
- D'ODORICO, P. [et al.] (2006b). «Vegetation patterns induced by random climate fluctuations». *Geophys. Res. Lett.*, 33(19): L19404.
- DEBLAUWE, V. [et al.] (2008). «The global biogeography of semi-arid periodic vegetation patterns». *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 17(6): 715–723.
- DELFAU, J. B. [et al.] (2016). «Pattern formation with repulsive soft-core interactions: Discrete particle dynamics and Dean-Kawasaki equation». *Phys. Rev. E*, 94(4): 42120.
- ESCAFF, D. [et al.] (2015). «Localized vegetation patterns, fairy circles, and localized patches in arid landscapes». *Phys. Rev. E*, 91(2): 30–32.
- FERNANDEZ-OTO, C. [et al.] (2014). «Strong interaction between plants induces circular barren patches: fairy circles». *Philos. Trans. R. Soc. A-Math. Phys. Eng. Sci.*, 372(2027): 20140009.
- GILAD, E. [et al.] (2004). «Ecosystem Engineers: From Pattern Formation to Habitat Creation». *Phys. Rev. Lett.*, 93(9): 98105.
- VON HARDENBERG, J. [et al.] (2001). «Diversity of Vegetation Patterns and Desertification». *Phys. Rev. Lett.*, 87(19): 198101.
- HILLE RIS LAMBERS, R. [et al.] (2001). «Vegetation Pattern Formation in Semi-Arid Grazing Systems». *Ecology*, 82(1): 50.
- KEALY, B. J.; WOLKIND, D. J. (2012). «A Nonlinear Stability Analysis of Vegetative Turing Pattern Formation for an Interaction-Diffusion Plant-Surface Water Model System in an Arid Flat Environment». *Bull. Math. Biol.*, 74(4): 803–833.
- KLAUSMEIER, C. A. (1999). «Regular and Irregular Patterns in Semiarid Vegetation». *Science*, 284(5421): 1826–1828.
- KLEIN, W. [et al.] (1994). «Repulsive potentials, clumps and the metastable glass phase». *Physica A*, 205(4): 738–746.
- VAN DE KOPPEL, J. [et al.] (2005). «Scale-dependent feedback and regular spatial patterns in young mussel beds». *Am. Nat.*, 165(3): E66–77.
- VAN DE KOPPEL, J. [et al.] (2006). «Scale-dependent inhibition drives regular tussock spacing in a freshwater marsh». *Am. Nat.*, 168(5): E136–47.
- LEFEBVER, R.; LEJEUNE, O. (1997). «On the origin of tiger bush». *Bull. Math. Biol.*, 59(2): 263–294.
- LIKOS, C. N. [et al.] (2007). «Why do ultrasoft repulsive particles cluster and crystallize? Analytical results from density-functional theory». *J. Chem. Phys.*, 126(22): 1–18.
- LIU, Q. X. [et al.] (2013). «Phase separation explains a new class of self-organized spatial patterns in ecological systems». *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 110(29): 11905–10.
- LIU, Q. X. [et al.] (2016). «Phase separation driven by density-dependent movement: A novel mechanism for ecological patterns». *Phys. Life Rev.*, 19: 107–121.
- MARTÍNEZ-GARCÍA, R. [et al.] (2014). «Minimal mechanisms for vegetation patterns in semiarid regions». *Philos. Trans. R. Soc. A-Math. Phys.*, 372: 20140068.
- MARTÍNEZ-GARCÍA, R. [et al.] (2015). «Pattern Formation in Populations with Density-Dependent Movement and Two Interaction Scales». *PLoS ONE*, 10: e0132261.
- MARTÍNEZ-GARCÍA, R. [et al.] (2013). «Vegetation pattern formation in semiarid systems without facilitative mechanisms». *Geophys. Res. Lett.*, 40: 6143–6147.
- MARTÍNEZ-GARCÍA, R. [et al.] (2013). «Spatial patterns in mesic savannas: The local facilitation limit and the role of demographic stochasticity». *J. Theor. Biol.*, 333: 156–165.
- MERON, E. (2018). «From Patterns to Function in Living Systems: Dryland Ecosystems as a Case Study». *Annu. Rev. Condens. Matter Phys.*, 9: 79–103.
- MERON, E. (2016). «Pattern formation - A missing link in the study of ecosystem response to environmental changes». *Math. Biosci.*, 271: 1–18.
- MERON, E. [et al.] (2004). «Vegetation patterns along a rainfall gradient». *Chaos Solitons Fractals*, 19(2): 367–376.
- MLADEK, B. M. [et al.] (2006). «Formation of polymorphic cluster phases for a class of models of purely repulsive soft spheres». *Phys. Rev. Lett.*, 96(4): 3–6.
- MURRAY, J. D. (2002). *Mathematical biology. Vol II.*, Springer.
- PIGOLOTTI, S. [et al.] (2007). «Species Clustering in Competitive Lotka-Volterra Models». *Phys. Rev. Lett.*, 98(25): 258101.
- PRINGLE, R. M.; TARNITA, C. E. (2017). «Spatial self-organization of ecosystems: integrating multiple mechanisms of regular-pattern formation». *Annu. Rev. Entomol.*, 62: 356–77.
- RIDOLFI, L. [et al.] (2011). *Noise-induced phenomena in the environmental sciences*, Cambridge University Press.
- RIETKERK, M. [et al.] (2004). «Self-organized patchiness and catastrophic shifts in ecosystems». *Science (New York, N.Y.)*, 305(5692): 1926–9.
- RIETKERK, M. [et al.] (2002). «Self-Organization of Vegetation in Arid Ecosystems». *Am. Nat.*, 160(4): 524–530.
- RIETKERK, M.; VAN DE KOPPEL, J. (2008). «Regular pattern formation in real ecosystems». *Trends Ecol. Evol.*, 23(3): 169–175.
- RUIZ-REYNÉS, D. [et al.] (2017). «Fairy circle landscapes under the sea». *Science Advances*, 3: e1603262.
- SCHEFFER, M.; CARPENTER, S. R. (2003). «Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation». *Trends Ecol. Evol.*, 18(12): 648–656.
- SCHEFFER, M.; VAN NES, E.H. (2006). «Self-organized similarity, the evolutionary emergence of groups of similar species». *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. of Sciences of the United States of America*, 103(16): 6230–6235.
- SITEUR, K. [et al.] (2014). «Beyond Turing: The response of patterned ecosystems to environmental change». *Ecol. Complex.*, 20: 81–96.
- SOLÉ, R. V.; BASCOMPTÉ, J. (2006). *Self-organization in complex ecosystems*, Princeton University Press.
- TARNITA, C. E. [et al.] (2017). «A theoretical foundation for multi-scale regular vegetation patterns». *Nature*, 541(7637): 398–401.
- TURING, A. M. (1952). «The chemical basis of morphogenesis». *Philos. Trans. R. Soc. B-Biol. Sci.*, 237(641): 37–72.
- VICSEK, T.; ZAFFERIS, A. (2012). «Collective motion». *Physics Reports*, 517(3): 71–140.

# Els models en l'ecologia del plàncton marí: una revisió

Jordi Solé i Ollé

Departament d'Oceanografia Física i Tecnològica, Institut de Ciències del Mar, CSIC.

Correspondència: Jordi Solé i Ollé, Institut de Ciències del Mar (ICM-CSIC), Pg. Marítim de la Barceloneta, 37-49, Barcelona 08003. Adreça electrònica: [jsole@icm.csic.es](mailto:jsole@icm.csic.es).

DOI: 10.2436/20.1501.02.180  
ISSN (ed. impresa): 0212-3037  
ISSN (ed. digital): 2013-9802  
<http://revistes.iec.cat/index.php/TSCB>  
Rebut: 12/01/2018  
Acceptat: 26/04/2018

### Resum

Durant les darreres dècades l'ús de models per a la investigació en l'ecologia del plàncton marí s'ha anat fent més habitual i necessari. Els models, actualment, són una peça clau en la recerca, tant pel que fa a l'estudi de processos biològics o interaccions físicobiològiques, com per fer prediccions o estimacions de la clorofil·la o la producció primària de l'oceà en determinades zones geogràfiques i durant un cert lapse de temps. Els models són també eines imprescindibles per gestionar eficientment l'impacte antropogènic o del canvi climàtic en els ecosistemes. Una possible classificació dels models utilitzats a l'ecologia del plàncton és dividir-los entre models mecanicistes i models estadístics o empírics. En aquest treball, es fa una breu revisió de les principals contribucions en la modelització dels ecosistemes planctònics tenint en compte aquesta classificació, posant-ne, a més, alguns exemples i explicant els pros i contres de cadascun d'aquests tipus de models. Finalment, es plantegen les principals qüestions i àrees d'estudi actuals, quin pot ser el futur desenvolupament dels models i els reptes que cal afrontar per avançar en la modelització, no només en l'ecologia del plàncton, sinó en els models ambientals físicobiològics en general.

Els models ecològics oceànics han esdevingut una eina molt important tant per fer recerca bàsica com per fer prediccions, recomanacions de polítiques o gestió ambiental (Rose *et al.*, 2010). Tot i la seva efectivitat, els nous coneixements sobre el funcionament dels ecosistemes, la seva estructura, la genètica dels organismes i un major nombre de dades (amb sèries temporals amb més freqüència i més llargues) fa que calguin nous mètodes dins el camp de la modelització dels ecosistemes oceànics (Holt *et al.*, 2014; Lindemann *et al.*, 2017). De tots els models que actualment tenim en la recerca i la gestió dels ecosistemes marins, en podem fer una classificació en dos tipus generals: models mecanicistes i models estadístics o empírics (Robson, 2014).

Els models mecanicistes es coneixen també com a models basats en processos, models basats en la física, models biogeoquímics, causals o fisiològics. Els models mecanicistes pretenen representar l'ecosistema mitjançant re-

### Marine plankton ecology models: a review

#### Abstract

During the last decades, the use of models for ecological marine plankton research has become more common and necessary. Models are currently a key element in research, both in the study of biological processes or in physical-biological interactions, as well as in making predictions or estimates of chlorophyll or marine primary production during certain time periods in selected areas. Models are also indispensable tools to efficiently manage the anthropogenic impacts or climate change effects in ecosystems. A possible classification of the models used in plankton ecology is to divide them between mechanistic models and statistical or empirical models. In this work, a brief review of the main contributions in the modelling of planktonic ecosystems is taken into account, using this classification it is explained the pros and cons of each of these types of models and some examples are given. Then, the main current issues in modelling research and future development of the model are presented. From such issues, the challenges that must face models and modellers in order to advance in modelling research, not only in the ecology of plankton, but also in the physical-biological environmental models, are finally outlined.

lacions funcionals matemàtiques (sistemes d'equacions) entre variables seleccionades (que es prenen com a característiques del sistema). Si ens fixem en el nombre de variables que els models utilitzen, podríem classificar-los, al seu torn, en dos tipus: els models de baixa dimensionalitat (per exemple, fins a quatre variables), o models matemàtics, i els models d'alta dimensionalitat (per exemple, a partir de cinc variables), o models numèrics (Sharpe, 1990). En els models mecanicistes, tradicionalment, els que utilitzen grups funcionals han estat dels més freqüentment emprats en la recerca dels ecosistemes planctònics i són els que han estat acoblats als models de circulació (Fennel *et al.*, 2011). Els grups funcionals proposen variables que tenen en compte la funcionalitat d'un organisme en relació amb d'altres. Així, per exemple, en els models de baixa dimensionalitat tenim les variables Nutrient, Fitoplàncton, Zooplàncton (NPZ de les sigles en anglès, Franks, 2002). Si

anem a models numèrics podem posar com a exemple els models ERSEM (Butenschön, M. *et al.*, 2016) o el Nemuro (Kishi *et al.*, 2011). Els models mecanicistes són útils quan tenim un conjunt d'hipòtesis sobre les quals podem proposar equacions deterministes. El problema bàsic al qual ens enfrontem amb aquests tipus de models és que, com més precisió del model requerim, creix el nombre de variables a tractar i, amb elles, el nombre de paràmetres associats a les funcions que les relacionen. Tenint en compte això, caldrà calibrar-los, fent anàlisis estadístiques (de sensibilitat) per tal que les solucions que ens doni el model proposat no conduixin a sistemes caòtics (sense solució). La selecció d'aquests models, doncs, dependrà de si el model ens és útil per entendre relacions causals o tenim prou informació (en nombre de dades per les variables seleccionades o pels valors dels paràmetres del model) per poder resoldre el model. Una comparativa de diferents models mecanicistes la podeu tro-

bar a Shimoda i Arhonditsis (2016), que comparen 124 models biogeoquímics en la seva capacitat de reproduir la dinàmica dels grups funcionals de fitoplàncton. Els resultats mostren que, tot i que s'ha avançat, encara falta millorar els estudis de sensibilitat sobre les parametritzacions perquè aquestes no s'utilitzen encara de manera prou general en tots els models i cal considerar tècniques d'optimització durant la calibració del model. És a dir, moltes de les parametritzacions dels models encara es basen en suposicions *ad hoc* que, un cop implementats els models, se solen donar per correctes, fins i tot en simulacions que s'allunyen de les condicions òptimes amb les quals els valors del conjunt de paràmetres s'havien escollit. Per tant, cal estandaritzar algun conjunt de procediments per establir límits d'aplicació de paràmetres i, fins i tot, de funcions utilitzades per representar grups funcionals, en la mateixa línia del que ja va fer Gentleman (2003).

Un exemple de model mecanicista per trobar efectes en la mida dels organismes és el publicat per Acevedo-Trejos *et al.* (2015). En aquest treball utilitzen un model mecanicista senzill per estudiar els factors ambientals que condicionen la mida de les cèl·lules de plàncton i la seva diversitat en la comunitat planctònica en regions tropicals o temperades de l'Atlàntic.

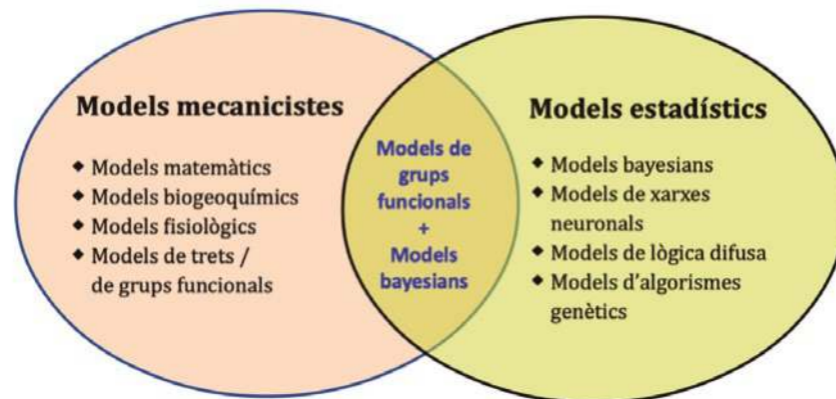
Pel que fa als models estadístics o empírics, els models bayesianos són dels més utilitzats, però també hi podem incloure, en aquest tipus, els models regressius, els models basats en xarxes neuronals o en algorismes genètics. Els models bayesianos utilitzen probabilitat inversa per poder determinar variables, adaptar els models i fer prediccions. Es basen en la regla de Bayes, que ens diu com fer inferències sobre un conjunt d'hipòtesis usant-ne les dades. Com a inferència podem entendre tant aprenentatge com predicció. Els models regressius es basen en l'ajust de funcions matemàtiques (normalment polinomis) a partir del conjunt de dades. Les xarxes neuronals són sistemes de connexió inspirada en el funcionament de les neurones del cervell. En aquests sistemes, els nodes (neurones) es connecten entre si seguint un criteri determinat. Cada xarxa neuronal rep una entrada, canvia el seu estat depenent d'aquesta i produeix una sortida. Aquest procés condueix a poder fer que la xarxa aprengui i identifiqui patrons, produint, per exemple, la mateixa sortida (identificació d'un patró) per diferents entrades (dades sobre les quals volem identificar aquest patró).

Els algorismes genètics estan inspirats en la teoria de la selecció natural, troben solucions optimitzades a determinats problemes en què se cerca la millor opció en un espai de solucions possibles al problema proposat. Els algorismes genètics formen part del que es coneix com a algorismes evolutius.

Aquests tipus de models, en lloc de desenvolupar sistemes d'equacions i relacions causa-efecte com els mecanicistes, el que pretenen és trobar patrons en les dades experimentals per poder fer prediccions partint d'aquestes dades. Així doncs, l'avantatge d'aquest tipus de modelització és que no requereix una assumpció excessiva d'hipòtesis de partida ni haver de tenir informació sobre les diferents parametritzacions que hi hagi en el model; tampoc no cal calcular variables mitjanes o derivades a partir de les dades experimentals de què disposem. Per tant, aquests models seran una bona opció en cas que tinguem prou

dades per delimitar convenientment el model, i que, a més, el sistema estigui dins del comportament històric mostrat per les dades disponibles. Aquests tipus de models no donaran bons resultats en el cas que hi hagi retroalimentacions grans en les variables mostrejades. És a dir, els models estadístics no ens seran útils en sistemes fortament no-lineals a prop d'una transició o en una transició mateixa. Amb aquestes condicions ja veiem que els models empírics no ens servirán per fer prediccions en sistemes que tinguin canvis sobtats, per exemple a causa d'impactes grans en l'ecosistema de factors ambientals que no hagin sigut mostrejats abans en el conjunt de dades aplicat. Els models estadístics, però, són eines molt interessants quan el sistema a estudiar no s'entén prou bé i poden ser un primer pas per construir un model mecanicista (Robson, 2014).

## Models del plàncton



↑ Figura 1. Els tipus de models del plàncton.

Un exemple de model empíric seria el de la xarxa tròfica planctònica proposat per Lignell *et al.* (2013) per estimar l'afinitat osmòtròfica per nitrogen inorgànic i els valors de depuració de presa amb un model bayesià, basat en els mètodes de Monte Carlo i les cadenes de Markov.

D'altra banda, hi ha hagut comparatives de les dues tipologies de models. Una de les poques anàlisis en aquesta direcció va ser la d'Altunkaynak i Wang (2011). En el seu estudi

van comparar un model hidrodinàmic que simulava el sediment en suspensió en una àrea costanera (mecanicista) amb un mètode d'algorismes genètics amb filtre de Kalman (*Geno-Kalman filtering*: model empíric) i un model de lògica difusa (empíric). Els resultats van donar més precisió en el model de *Geno-Kalman filtering*, seguit del de lògica difusa i, finalment, del model hidrodinàmic (tenint en compte l'error quadràtic mitjà i el coeficient d'eficiència comparant els resultats dels mo-

dels amb les observacions). Malgrat tot, els autors van escriure que, tot i ser més acurats, els models estadístics són menys flexibles en el rang de prediccions que poden generar.

Un exemple de l'ús d'ambdós tipus de models combinats és el de Norros *et al.* (2017). Aquests autors utilitzen un model bayesià per estimar els paràmetres d'un model mecanicista i, així, millorar-ne els resultats. En el seu estudi proven diferents metodologies d'estimació estadística dels paràmetres i troben que el mètode d'anàlisi bayesià jerarquitzat és el que produeix millors resultats degut a la seva capacitat de comparar informació de diferents conjunts de dades. Conclouen que les anàlisis bayesianes jeràrquiques són una eina amb projecció en el futur per poder identificar paràmetres clau en els ecosistemes i la seva variabilitat.

Un cop s'han introduït els dos tipus bàsics de models cal fer una breu explicació dels principals camps de recerca actuals en la modelització dels ecosistemes planctònics. D'entre les moltes contribucions que podem trobar en la nombrosa literatura sobre el tema es podrien destacar les següents tendències i línies de recerca (Robson, 2014):

- S'estan fent esforços per intentar definir estàndards sobre quines serien les bones pràctiques en la modelització (Bennett *et al.*, 2013).
- Es va cap a una major integració dels models en les diferents àrees d'estudi. Per exemple, es pretén connectar models de rius, d'estuaris i d'oceà amb models de pesca. També s'implementen en els models ambientals factors econòmics i socials. Tot i que la connexió de models ja fa molts anys que s'aplica, actualment s'està fent un esforç més gran, amb projectes més ambiciosos.
- Es va incrementant l'operacionalitat dels models connectats. Entenem operacionalitat com l'activitat rutinària d'adquirir mesures oceàniques o atmosfèriques sistemàticament durant llargs períodes de temps i interpretar-les i disseminar-les ràpidament. Així doncs, es van posant els resultats al web, automatitzant els diferents processos de pre i postprocessat de les dades dels models, etc. (Voinov i Shurgart, 2013).
- S'optimitza l'assimilació de dades. Amb assimilació de dades entenem les tècniques que ens permeten corregir els models per apropar-los a les observacions fetes en el passat, ajustant o bé les condicions inici-

als o bé les parametritzacions del mateix model. Mitjançant aquestes tècniques es pot millorar la predicció dels models corregint-los amb les dades mostrejades (de sensors *in situ* o de satèl·lit) (Margvelashvili *et al.*, 2010; Edwards *et al.*, 2015).

- Es fa desenvolupament i aplicació de millors tècniques i eines més eficaces per fer anàlisis de sensibilitat dels models complexos (numèrics) i per avaluar la seva precisió i adequació al problema que es pretén analitzar (Bennett *et al.*, 2013).

El futur requereix analitzar els grans reptes que es plantegen en la humanitat en el terreny ambiental; així doncs, tenint en compte aquestes línies de recerca, l'ús de models per avaluar els impactes del canvi climàtic en les activitats humanes i en els ecosistemes (Lynam *et al.*, 2016) i suggerir possibles estratègies de mitigació i adaptació (IPCC, 2014) és clau en la recerca futura. En els successius informes del Panell Intergovernamental pel Canvi Climàtic (IPCC) es veu una tendència cada cop més manifesta en l'ús dels models en diferents àrees per avaluar els impactes del canvi climàtic i les possibilitats d'adaptació (això es pot veure per exemple en la part de previsions de l'informe de l'IPCC, 2014). En aquest sentit, la integració de dades mostrejades, l'ús de nous indicadors i els models cal que avancin trobant sinergies i connexions per extreure el millor de cada metodologia. Per aconseguir aquest objectiu caldrà, entre d'altres:

- fer un esforç per veure quines són les millors estratègies per reduir la incertesa en les prediccions dels models. Una de les preguntes que es plantegen sobre aquesta qüestió és si és millor utilitzar poques variables / pocs indicadors per tal de tenir una visió general de tendències i evolució del sistema d'estudi, o bé fer servir més variables per tenir una descripció més acurada d'interaccions i processos. Això ens porta al compromís entre l'increment de dimensionalitat (nombre de variables del model) per tenir una predicció més completa, la qual cosa incrementa la seva complexitat i, per tant, també la propagació de l'error en la predicció, o bé tenir models més simples però amb una incertesa menor en la determinació dels paràmetres, a costa d'una descripció menys detallada del sistema d'estudi;
- en relació amb el punt anterior, cal identificar les variables clau o principals/repre-

sentatives dels ecosistemes a estudiar (Constable *et al.*, 2016; Hayes *et al.*, 2015);

- finalment, cal definir criteris per tal de generalitzar les funcionalitats i parametritzacions fetes en estudis geogràficament locals i, a la inversa, com des de models més generalistes es pot particularitzar a estudis més locals.

Totes aquestes qüestions necessiten procediments estàndards i la definició de mètriques que indiquin el grau de precisió de les prediccions i els resultats dels models respecte de les dades mostrejades.

Per acabar, una qüestió d'extrema importància per a la millora dels models és que tant els revisors com els editors de les revistes comencin a canviar de criteri pel que fa a la publicació d'articles. És necessari que es comencin a publicar, a més dels articles convencionals, en què les anàlisis i els models donen resultats satisfactoris i positius, els estudis que troben resultats que no s'ajusten a les observacions, posant de relleu les mancances dels models utilitzats. Només publicant la informació referent a allò que els models no fan bé i quins són els seus límits, podrem avançar en aquest camp de manera eficient (Robson, 2014). Si no ho fem així, correm el risc d'invertir temps en l'exploració repetitiva amb eines poc adients i de repetir errors que ja han trobat d'altres, però que, pel criteri actual de publicació, no han pogut explicar en una revista especialitzada. Cal, doncs, començar a canviar, sobretot, la manera en què la recerca en modelització s'explica en i a la comunitat científica.

### Agraïments

L'autor agraeix als revisors d'aquest article i als editors (Mariona Segura i Òscar Guadayol) les seves aportacions i els seus suggeriments, que han contribuït a millorar l'article.

## Bibliografia

- ACEVEDO-TREJOS, E. [et al.] (2015). «Mechanisms shaping size structure and functional diversity of phytoplankton communities in the ocean». *Sci. Rep.* 5: 8918. doi: 10.1038/srep08918.
- ALTUNKAYNAK, A.; WANG, K. H. (2011). «A comparative study of hydrodynamic model and expert system related models for prediction of total suspended solids concentrations in Apalachicola Bay». *J. Hydrol.* 400(3-4): 353–363.
- BENNETT, N. D. [et al.] (2013). «Characterising performance of environmental models». *Environ. Model. Softw.* 40: 1–20.
- CONSTABLE, A. J. [et al.] (2016). «Developing priority variables (“ecosystem Essential Ocean Variables” — eEOVs) for observing dynamics and change in Southern Ocean ecosystems». *J. Mar. Syst.* 161: 26–41. doi: 10.1016/j.jmarsys.2016.05.003.
- EDWARDS, C. A. [et al.] (2015). «Regional Ocean Data Assimilation». *Ann. Rev. Mar. Sci.* 7(1): 21–42. doi: 10.1146/annurev-marine-010814-015821.
- BUTENSCHÖN, M. [et al.] (2016). «ERSEM 15.06: a generic model for marine biogeochemistry and the ecosystem dynamics of the lower trophic levels». *Geosci. Model Dev.* 9: 1293–1339. doi: 10.5194/gmd-9-1293-2016.
- FENNEL, K. [et al.] (2011). «A coupled physical-biological model of the Northern Gulf of Mexico shelf: Model description, validation and analysis of phytoplankton variability». *Biogeosciences* 8: 1881–1899. doi: 10.5194/bg-8-1881-2011.
- FRANKS, P. J. S. (2002). «NPZ Models of Plankton Dynamics: Their Construction, Coupling to Physics, and Application». *J. Oceanogr.* 58: 379–387. https://doi.org/10.1023/A:1015874028196.
- GENTLEMAN, W. [et al.] (2003). «Functional responses for zooplankton feeding on multiple resources: a review of assumptions and biological dynamics». *Deep-Sea Res. II* 50: 2847–2875.
- HAYES, K. R. [et al.] (2015). «Identifying indicators and essential variables for marine ecosystems, Ecological Indicators». 57: 409–419. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.05.006.
- HOLT, J. [et al.] (2014). «Challenges in integrative approaches to modelling the marine ecosystems of the North Atlantic: physics to fish and coasts to ocean». *Progr. Oceanogr.* 129: 285–313.
- IPCC (2014). «Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change» [Core Writing Team, R. K. Pachauri and L. A. Meyer (ed.)]. IPCC, Ginebra, Suïssa, 151 p.
- KISHI, M. J. [et al.] (2011). «A review of the NEMURO and NEMURO.FISH models and their application to marine ecosystem investigations». *J. Oceanogr.* 67(1): 3–16.
- LIGNELL, R. [et al.] (2013). «Getting the “right” parameter values for models of the pelagic microbial food web». *Limnol. Oceanogr.* 58(1): 301–313.
- LINDEMANN, C. [et al.] (2017). «Editorial: Modeling the Plankton—Enhancing the Integration of Biological Knowledge and Mechanistic Understanding». *Front. Mar. Sci.* 4:358.
- LYNAM, C. P. [et al.] (2016). «Uses of Innovative Modeling Tools within the Implementation of the Marine Strategy Framework Directive». *Front. Marine Sci.* 3:182. doi: 10.3389/fmars.2016.00182.
- MARGVELASHVILI, N. [et al.] (2010). «Development of operational data-assimilating water quality modelling system for South East Tasmania». In: *OCEANS 2010 IEEE-sydney*. IEEE: 1–5.
- NORROS, V. [et al.] (2017). «Parameterization of aquatic ecosystem functioning and its natural variation: Hierarchical Bayesian modelling of plankton food web dynamics». *J. Mar. Syst.* 174: 40–53.
- ROBSON, B. J. (2014). «When do aquatic systems models provide useful predictions, what is changing, and what is next?» *Environ. Model. Softw.* 61: 287–296. doi: 10.1016/j.envsoft.2014.01.009.
- ROSE, K. A. [et al.] (2010). «End-to-end models for the analysis of marine ecosystems: challenges, issues, and next steps». *Marine Coast. Fish.* 2: 115–130. doi: 10.1577/C09-059.1
- SHARPE, P. J. (1990). *Forest modeling Approaches: Compromises between Generality and Precision, Process Modeling of Forest Growth Responses to Environmental Stress*. Timber Press, Portland, OR: 180–190.
- SHIMODA, J.; ARHONDITSIS G. B. (2016). «Phytoplankton functional type modelling: Running before we can walk? A critical evaluation of the current state of knowledge». *Ecol. Modell.* 320: 29–43.
- VOINOV, A.; SHUGART, H. H. (2013). «Integronsters’, integral and integrated modeling». *Environ. Model. Softw.* 39: 149–158.

## Corrents i ecosistemes oceànics com a subsistemes d'un organisme planetari

Josep L. Pelegrí

Departament d'Oceanografia Física i Tecnològica, Institut de Ciències del Mar, CSIC.

Correspondència: Josep Lluís Pelegrí. Institut de Ciències del Mar (ICM-CSIC), Pg. Marítim de la Barceloneta, 37-49, Barcelona 08003. Adreça electrònica: [pelegri@icm.csic.es](mailto:pelegri@icm.csic.es).DOI: 10.2436/20.1501.02.181  
ISSN (ed. impresa): 0212-3037  
ISSN (ed. digital): 2013-9802  
<http://revistes.iec.cat/index.php/TSCB>  
Rebut: 21/01/2018  
Acceptat: 19/04/2018

## Resum

Els oceans són origen i instrument per a la vida del planeta que, paradoxalment, anomenem Terra. Els oceans guarden la major part de l'aigua i altres propietats que flueixen en el cicle de la vida, totes elles condicionades per l'energia que ens ve del Sol. Aquesta insolació arriba a les aigües superficials en funció de la latitud i el temps, i s'incorpora i distribueix pels oceans en forma de calor i energia mecànica i química. Durant els processos d'incorporació i transformació, es defineixen les condicions termodinàmiques i dinàmiques dels hàbitats regionals, que donen peu a característiques biogeoquímiques i comunitats pròpies, i són els corrents oceànics els que, amb tot un ventall de patrons temporals i d'estructures espacials, conformen un sistema circulatori anàleg al d'altres éssers vius. S'estableix una xarxa complexa de subsistemes amb tasques complementàries: sorgeix el gran organisme planetari!

## Una perspectiva planetària

L'objectiu d'aquest assaig és plantejar la conveniència de veure els diferents ambients marins com un tot, connectat i diferenciat alhora, de la mateixa manera que podríem observar el sistema circulatori d'un ésser viu. Es tracta d'una perspectiva molt personal que crec que pot obrir sinergies sorprenents i, alhora, enriquidores —només imagineu-vos un oceanògraf com ara jo pensant en termes del sistema circulatori d'un artròpode o un especialista en fisiologia de les plantes fent servir la Terra com a model. Ara bé, entenc que és un punt de vista que pot ser polèmic, i és per això que dedico les dues primeres seccions d'aquest assaig a exposar els avantatges i, fins i tot, la necessitat d'aquesta aproximació.

La nostra concepció de la Terra està necessàriament limitada per la nostra quotidianitat, tant des de la percepció diària de l'espai i el temps on ens movem com des de la visió utilitària que el món globalitzat ens ofereix del planeta. El flux d'informació que rebem no para

de créixer i això ens porta a una sensació d'objectivitat, però res és més lluny de la realitat! La nostra percepció del món és el resultat, d'una banda, de les limitacions temporals dels nostres sentits i, de l'altra, de la fragmentada memòria conscient i inconscient que tenim de les nostres vivències.

El principal condicionant de la nostra experiència personal diària ve donat per la nostra percepció de la realitat, que es desenvolupa principalment en aquells rangs on els estímuls són més forts. La visió n'és potser el millor exemple, un sentit optimitzat en la banda més intensa de l'espectre electromagnètic que ens arriba del Sol, però que revela la nostra incapacitat de percebre (si més no de manera conscient) altres senyals electromagnètics més febles. Aquest biaix s'ha reduït, però no eliminat, mercès al desenvolupament d'instruments que capten altres freqüències de les formes conegudes d'energia. Ara bé, la nostra individualitat també és, en gran mesura, funció de les nostres escales espaciotemporals. Per exemple,

fem servir el metre i el segon, similars a la llargada i el temps de batec d'un cos humà, com les unitats fonamentals de mesura. La nostra capacitat objectiva de mesurar l'espai i el temps —la memòria del nostre entorn— és realment restringida. Si calculéssim l'autocorrelació temporal de les nostres opinions i sentiments veuríem que, en la gran majoria dels casos, hi ha una escala probablement de l'ordre d'uns pocs anys. De la mateixa manera, la correlació espacial de les opinions de la gent segurament és de l'ordre de centenars de quilòmetres.

Aquestes limitacions condueixen a una forta consciència d'identitat personal, que comporta un gran fre a la nostra capacitat de pensar i imaginar la Terra. El món que ens imaginem no és pas el resultat d'una observació objectiva, sinó l'imaginari d'una llarga història d'experiències individuals i col·lectives, reforçada encara més per la subjectivitat que sorgeix de veure'ns com a raça dominant del planeta, al bell mig de tot el que és viu. Proba-

blement, d'aquí surt el nostre biaix a imaginar els sistemes complexos més petits com a organismes vius i, en canvi, a veure els sistemes més grans com una xarxa d'interaccions entre organismes i el seu ambient, el que anomenem ecosistemes. Per què aquesta interpretació tan diferent de dos sistemes complexos?

Solem identificar aquells sistemes tancats (que no vol dir autosuficients o aïllats) amb individus, mentre que aquells que no tenen uns límits físics precisos es converteixen en sistemes; és una distinció subtil i, possiblement, subjectiva. Crida l'atenció veure que els humans som al mig de l'espectre de distàncies que caracteritza allò que és viu. Els microorganismes unicel·lulars més petits són bacteris de l'ordre de  $0,5 \mu\text{m} = 5 \times 10^{-7} \text{m}$  (un glòbul humà roig és 10 vegades més gran,  $8 \mu\text{m}$ ), precisament la longitud de les ones electromagnètiques en la banda visible o el límit del que podríem apreciar amb un microscopi òptic. A l'altre extrem de l'espectre trobem la biosfera, que inclou les capes més superficials de la litosfera, la hidrosfera i l'atmosfera, amb una llargada màxima igual a la circumferència equatorial del planeta,  $4 \times 10^7 \text{m}$ . No obstant això, la nostra interpretació d'una microalga o d'un ecosistema marí com a organismes vius, certament, no és equidistant. El que possiblement ens hauríem de preguntar és si els grans ecosistemes, i la Terra tota, tenen les mateixes propietats principals que qualsevol altre organisme: un sistema que s'autoorganitza mantingut per fluxos externs de massa, energia i entropia (Miller, 1978). Potser tot és una qüestió de perspectiva, potser és qüestió de fugir de la nostra tendència a associar individu amb organisme.

La idea de veure la Terra com un gran organisme no és pas nova. El geòleg James Hutton, a finals del segle XVIII (Hutton, 1788), Vladimir Vernadsky i altres científics russos (Vernadsky, 1945; Lapenis 2002), entre finals del segle XIX i començaments del XX, i el biofísic Alfred Lotka, també a inicis del segle XX (Lotka, 1925), van defensar la idea que la biosfera evoluciona, mitjançant mecanismes de selecció biogeoquímica, cap a un estat que podríem denominar més optimitzat: major productivitat, diversitat i connectivitat. Més recentment, a partir del 1970, aquestes idees han rebut el suport de James Lovelock i Lynn Margulis, amb la proposta de la hipòtesi Gaia, en què la Terra es veu com un sistema viu i auto-regulat, de manera que les condicions ambientals són les més adequades per a la pervivència

del sistema (Lovelock 1972, 1979; Lovelock and Margulis, 1973).

Malgrat aquests precedents d'anàlisi dels mecanismes autoreguladors a gran escala i el reconeixement d'una nova disciplina que estudia les interaccions entre tots els subsistemes terrestres —les ciències del sistema Terra—, sembla clar que la nostra perspectiva antropocèntrica ens allunya de l'objectivitat. En aquest assaig, a partir de la meua experiència com a oceanògraf que ha estudiat l'oceà a moltes escales espacials i temporals, donaré suport a la idea que cal mirar el nostre planeta amb nous ulls. Fent servir el sistema cardiovascular d'un organisme com a referència, us parlaré del sistema circulatori del nostre planeta, dels seus circuits pulmonar i sistèmic, dels mecanismes que mantenen la circulació durant les fases de sistoles i diàstoles i, sobretot, de com els ecosistemes marins regionals juguen el paper de subsistemes, amb tasques específiques i complementàries que configuren el gran organisme planetari.

### El sistema circulatori del nostre planeta

Els oceans tenen les funcions del sistema circulatori d'un planeta viu: (i) són el reservori d'aigua, d'energia (tèrmica i química) i de les propietats biogeoquímiques que mantenen el sistema en un estat d'equilibri, i (ii) distribueixen aquesta energia i aquestes propietats a les capes superficials, els òrgans productius que sustenten l'activitat metabòlica del sistema. És important tenir en compte que encara que la producció primària als continents és d'aproximadament el 54% del total (Field *et al.*, 1998), aquesta desapareixeria ben aviat sense els oceans: l'aigua evaporada dels oceans proporciona el 34% de la precipitació (aigua líquida i en forma de neu) que cau sobre la Terra (UCAR, 2017) (Figura 1). Com que la quantitat d'aigua acumulada als rius, llacs i capes superficials dels continents és molt limitada, amb un temps de residència de l'ordre de 100 anys, el transvasament d'aigua des dels oceans (evaporació) fins als continents (precipitació) és indispensable per mantenir la producció primària dels continents.

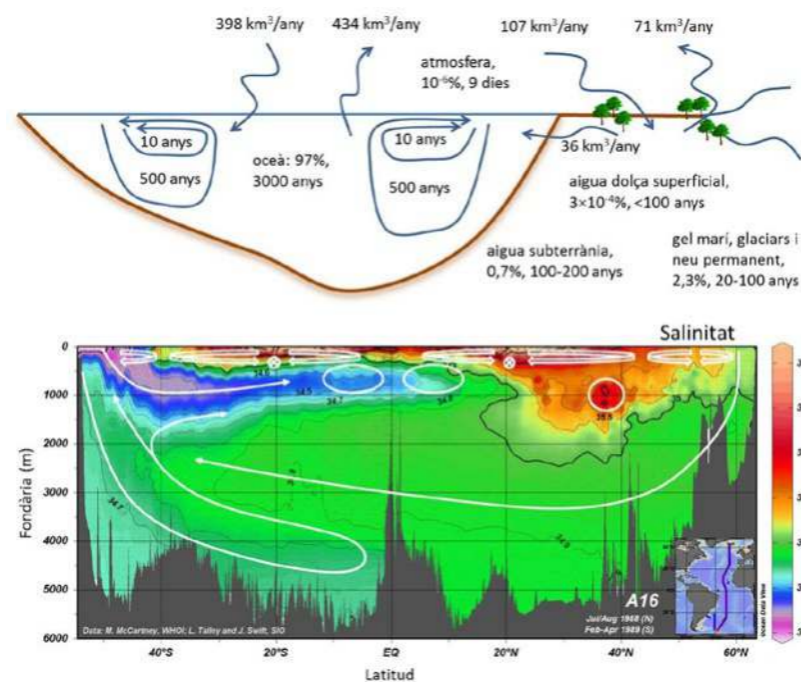


Figura 1. (Superior) Fracció d'aigua (%) i temps de residència (anys) en els diferents compartiments de la Terra, així com els fluxos ( $\text{km}^3/\text{any}$ ) més rellevants entre aquests compartiments. El volum total d'aigua al planeta és d'uns  $1,4 \times 10^9 \text{km}^3$ . (Inferior) Distribució de la salinitat a l'oceà Atlàntic, en funció de profunditat i latitud, al llarg del traçat que es mostra al requadre interior (WOCE-ATLAS, 2017). Les condicions atmosfèriques són les que determinen la salinitat de cada massa d'aigua en origen, prop de la superfície dels oceans: les línies dobles il·lustren el circuit pulmonar (termoclí, amb un origen relativament proper) i les línies senzilles figuren part del llarg circuit sistèmic (circulació global profunda).

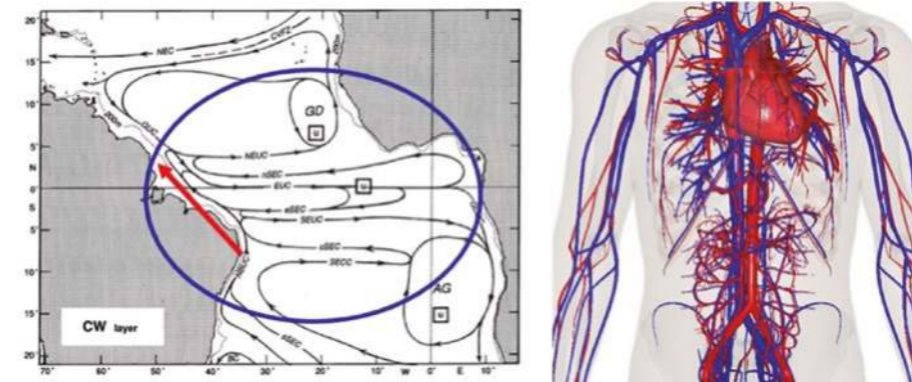


Figura 2. (Esquerra) Esquema dels principals corrents de termoclines (CW: aigües centrals) de l'oceà Atlàntic equatorial i tropical, on es destaca l'estructura de tipus branca: un gran corrent latitudinal es ramifica en nombrosos corrents zonals. Les sigles indiquen els acrònims dels principals corrents, amb el Corrent del Nord del Brasil (NBUC), que transporta aigua, calor i altres propietats des de l'hemisferi sud cap a l'hemisferi nord; ara bé, la connexió no és directa: les aigües recirculen per l'oceà interior gràcies a corrents zonals, de manera que retornen escalfades i carregades de nutrients. Adaptat de Stramma i Schott (1999). (Dreta) Vista estàtica del cor, amb les artèries (vermell) i venes (blau). Del cor surten grans artèries que es divideixen en artèries de menor mida per tal d'irrigar eficaçment els òrgans, per després retornar al cor com a venes que, progressivament, augmenten de mida; reproduït de BodyParts3D (2014).

La circulació oceànica manté nombroses similituds amb el sistema cardiovascular dels vertebrats (Figura 2). Igual que qualsevol ésser viu amb sistema circulatori, l'oceà té un motor principal que impulsa la circulació, un cor oceànic que es troba a les altes latituds de l'oceà Atlàntic Nord i al voltant del continent Antàrtic. La sistole oceànica resulta d'un augment de la pressió mitjançant el refredament-salinització i acumulació de l'aigua superficial pels vents, que emula l'augment de la pressió intraventricular del cor d'un mamífer. En contrast, la diàstole oceànica s'estén al llarg de l'any, en què l'acció del vent permet que l'aigua profunda retorni a les capes superficials, l'equivalent dels mecanismes peristàltics que ajuden en la circulació de la sang en multitud d'éssers vius.

Durant unes poques setmanes de l'hivern, l'aigua superficial comença el seu trajecte en fondària, de forma anàloga al breu interval de sistoles que marca l'inici dels circuits pulmonar i sistèmic d'un vertebrat. El circuit pulmonar (termoclí) té lloc en els 1.000 m més superficials dels oceans, amb un recorregut relativament ràpid (d'anys a desenes d'anys) caracteritzat per l'intercanvi de propietats amb l'atmosfera. El circuit sistèmic (circulació global profunda) s'estén pel fons de totes les conques molt més lentament (de centenars a mi-

lers d'anys) i té la funció de suplir les aigües superficials de nous nutrients (Pelegrí, 2008). Això, combinat amb el fet que sols una petita fracció de les aigües superficials s'evapora, fa que el temps de residència de l'aigua als oceans sigui molt més llarg que el temps que passa a fora: uns 3.000 anys, mentre que als continents és d'un centenar d'anys i a l'atmosfera és d'uns nou dies (Figura 1).

Si bé la circulació oceànica té certes similituds amb el sistema circulatori tancat d'animals vertebrats, és innegable que als oceans no hi ha conductes confinats: ¿podríem dir que és similar al sistema circulatori obert dels artròpodes? Aquests invertebrats tenen un cor principal (i sovint altres de secundaris) que impulsa el fluid sanguini (hemolimfa) a través d'unes artèries principals (sistema vascular) fins a un espai obert (sistema lacunar). Aquí no hi ha venes que retornin la sang al cor principal, de manera que va directament des del sistema lacunar fins al cor principal, usualment a través d'una cavitat (sinus) que fa el paper de l'aurícula dels vertebrats (Wirkner *et al.*, 2013).

El fet que un ésser viu tingui un sistema circulatori obert o tancat està molt determinat per la seva capacitat de construir estructures biològiques, però també té a veure amb la seva mida i amb l'eficiència relativa dels processos

advection i difusius: com més augmenta la mida de l'individu, més necessaris són els corrents (advecció) per distribuir ràpidament les propietats a tot el sistema (Bejan i Lorente, 2010). Podríem, doncs, pensar en el sistema circulatori de la Terra com a quelcom entre tancat i obert, un sistema mixt on tant l'advecció com la difusió són necessàries.

Probablement l'aspecte més important de tot el sistema de corrents és que recurrentment apropa l'aigua a la superfície dels oceans, que és on es manté la funció vital del sistema: la transformació de l'energia solar en energia química, emmagatzemada com a matèria orgànica, disponible per ser oxidada i proporcionar de nou els nutrients inorgànics necessaris perquè recomenci el procés (Figura 3). Es tracta d'un meravellós sistema, en equilibri homeostàtic, que només requereix la contínua entrada d'energia solar. El seu element central és una xarxa planetària de corrents, que distribueix la matèria orgànica i els nutrients inorgànics sobre distàncies transoceàniques, gairebé com si es tractés de les artèries d'un organisme superior (Pelegrí i Csanady, 1991; Pelegrí *et al.*, 1996, 2006, 2019).

La quantitat de carboni i nutrients inorgànics que arriba a la superfície no és constant, varia substancialment en períodes glacials-interglacials (uns 100.000 anys). Això fa que la Terra oscil·li entre períodes de baixa i elevada activitat metabòlica: durant els períodes glacials el sistema entra en una fase basal, on la producció primària es redueix però excedeix a la respiració, de manera que s'emmagatzema matèria orgànica (energia química); durant els períodes interglacials el sistema entra en una fase més activa, en què la producció primària augmenta inicialment gràcies a l'energia química emmagatzemada (fruit de la remineralització de matèria orgànica dissolta) al mateix temps que augmenta l'arribada d'aigües fons carregades de nous nutrients. És l'equivalent d'un organisme que oscil·la entre períodes d'exercici, en què inicialment es fa servir l'energia química emmagatzemada mentre progressivament s'incrementa la taxa de subministrament de nutrients i oxigen als òrgans (el carboni inorgànic substituiria l'oxigen si es tractés d'un organisme heterotròfic), i períodes basals o de recuperació, en què el requeriment energètic disminueix notablement i es recuperen els nivells d'energia en reserva (Pelegrí, 2008; Pelegrí *et al.*, 2013). Obviant el recent efecte antropogènic, els canvis temporals en el diòxid de carboni a l'atmosfera són ma-

jorment el resultat de variacions en aquesta taxa de subministrament, amb un patró tipus dents de serra (anomenat oscil·lador-relaxador) que és el mateix que caracteritza molts sistemes complexos.

### Masses d'aigua

De la mateixa manera que la sang canvia de composició a mesura que transita pel sistema circulatori d'un organisme viu, les aigües de l'oceà també mostren importants canvis espacials. Aquestes variacions tenen dues fonts: (i) les característiques físiques i biogeoquímiques en aquells llocs on les aigües es formen, i (ii) el temps que aquestes aigües viatgen lluny de l'atmosfera (De La Fuente *et al.*, 2014, 2017).

Durant el temps que estan en contacte amb l'atmosfera, i com a resultat de processos físics i biològics, les aigües modifiquen la seva temperatura, salinitat i concentracions de nutrients inorgànics i matèria orgànica (Figura 4). Ara bé, les aigües que escapen de la superfície oceànica i van omplint l'interior de l'oceà només ho fan durant l'hivern, en un interval

d'unes poques setmanes. Això fa que aquestes aigües s'enduguin una informació molt concreta del moment i el lloc on s'enfonsen —és el que anomenem aigües tipus o masses d'aigua— i que permet identificar-les a mesura que es propaguen envers altres regions. Aquesta informació inclou la temperatura i salinitat hivernal (que reflecteix els fluxos de calor i les taxes de precipitació i evaporació), els nutrients inorgànics (que resulten de l'arribada d'aigües subsuperficials carregades de nutrients), i la matèria orgànica (produïda localment entre la primavera i la tardor). Així, per exemple, en els grans girs anticiclònics dels oceans, on hi ha molt poca producció primària i l'evaporació excedeix la precipitació, trobem aigües riques en oxigen, molt pobres en nutrients inorgànics i relativament salades —com les formades al centre de l'oceà Atlàntic Nord, anomenades Aigües Centrals de l'Atlàntic Nord—, i en aquelles regions on els vents porten aigües profundes cap a la superfície hi trobem concentracions elevades de nutrients i baixes en oxigen —com les Aigües Antàrtiques

Intermèdies que es troben a l'oceà Antàrtic— (Talley, 2011).

Un cop les aigües han adquirit les seves característiques i s'allunyen de la superfície comencen a modificar-se per processos de barreja i transformacions biogeoquímiques. La salinitat i la temperatura, que són propietats físiques conservatives, ja no canviaran perquè no hi ha guanys i/o pèrdues significatives de sal i energia tèrmica; tot el que hi haurà seran processos de dilució per mescla amb aigües d'altres orígens. L'oxigen i els nutrients orgànics i inorgànics, en canvi, sí que s'aniran modificant com a resultat de processos biogeoquímics. La matèria orgànica dissolta que trobem cada hivern a les aigües superficials de les altes latituds de l'oceà Atlàntic Nord, després de mesos d'elevada producció primària, s'oxidarà a mesura que fa el seu recorregut subsuperficial, de manera que disminuirà la concentració d'oxigen i augmentarà la de nutrients inorgànics (Pelegrí *et al.*, 2006, 2019).

Aquests canvis de la composició de les aigües marines, en origen i al llarg del seu recorregut, són anàlegs als canvis en la composició de la sang a mesura que aquesta interacciona amb diferents òrgans, cosa que suggereix de nou que la circulació oceànica té un rol similar al de la circulació sanguínia als éssers vius. Als artròpodes, on no existeix cap diferència entre els sistemes circulatori i limfàtic, hi ha un únic fluid (hemolimfa) format per aigua, nutrients inorgànics i composts orgànics, incloses cel·les vives que tenen tasques immunitàries; malgrat l'absència de conductes completament tancats, aquestes propietats varien notablement d'un lloc a l'altre de la cavitat o cavitats (hemocoel) per on circula (Wirkner *et al.*, 2013). La relació entre variabilitat i funcionalitat és també molt clara en éssers complexos que tenen un sistema cardiovascular, com ara els mamífers (Campbell, 1990; Randall *et al.*, 2002): els nutrients orgànics augmenten en passar a prop del tracte digestiu i disminueixen després de passar pel fetge; els residus metabòlics (v. gr. nitrogen) augmenten al fetge i disminueixen després de passar pel ronyó; l'oxigen augmenta i el diòxid de carboni disminueix als pulmons i al revés en qualsevol altre òrgan. El canvi més important, possiblement, té lloc al fluid que deixa les artèries i que, en forma de fluid intersticial, retorna al cor via el sistema limfàtic (uns 3 dels 20 litres de sang que diàriament s'incorporen als teixits des del torrent sanguini): es tracta de la limfa, que no té cèl·lules vermelles però que, en canvi, té una elevada concentració de cèl·lules blanques (limfòcits).

Una diferència entre el sistema circulatori dels oceans i els éssers vius és que el primer està caracteritzat per l'abundància d'organismes de tota mena, mentre que el segon normalment se'l considera estèril. Encara que puntualment poden haver-hi infeccions, en un ésser viu sa el sistema circulatori no té organismes externs, de fet, hi ha tota una bateria de defenses perquè sigui així. En canvi, sí que és cert que hi ha una multitud de components —cèl·lules vives i no vives— que són els blocs fonamentals de tot el sistema.

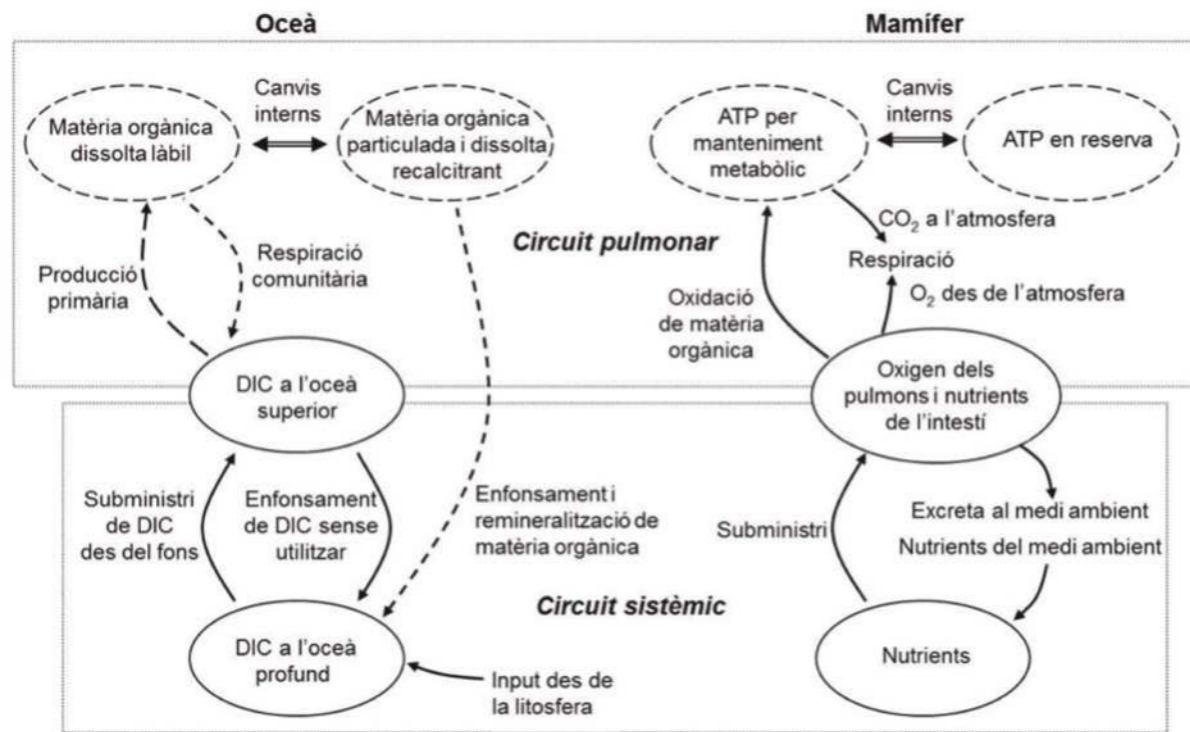
### Corrents i turbulència

Els corrents oceànics tenen un altre paper fonamental en el sistema Terra: distribuir l'energia solar, la font de tot el que es mou a la Terra, animat o inanimat. Aquesta energia ens arriba de manera variable, en funció de la posició i del temps, amb valors mitjans diaris que van des de 0 fins a 433 watts per metre quadrat ( $W m^{-2}$ ). En l'absència d'atmosfera i oceans, la

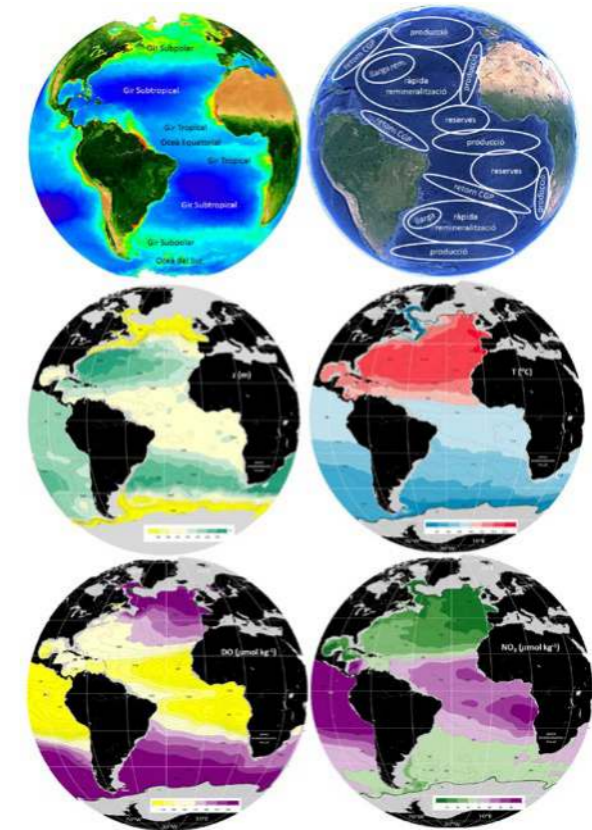
distribució de calor només pot ocórrer per conducció a la litosfera. Ara bé, aquests fluxos de calor són molt dèbils —els 10 metres més superficials de tota la litosfera només podrien transferir uns  $10^4$  watts—, de manera que tindríem gradients tèrmics latitudinals molt intensos, com ara els que s'observen a Mart o Venus. Més encara, si tinguéssim els oceans i atmosfera actuals però sense vents i corrents, els gradients tèrmics es mantindrien molt elevats —en aquest cas el flux latitudinal de calor per difusió molecular dins dels oceans fora de l'ordre de  $10^6$  watts.

Per assolir els aproximadament 5 PW (1 PW  $\equiv 10^{15}$  watts) de flux latitudinal màxim d'energia que hi ha a la Terra, és necessària l'aparició dels corrents oceànics i els vents atmosfèrics (Wunsch, 2005). Una peculiaritat

d'aquests vents i corrents és la seva turbulència, caracteritzada per pertorbacions (altes i baixes de pressió) que es desplacen a llargues distàncies, en ocasions creuant tot l'oceà. En el cas dels oceans, els remolins tenen escales temporals i espacials que van des de centenars de quilòmetres fins a només uns mil·límetres, i des d'anys fins a fraccions de segons (Figura 5). És el que s'anomena la cascada d'energia, que distribueix arreu l'energia mecànica: l'energia entra a l'oceà a escales transoceàniques, principalment gràcies al treball fet pels vents superficials i, mitjançant el progressiu fraccionament en remolins cada vegada més petits, arriba a escales de centímetres i fins i tot mil·límetres (l'escala de Kolmogorov), en què eventualment es dissipa en forma de calor.

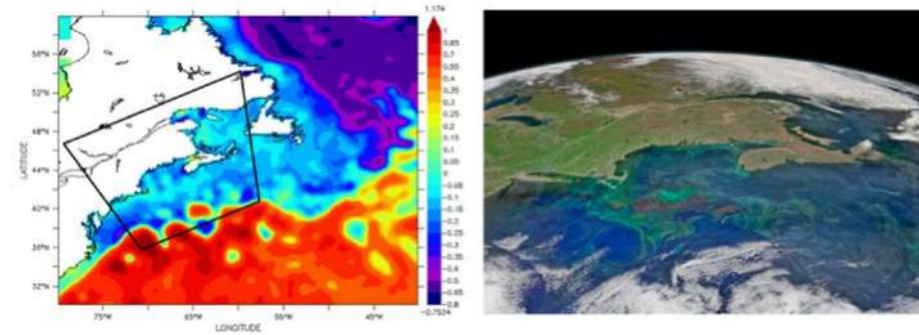


† Figura 3. Esquema dels reservoris (el·lipses) i fluxos (fletxes) d'energia per a l'oceà (esquerra) i els mamífers (dreta), emfatitzant les analogies en els patrons de transformació. A l'oceà, l'energia solar s'incorpora com a energia química, mitjançant la transformació del carboni i nutrients inorgànics (expressats en termes de carboni inorgànic dissolt, DIC) en matèria orgànica; als mamífers, l'energia (expressada com a trifosfat d'adenosina, ATP) es produeix mitjançant la respiració cel·lular de productes orgànics. Adaptat de Pelegrí (2008).



† Figura 4. Distribució de propietats a l'oceà Atlàntic. (Superior-esquerra) Imatge superficial de clorofil·la ( $mg m^{-3}$ ) a la primavera boreal, obtinguda a partir de la banda visible del satèl·lit SeaWiFS de la NASA (NASA, 2017), i (superior-dreta) localització esquemàtica dels subsistemes de l'oceà Atlàntic termocli, indicant alguna de les seves funcions principals i la ruta de retorn de la circulació global profunda (CGP). Distribucions climatològiques, sobre la isoneutra de  $27,22 kg m^{-3}$ , de (centre-esquerra) fondària (m), (centre-dreta) temperatura ( $^{\circ}C$ ), (inferior-esquerra) concentració d'oxigen dissolt ( $mmol kg^{-1}$ ) i (inferior-dreta) concentració de nitrats ( $\mu mol kg^{-1}$ ) (WOCE-ATLAS, 2017); la isoneutra arriba a la superfície del mar a les altes latituds de tots dos hemisferis, marcat amb una línia negra on comença el color gris. La combinació de propietats varia d'una gran regió oceànica a una altra, i il·lustra com cadascuna d'elles té un paper diferent —es converteix en un subsistema o òrgan específic— en l'organisme planetari.





↑ Figura 5. Condicions a la superfície de l'oceà Atlàntic nord-oest, on el Corrent del Golf se separa de la costa entre el cap Hatteras i els Grans Bancs, el 14 de maig del 2015. (Esquerra) Altura dinàmica del nivell del mar (m), produïda amb dades de Collecte Localisation Satellites (AVISO, 2017). El mapa il·lustra el fort desnivell a la regió frontal entre el Corrent del Golf al sud (aigües centrals de l'Atlàntic, valors alts de color vermell) i la regió de la plataforma al nord (aigües del talús amb una forta contribució continental i del Corrent del Labrador, valors baixos de color blau i lila). La regió frontal està associada a l'intens Corrent del Golf, dirigit d'oest a est, però alhora genera remolins càlids i freds que contribueixen a barrejar les aigües latitudinalment. (Dreta) Imatge de color de la superfície del mar, on es veu un detall de la regió entre l'est de cap Cod i el sud de Nova Escòcia (trapezi negre al panell de l'esquerra). Els remolins al nord del Corrent del Golf es fraccionen en estructures.

Si bé atmosfera i oceà contribueixen al flux latitudinal de calor —oceà i atmosfera comparteixen protagonisme a baixes latituds però l'atmosfera és l'actor principal a altes latituds— la quantitat de calor (energia tèrmica o interna) emmagatzemada als oceans és 3 ordres de magnitud superior a la que es troba a l'atmosfera. De fet, a la capa de mescla superficial dels oceans (amb fondàries típiques de 30-50 m) ja tenim unes 10 vegades més d'energia interna que en tota l'atmosfera. Així doncs, tot i que l'atmosfera ajuda a accelerar, i curtcircuitar, les transferències de calor, el veritable mecanisme regulador és l'emmagatzemament d'energia interna als oceans, i són els corrents els que mouen aquestes fonts d'energia, regulant els gradients tèrmics a les capes baixes de l'atmosfera i, per tant, els vents superficials.

La forma en què les estructures oceàniques, i els corrents associats, es divideixen en escales més i més petites recorda el fraccionament del sistema cardiovascular dels organismes vertebrats: en ruta cap a tots els òrgans, les grans artèries que surten dels ventricles es divideixen en artèries cada vegada més petites —arterioles i capil·lars—, i ja de retorn cap al cor, les vènules i venes augmenten de mida fins a arribar a les aurícules (Figura 2). Les grans i petites artèries i venes són necessàries per aproximar-se a tots els òrgans del cos, però és als capil·lars on té lloc l'intercanvi de substàncies, a través del fluid intersticial que banya totes les cèl·lules. Recordem que als vertebrats

també hi ha un sistema limfàtic, encara que molt més limitat que el dels invertebrats, que retorna aquest fluid intersticial extracel·lular al torrent sanguini.

Si pensem en els corrents que resulten de la turbulència geofísica com l'equivalent del sistema d'artèries i venes, llavors podríem imaginar el fluid que es troba dins dels remolins més petits —que és el que realment submergeix tot el plàncton marí— com l'equivalent del fluid intersticial (hemolimfa als artròpodes). Tant en les cel·les d'un individu heterotròfic com en el microunivers dels remolins oceànics, l'arribada de nutrients i oxigen/carboni dependrà de l'estat metabòlic i de l'estructura en xarxa del sistema. Convé recalcar que tot aquest microplàncton viu la major part de la seva existència en un món no turbulent: un organisme planctònic de mida relativament gran (100 micres) dins d'un remolí d'1 cm viu en un «univers»  $10^6$  vegades més gran. De la mateixa manera que l'activitat metabòlica d'un ésser viu es produeix a les cèl·lules banyades pel fluid intersticial, és en aquest univers micropànctònic on té lloc el gruix de la producció primària oceànica.

### Fronts i ecosistemes

Potser un dels aspectes més sorprenents del moviment de les aigües als oceans és precisament la seva estructuració en corrents de diferents graus d'intensitat. Els més intensos els trobem als marges occidentals de tots els gran

oceans, usualment dirigint-se des de l'equador cap als pols, portadors de nutrients inorgànics i calor tropical vers latituds més altes. L'única excepció és l'oceà Atlàntic, on el Corrent del Nord del Brasil es dirigeix cap al nord per compensar la formació d'aigües fondes (l'inici de la circulació global profunda) que hi ha a les regions subpolars atlàntiques (Talley, 2013) (Figura 4). També hi ha corrents zonals força intensos al voltant del continent Antàrtic (Corrent Circumpolar Antàrtic), d'importància extraordinària, ja que connecta tots els oceans, i a les regions equatorials i tropicals. A l'Atlàntic tropical, per exemple, diversos corrents zonals transporten nutrients i calor des de l'oceà interior cap al Corrent del Nord del Brasil, que després s'exportaran a latituds més elevades (Rosell-Fieschi *et al.*, 2015) (Figura 2).

No obstant això, a la major part dels oceans hi ha corrents poc definits, on la variabilitat sol ser molt més gran que el flux mitjà. En aquestes regions pitjor connectades —se sol dir menys ventilades— el flux d'energia, oxigen i nutrients inorgànics està dominat per remolins de tots dos signes (cyclònics i anticiclònics); és el que anomenem difusió mesoescalar turbulenta. De vegades, però, hi ha regions on els processos físics i/o biogeoquímics locals són tan intensos que modifiquen les propietats de l'aigua de manera que ni tan sols la difusió és capaç d'apaivagar-ho. Un clar exemple d'això és la regió de transició tròpic-subtròpic dels marges orientals de tots els oceans, també anomenades regions d'ombra o zones de mínim d'oxigen. El règim de vents en aquestes regions ocasiona la pujada d'aigües subsuperficials, carregades de nutrients, cap a la superfície del mar (surgència o aflorament), la qual cosa ocasiona un augment de la producció primària. Això, combinat amb la feblesa dels corrents, ocasiona que l'aigua hi resti prou temps perquè la matèria orgànica es remineralitzi, desenvolupant condicions d'hipòxia però alhora constituint-se en una font contínua de nutrients inorgànics per a l'oceà superficial (Peña-Izquierdo *et al.*, 2015).

L'oceà no és, doncs, un medi on les propietats mostren transicions suaus, ans al contrari, els grans corrents oceànics defineixen les vies preferencials de connectivitat. Curiosament, això acostuma a passar entre aquelles regions on les aigües subsuperficials carregades de nutrients s'aproximen a la superfície del mar i les regions on aquests nutrients seran utilitzats per mantenir la producció primària. En contrast, el circuit de retorn des d'aquestes aigües productives superficials sol ser molt

més lent, sempre allunyat de la superfície i donant temps perquè la matèria orgànica s'oxidi i augmentin les concentracions de nutrients inorgànics abans que l'aigua retorni a la superfície.

Els grans corrents que produeixen les principals vies de connectivitat arreu de l'oceà (excepte molt a prop de l'equador) estan associats a regions frontals, on la densitat canvia ràpidament en el pla horitzontal. Aquestes estructures frontals es constitueixen, doncs, alhora en ruta i barrera: alberguen corrents que connecten regions distants, però també mantenen separades regions properes amb característiques físiques i biogeoquímiques molt desiguals. El que podria semblar un medi difús i continu es diferencia, s'hi delimiten rutes preferents i s'hi desenvolupen hàbitats regionals amb característiques molt distants. Malgrat la continuïtat del medi líquid, es creen sistemes que, com en qualsevol organisme, tenen papers específics destinats al sosteniment del sistema global.

### La Terra, organisme planetari

La Terra és el millor exemple que tenim d'un sistema complex. La font d'energia està assegurada i té un sostrat físic que li proporciona tots els constituents necessaris. Tot el que necessita és un medi que estableixi connexions transoceàniques, un medi físic capaç de distribuir els blocs fonamentals per a la vida: matèria, energia i informació. Aquest medi és l'oceà, un sostrat en moviment on es produeixen els ritmes temporals i les estructures espacials necessàries per mantenir la vida a escala planetària.

El funcionament de la Terra és el resultat sorprenent de la combinació —la suma dels rols— de grans ecosistemes oceànics. Aquests són subsistemes de l'organisme planetari, que es desenvolupen en regions oceàniques amb característiques físiques molt particulars com a resultat del forçament extern; les retroalimentacions biològiques entre els subsistemes sens dubte existeixen, però segurament són molt més limitades que les interconnexions que tenen lloc mitjançant els grans corrents oceànics. Ara bé, la vida planctònica microscòpica que es desenvolupa dins de cadascuna d'aquestes regions oceàniques sí que tindrà propietats que responen a les característiques del medi físic, i configurarà un ecosistema regional amb característiques especials. La virtut del sistema planetari, la seva complexitat, rau en l'engranatge de totes aquestes regions, cadascuna amb un paper complementari, de tal manera que s'optimitza el funcionament conjunt del sistema.

Tots els organismes hem perviscut gràcies a la nostra capacitat d'adaptació sota constriccions termodinàmiques similars, evolucionant envers patrons espai-temporals que optimitzen el flux de propietats. El sistema Terra no n'és una excepció, existeix gràcies a la connectivitat dels oceans. Sens dubte, els patrons, i per tant el sistema, hauran evolucionat al llarg de la paleohistòria, adaptant-se als canvis tectònics i d'insolació, ajustant i modificant el rol de cadascun dels seus grans ecosistemes per tal d'assegurar la persistència homeostàtica del sistema global, sempre a prop d'un estat global

optimitzat. La humanitat té la capacitat —com si d'un gen mediambiental es tractés— de modificar el medi físic i, un cop més, els corrents i ecosistemes regionals es reajustaran per al benefici de l'organisme planetari, encara que segurament en detriment de la raça humana.

El dia que puguem escapar de la nostra consciència personal i siguem capaços de tenir una perspectiva planetària ens adonarem que l'oceà és l'organisme per excel·lència: el més complex, autosuficient i optimitzat que probablement podríem imaginar.

### Agraïments

Les idees aquí presentades han sorgit al llarg de més d'una dècada de feina en el marc de nombrosos projectes finançats pel Plan Nacional de I+D (CANOA, referència CTM2005-00444/MAR; MOC2, referència CTM2008-06438-CO2; TIC-MOC, referència CTM2011-28867; VA-DE-RETRO, referència CTM2014-56987-P; SAGA, referència RTI2018-100844-B-C33) i pel CSIC (FISIOCEAN, referència PIF2008-30F0061). Estic molt agraït a tots els meus companys i amics, que, amb la seva paciència i interès, m'han ajudat a anar-les desenvolupant. Vull també agrair els comentaris constructius de Mariona Segura, Òscar Guadayol i dos revisors més anònims. Dedico aquest treball al meu bon amic oceanògraf Pablo Sangrà, que segur que somriu veient els meus intents de copsar el que possiblement és inescrutable.

## Bibliografia

- AVISO (2017). AVISO Satellite Altimetry Data. Collecte Localisation Satellites, <http://www.aviso.oceanobs.com/en/data/product-information/duacs> [últim accés: 20 març 2018].
- BEJAN, A.; LORENTE, S. (2010). The constructal law of design and evolution in nature. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 365: 1335–1347.
- BodyParts3D (2014). *BodyParts3D* © The Database Center for Life Science licensed under CC Attribution-Share Alike 2.1 Japan, <http://lifesciencedb.jp/bp3d> [últim accés: 20 març 2018].
- CAMPBELL, N. E. (1990). *Biology*. 2a edició, Benjamin/Cummings, Redwood City, 930 pàg.
- DE LA FUENTE, P. [et al.] (2014). Does a general relationship exist between dissolved organic matter and microbial respiration? – The case of the dark equatorial Atlantic Ocean. *Deep-Sea Res. I*, 89: 44–55.
- DE LA FUENTE, P. [et al.] (2017). A simple nonlinear and endmember-free approach for obtaining ocean remineralization patterns. *J. Atmos. Oceanic Tech.*, 34: 2443–2455.
- FIELD, C. B. [et al.] (1998). *Primary production of the Biosphere: Integrating terrestrial and oceanic components*. *Sci.*, 281: 237–240.
- HUTTON, J. (1788). Theory of the Earth; or, an investigation of the laws observable in the composition, dissolution, and restoration of land upon the globe. *Roy. Soc. Edinburgh, Tr.* 1: 209–304.
- LAPENIS, A. G. (2002). Directed Evolution of the Biosphere: Biogeochemical Selection or Gaia? *Prof. Geog.*, 54: 379–391.
- LOTKA, A. J. (1925). *Elements of Physical Biology*. Williams and Wilkins, Baltimore, 460 pàg.
- LOVELOCK, J. E. (1972). Gaia as seen through the atmosphere. *Atmospheric Environ.*, 6: 579–580.
- LOVELOCK, J. E. (1979). *Gaia: a New Look at Life on Earth*. Oxford University Press, Oxford, 110 pàg.
- LOVELOCK, J. E.; MARGULIS L. (1974). Atmospheric homeostasis by and for the biosphere: the Gaia hypothesis. *Tellus*, 26: 2–10.
- MILLER, J. G. (1978). *Living Systems*. McGraw-Hill, New York, 1.102 pàg.
- NASA (2017). *Ocean Color Web*. National Aeronautics and Space Administration, <https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/SeaWiFS> [últim accés: 20 març 2018].
- PELEGRÍ, J. L. (2008). A physiological approach to oceanic processes and glacial-interglacial changes in atmospheric CO<sub>2</sub>. *Sci. Mar.*, 72: 185–202.
- PELEGRÍ, J. L.; CSANADY, G. T. (1991). Nutrient transport and mixing in the Gulf Stream. *J. Geophys. Res.*, 96, 2577–2583.
- Pelegrí, J. L. [et al.] (1996). The North Atlantic nutrient stream. *J. Oceanogr.*, 52: 275–299.
- PELEGRÍ, J. L. [et al.] (2006). Nutrient irrigation of the North Atlantic. *Progr. Oceanogr.*, 70: 366–406.
- PELEGRÍ, J. L. [et al.] (2013). Global constraints on net primary production and inorganic carbon supply during glacial and interglacial cycles. *Paleoceanogr.*, 28: 713–725.
- PELEGRÍ, J. L. [et al.] (2019). The Gulf Nutrient Stream. A: NAGAI, T., [et al.] (ed.), *Kuroshio Current: Physical, Biogeochemical and Ecosystem Dynamics*, capítol 3, 23–50, AGU-Wiley, Hoboken and Washington.
- PEÑA-IZQUIERDO, J. [et al.] (2015). Water mass pathways to the North Atlantic Oxygen Minimum Zone. *J. Geophys. Res. Oceans*, 120: 3350–3372.
- RANDALL, D. [et al.] (2002). *Eckert animal physiology: Mechanisms and adaptations*. 5a edició, W. H. Freeman, New York, 752 pàg.
- ROSELL-FIESCHI, M. [et al.] (2013). Zonal jets in the equatorial Atlantic Ocean. *Progr. Oceanogr.*, 130: 1–18.
- STRAMMA, L.; SCHOTT, F. (1999). The mean flow field of the tropical Atlantic Ocean. *Deep-Sea Res. II*, 46: 279–303.
- TALLEY, L. D. (2011). *Descriptive Physical Oceanography. An Introduction*. 6a edició, Academic Press, 560 pàg.
- TALLEY, L. D. (2013). Closure of the Global Overturning Circulation through the Indian, Pacific, and Southern Oceans: schematics and transports. *Oceanogr.*, 26: 80–97.
- UCAR (2017). *The water cycle*. University Corporation for Atmospheric Research Center for Science Education, <https://scied.ucar.edu/longcontent/water-cycle> [últim accés: 20 març 2018].
- VERDNASKY, V. (1945). The biosphere and the noosphere. *Amer. Sci.* 33: 1–12.
- WIRKNER, C. S. [et al.] (2013). The arthropod circulatory System. A: MINELLI, A., [et al.] (ed.), *Arthropod Biology and Evolution*, p. 343–391. Springer-Verlag, Berlin.
- WOCE-ATLAS (2017). *WOCE Atlas Hydrographic Program*. World Ocean Circulation Experiment, <http://woceatlas.ucsd.edu> [últim accés: 20 març 2018].
- WUNSCH, C. (2005). The total meridional heat flux and its oceanic and atmospheric partition. *J. Clim.*, 18: 4374–4380.

## El balanç de carboni i el canvi climàtic

Josep Enric Llebot

Departament de Física, Universitat Autònoma de Barcelona.

Correspondència: Josep Enric Llebot. Secció de Ciències i Tecnologia, Institut d'Estudis Catalans, C. del Carme 46, 08001 Barcelona, Catalunya. Adreça electrònica: [enric.llebot@uab.cat](mailto:enric.llebot@uab.cat)DOI: 10.2436/20.1501.02.182  
ISSN (ed. impresa): 0212-3037  
ISSN (ed. digital): 2013-9802  
<http://revistes.iec.cat/index.php/TSCB>  
Rebut: 14/12/2017  
Acceptat: 19/04/2018

## Resum

En aquest escrit es descriuen els balanços de carboni i la seva relació amb la composició de gasos amb efecte d'hivernacle a l'atmosfera, així com els impactes en el balanç de carboni dels processos que tenen lloc als oceans, als sòls i als ecosistemes terrestres.

**Paraules clau:** balanços de carboni, efecte d'hivernacle, composició atmosfèrica, canvi climàtic.

## Climate change and carbon budgets

## Abstract

In this paper we deal with planetary carbon budgets and its relationship with the atmospheric content of greenhouse gases. Also, there are mentioned some of the impacts upon the carbon budget of several processes that occur in oceans and, in general, in the biosphere.

**Keywords:** carbon budgets, greenhouse effect, atmospheric composition, climate change.

## Introducció

L'escalfament de l'atmosfera com a conseqüència dels canvis de la composició atmosfèrica d'alguns gasos amb efecte d'hivernacle ha portat, durant els darrers 25 anys, primer a un debat científic sobre l'origen i les conseqüències del fenomen i, després, a un intens debat polític i social sobre com fer-hi front i quines mesures es poden prendre. En qualsevol cas, ha estat i és un debat en el qual intervenen moltes disciplines, entre les quals tenen un paper protagonista la física i la biologia. La causa immediata del problema són les emissions de gasos amb efecte d'hivernacle i, en aquest context, conèixer com es reparteix entre els diferents subsistemes que formen el sistema climàtic el diòxid de carboni en ser emès, el gas que suposa el percentatge major de tots amb efecte d'hivernacle que s'emeten a l'atmosfera, és de gran importància. En aquest escrit pretenem fer un breu resum d'aquest aspecte, així com d'alguns canvis en els ritmes vitals a la biosfera que, segons la visió de l'autor, serveixen per comprendre millor l'evolució del contin-

gut de carboni a l'atmosfera. Les fonts sobre les quals es basa aquest treball són bàsicament tres: els treballs del Global Carbon Project<sup>1</sup> i les referències bibliogràfiques que s'hi inclouen, el Fifth Assessment Report de l'Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC, 2014) i el Tercer Informe sobre el Canvi Climàtic a Catalunya<sup>2</sup>.

Les emissions de CO<sub>2</sub>

Des de la revolució industrial, els fluxos d'origen antropogènic de diòxid de carboni, que provenen de cremar combustibles fòssils com el carbó, el petroli i el gas natural, injecten anualment una quantitat de carboni que equival a un 0,8% del contingut de carboni de l'atmosfera. L'increment anual de les emissions ha estat d'un 4,3% des de l'any 1860, excepte en períodes molt breus, com en la Gran Depressió, a finals dels anys 1920, durant les guerres mundials o en la crisi del petroli de l'any 1973. La mitjana de les emissions de carboni a l'atmosfera, que són conseqüència de la utilització de combustibles fòssils dels anys

1990, fou de 6,3 GtC i queden encara reserves de combustibles fòssils que produirien conjuntament l'emissió de 4.000 GtC.

Les emissions de CO<sub>2</sub> degudes al consum de combustibles fòssils i de la indústria no han canviat des de l'any 2014 fins al 2016. Aquesta estabilització de les emissions va sorprendre, tenint en compte que en el mateix període la temperatura de l'atmosfera a la superfície terrestre no va aturar el seu creixement. Sembla, però, que el 2017 les emissions tornaran a créixer modulades per l'augment de les emissions xineses al voltant d'un 3,5%, la lleugera disminució de les emissions dels Estats Units, -0,4%, i l'augment d'un 2% de les emissions de l'Índia i de la resta del món. Tanmateix, la concentració de carboni a l'atmosfera també va seguir creixent durant el període 2014-2016. Aquesta aparent inconsistència s'explica per la resposta del cicle natural del carboni en l'episodi del Niño, 2015-2016, (Betts *et al.*, 2016), que va provocar en moltes zones de latituds baixes ambients més secs i temperatures més altes, amb la consegüent menor fixació de carboni

<sup>1</sup> <http://www.globalcarbonproject.org>

<sup>2</sup> <http://cads.gencat.cat/ca/detalls/detallarticle/Tercer-informe-sobre-el-canvi-climatic-a-Catalunya-00003>

per a la coberta vegetal i, en múltiples ocasions, majors emissions pels incendis forestals. Durant aquest període el creixement anual del CO<sub>2</sub> a l'atmosfera s'ha situat al voltant dels 3 ppm<sup>3</sup> anual, cosa que ha portat a la concentració mitjana atmosfèrica del CO<sub>2</sub> durant el 2016 de 403 ppm. El diòxid de carboni que entra a l'atmosfera a partir de la combustió dels combustibles fòssils, dels processos industrials i dels canvis en els usos del sòl s'absorbeix en embornals com els oceans i els sòls i els ecosistemes terrestres, que, junts, suposen l'absorció del 55% de les emissions. La resta, el 45%, roman a l'atmosfera (Ciais *et al.*, 2013). Certament, les mesures de la concentració atmosfèrica de gasos amb efecte d'hivernacle han assolit un grau de precisió força elevat, però, en canvi, l'atribució de les emissions i dels embornals en termes concrets conté encara moltes incerteses.

Atès que els oceans i els sòls són responsables de retenir en el seu si el 55% de les emissions de gasos amb efecte d'hivernacle a l'atmosfera i, també a la vegada, poden alterar en determinades condicions el balanç de carboni a la superfície terrestre és important saber quin ha estat el seu paper en el passat climàtic de la Terra.

### La distribució del carboni

La concentració del carboni a l'atmosfera ha canviat durant la història de la Terra. Hi ha evidències de concentracions grans (més grans de 3.000 ppm) fa uns 200 milions d'anys, així

com altres períodes en què les concentracions han estat semblants a les actuals. Els planetes del sistema solar també tenen concentracions de diòxid de carboni a la seva atmosfera molt diferents: mentre Venus té una atmosfera amb una concentració de CO<sub>2</sub> molt gran, Mart té una atmosfera molt tènue, però també amb una proporció força alta de CO<sub>2</sub>. L'any 1958, quan es va disposar per primera vegada d'un instrument que mesurava de forma contínua a l'observatori de Mauna Loa, a Hawaii, la concentració mitjana a l'atmosfera de CO<sub>2</sub> era de 315 ppm de CO<sub>2</sub>. Aquesta concentració resulta ser aproximadament d'un 0,03% de la concentració d'altres elements que formen l'atmosfera, que resulta ser d'un total de 671 x 10<sup>12</sup> kg de carboni presents a l'atmosfera. Des d'aleshores, la quantitat de carboni a l'atmosfera ha crescut notablement. Trenta anys després, la concentració de diòxid de carboni havia augmentat un 11,4%, és a dir, era de 351 ppm, i quan faci seixanta anys de les primeres mesures la concentració de CO<sub>2</sub> no serà inferior als 405 ppm, que suposa un augment del 28,6% respecte de la concentració de l'any 1958. L'anàlisi de les bombolles d'aire atrapat en el gel polar indica que típicament, durant un període glacial, hi havia uns 200 ppm CO<sub>2</sub> i durant els períodes interglacials hi havia concentracions d'uns 260 a 300 ppm de CO<sub>2</sub>, mesures que, juntament amb les de l'estació de Mauna Loa, permeten suposar que abans de l'inici de l'època industrial la concentració de diòxid de carboni era d'uns 280 ppm.

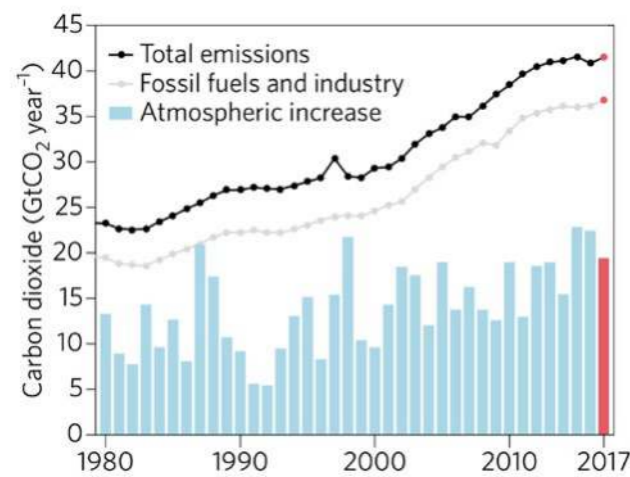


Figura 1. Emissions totals, emissions de la indústria i de l'ús dels combustibles fòssils i augment del CO<sub>2</sub> a l'atmosfera en gigatonnes (GtCO<sub>2</sub>) (Peters *et al.*, 2017). Reproduït amb el permís de l'editor.

<sup>3</sup> 1 ppm (abreviatura de part per milió) equival a 1 ml de CO<sub>2</sub> per litre d'aire.

La concentració del carboni a l'atmosfera depèn de les emissions, però també dels fluxos de carboni entre l'atmosfera i els altres subsistemes del sistema climàtic, els oceans, el sòl i la biosfera. L'oceà emmagatzema una quantitat de carboni que és unes 50 vegades major que la del carboni atmosfèric, de tres formes diferents: com a carboni inorgànic dissolt (ions carbonat i bicarbonat i diòxid de carboni dissolt), carboni orgànic dissolt (molècules orgàniques petites i grans), i carboni orgànic en forma de petites partícules (consistent en organismes vius i fragments de plantes mortes i animals). Les dades que es fan servir sobre la quantitat de carboni total emmagatzemada que hi ha a l'oceà són d'unes 38.000 GtC (38 x 10<sup>15</sup> kg).

Pel que fa a la litosfera i la biosfera hi ha una major incertesa sobre el seu contingut de carboni. Les estimacions que s'han elaborat sobre el contingut de carboni a les plantes es mouen al voltant de les 600 GtC, depenent dels mètodes usats per classificar els ecosistemes en diferents tipus, i depenent dels mètodes per determinar l'àrea i la quantitat de carboni de cada tipus. El mateix problema sorgeix quan es tracta d'avaluar la quantitat de carboni emmagatzemat per litre de Terra corresponent a sòl orgànic, que globalment s'avalua en 1.500 GtC. La quantitat total de carboni present als ecosistemes terrestres oscil·la al voltant de 2.000 GtC. Aquesta quantitat varia amb una certa rapidesa fruit dels canvis en l'ús del sòl, especialment pel que fa als usos agrícoles, de l'estructura d'edat dels boscos, del clima i de la química de l'atmosfera i de la precipitació.

Tanmateix, també hem de tenir en compte altres contribucions a les emissions de carboni. Per exemple, les procedents del sòl. Anualment l'atmosfera intercanvia més de 100 GtC amb els ecosistemes terrestres i una quantitat semblant amb els oceans. Per tant, els fluxos de carboni globals a l'atmosfera representen més del 25% de la quantitat total de carboni emmagatzemat, i les transformacions que es produeixen en els oceans i en els usos del sòl que poden influenciar, de forma notable, aquests fluxos afecten, de retruc i de forma substancial, el comportament de l'atmosfera.

Iniciem ara el recorregut del carboni a la litosfera. El carboni està present sobretot a les roques sedimentàries, les quals contenen dos tipus de components: el querogen i els carbonats. El querogen, que es troba a les pissarres,

és matèria orgànica sedimentària i representa les restes toves d'animals i plantes. Els carbonats, que estan presents en roques calcàries i en les dolomites, procedeixen, en la seva major part, de l'acumulació de fragments d'esquelets d'organismes, generalment marins. El carbó i el petroli procedeixen també dels teixits d'animals i plantes, però no són tan abundants com el querogen.

Durant el procés de meteorització geoquímica, mitjançant el qual les roques del sòl es descomponen, el querogen, una mescla de compostos orgànics que conformen una fracció de la matèria d'origen orgànic de les roques sedimentàries, reacciona amb l'oxigen i produeix CO<sub>2</sub>, que acaba passant a l'atmosfera. Tanmateix, la meteorització dels carbonats és molt més complexa. Els carbonats de magnesi i de calci, constituents de dolomites i calcites, són atacats pels àcids presents a les aigües subterrànies, en concret per l'àcid carbònic, que es forma a partir del diòxid de carboni resultant de la descomposició de la matèria orgànica. L'acció de l'àcid carbònic sobre les roques carbonatades proporciona ions dissolts de calci i de magnesi i dos ions bicarbonat. Els ions bicarbonat tenen, però, encara una altra font: els minerals del grup dels silicats, per exemple: els abundants feldespatos dels granits i dels basalts produeixen també ions bicarbonat degut a l'acció meteoritzant de l'àcid carbònic. Aquesta acció meteoritzant sobre els silicats és molt important, ja que exerceix un control a llarg termini sobre el diòxid de carboni atmosfèric.

Un cop els ions calci i bicarbonat són alliberats gràcies al procés de meteorització, són arrossegats per l'aigua subterrània pels petits rius, després pels rius i finalment arriben a l'oceà. Allí, organismes com el plàncton i els corals prenen els ions calci i bicarbonat per construir les closques i els esquelets de carbonat de calci dels éssers vius que, en morir, es dipositaran al fons marí i començaran a formar els sediments. Aquest enterrament de carbonats és el responsable del 80% aproximadament del carboni dipositat en el sòl oceànic. El 20% restant resulta de l'enterrament de matèria orgànica morta produïda a partir de la fotosíntesi terrestre i marina, juntament amb els materials procedents del continent que els rius porten al mar.

En les reaccions en què intervenen els carbonats, únicament la meitat dels bicarbonats acaben transformant-se en carbonat càlcic i, per tant, dipositant-se en el fons de l'oceà. L'altra meitat es converteix en diòxid de carboni i acaba a l'atmosfera probablement després de

passar per la fotosíntesi i per la respiració del cicle biològic del carboni. Per tant, resumint, per cada molècula de diòxid de carboni atmosfèric es produeix una molècula d'àcid carbònic al sòl. La molècula d'àcid carbònic dissol minerals del grup dels carbonats produint dos ions bicarbonat. Un d'aquests ions es transforma en carbonat càlcic, que acaba al fons de l'oceà, i l'altre s'acaba transformant en diòxid de carboni atmosfèric i, per tant, es pot dir que la quantitat de CO<sub>2</sub> atmosfèric es conserva.

No passa el mateix amb la meteorització dels silicats. Durant aquest procés, es produeixen dos ions bicarbonat i ions calci, ja que els silicats contenen calci, en la seva estructura. Quan els ions bicarbonat i calci arriben a l'oceà, es combinen gràcies a la intervenció dels organismes marins i es produeix carbonat càlcic. El conjunt de reaccions té com a resultat que únicament la meitat del diòxid de carboni de l'atmosfera retorna a l'atmosfera degut al procés de meteorització dels silicats. Així doncs, aquest procés comporta una fixació neta de diòxid de carboni atmosfèric en els sediments.

Havent vist tot això, podem preguntar-nos com és que encara queda diòxid de carboni a l'atmosfera. Efectivament, en un període de 10.000 a 300.000 anys, el procés de meteorització dels silicats explicaria l'eliminació total del CO<sub>2</sub> atmosfèric. Hi ha però un altre procés que nodreix l'atmosfera de diòxid de carboni: les erupcions volcàniques i altres fenòmens relacionats amb el vulcanisme.

Finalment, cal esmentar el cicle biològic del carboni, en el qual el diòxid de carboni atmosfèric és fixat per les plantes, transformat mitjançant la fotosíntesi en matèria orgànica i, posteriorment, és alliberat per la respiració vegetal i la descomposició bacteriana una altra vegada a l'atmosfera.

La capacitat dels ecosistemes i dels sòls d'absorbir i de fixar carboni és, com ja s'ha dit, un tema que ha gaudit de molt interès científic i polític, sobretot inicialment, relacionat amb els mecanismes de flexibilitat que s'establien en el protocol de Kyoto i en els desenvolupaments normatius posteriors. Especialment, s'ha dedicat molta atenció als boscos. La desaparició, en àmplies zones del planeta, de superfícies de bosc degut a les activitats humanes i, en altres indrets, el creixement de les superfícies boscoses, com a resultat de l'abandonament rural i de terrenys dedicats en altres temps a pràctiques agrícoles, ha fet que l'avaluació dels balanços de carboni i l'elaboració de metodologies per quantificar-los global-

ment, hagi estat una activitat a la qual s'han dedicat nombrosos esforços.

Com tots els processos que es donen a la natura, l'establiment dels balanços de carboni comporta conèixer i descriure processos complexos i sotmesos a múltiples interaccions (Peñuelas *et al.*, 2016). El balanç de carboni d'un bosc o d'un ecosistema comporta tenir en compte dos processos bàsics: la fotosíntesi i la respiració.

Els ecosistemes terrestres i principalment els boscos acumulen en la seva biomassa unes 550 GtC de carboni. Cada any aquests ecosistemes absorbeixen 110 GtC, és a dir, de mitjana, una quantitat equivalent al 20% del carboni emmagatzemat en la seva biomassa. No obstant això, aquesta absorció no equival a un segrest net del carboni atmosfèric; una part d'aquest carboni absorbit retorna a l'atmosfera per la respiració de les plantes, unes 49 GtC, i una altra (60 GtC) per la descomposició de les fulles i altres restes de matèria orgànica que cauen a terra i que són descompostos per bacteris i fongs per acabar retornant a l'atmosfera. Sembla que hi ha un consens (Ciais *et al.*, 2013) sobre el fet que, a escala global, els boscos acumulen carboni i, a mitjà termini, el poden seguir acumulant, atès que els boscos són relativament joves i el mateix augment de la concentració de CO<sub>2</sub> atmosfèric ho potencia. L'augment de la temperatura afavoreix el període vegetatiu i, per tant, allarga la fixació de carboni. Tanmateix, en moltes regions justament l'augment de la temperatura i un règim hídric més àrid produeixen un menor creixement i més incendis forestals, que incideixen substancialment en el balanç de carboni (Banqué *et al.*, 2014). En resum, i en concret per mesurar quina importància quantitativa tenen aquests processos, si es fa una avaluació global de la capacitat d'embornal dels boscos a Catalunya, per exemple, respecte del total d'emissions (Vayreda *et al.*, 2016), els boscos a Catalunya compensen al voltant del 10% de les emissions produïdes.

Com hem vist, la major quantitat de carboni es troba a l'oceà, la qual cosa indica que l'oceà té un paper fonamental en el cicle del carboni i, per tant, en la concentració de CO<sub>2</sub> a l'atmosfera. A través de la superfície de l'oceà es produeix un continu intercanvi de diòxid de carboni entre l'atmosfera i l'oceà de tal forma que hi ha establert un equilibri entre la pressió parcial de CO<sub>2</sub> en els dos sistemes. Per tant, un eventual canvi del ritme d'absorció de diòxid de carboni per part de l'oceà o de l'atmosfera ha de venir acompanyat per mecanismes que,

a la vegada, canviïn el transport d'aquest gas en cadascun dels dos sistemes. El coneixement de l'efectivitat amb què es transporta carboni des de la superfície cap al fons és relativament recent i es basa en l'ús de traçadors com el  $^{14}\text{C}$  i el  $^3\text{H}$ . Les dades experimentals semblen suggerir que un bon model de l'oceà consisteix a considerar-lo dividit en dues zones, la superficial, que són els 200 primers metres des de la superfície, on l'acció del vent produeix una aigua relativament homogènia i ben barrejada, i la zona profunda, en la qual es donen els moviments de circulació general. Excepte en les zones polars, on hi ha un contacte directe entre les aigües superficials i les profundes, en la resta de regions de l'oceà l'intercanvi entre la zona superficial i la zona profunda es produeix per difusió i, per tant, molt lentament.

A les zones polars l'aigua freda i salina, que a la resta dels oceans és característica de les zones profundes, va per la superfície i és tan densa que s'acaba enfonsant. Aquesta aigua ve de l'equador i, durant el seu camí, ha estat molt de temps en contacte amb l'atmosfera. Hi ha encara una certa incertesa sobre el diòxid de carboni que conté i, en conseqüència, en la quantitat d'aquest gas que entra a les aigües profundes pels pols i que acaba fixant-se al fons del mar. El carboni a l'oceà ve determinat en primera instància pels processos biològics, que es desenvolupen sobretot a la zona superficial d'aigües menys denses. A través de la fotosíntesi, els organismes prenen el carboni inorgànic dissolt a l'aigua i manufacturen tant components inorgànics (com els carbonats de les closques de les cocolitoforals) com matèria orgànica, que proporciona energia a la cadena alimentària marina i, així, la densa aigua profunda és més rica en carboni inorgànic dissolt que l'aigua superficial. Moltes de les substàncies creades mitjançant aquest mecanisme passen a les zones profundes en forma de restes fecals i organismes morts. Els materials experimenten aleshores remineralització i descomposició bacteriana i una petita fracció es diposita al fons. Aquest mecanisme que transporta carboni des de la zona superficial a la zona profunda i que està directament relacionat amb la vida es coneix com a bombeig biològic. S'acostuma a avaluar que la transferència de

material orgànic des de la superfície fins a l'oceà profund representa d'un 15 a un 20% de la producció primària, és a dir, de la quantitat de carboni assimilat mitjançant la fotosíntesi menys el que és alliberat per la respiració dels organismes.

Globalment la quantitat de carboni que es transporta a les capes profundes de l'oceà tant en forma de partícules orgàniques com de carboni dissolt, segons les darreres dades, és d'un 0,2 GtC per any (Ciais *et al.*, 2013). Una part de la incertesa d'aquesta xifra rau en la magnitud del bombeig biològic, ja que en les zones polars és on segurament es produeixen un seguit de fenòmens que poden influenciar de forma substancial la xifra suara esmentada. En efecte, als afloraments<sup>4</sup> que es donen a les zones polars, l'aportació de nutrients no és el factor limitant de la producció primària com a la resta del planeta, sinó que el factor important és la radiació solar disponible a l'aigua que depèn, naturalment, de l'extensió del mar de gel. Per tant, una reducció substancial de la capa de gel deguda a l'escalfament a les latituds altes podria augmentar la producció biològica i incrementar el flux de carboni a les aigües profundes, malgrat que una major temperatura de l'aigua reduiria, a la vegada, la tendència de l'aigua freda a enfonsar-se. Una altra part de la incertesa prové d'estimacions recents de la quantitat de carboni orgànic dissolt als oceans que indiquen que les quantitats utilitzades fins fa poc temps la subestimaven en un factor 2, és a dir, que hi hauria el doble de carboni del que es pensava.

El cicle del carboni terrestre també té com a element essencial la producció primària per les plantes que prenen carboni inorgànic del  $\text{CO}_2$  i produeixen matèria orgànica, proporcionant energia química a la cadena alimentària. Els ecosistemes terrestres, en canvi, retornen el carboni a l'atmosfera per la respiració, els focs i la descomposició. S'han realitzat considerables esforços per determinar en tot el planeta la productivitat biològica i, a partir d'aquesta determinació, avaluar els balanços individuals dels ecosistemes més rellevants i llur hipotèticaes reaccions als canvis ambientals.

La producció primària neta de la vegetació terrestre, és a dir, la quantitat de carboni que

s'absorbeix com a conseqüència del desenvolupament de la vegetació, es calcula que és d'un 60 GtC per any (Ciais *et al.*, 2013). En un termini de pocs anys aquest carboni pràcticament torna a l'atmosfera per descomposició de les restes orgàniques, ja sigui dels detritus o bé del carboni actiu del sòl, és a dir, la petita fracció del carboni del sòl que juntament amb els organismes associats tenen un intercanvi relativament actiu amb l'atmosfera. Per estudiar les implicacions que els eventuais canvis ambientals produeixen sobre el balanç de carboni global convé estudiar individualment alguns dels ecosistemes més importants. Per exemple, el bosc humit tropical tarda menys d'un any a tornar a l'atmosfera el carboni absorbit, mentre que els boscos en altes latituds triguen diverses dècades. Els sòls contenen tant carboni actiu com dipòsits de carboni que no estableixen intercanvis amb l'atmosfera. L'activitat de la matèria orgànica dels sòls varia amb la fondària, la textura, el clima i la química de la matèria orgànica. Per exemple, com més pròxima es troba a la superfície, més fàcilment es descompon i, per tant, major és l'impacte sobre el cicle del diòxid de carboni. D'altra banda, hi ha sòls que contenen grans quantitats de carboni i que tenen uns ritmes d'intercanvi amb l'atmosfera molt petits, però que, en canvi, contínuament estan canviant. Globalment les turbes i els aiguamolls acumulen de 0,1 a 0,3 GtC de carboni cada any; els deserts acumulen quantitats molt inferiors: 0,01 GtC per any en la forma de carbonats.

El balanç entre aquests processos, assimilació per la fotosíntesi i alliberament de diòxid de carboni pels organismes i pels materials del sòl, determina la magnitud de l'intercanvi de carboni entre l'atmosfera i els sistemes terrestres de la Terra. En general es pensava que en períodes inferiors a deu anys, regionalment els fluxos de carboni no es compensaven, però que en períodes llargs els ecosistemes absorben la mateixa quantitat de carboni que emetien a l'atmosfera. A més, s'havien de tenir en compte els processos associats als focs i l'erosió. Les anàlisis recents semblen indicar que globalment la biosfera absorbeix 2,6 GtC per any (Ciais *et al.*, 2013). Tanmateix, tampoc el balanç positiu no és regular a tots els indrets

del globus. Així, als tròpics és negatiu, és a dir, s'emet més carboni que no pas s'absorbeix, mentre que a les latituds mitjanes i altes hi ha una absorció neta. Les causes són: augment i creixement dels boscos de les latituds mitjanes i altes (0,5-0,9 GtC/any), major creixement de la vegetació a causa d'una concentració de  $\text{CO}_2$  més gran a l'atmosfera (0,5-2,0 GtC/any) o de la deposició del nitrogen (0,5-1,0 GtC/any) i, finalment, degut a les anomalies del clima (0-2,0 GtC/any).

És difícil de predir el futur paper de la biosfera terrestre en el control de les concentracions de  $\text{CO}_2$  atmosfèric, ja que no es coneix amb certesa quin dels processos és dominant. En principi, l'augment cert del  $\text{CO}_2$  atmosfèric produirà un efecte de fertilització que sembla que induirà l'augment de l'emmagatzematge de carboni. També es pot pensar, però, que aquest procés pot arribar a una saturació i que, per tant, increments addicionals de diòxid de carboni no comportaran graus de creixement més grans dels vegetals en la biosfera (Peñuelas *et al.*, 2017).

El diòxid de carboni no té elements propis a l'atmosfera que el produeixin ni que l'eliminin amb facilitat. Per això té un temps de residència mitjà difícil de mesurar però que, en qualsevol cas, és relativament llarg —d'uns deu anys. La circulació de l'aire a la troposfera n'homogeneïtza la distribució de tal forma que podríem dir que, malgrat que en unes zones s'emet més i en d'altres s'absorbeix amb més eficiència, la composició global de l'atmosfera de diòxid de carboni és homogènia.

Hi ha moltes dades que justifiquen per què el continu augment de  $\text{CO}_2$  de l'atmosfera es deu a les activitats humanes i, en concret, a l'ús de combustibles fòssils. La primera és que l' $\text{O}_2$  atmosfèric està disminuint amb la mateixa taxa que les emissions de  $\text{CO}_2$ . La segona és que la major part de  $\text{CO}_2$  té la signatura del carbó fòssil: manca de  $^{14}\text{C}$  i una quantitat molt reduïda de  $^{13}\text{C}$ . La tercera justificació és que l'augment de  $\text{CO}_2$  es dona, sobretot, a l'hemisferi nord, que és on hi ha la major part d'ús dels combustibles fòssils.

### Canvis en alguns ritmes vitals a la biosfera

Els cicles de vida de la major part d'organismes estan fortament influenciats per la temperatura i la precipitació. Per això els éssers vius són indicadors dels canvis ambientals en general i del canvi del clima en particular. Hi ha evidències a tot el món (IPCC, 2001) que mostren que diversos éssers vius exhibeixen canvis per-

ceptibles que, de forma genèrica, es poden mostrar com a desplaçaments vers el nord i moviments cercant hàbitats a major altura, a les zones muntanyoses, o bé canvis en els períodes d'aparellament. Naturalment, no hi ha una única causa atribuïble a aquests desplaçaments, ja que la intervenció antròpica a l'ambient no es limita únicament a la pertorbació del clima, sinó que hi ha canvis importants en la intervenció en els ecosistemes (freqüentació, aïllament, pol·lució, canvis dels usos dels sòls, introducció d'espècies exòtiques, caça, etc.) que influeixen els comportaments de les espècies. Els nombrosos canvis identificats no es poden confondre, en la majoria de casos, amb migracions associades a canvis ràpids de les condicions ambientals, que són molt més variats.

En el regne animal els canvis més comuns són en el nombre dels animals que ocupen una determinada zona i en l'extensió d'aquesta àrea de distribució; pel que fa als invertebrats hi ha una dispersió identificada d'insectes cap a àrees favorables com a resultat del canvi del clima. En particular hi ha estudis molt interessants respecte de l'abast i els canvis fenològics en papallones. Alguns d'aquests estudis s'han realitzat a Europa (Mills *et al.*, 2017) i a Catalunya (Donoso *et al.*, 2016), on es varen analitzar 12 espècies de papallones i 17 espècies de plantes durant el període del 1996 al 2012. Es varen mesurar canvis fenològics en 10 de les 17 espècies vegetals i canvis de diferent magnitud, depenent de l'espècie, en la data de vol de les papallones en funció de canvis ambientals lligats al canvi climàtic. En condicions d'aridesa primaveral l'afectació fenològica a les plantes és més intensa en les plantes que en les papallones, i els autors no poden establir una única tendència a l'hora de descriure les asincronies entre les papallones i les plantes. Aquestes variacions s'han relacionat amb els canvis climàtics mitjans a la regió estudiada en la temperatura dels mesos de febrer, març i juny, si bé no s'ha mesurat una tendència genèrica anual del registre de temperatura ni del de precipitació. Catalunya, a més, compta amb l'aixopluc del Servei Meteorològic de Catalunya de la Xarxa Fenològica de Catalunya, que pretén reunir i aplegar observacions fenològiques molt diverses a tot el territori, assegurant-ne la qualitat i la difusió.

Els amfibis i els rèptils poden ser especialment sensibles als canvis del clima associats específicament als canvis en la humitat. La tendència general, tot i que encara no és gaire clara a què es deu, és el declivi de moltes espèci-

es. Pel que fa a les aus s'han mesurat canvis en els hàbitats i en els hàbits migratoris, de manera que arriben als seus llocs de cria abans a la primavera, i marxen més tard a la tardor, així com, en alguns casos, en la grandària i el nombre d'ous.

En tots els casos un aspecte important que s'ha de tenir en compte és la sincronització de diferents processos que es donen en els ecosistemes. Aquesta sincronització té a veure amb la interrelació entre els processos i les espècies que es donen en els ecosistemes. Si tradicionalment el principal aliment d'una determinada espècie d'ocell migratori quan arriba a un lloc és una larva i aquesta, com a resultat dels canvis ambientals, avança el seu desenvolupament, pot passar que quan l'ocell arribi al lloc on sempre trobava el seu aliment, aquest sigui molt escàs o simplement inexistent. Els impactes que aquests tipus de transformacions puguin produir sobre una determinada espècie sempre depenen de la capacitat i la rapidesa d'adaptació dels ecosistemes i les espècies a les condicions canviant.

Naturalment, els bioindicadors no es limiten al regne animal, sinó que s'estenen també als vegetals. En un estudi dut a terme a Catalunya (Peñuelas *et al.*, 2002), a Cardedeu (Barcelona), en una zona on la temperatura anual ha crescut 1,4 °C durant el període d'estudi (1952-2000), es mostra com a nombroses espècies de plantes els surten les fulles 16 dies abans, els cauen 13 dies més tard, floreixen 6 dies abans i els fruits els surten 9 dies abans. Això vol dir, en definitiva, que s'allarga el temps de creixement de les plantes.

Per tant, malgrat que els éssers vius estan afectats per múltiples factors ambientals, les correlacions que es donen respecte dels seus canvis de comportament dels processos vitals i els canvis climàtics, sobretot lligats a la temperatura i a la humitat, permeten donar suport al fet que són indicadors de canvi climàtic.

### Els sòls

Els sòls alliberen gasos amb efecte d'hivernacle com a resultat de la seva variada activitat metabòlica i, a la vegada, tenen capacitat per retenir-los i transformar-los (Alcañiz *et al.*, 2016). D'altra banda, el canvi d'usos del sòl, a causa de les activitats humanes, però també com a conseqüència de canvis ambientals, és la causa de l'alliberament de gasos amb efecte d'hivernacle i, per tant, d'incidència en la magnitud i intensitat de l'escalfament de l'atmosfera.

Les característiques del sòl estan determinades per la interacció de moltes variables,

<sup>4</sup> Un aflorament és la circulació d'aigua a l'oceà, de baix cap a dalt. S'acostuma a relacionar amb una gran activitat biològica.

com el material base de què està format, el clima, els organismes, el relleu i el temps. La força i la interacció d'aquestes variables són diferents arreu, i es donen molts tipus diferents de sòls, els quals constitueixen la base d'hàbitats diferents caracteritzats cadascun d'ells per diferents productivitats de matèria vegetal.

Els canvis climàtics poden afectar processos crucials que caracteritzen la capacitat d'un determinat sòl de sustentar una determinada espècie o cultiu agrícola. L'extensió de les modificacions dels sòls pot tenir conseqüències en la futura distribució de fauna i flora, encara que el temps característic dels canvis és més lent que el dels canvis atmosfèrics i de la biosfera. La temperatura pot representar un paper clau en la velocitat de reacció de moltes reaccions importants pel sòl, mentre que la humitat és una variable important per caracteritzar els ritmes de difusió i, per tant, de transport dels nutrients minerals a les plantes, i de la majoria de processos químics que poden experimentar els materials primaris.

En el sòl el carboni es troba en formes molt diverses i amb graus d'estabilitat molt variats i que configuren temps de residència que van des de dies fins a mil·lennis. La importància del sòl rau també en la seva faceta com a reservori de carboni, ja que conté més carboni que l'atmosfera i la biosfera junts. La quantitat de carboni al sòl procedent de la matèria orgànica és de l'ordre de  $1.550 \times 10^{12}$  kg. El contingut de carboni dels sòls està determinat pel balanç entre les entrades i les emissions degudes a la descomposició de la matèria orgànica de carboni. L'entrada anual de carboni ve donada per la producció primària neta (PPN) menys les fraccions de carboni que s'extreuen del sistema, com la pèrdua deguda als focs, la respirada pels herbívors o l'emmagatzemada en incrementar-se els volums de fusta. En general, el contingut de carboni orgànic al sòl augmenta amb la precipitació i és major en climes humits i freds. El carboni inorgànic, en canvi, té més importància en sòls corresponents a zones àrides o semiàrides. Es calcula que els sòls contenen  $750 \times 10^{12}$  kg de carboni inorgànic.

Els canvis de les condicions climàtiques i dels usos del sòl afecten generalment tant la PPN com la descomposició de la matèria orgànica. Així, probablement, tant la descomposi-

ció de matèria orgànica com la PPN augmenten amb la temperatura, de la mateixa forma que tots els processos d'origen microbiològic són afectats per la humitat i la temperatura. La respiració del sòl, en balanços anuals, i, com a conseqüència, l'increment de la descomposició de matèria orgànica, augmenta a causa de l'allargament de les estacions càlides, i el seu augment és superior al de la PPN. Per tant, tot i que la producció primària neta global creix amb l'escalfament global, l'emmagatzematge de carboni per part del sòl disminueix com a conseqüència de l'escalfament global.

El nitrogen entra als sòls com a conseqüència de la fertilització mitjançant nitrogen inorgànic, a causa de la deposició seca i humida des de l'atmosfera o mitjançant la fixació biològica. El nitrogen també s'introdueix al sòl a partir de la descomposició microbiana de la matèria orgànica. El nitrogen mineral és absorbit per les plantes o reabsorbit pels microorganismes del sòl, es cola a les aigües superficials i subterrànies o s'emeta a l'atmosfera en forma gasosa. Tots aquests processos estan influenciats fortament per la temperatura, la humitat, les característiques de les plantes i, indirectament, per les concentracions de  $\text{CO}_2$  atmosfèric.

Els sòls naturals emeten per any  $6 \times 10^9$  kg d'òxid nítric i els sòls conreats  $3,5 \times 10^9$  kg. Conjuntament, emeten més de la meitat d'emissions de  $\text{N}_2\text{O}$ , gas amb efecte d'hivernacle, a l'atmosfera. La major part de la concentració de  $\text{N}_2\text{O}$  s'atribueix al major conreu de lleguminoses i a l'ús de fertilitzants de nitrogen. Els sòls també emeten cada any  $12 \times 10^9$  kg d'altres òxids de nitrogen. Nombroses variables ambientals, com la temperatura del sòl o el contingut d'aigua, i les pràctiques agrícoles, com el règim de fertilització, els mètodes de cultiu, i els sistemes de sembrat, influeixen els processos biològics responsables de les emissions de nitrogen.

Tanmateix, a l'hora de fer una valoració global de l'impacte de concentracions atmosfèriques de  $\text{CO}_2$  més elevades, cal tenir present que encara que les condicions climàtiques i atmosfèriques siguin més favorables per al desenvolupament de les plantes, la disponibilitat dels nutrients és certament el factor que finalment imposa el desenvolupament vegetal.

En condicions climàtiques adverses és justament el contrari. Conseqüentment, la producció primària neta i el carboni total emmagatzemat pels sistemes amb limitacions de nutrients estan menys afectats pel canvi climàtic que aquells sistemes amb excés de nutrients.

La deposició de nitrogen i sofre<sup>5</sup> en moltes regions industrials i agrícoles ha augmentat. Això ha comportat millores en la producció primària neta de molts ecosistemes que són deficitaris de nitrogen, especialment a les altes latituds.

A l'engròs, pot dir-se que les probables modificacions que el canvi climàtic pugui produir sobre els sòls són conseqüència de la reducció o el manteniment de les precipitacions. Allí on es produís aquesta circumstància, en augmentar la temperatura augmentaria també l'aridesa i la salinització dels sòls. Això disminuiria la coberta vegetal i, com a conseqüència, l'aportació de matèria orgànica, la qual cosa conduiria a la desertificació. A les zones mediterrànies és previsible que es donin circumstàncies similars amb una creixent mineralització i pèrdua de vegetació, cosa que afavorirà els riscos d'erosió i la disminució de la infiltració de l'aigua.

D'altra banda, els sòls mediterranis, especialment els que són pobres en carboni, tenen una moderada capacitat d'absorbir carboni atmosfèric i, per tant, de fixar-lo, convertint-se en embornals de carboni. A les zones mediterrànies el factor clau que determina la viabilitat d'aquest procediment és el rec. Si els sòls tenen suficient abastament d'aigua poden convertir-se en embornals nets de  $\text{CO}_2$  i, per tant, compensar, parcialment, el contingut creixent de  $\text{CO}_2$  a l'atmosfera.

### La biodiversitat i el canvi climàtic

Hi ha la idea generalitzada que, en termes generals, el canvi climàtic afectarà de forma negativa la biodiversitat. Sovint, en parlar de biodiversitat s'ajunten conceptes que no necessàriament són els mateixos, com la biodiversitat genètica (la varietat genètica d'una població), la biodiversitat d'espècies (la varietat d'espècies que hi ha en una zona) o la biodiversitat del paisatge (els diferents ecosistemes que hi ha en una zona).

La biodiversitat disminueix, en termes ge-

nerals, com a conseqüència de moltes pressions, com són els canvis d'usos del sòl, la destrucció i la fragmentació d'hàbitats naturals, la presència d'espècies exòtiques, els tractaments químics i mecànics que es duen a terme als entorns agrícoles, etc. Hi ha registrats casos on hi ha hagut un augment local de la biodiversitat, però sovint ha estat a causa de la introducció intervinguda d'espècies, el resultat de la qual encara és obscur. Tots aquests processos són independents del canvi del clima, però convé tenir en compte com el canvi climàtic poc frenar o accelerar la pèrdua de la biodiversitat que s'està donant actualment.

L'augment de la deposició de nitrogen i del  $\text{CO}_2$  atmosfèric afavoreix grups d'espècies que comparteixen característiques fisiològiques amb algunes espècies invasores, cosa que provoca la impressió que el canvi global les afavoreix. En altres casos se n'ha estudiat les conseqüències en determinades espècies vegetals, tradicionalment adaptades a l'ús eficient

d'ambients pobres en nitrogen i dels animals que se n'alimenten, que es troben en un context en el qual, com a resultat de les activitats humanes, s'ha doblat l'entrada de nitrogen al cicle vital. En aquests casos es preveu una disminució de la biodiversitat. Altres estudis (Sala *et al.*, 2000) mostren que els ecosistemes mediterranis probablement experimentin els majors canvis de la seva biodiversitat, ja que en aquesta àrea geogràfica actua la major part de motors del canvi, mentre que en altres ecosistemes situats en altres àrees geogràfiques, com als països del nord i del centre d'Europa, la biodiversitat canviarà molt menys, ja que totes les transformacions importants al seu voltant ja fa temps que s'han produït.

També s'estudia com els canvis en la fenologia d'alguns ecosistemes afecten la biodiversitat. Les migracions d'aus poden perdre la sincronia amb la floració de determinades espècies de plantes i amb la presència majoritària de determinats insectes. Les conseqüències

de la manca de sincronia naturalment incidiran en la biodiversitat de l'ecosistema, però la magnitud i el ritme d'aquesta incidència, ara per ara, encara són poc clars.

### Conclusions

L'escalfament de l'atmosfera com a conseqüència de la concentració creixent de gasos amb efecte d'hivernacle altera significativament les condicions ambientals arreu. Aquesta alteració incideix notablement en tot allò que es dona a la superfície terrestre i, per tant, en la seva biologia. Tanmateix, les característiques de la biosfera també incideixen notablement en els balanços de carboni i, per tant, en la magnitud dels canvis. En aquest breu resum hem intentat aportar una visió directa i concisa d'alguns d'aquests acoblaments, sobre alguns dels quals s'estan desenvolupant intensos esforços de recerca.

### Bibliografia

- ALCAÑIZ, J. M. [et al.] (2016). «Sòls». A: *Tercer informe sobre el canvi climàtic a Catalunya*, IEC, Generalitat de Catalunya, Barcelona, 2016.
- BANQUÉ, M. [et al.] (2014). «C-Bosc: Projeccions dels estocs i de la capacitat d'embornal de carboni a Catalunya fins al 2050». CREA.
- BETTS, R. A. [et al.] (2016). «El Niño and a record  $\text{CO}_2$  rise». *Nat. Clim. Change* 6:806–810.
- CIAIS, P. [et al.] (2013). «Carbon and Other Biogeochemical Cycles». A: *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [STOCKER, T. F.; QIN, D.; PLATTNER, G. K.; TIGNOR, M.; ALLEN, S. K.; BOSCHUNG, J.; NAUELS, A.; XIA, Y.; BEX, V.; MIDGLEY, P.M. (ed.)]. Cambridge University Press, Cambridge, Regne Unit i Nova York, Estats Units.
- DONOSO, I. [et al.] (2016). «Phenological asynchrony in plant-butterfly interactions associated with climate: a community-wide perspective». *Oikos* 125: 1434–1444.
- IPCC (2001). «Climate change 2001: impacts, adaptation

- and vulnerability. Contribution of Working Group II to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change». Edited by MCCARTHY, J. J.; CANZIANI, O. F.; LEARY, N. A.; DOKKEN, D. J.; WHITE, K. S. Cambridge University Press, Cambridge, Regne Unit i Nova York, Estats Units. 1.032 p.
- IPCC (2014). «Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change» [Core Writing Team, PACHAURI, R. K.; MEYER, L. A. (ed.)]. IPCC, Ginebra, Suïssa, 151 p.
- MILLS, S. C. [et al.] (2017). «European butterfly population vary in sensitivity to weather across their geographical ranges». *Glob. Ecol. Biogeogr.* 26: 1374–1385.
- PEÑUELAS, J. [et al.] (2002). «Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region». *Glob. Chang. Biol.* 8: 531–544.
- PEÑUELAS, J. [et al.] (2016). «Impactes del canvi climàtic sobre els ecosistemes terrestres catalans». A: MARTÍN

- VIDE, J. (Coord.). *Tercer Informe sobre el canvi climàtic de Catalunya*. IEC, Generalitat de Catalunya, Barcelona.
- PEÑUELAS, J. [et al.] (2017). «Shifting from a fertilization-dominated to a warming-dominated period». *Nat. Ecol. Evol.* 1(10): 1438–1445.
- PETERS, G. P. [et al.] (2017). «Towards real-time verification of  $\text{CO}_2$  emissions». *Nat. Clim. Change* 7: 848–850.
- SALA, O. E. [et al.] (2000). «Biodiversity: global biodiversity scenarios for the year 2100». *Science* 287: 1770–1774.
- VAYREDA, J. [et al.] (2016). «Balanç de carboni: els embornals a Catalunya». A: MARTÍN VIDE, J. (Coord.). *Tercer Informe sobre el canvi climàtic de Catalunya*. IEC, Generalitat de Catalunya, Barcelona.

<sup>5</sup> Les de sofre darrerament han disminuït com a conseqüència de polítiques sobre el contingut de sofre dels combustibles.

# Termodinàmica i biologia: algunes consideracions generals

David Jou

Departament de Física, Universitat Autònoma de Barcelona.

Correspondència: David Jou. Secció de Ciències i Tecnologia, Institut d'Estudis Catalans, C. del Carme 46, 08001 Barcelona, Catalunya, Espanya. Adreça electrònica: david.jou@uab.cat.

DOI: 10.2436/20.1501.02.183  
ISSN (ed. impresa): 0212-3037  
ISSN (ed. digital): 2013-9802  
<http://revistes.iec.cat/index.php/TSCB>  
Rebut: 17/02/2018  
Acceptat: 19/04/2018

## Resum

En aquest breu article de síntesi, exposem tres aspectes de les relacions entre termodinàmica i vida: la segona llei de la termodinàmica i la definició de la vida; l'entropia i les estratègies de la vida; la temperatura i els límits de la vida. Entre altres temes concrets, tractem estats de no-equilibri, estructures dissipatives, conflictes entre eficiència i potència, atmosferes planetàries, organismes termofílics o criopreservació.

## Introducció

Les relacions entre termodinàmica i vida tenen un interès molt ampli, que va des de temes filosòfics molt genèrics fins a nombroses aplicacions concretes. En el marc de la filosofia de la ciència, la termodinàmica està relacionada amb dualitats conceptuals especialment rellevants com ara reversibilitat/irreversibilitat, ordre/desordre, energia/entropia, macroscòpic/microscòpic, temps/eternitat, matèria inanimada / matèria viva... Per això, les discussions són molt atractives i polifacètiques, i van des de qüestions estrictament tècniques i especialitzades fins a debats teològics.

Per exemple, dos debats científics al voltant d'aquests temes han estat: ¿la vida és compatible amb les lleis de la física (en concret, amb la segona llei de la termodinàmica)?, ¿és compatible l'evolució biològica amb la termodinàmica (en concret, amb l'aparició d'ordres més complexos a partir d'ordres més senzills)? Des del punt de vista cultural, la idea de mort tèrmica de l'univers suscitada pel segon principi de la termodinàmica a finals del segle XIX

va estimular una gran quantitat de debats filosòfics a començaments del segle XX.

En aquest article breu presentaré una panoràmica de tres aspectes concrets de les relacions entre termodinàmica i vida: a) la segona llei de la termodinàmica i la definició de la vida; b) l'entropia i les estratègies de la vida, i c) la temperatura i els límits de la vida. Subdividiré cadascuna d'aquestes tres seccions en tres subapartats per tal d'ajudar a veure-hi diversos matisos i estimular el lector a aprofundir-hi pel seu compte.

## La segona llei i la definició de la vida

Definir la vida és una tasca especialment important en l'actualitat, per dos motius: perquè s'està intentant aconseguir vida al laboratori i detectar vida fora de la Terra. Ara bé, com que la vida que podríem sintetitzar o descobrir podria ser força diferent de la vida que coneixem, cal que la definició de vida sigui tan general com sigui possible. Això resulta força estimulador, ja que ens fa examinar quines són les ca-

racterístiques més fonamentals de la vida, en lloc de limitar-nos a descriure com és la vida que coneixem.

Hi ha un cert nombre de definicions diferents de vida. Simplificant, aquestes definicions subratllen tres aspectes: metabolisme, autopoiesi, i reproducció amb variacions. El metabolisme es refereix, en termes generals, a una activitat fisicoquímica que processa matèria, energia i informació; l'autopoiesi, a un cert grau de control d'aquestes activitats, tenint en compte les condicions del medi exterior; la reproducció, a la producció de nous organismes semblants però no completament idèntics a l'inicial, amb un cert marge de variació que permetrà una evolució biològica, la qual produirà diversitat i complexitat.

Subjacent al metabolisme i l'autopoiesi hi ha una característica termodinàmica important: els organismes vius no estan en equilibri, sinó en estats més o menys allunyats de l'equilibri. Això fa que alguns dels seus comportaments fisicoquímics siguin aparentment oposats (si els considerem per separat, aïllada-

ment) a les restriccions de la segona llei de la termodinàmica. Aquesta llei estableix que, per a sistemes aïllats, l'entropia només pot augmentar; o bé que, per a sistemes a temperatura constant i pressió constant, l'energia lliure de Gibbs només pot disminuir.

**Acoblament entre processos termodinàmics.** Entre altres coses, la segona llei implica que la calor va de temperatures elevades a temperatures baixes, i que la matèria va de potencials electroquímics elevats a potencials electroquímics baixos. Aquesta darrera afirmació vol dir que la matèria neutra va des de zones de més concentració a zones de menys concentració, o de molècules amb més potencial químic a molècules amb menys potencial químic, i que les partícules carregades elèctricament van cap a potencials elèctrics més baixos en el cas de càrregues positives, i en sentit oposat en el cas de càrregues negatives.

Així, els sistemes tendeixen a homogeneïtzar la seva temperatura, el seu potencial elèctric i la seva composició química. Això darrer implica, en concret, que a partir d'estats inhomogenis inicials el sistema tendirà a estats homogenis. Ara bé, alguns processos biològics semblen anar en sentit oposat: per exemple, el sodi tendeix a entrar en les cèl·lules i el potassi tendeix a sortir-ne, però a la membrana cel·lular hi ha bombes de sodi-potassi que fan sortir el sodi que hi ha entrat i fan entrar el potassi que n'ha sortit. Anàlogament, l'ATP tendeix a descompondre's en ADP i fosfat inorgànic, però en els mitocondris l'ADP més fosfat inorgànic passen a ATP, en les ATPases  $F_0F_1$ .

Podria semblar, doncs, que les bombes de sodi-potassi i les ATPases  $F_0F_1$  no obeïssin la segona llei de la termodinàmica, ja que fan fluir el sodi, el potassi i l'ADP en el sentit oposat al de la disminució de l'energia lliure, però no és així, ja que aquestes màquines moleculars consumeixen energia per fer aquestes tasques. Les bombes de sodi-potassi consumeixen ATP per dur a terme la seva funció de portar sodi i potassi des de potencials electroquímics baixos a potencials electroquímics alts. L'ATPasa  $F_0F_1$ , en canvi, consumeix energia lliurada pel pas de protons des de potencial electroquímic elevat a potencial electroquímic baix a través de la membrana mitocondrial interna. Així doncs, quan tenim en compte el conjunt dels diversos processos, el procés global satisfà la segona llei, encara que alguns dels

processos considerats per separat vagin en contra del sentit marcat per la segona llei.

La idea d'acoblament entre processos, de manera que la disminució d'energia lliure d'alguns processos (en el sentit de la segona llei) contraresti i permeti l'augment d'energia lliure d'altres processos (en sentit oposat a la segona llei), és central en la biologia. Recordem que l'energia lliure  $G$  (de Gibbs) és definida com  $G = U - TS + pV$ , de manera que incorpora l'energia interna  $U$ , l'entropia  $S$  i el volum  $V$ , amb la temperatura (absoluta)  $T$  i la pressió  $p$  imposades pel medi. En el cas en què no hi hagi variacions de volum,  $G$  coincideix amb l'energia lliure  $F$  de Helmholtz i, per tant, tenim  $\Delta F = \Delta U - T\Delta S$ , variació  $\Delta F$  que, en sistemes a temperatura i volum constants, només pot ser negativa. Així, la disminució d'energia lliure  $F$  representa un compromís entre una reducció de l'energia interna  $U$  i un augment de l'entropia  $S$ ; a baixes temperatures predomina la reducció d' $U$  i a temperatures elevades l'increment de  $S$ . Quan hi ha alguna variació de volum  $\Delta V$ , cal tenir en compte el tercer terme de  $G$ , que tindrà en compte el treball d'expansió del sistema contra la pressió del medi.

## Estats de no-equilibri i fluxos d'energia.

Una segona idea a tenir en compte és que els sistemes biològics no corresponen, ni tan sols quan estan en repòs, a estats d'equilibri termodinàmic. Per exemple, en una cèl·lula en repòs contínuament hi entra sodi, en surt potassi, i la bomba de sodi-potassi contraresta aquesta entrada i aquesta sortida, tot consumint energia. Una analogia didàctica que permet aclarir la diferència entre aquesta situació i un estat d'equilibri, en què no hi hauria fluxos de sodi ni de potassi, és comparar l'estat d'equilibri amb una barca que sura espontàniament, i l'estat de no-equilibri amb una barca amb una via d'aigua, que, per mantenir-se surant, ha d'anar expulsant l'aigua que hi entra mitjançant una bomba que consumeix energia.

Aquesta idea il·lustra de manera intuïtiva que per tal de mantenir la vida cal anar consumint energia. De fet, el ritme mínim d'aquest consum d'energia ve determinat per la segona llei de la termodinàmica, que exigeix que si l'entropia d'un sistema disminueix, el treball mínim que cal fer-hi és el producte de la temperatura absoluta del sistema pel valor absolut de la disminució d'entropia. A escala artificial, aquesta situació es produeix, per exemple, en

els refrigeradors, que porten calor de temperatures baixes a temperatures elevades gràcies al fet que s'hi fa un treball (compatible amb la segona llei de la termodinàmica). En el cas que el procés sigui reversible, el treball que cal fer és el treball mínim; en processos irreversibles cal fer més treball. Naturalment, això posa condicions al metabolisme: el ritme metabòlic mínim ha de ser consistent amb la segona llei de la termodinàmica.

## Estructures dissipatives i morfogènesi.

Hi ha encara un tercer aspecte interessant en la relació entre la segona llei i la biologia: la morfogènesi. Hem comentat que en estats d'equilibri els sistemes tendeixen a l'homogeneïtat pel que fa als valors de la temperatura i del potencial químic o electroquímic. Això no impedeix que hi hagi sistemes inhomogenis en equilibri, com ara sistemes de diferents fases (sòlid, líquid, gas...), que tenen arreu el mateix valor de la temperatura i els potencials químics, però valors diferents de la densitat o el grau d'agregació molecular. Hem subratllat ja que els sistemes biològics es troben fora de l'equilibri, en estats estacionaris o no estacionaris. Això ja suposa un cert grau d'organització, com ara la diferència de composició electroquímica entre la part interior i l'exterior de les cèl·lules. Cal fer, però, un pas més enllà per tal de veure com la diferenciació d'estructures (teixits, òrgans) és compatible amb la segona llei de la termodinàmica.

Un primer pas per a això va ser proposat per Prigogine amb la teoria de les estructures dissipatives. Es tracta d'estats que, mitjançant l'aportació de fluxos d'energia, es mantenen fora de l'equilibri de tal manera que, si aquests fluxos superen certs valors crítics, el sistema s'organitza tot formant estructures que es mantenen mentre el flux d'energia a través del sistema és prou elevat, i que desapareixen quan el flux esdevé insuficient. Aquestes estructures poden tenir també característiques dinàmiques particulars. Tot i que són estructures molt més senzilles que les biològiques, proporcionen un model senzill de com un sistema homogeni pot esdevenir un sistema estructurat gràcies a fluxos d'energia. Així, el consum d'energia metabòlica no tan sols alimenta motors moleculars diversos, sinó que també pot arribar a produir estructuracions, tot actuant sobre la lectura de gens adients.

**L'entropia i les estratègies de la vida**

En aquesta secció subratllo tres aspectes de l'entropia (relacionada amb el desordre molecular) en les estratègies de la vida. En particular, comento el paper de les interaccions hidrofíliques i hidrofòbiques com a element ordenador d'estructures biològiques, el conflicte entre eficiència i potència termodinàmiques, i el valor del rendiment màxim en processos irreversibles acoblats.

**Ponts d'hidrogen, reconeixement macromolecular, plegament de proteïnes.**

El fet que tantes molècules essencials de la vida siguin macromolècules és una imposició termodinàmica per tal d'evitar problemes osmòtics que, altrament, rebentarien les cèl·lules. Un aspecte bàsic de les estratègies moleculars de la vida és el reconeixement entre macromolècules; d'aquesta manera, només hi ha interaccions entre uns certs tipus de macromolècules i no d'altres. El cas més conegut i rellevant és el reconeixement entre parells de bases en l'ADN, que porta a l'aparellament d'A (adenina) amb T (timina), i de G (guanina) amb C (citosina). Aquest aparellament és el que converteix l'ADN en un missatge que conté informació i que la pot transmetre, ja que la informació d'una cadena pot donar lloc a la cadena complementària. Així doncs, des del punt de vista de la informació, el més rellevant de l'ADN no és que tingui estructura de doble hèlix, sinó que hi hagi un aparellament de les seves bases; en altres paraules, si l'ADN fos una cinta plana en lloc d'una doble hèlix també podria funcionar com a transmissor d'informació biològica, sempre que l'aparellament de bases subsistís.

En la base dels processos de reconeixement entre molècules hi ha una estratègia relativament senzilla: els ponts d'hidrogen, que consisteixen en interaccions electrostàtiques entre àtoms concrets de molècules diferents, de manera que els hidrògens positius d'alguns enllaços polars s'atreuen amb els oxígens o els nitrògens negatius d'altres enllaços polars. Els ponts d'hidrogen entre molècules d'aigua tenen una gran importància en les propietats de l'aigua, i és per això que la fan tan rellevant per a la vida.

Els hidrògens, nitrògens i oxígens estan distribuïts d'una manera molt específica en cada molècula. Així, dues molècules s'atreuen entre si (en una estructura supramolecular determinada) quan es pot produir entre elles un nombre relativament elevat de ponts d'hydro-

gen. Així, en lloc de treballar amb una sola interacció forta i centralitzada, que no en permetria el reconeixement, es treballa amb forces febles i distribuïdes en la geometria de les macromolècules.

Tot i que això no és pròpiament termodinàmica, ajuda a mostrar que la tendència de la termodinàmica a distribuir energies en lloc d'acumular-les té rellevància en el reconeixement macromolecular. La termodinàmica intervé en la formació d'estructures a través de l'energia lliure de la interacció entre les molècules i l'aigua. Sabem que les molècules polars es dissolen bé en l'aigua i les apolars no. Aquesta característica es deu a un compromís entre les variacions energètiques i entròpiques de la interacció entre les molècules i l'aigua, que porten a les tendències hidrofòbiques o hidrofíliques. Aquestes tendències són decisives en fenòmens tan importants com el plegament de proteïnes (els aminoàcids polars tendeixen a posar-se prop de l'aigua i els apolars a amagar-se de l'aigua) o la formació de bicapes lipídiques que són la base estructural de tantes membranes biològiques, ja que els extrems polars dels fosfolípids es posen en contacte amb l'aigua i les cues apolars s'amaguen de l'aigua. Així, la minimització de l'energia lliure, que implica un compromís entre energia interna i entropia (a temperatura i volum constants) o entre entalpia i entropia (a temperatura i pressió constants), té un paper essencial en l'organització biològica.

**Conflicte entre eficiència i potència**

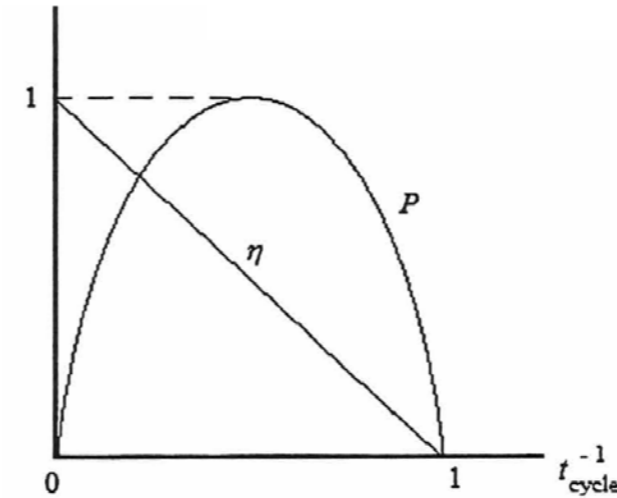
En pensar en màquines tèrmiques, s'acostuma a posar èmfasi en el rendiment amb què una màquina tèrmica cíclica pot transformar calor en treball, és a dir, el rendiment és definit com  $\eta = W/Q_1$ , on  $W$  és el treball fet en un cicle i  $Q_1$  la calor subministrada a la màquina per la font calenta en un cicle. El resultat clàssic de Carnot estableix que per a qualsevol màquina cíclica que treballi entre dues temperatures absolutes  $T_1$  i  $T_2$  el rendiment màxim ideal serà  $1 - (T_2/T_1)$ . Observem que aquest rendiment és purament físic. Si consideréssim el rendiment econòmic, ens hauríem de preguntar també pel preu al qual comprem el combustible i pel preu al qual venem el treball fet per la màquina (treball mecànic de màquines de tren o de vaixell, per exemple, o treball elèctric, en les centrals tèrmiques més usuals). Però un cop considerem els preus, entrem en una realitat que va més enllà de la física, ja que els preus depenen de la geologia (abundància de com-

combustible, dificultat d'extreure el combustible), de l'economia i de la política (guerres per la possessió de pous de petroli o de mines de carbó). Convé tenir present aquesta idea, perquè ajuda a situar millor el paper de la lògica de la física dintre del món humà, no pas com una lògica absoluta (que és el que sembla quan parlem de l'univers) sinó com una lògica parcial dintre d'un marc complex d'altres formes de lògica.

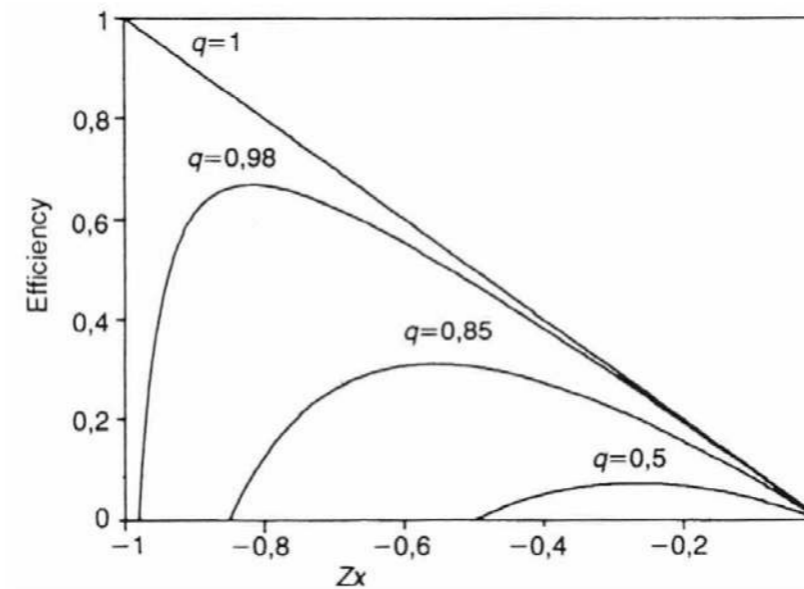
Però les màquines reversibles (com la que duu al límit superior de Carnot) són molt lentes, de manera que desenvolupen una potència molt baixa (de fet, nul·la). Això no és compatible amb un aprofitament raonable de l'energia, ja que necessitem l'energia en un temps concret, és a dir, necessitem potència no nul·la. Així, veiem que en tenir en compte el factor temps apareix un conflicte entre màxima eficiència, és a dir, màxim aprofitament del combustible, i mínima producció de residus (que correspondria, idealment, al procés reversible) i màxima potència. De fet, quan estudiem una màquina de Carnot que fa un cicle en un temps finit donat, el rendiment a màxima potència val  $1 - (T_2/T_1)^{1/2}$ , que òbviament és més petit que el rendiment màxim de Carnot.

Aquestes consideracions tenen un interès conceptual i pràctic considerable. D'una banda, si no som conscients del paper important del temps, pensarem que hem d'aspirar al rendiment de Carnot, cosa que ens portaria a una gran eficiència però a una gran ineficàcia. En segon lloc, perquè veiem que en general ens mourem entre dues optimitzacions antagòniques: la del rendiment i la de la potència. Si el preu del combustible és baix i el preu de venda del treball és alt, intentarem treballar a màxima potència (si volem optimitzar els guanys econòmics); si el preu del combustible és car i el preu de venda del treball és baix, convindrà treballar a màxim rendiment. En tercer lloc, aquestes consideracions ens fan tenir més present la complexitat de la biologia: no sempre interessa el màxim rendiment, sinó que molt sovint (en la caça, en l'aparellament, en la supervivència) pot interessar la màxima potència.

**Màxim rendiment en processos irreversibles acoblats.** En la primera secció hem comentat la rellevància de l'acoblament entre processos que redueixen l'energia lliure (i van, doncs, en el bon sentit termodinàmic) i processos que augmenten l'energia lliure (i que van en direcció oposada al bon sentit ter-



↑ Figura 1. Rendiment i potència (normalitzades) d'una màquina tèrmica de Carnot en funció de la inversa de la durada del cicle. Quan la durada és infinita, el rendiment és màxim (rendiment de Carnot) i la potència és nul·la. A mesura que la durada va disminuint, el rendiment disminueix, i la potència augmenta, ateny un màxim i després disminueix.



↑ Figura 2. Rendiment de la conversió d'energia entre dos processos termodinàmics acoblats en funció del quocient d'afinitats x i del grau d'acoblament q. Z és una constant que depèn dels coeficients de les lleis que relacionen els fluxos amb les forces ( $Z = L_{11}/L_{22}$ ).

modinàmic). Com ja hem comentat, el límit termodinàmic es trobarà en la situació en què la producció total d'energia lliure sigui nul·la, ja que la segona llei ens diu que a temperatura i pressió constants la variació total d'energia lliure no pot ser positiva. Aquesta condició permet de trobar el rendiment màxim de dos processos irreversibles mútuament acoblats.

Suposem, per exemple, que els ritmes de dos processos venen donats per  $J_1$  i  $J_2$ , respectivament. Per exemple, si considerem una ATPasa  $F_0F_1$ ,  $J_1$  podria ser el nombre de mols d'ATP produïts per unitat de temps a partir d'ADP i de fosfat inorgànic (procés que fa augmentar l'energia lliure), i  $J_2$ , el nombre de mols de protons que passen d'una zona de potencial electroquímic elevat a una zona de potencial electroquímic baix, a través de l'ATPasa (procés que redueix l'energia lliure).

Suposem que les afinitats dels dos processos esmentats són  $A_1$  (per a la fosforilació  $ADP + P_{in}$  donant ATP, on  $P_{in}$  designa un fosfat inorgànic) i  $A_2$  (per a la transferència de protons  $H^+(in)$  donant  $H^+(out)$ , on *in* i *out* es refereixen al costat interior i exterior respectivament de la membrana mitocondrial interna), de manera que  $A_1 < 0$  i  $A_2 > 0$ . Recordem que l'afinitat  $A$  d'una reacció química (o d'una transferència de matèria des d'una posició inicial a una posició final) és l'energia lliure dels reactius menys la dels productes (o la de les substàncies en la posició inicial i la posició final, respectivament), de manera que afinitat positiva correspon a una disminució de l'energia lliure del sistema en tenir lloc la reacció o la transferència. En el cas de la fosforilació i del transport de protons que estem considerant, la producció d'energia lliure per unitat de temps,  $-J_1 A_1$ , és positiva per a la fosforilació (no és espontània) i la del transport de protons,  $-J_2 A_2$ , és negativa (sí que és espontània).

Suposem que les lleis que descriuen aquests dos processos, és a dir, que permeten expressar els seus fluxos en funció de les seves afinitats són  $J_1 = L_{11} A_1 + L_{12} A_2$ ,  $J_2 = L_{21} A_1 + L_{22} A_2$ , on els coeficients  $L_{11}$ ,  $L_{12}$ ,  $L_{21}$ , i  $L_{22}$  relacionen les afinitats amb els ritmes de reacció. Els coeficients  $L_{12} = L_{21}$  descriuen l'acoblament entre els dos processos (el flux de protons amb la fosforilació). Aquestes lleis lineals amb acoblament mutu formen part de la teoria clàssica dels processos irreversibles, i la igualtat entre els coeficients  $L_{12}$  i  $L_{21}$  s'anomena relació de reciprocitat d'Onsager (la deducció de la qual, el 1931, valgué a aquest autor el Premi Nobel de Química del 1968). Com que el pro-

cés és isotèrmic, el rendiment de Carnot és nul. Hom es pregunta, doncs, com es podria avaluar el rendiment màxim, que vindria donat pel valor absolut de  $J_1 A_1 / J_2 A_2$ , és a dir, pel quocient entre l'energia lliure aprofitada en la fosforilació dividida per l'energia lliure total alliberada pel transport de protons. El rendiment màxim depèn tan sols del grau d'acoblament  $q$  definit com  $q = L_{12} / (L_{11} L_{22})^{1/2}$ , cosa que fa veure la rellevància d'aquests coeficients. En concret, el rendiment màxim val  $\eta_{\max} = q^2 [1 + (1 - q^2)^{1/2}]^{-2}$ .

Els valors de  $L_{11}$ ,  $L_{12}$ ,  $L_{22}$  depenen de l'estructura concreta de la màquina molecular; per exemple, en l'ATPasa  $F_0 F_1$ ,  $L_{22}$  està relacionat amb la permeabilitat del canal que deixa passar els protons a través de la molècula, mentre que  $L_{12}$  està relacionat amb com aquests protons, un cop dintre del canal, atreuen l'ADP i el fosfat inorgànic, els posen gairebé en contacte, i els donen energia per enllaçar el fosfat inorgànic i l'ADP per constituir un ATP.

### La temperatura i els límits de la vida

La temperatura juga un paper molt rellevant en la vida. Aquí en considerarem tres aspectes: la dimensió planetària, la vida a altes i a baixes temperatures, i el control de temperatura en els organismes homeotèrmics.

**Temperatura i planetes.** L'astrobiologia és una branca relativament nova de la ciència que estudia les relacions entre vida i planeta. Encara que només coneixem, ara com ara, vida a la Terra, la pregunta sobre les condicions generals per a la possibilitat de vida en altres planetes és molt interessant. A escala planetària és molt probable que només hi pugui haver vida en planetes que es troben a una temperatura que permeti tenir aigua líquida. Això estableix unes condicions entre la temperatura de l'estrella i la distància del planeta a l'estrella.

De totes maneres, la relació no és senzilla, perquè la radiació de l'estrella no és l'única font d'escalfament. Les marees gravitatòries poden ser una altra font d'escalfament dels cossos celestes. Per exemple, Europa, una de les llunes de Júpiter que per fora és aigua glaçada, podria contenir aigua líquida en el seu interior, a causa de les marees gravitatòries entre Júpiter i Europa, que són molt intenses. D'altra banda, pot ser que un planeta tingui aigua líquida però que la radiació predominant que arriba des de l'estrella sigui de longitud d'ona massa llarga, si l'estrella és freda (fotons massa poc energètics), de manera que no tinguin

prou energia per produir fotosíntesi; o podem tenir radiació d'ones molt curtes, si l'estrella és calenta (fotons de molta energia), però que són fotons destructius a causa de les seves capacitats ionitzants. El criteri d'habitabilitat basat en la presència d'aigua líquida permet seleccionar quins dels molts planetes exosolars que anem trobant satisfan aquestes condicions.

Sobre el planeta, la temperatura varia segons la latitud i l'altura, i constitueix una restricció considerable sobre les espècies que poden habitar en un cert ambient. L'adaptació a la temperatura i a altres característiques del clima (humitat, salinitat, vent) té una influència profunda en la constitució i les habituds de les espècies.

**Criopreservació.** Una altra situació interessant és la temperatura i els límits de la vida, situats ja en el nostre planeta. Hi ha molt d'interès a estudiar microorganismes termofílics, que resisteixen temperatures molt elevades, superiors als cent graus Celsius, ja que això ens podria donar algunes pistes sobre com devien ser els primers microorganismes que hi va haver a la Terra, quan encara estava força calenta. Això suscita, en particular, la qüestió de quins mecanismes tenen aquests organismes per tal d'evitar la desnaturalització de les seves proteïnes.

Una situació oposada és l'interès pels organismes que viuen en el gel, en zones polars, i que han d'evitar la congelació de l'aigua en el seu interior. En particular, actualment interessa com congelar organismes de manera que en descongelar-los continuïn vivint. Hi ha organismes relativament senzills en què això és natural o en què ja s'ha aconseguit artificialment, però hi ha un gran interès a aconseguir-ho en humans. De fet, hi ha companyies que fan el seu negoci promentent aquesta criopreservació de la vida. La idea és que si un individu està greument malalt i no hi ha estratègia mèdica capaç de salvar-lo, una possibilitat de supervivència seria congelar-lo i mantenir-lo durant anys fins que la medicina del futur fos capaç de guarir-lo.

Ara bé, això no és senzill, ja que cal preservar tots els òrgans i teixits de la persona. Conservar, per exemple, les xarxes neuronals del cervell no és gens fàcil. Fa relativament poc es va aconseguir congelar el cervell d'un conill i descongelar-lo posteriorment, de manera que la majoria de les seves estructures fossin pràcticament idèntiques abans i després de la congelació. Aquest és encara un tema obert que estableix una relació pràctica entre termodinàmica i biologia.

Aquests estudis de criopreservació han estat facilitats pels coneixements en congelació a què s'ha arribat en la conservació d'aliments. Per conservar aliments de manera adequada cal que la congelació sigui ràpida, ja que altrament es formen cristalls d'aigua relativament grans en les cèl·lules i en els espais intersticials entre cèl·lules, que tallen les membranes cel·lulars i escampen els fluids cel·lulars. Naturalment, si això passa, els aliments, després de la descongelació, seran tous i tindran un gust molt diferent del de l'aliment natural.

**Control fisiològic de la temperatura.** Un darrer punt de la relació entre termodinàmica i vida és el control de temperatura en organismes homeotèrmics, és a dir, que mantenen la seva temperatura dintre d'uns límits relativament estrets de variació, a diferència dels poiquilotèrmics, que tenen una amplitud més gran de variació de la seva temperatura.

El tema de la termoregulació és molt ric, i els mecanismes concrets varien segons les espècies. La temperatura interna dels organismes també va variant segons l'hora del dia, depenent d'una sèrie de mecanismes circadianis. El control de temperatura implica un cert nombre de sensors de temperatura, distribuïts per la pell i també, alguns, per l'interior del cos; de fet, aquests sensors no mesuren directament la temperatura, sinó el flux de calor que reben. Si la temperatura exterior és gairebé més alta que la del cos, percebran un flux de calor entrant relativament gran, i el cas oposat es produirà quan la temperatura exterior sigui més baixa que la del cos.

La temperatura es regula en bona part des del cervell, des de l'hipotàlem, i fa intervenir estratègies diverses: regulació del metabolisme, tremolors musculars que dissipin calor, regulació del radi dels vasos sanguinis per cedir menys o més calor a l'exterior, evaporació de suor... Una estratègia curiosa, per exemple, es dona en el teixit adipós marró d'animals que hibernen. Durant la hibernació, la fosforilació oxidativa funciona a baix rendiment, és a dir, la major part de l'energia escalfa l'organisme en lloc de produir tant d'ATP com en les èpoques normals; en canvi, quan arriba la primavera els canals passius de protons de la membrana es tapen i la majoria dels protons travessen els canals actius de l'ATPasa mitocondrial, de manera que augmenta el rendiment de la fosforilació.

## Conclusions

Hem vist que la termodinàmica és un camp científic de gran interès per als biòlegs i per als físics, i també per a la filosofia de la naturalesa. Arribar a aclarir com es fa compatible la biologia amb el segon principi de la termodinàmica no va resultar obvi. En sistemes en equilibri es tendeix cap a l'homogeneïtat i es produeix la mort. La vida ha d'estar més o menys allunyada de l'equilibri, de manera que la termodinàmica clàssica de l'equilibri, tot i que és molt útil, no subministra l'utilitat completa per a la comprensió de la vida. Així, els organismes vius necessiten un flux de matèria i d'energia —en forma de nutrients— per tal de mantenir-se en vida. També cal que aquest flux permeti un balanç global d'entropia positiu, de manera que l'augment d'entropia del medi compensi la reducció d'entropia de l'organisme.

## Bibliografia

- BLUMBERG, M. S. (2004). *Body heat. Temperature and life on Earth*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- DI CERA, E. (ed.). (2000). *Thermodynamics in biology*. Oxford University Press, Oxford.
- DILL, K. [et al.] (2011). *Molecular driving forces. Statistical thermodynamics in biology, chemistry, physics and nanosciences*. Garland Science, London.
- JOU, D. (1984). *Termodinàmica de processos biològics*. Institut d'Estudis Catalans, Barcelona. (Traducció al castellà: JOU, D.; LLEBOT, J. E. *Introducción a la termodinámica de procesos biológicos*, Labor, Barcelona, 1989; traducció a l'anglès: JOU, D.; i LLEBOT, J. E. *Introduction to the thermodynamics of biological processes*, Prentice Hall, Nova York, 1990; traducció al francès: JOU, D.; LLEBOT, J. E. *Introduction à la thermodynamique des processus biologiques*, Lavosier Tec/Doc, Paris, 1990.)
- JOU, D. (1992). *Física estadística i biologia molecular*. Publicacions de la Universitat Autònoma de Barcelona, Bellaterra.
- LEBON, G.; JOU, D.; CASAS-VAZQUEZ, J. (2008). *Understanding non-equilibrium thermodynamics*. Foundations, Applications, Frontiers, Springer, Berlin.
- MOROZ, A. (2012). *The common extremalities in biology and physics*. Elsevier, Amsterdam.
- MOROWITZ, H. J. (1970). *Entropy for biologists*, Academic Press, Nova York.

Aquí hem vist nou aspectes de les relacions entre la termodinàmica i la vida, agrupats en tres seccions referents a la segona llei, a l'entropia i a la temperatura. Entre aquests temes ens hem referit a les diferències entre estats d'equilibri i estats estacionaris de no-equilibri, als compromisos entre màxima eficiència i màxima potència, a les estructures dissipatives i l'organització espacial i temporal de sistemes prou allunyats de l'equilibri (sempre que l'allunyament no sigui excessiu i es caigui en un desordre caòtic), o a temes més particulars com organismes termofílics o estratègies de criopreservació.

Ho hem fet amb brevetat, aspirant a suggerir al lector temes d'estudi, en el cas que l'interessin. Entre els temes que no hem esmentat hi ha, per exemple, les relacions entre termodinàmica i origen de la vida, o termodinàmica i

evolució. ¿La vida va començar a les pressions i temperatures elevades de les surgències termals submarines? ¿Va sorgir a temperatura ambient i a les temperatures moderades d'estanys superficials? ¿Com han evolucionat els mecanismes de control de temperatura? Per exemple, les plomes van sorgir, evolutivament, com a aïllants tèrmics eficaços, i van passar uns quants mil·lennis fins que les plomes no van començar a servir per contribuir a la sustentació de les ales. La relació entre termodinàmica i vida, com he tractat d'apuntar, és molt suggeridora i polièdrica.



**A diferència dels mamífers, que tenim un únic gen màster (SRY) responsable del sexe d'un embrió, el destí del sexe de molts peixos es basa en un sistema en què l'ambient pot tenir un paper molt rellevant. El procés de determinació sexual en peixos pot incloure la influència de factors genètics (un o diversos gens) i factors ambientals, que interaccionen en el desenvolupament i la diferenciació d'una gònada perquè originen un ovari o un testicle. Malgrat els grans avenços que hi ha hagut al respecte, no es coneixen amb certesa com els factors ambientals generen canvis en el fenotip sexual. El descobriment de mecanismes (epi)genètics íntimament lligats al desenvolupament gonadal és de gran interès per a l'aqüicultura per entendre millor la reproducció de les espècies de cultiu.**

El control del sexe és una de les àrees més importants de l'aqüicultura perquè la productivitat d'aquesta depèn d'un bon control del cicle vital de les espècies cultivades. Un dels principals problemes relacionats amb la reproducció és el dimorfisme sexual que presenten algunes espècies de peixos cultivats, com per exemple, el llobarro (*Dicentrarchus labrax*) o el turbot (*Scophthalmus maximus*), dues espècies d'alta producció a Europa. En el llobarro, les femelles creixen aproximadament un 30% més que els mascles, i en el turbot aquest augment pot arribar fins al 50%. Així doncs, l'aqüicultura està interessada a generar poblacions d'un sol sexe en què la majoria dels individus de la població pertanyin al sexe que presenta una mida més gran per tal d'augmentar la productivitat. No obstant això, i lluny d'aquest control, el problema en les piscifactories de tot el món esdevé quan es produeix una masculinització no desitjada degut al paper que juguen els factors ambientals en el desenvolupament gonadal dels peixos. Aquest és el cas del llobarro, en què un augment de la temperatura en estadis inicials del desenvolupament pot generar poblacions d'entre el 80-100% de mascles, amb la

qual cosa en disminueix significativament la producció. La influència de la temperatura sobre la diferenciació sexual dels peixos és el factor ambiental més ben estudiat; tot i així, altres factors, com la densitat o la hipòxia, són també factors influents en la determinació del sexe d'un peix.

Els últims anys han sigut fructífers en l'avançament del coneixement del procés de diferenciació sexual en el peix zebra (*Danio rerio*), un model àmpliament usat en molts camps de recerca, incloent la recerca en aqüicultura (Ribas & Piferrer, 2014). Malgrat haver estat emprat com a model de laboratori durant més de quaranta anys, sorprenentment, els mecanismes de determinació i diferenciació sexual d'aquest animal no són encara ben coneguts. Després d'anys d'estudis i controvèrsies, actualment se sap que el peix zebra salvatge té un sistema cromosòmic de determinació sexual (ZZ/ZW) amb una regió on es localitza el gen sexual, tot i que encara se'n desconeix la identitat (Wilson *et al.*, 2014). Aquesta regió, situada al telòmer del cromosoma 4, s'hauria perdut en les soques de laboratori, durant la seva domesticació, fruit d'anys de continuats creuaments aplicats en la recerca (Wilson *et al.*, 2014). Així doncs, el peix zebra domesticat presenta un sistema poligènec en què diversos gens poden estar sotmesos alhora a la influència de factors ambientals i seran els responsables de determinar el sexe d'un individu (Ospina & Piferrer, 2008). Estudis previs havien descrit l'efecte masculinitzant de la temperatura en el peix zebra domesticat, tot i que també s'hi havia descrit un efecte feminitzant. En el laboratori de Biologia de la Reproducció (GBR) de l'Institut de Ciències del Mar (ICM-CSIC), s'ha corroborat que la temperatura masculinitza el peix zebra domesticat. Per primera vegada s'ha demostrat que hi ha una interacció genètica-ambiental on la sensibilitat a la temperatura és dependent de cada família (variació interfamiliar) (Ribas *et al.*, 2017a). Això vol dir que hi ha famílies molt sensibles a la temperatura i que es generen poblacions d'entre el 80-100% de mascles, mentre que en d'altres la masculinització no és tan severa. En analitzar-se els mecanismes moleculars adjacents a la resposta

tèrmica, s'ha identificat una nova forma de plasticitat sexual en peixos. S'ha observat unes femelles resistents a la temperatura (denominades pseudofemelles) que presenten uns ovaris amb un transcriptoma semblant al dels mascles. Els ovaris de les pseudofemelles mostren una alteració en el 65% dels gens on els mecanismes típics per a la diferenciació testicular estan activats. Tot i així, i malgrat l'alteració gènica, les gònades es desenvolupen fenotípicament com a ovaris. Aquest resultat trenca un dels dogmes clàssics en biologia, ja que s'hi descriu, per primera vegada, una discordança entre la forma (ovarís) i la seva funció (testicular) (Ribas *et al.*, 2017a).

Un dels altres factors capaços d'alterar la proporció de sexes en peixos és la densitat de cultiu, però els seus efectes s'han descrit només en unes poques espècies; en el peix paradís (*Macropodus opercularis*), on es troben més mascles a menys densitat, en l'anguila americana (*Anguilla rostrata*), on es descriu el contrari, o en el peix zebra, amb resultats no prou conclouents (Liew & Orban, 2014). Al GBR vam trobar que la densitat és un factor masculinitzant en el peix zebra domesticat (Figura 1; Ribas *et al.*, 2017b) i que, tal com passa amb la temperatura, la sensibilitat als efectes masculinitzants de la densitat varien segons la família (Ribas *et al.*, 2017c). Una situació d'estrès ocasionada per altes densitats pot tenir repercussions irreversibles en els peixos. Per tant, si l'estabulació dels peixos, tant a les granges de cultiu com al laboratori, no es fa de manera controlada pot alterar el benestar dels animals i ocasionar un augment del cortisol plasmàtic, l'indicador per excel·lència de l'estrès. El GBR també ha descrit el nombre de peixos zebra per tanc que s'han d'estabular durant el procés de diferenciació sexual per tal d'evitar les conseqüències de l'estrès ocasionat per l'alta densitat. Aquests animals, que eren més petits, no presenten cap augment significatiu del cortisol plasmàtic. Tot i així, en el mateix estudi s'ha demostrat que el cortisol hi té un paper rellevant, ja que després de la ingesta de dietes tractades amb cortisol sintètic resulten poblacions 100% masculines (Ribas *et al.*, 2017b). A més, també hem sigut capaços d'identificar l'altera-

ció en l'expressió gènica d'ovarís de femelles establulades en altes densitats i comparar-les amb aquells ovaris de femelles establulades a altes temperatures (Valdivieso *et al.*, 2019).

Finalment, però no menys important, el GBR ha descrit un model *in vivo* capaç de feminitzar les poblacions de peix zebra mitjançant un fàrmac que s'utilitza en els tractaments de càncer, la decitabina (5-aza-dC) (Ribas *et al.*, 2017d). Aquest fàrmac és un inhibidor de les DNA metiltransferases (DNMT), uns enzims molt importants en el procés de metilació del DNA. La metilació de l'ADN és una de les principals modificacions epigenètiques implicades en la regulació de l'expressió gènica. Es coneix que darrere del procés de masculinització ocasionat per increments de temperatura a l'inici del desenvolupament gonadal hi ha mecanismes de metilació del DNA capaços d'alterar la diferenciació gonadal (Navarro-Martin *et al.*, 2011; Piferrer *et al.*, 2019). Els ovaris de peixos zebres tractats amb decitabina durant el desenvolupament gonadal han mostrat una inhibició del transcriptoma ovàric allà on gens



Figura 1. Peixos zebra domesticats establulats a altes densitats durant el període de diferenciació sexual resultant una masculinització de la població.

implicats en mecanismes epigenètics i del desenvolupament ovàric es troben alterats (Ribas *et al.*, 2017d). La comprensió de la relació dels mecanismes moleculars amb la feminització ocasionada pel fàrmac és encara objecte d'estudi.

Recentment, hem descrit la presència d'un clar dimorfisme sexual entre ovaris i testicles en els nivells de metilació de gens relacionats en el sistema immunitari (Caballero-Huertas *et al.*, 2020) i actualment estem investigant la relació entre els sistemes immunitari i reproductiu i la seva influència en el desenvolupament gonadal.

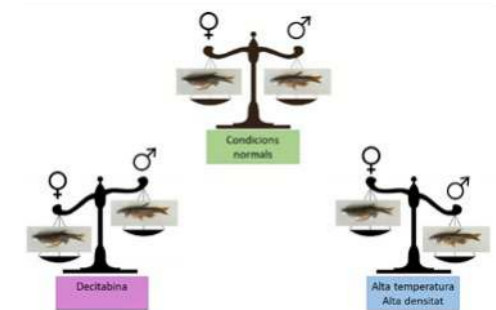


Figura 2. Influència dels factors ambientals sobre el destí del sexe de les gònades del peix zebra domesticat.

## Bibliografia

- CABALLERO-HUERTAS, M. [et al.] (2020). «Immune genes, IL1 beta and Casp9, show sexual dimorphic methylation patterns in zebrafish gonads». *Fish Shellfish Immunol.*, 97, 648–655.
- LIEW, W. C.; ORBAN, L. (2014). «Zebrafish sex: a complicated affair». *Brief Funct Genomics*, 13(2): 172–187.
- NAVARRO-MARTIN, L. [et al.] (2011). «DNA methylation of the gonadal aromatase (cyp19a) promoter is involved in temperature-dependent sex ratio shifts in the European sea bass». *PLoS Genet.*, 7.
- OSPINA-ÁLVAREZ, N.; PIFERRER, F. (2008). «Temperature-dependent sex determination in fish revisited: prevalence, a single sex ratio response pattern, and possible effects of climate change». *PLoS One*, 3(7): e2837.
- PIFERRER, F. [et al.] (2019). «The model of the conserved epigenetic regulation of sex». *Front. Genet.*, 10.
- RIBAS, L.; PIFERRER, F. (2014). «The zebrafish (*Danio rerio*) as a model organism, with emphasis on applications for finfish aquaculture research». *Rev. Aquacult.*, 6(4): 209–240.
- RIBAS, L. [et al.] (2017a). «Heat-induced masculinization in domesticated zebrafish is family-specific and yields a set of different gonadal transcriptomes». *PNAS*, 114(6): E941–E950.
- RIBAS, L. [et al.] (2017b). «Appropriate rearing density in domesticated zebrafish to avoid masculinization: links with the stress response». *J. Exp. Biol.*, 220(6): 1056–1064.
- RIBAS, L. [et al.] (2017c). Response to «The importance of controlling genetic variation remarks on 'Appropriate rearing density in domesticated zebrafish to avoid masculinization: links with the stress response'». *J. Exp. Biol.*, 220(21): 4079–4080.
- RIBAS, L. [et al.] (2017d). «Treatment with a DNA methyltransferase inhibitor feminizes zebrafish and induces long-term expression changes in the gonads». *Epigenet. Chromatin*, 10.
- VALDIVIESO, A. [et al.] (2019). «Ovarian transcriptomic signatures of zebrafish females resistant to different environmental perturbations». *J. Exp. Zool. Part B*, 332(3-4): 55–68.
- WILSON, C. [et al.] (2014). «Wild sex in zebrafish: loss of the natural sex determinant in domesticated strains». *Genetics*, 198(3): 1291–1308.



**Laia Ribas** (Terrassa, 1979) va llicenciar-se en Biologia per la Universitat Autònoma de Barcelona (UAB) el 2001 i va obtenir el grau de doctor per la UAB el 2006. Va fer un postdoc a l'Imperial College of London (Regne Unit) i des del 2009 treballa a l'Institut de Ciències del Mar (ICM-CSIC) de Barcelona. Des del 2017 lidera els seus propis projectes i recentment se li ha atorgat una ajuda Ramón y Cajal i ha guanyat una plaça permanent d'Investigador Distingit. El seu camp de recerca es basa en l'estudi de les interaccions dels sistemes reproductiu i immune en peixos. El seu interès és estudiar els efectes dels factors ambientals sobre la relació fenotip-sexe centrant-se en les alteracions epigenètiques i, entre d'altres, utilitza metodologies òmiques com a eines d'anàlisi.

**Catalunya és coneguda, entre altres coses, per la costa i les meravelloses platges, que la converteixen en un objectiu turístic a l'estiu. Les platges s'omplen de gent jugant a pales, a l'aigua o prenent el sol, però més rarament es veu gent agafant unes ulleres submarines per gaudir del meravellós i, popularment desconegut, ecosistema submarí. El fet de poder donar a conèixer aquesta diversitat marina i conscienciar la gent del fet que és essencial la conservació d'aquest entorn va ser una de les principals motivacions per fer el meu treball, un estudi de la diversitat i l'abundància d'espècies de peixos que trobem en els diferents hàbitats que presenta la platja de Torredembarra.**

La platja de Torredembarra és molt turística i cada any és guardonada amb el distintiu de qualitat de bandera blava. Degut a la seva llarga extensió, l'estudi es va centrar en la platja de Baix a Mar, que es caracteritza per un fons marí on alternen barres de roques paral·leles a la costa amb fons de sorra, i per un bloc de roca que emergeix a la superfície conegut com l'Alfa i Omega. Aquestes característiques fan de la zona un bon hàbitat i refugi per a moltes espècies de peixos.

Els hàbitats que es van delimitar van ser els següents: els fons de sorra, les roquetes, l'antina i el bloc Alfa i Omega. Les roquetes es troben entre la costa i l'antina i són un conjunt de barres de roques paral·leles a la costa amb bastantes esquerdes i baumes majors. L'antina és una única barra de roques, més ampla i llarga, que s'origina a prop del port de Torredembarra i arriba fins a Roda de Berà.

L'observació de peixos es va realitzar fent transectes de vint-i-cinc metres de llargària paral·lels a la platja, en els quals s'anotava la informació de les espècies detectades a un metre a banda i banda del transecte. Cada transecte es feia en un determinat hàbitat. Per a cada transecte s'anotava l'hàbitat, les espècies vis-

tes, el nombre d'individus de cada espècie i la mida dels individus. Entenem per presència el nombre de vegades que hem vist una espècie i per abundància el nombre d'individus que s'han vist de l'espècie. No sempre una espècie molt abundant serà molt freqüent, i a la inversa. Per comptar el nombre d'individus quan es troben agrupats en moles, es va utilitzar una tècnica basada en la relació espai-individus dels peixos de la mola, basada a comptar un cert nombre d'individus, estimant l'espai que ocupen i multiplicant aquesta relació al llarg de la mola. Per mesurar-ne les mides es van posar unes marques cada cinc centímetres a la taula de plàstic on s'anotaven les dades. Tota la informació es traslladava a uns fulls de càlcul per fer-ne les anàlisis estadístiques. L'estudi es va dur a terme l'agost del 2016. Hi venia un acompanyant per motius de seguretat que fotografiava les espècies. El material utilitzat va ser: ulleres submarines i tub, aletes, llalet, tauleta de plàstic rígida, cinta mètrica i vestit de neoprè per als dies més freds.

Es van dur a terme 32 transectes; 12 al fons de sorra, 8 a les roquetes, 8 a l'antina, i 4 al bloc. No es van fer el mateix nombre de transectes a cada hàbitat, ja que no tots els hàbitats tenien les mateixes dimensions.

Es va observar un total de 47 espècies de peixos de 17 famílies diferents. La família amb més espècies va ser l'*Sparidae*, amb 9 espècies diferents, seguida de la *Blenniidae*, amb 6, i la *Labridae*, amb 5. L'espècie més comuna va ser l'oblada (*Oblada melanura*) amb una freqüència del 97% (31 de 32 transectes), seguida del sard (*Diplodus sargus*) i el moll de roca (*Mullus surmuletus*), amb el 94%. 5 espècies s'han caracteritzat com a molt comunes (>75%), 2 com a comunes (50-74%), 7 com a poc comunes (25-49%), 16 com a escasses (5-24%) i 11 com a ocasionals (<5%). La salpa (*Sarpa salpa*) va ser l'espècie més abundant (36% del total d'individus), seguida pel mabre (*Lithognathus mormyrus*) (14%), el sard (14%) i l'oblada (14%).

Pel que fa a l'anàlisi d'hàbitats, als fons de sorra es van observar 18 espècies. La més freqüent va

ser l'oblada, present en el 92% dels transectes. El mabre va ser el més abundant, amb una abundància mitjana de 49 individus per transecte.

A les roquetes s'hi van veure 28 espècies, sent el sard, l'oblada, el moll de roca, la variada (*Diplodus vulgaris*), la donzella (*Coris julis*) i el fadrí (*Thalassoma pavo*) les espècies més freqüents. L'espècie més abundant va ser l'oblada, amb una abundància mitjana per transecte de 55 individus, seguida pel sard, amb 44 individus.

A l'antina s'hi van veure 25 espècies, sent les més freqüents el sard, l'oblada, el moll de roca, la variada, la salpa i el fadrí, tots amb un 100% de presència. L'espècie més abundant va ser la salpa, amb més de la meitat del total d'individus observats en aquest hàbitat i una mitjana per transecte de 224 individus.

Al bloc s'hi van detectar 23 espècies. Les més comunes van ser el sard, l'oblada, el moll de roca, la variada, la salpa, el fadrí, la dormilega (*Parablennius pilicornis*) i la llissa (*Mugilidae*), tots amb un 100% de freqüència. L'espècie més abundant va ser el sard, seguit per l'oblada, amb unes abundàncies mitjanes de 29 i 26 individus, respectivament. Al bloc s'hi van trobar la majoria d'espècies de la família *Blenniidae*, ja que aquesta zona és l'única que sobresurt de l'aigua i hi troben l'hàbitat adequat.

L'hàbitat més divers va ser el de les roquetes, amb 28 espècies, seguit de l'antina, amb 25, el bloc, amb 23, i la sorra, amb 18. Destaquen les 23 espècies vistes al bloc, ja que és l'hàbitat més petit, mentre que a la sorra, l'hàbitat més extens i amb més transectes fets, només s'hi van veure 18 espècies. Això és degut al fet que encara que la sorra sigui un medi molt extens, és molt uniforme, mentre que les zones rocoses són més complexes, amb més irregularitats i orientacions i permeten la vida a més espècies.

S'ha fet una comparació amb dos estudis previs duts a terme anteriorment a la platja de Torredembarra; un va ser fet del 1996 al 2005 (Abelló, 2006) i l'altre, del 2006 al 2015 (Abelló i Gual, 2015); la comparació indica que la ictio-

fauna no ha variat gaire i que segueix havent-hi aproximadament el mateix nombre d'espècies. S'ha trobat, però, alguna espècie que no s'hi havia observat abans, i algunes que abans hi eren i ara no s'han vist. També abans hi havia més espècies «molt comunes» i ara no n'hi ha tantes, i d'altres s'han rarificat. Aquestes variacions podrien ser degudes a l'augment de la temperatura a causa del canvi climàtic, que fa que peixos d'aigües més càlides comencin a instal·lar-se a la costa catalana, com els fadrins i els roncadors, i que d'altres ja no hi puguin viure. La pesca, incloent-hi la submarina, que busca espècies determinades (meros, orades, llobarros...) també hi pot haver influït, així com la destrucció d'hàbitat que fan els buscadors de pops, cargols, petxines i qualsevol ésser viu comestible.

A més a més, es va fer un vídeo (Abelló, 2017) sobre la realització del treball de camp en què es pot apreciar la metodologia i els hàbitats de la platja.

Tot i que l'objectiu del treball era mostrar la ictiodiversitat de la platja de Torredembarra, espero que s'hagi pogut veure que ben a prop nostre trobem ecosistemes molt diversos, rics i bonics, i que és important cuidar-los i protegir-los perquè en un futur perdurin i evolucionin. També crec que és molt important donar-los a conèixer perquè la gent se'n conscienciï

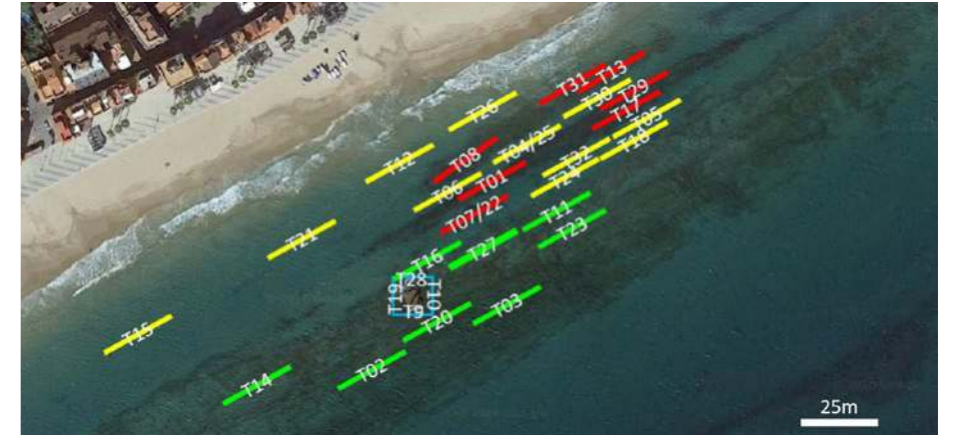


Figura 1. Àrea d'estudi amb els transectes realitzats a cada hàbitat. Groc: fons de sorra; vermell: roquetes; verd: antina; blau: bloc Alfa i Omega.

i els cuidar més. Espero amb aquest treball haver donat a conèixer el meravellós ecosistema de la platja de Torredembarra i desitjo que en un futur evolucioni positivament.



Figura 2. Juvenil de mero (*Epinephelus marginatus*) a la platja de Torredembarra.

## Bibliografia

- ABELLÓ, P. (2006). «Els peixos de la platja de Torredembarra». *Recull de Treballs*, 8: 95-127.  
 APELLÓ, P.; GUAL, I. (2015). «Deu anys dels tallers d'observació de peixos a la platja de Torredembarra». *Recull de Treballs*, 16: 11-16.  
 APELLÓ, P. (2017). Treball de Recerca - «La ictiodiversitat a la platja de Torredembarra». <https://youtu.be/anvQ2l4rWC8>.



**Pau Abelló i Simón** (Barcelona, 1999) va cursar l'educació primària (2004-2010) al CEIP Ramon Casas, la secundària (2010-2014) i el batxillerat (2014-2016) a l'Escola Joan Pelegrí, a Barcelona. Actualment està cursant el Grau de Ciències del Mar a la Universitat de Barcelona. És membre del Club d'Immersió Biologia i practica

atletisme amb l'Agrupació Atlètica Catalunya. El seu Treball de Recerca de Batxillerat, titulat «La ictiodiversitat a la platja de Torredembarra», tutoritzat per Víctor Rojas Cervellera, va obtenir el Premi al Millor Treball de Recerca de Batxillerat de la Societat Catalana de Biologia l'any 2017.

# Els modificadors més menuts: microARNs i el control de la metamorfosi dels insectes

Premi SCB Nit al Jove Investigador

Jesús Lozano Fernández

**La fascinació de l'ésser humà per capir com una eruga es transforma en una papallona prové de temps remots. La metamorfosi, que és com es defineix aquest procés de canvi radical, ha esdevingut clau en la història evolutiva dels insectes. En els saltamartins o les paneroles trobem una metamorfosi progressiva, on el canvi de forma entre individus juvenils i adults no és brusca. Per contra, els insectes holometàbols, com les mosques o els escarabats, pateixen una transformació morfològica sobtada de larva a individu adult. L'estudi de les bases moleculars de la metamorfosi s'erigeix com una eina indispensable per entendre aquesta transició evolutiva que ha generat la major part de la biodiversitat.**

## El canvi com a motor de l'evolució biològica

¿Les espècies són iguals al llarg de la seva història o tenen la possibilitat de canvi i d'esdevenir-ne de noves? Actualment sabem que l'acumulació de petites mutacions genètiques al llarg del temps permet que es formin noves espècies diferents de les predecessores. Així doncs, la possibilitat de variar i canviar sembla ser un motor central en l'evolució. Els fenòmens de canvi a nivell biològic, però, no només estan lligats a l'aparició de noves espècies; en una escala de temps menor trobem com els canvis a nivell morfològic durant el mateix cicle vital d'un organisme poden resultar una estratègia d'èxit. Els organismes que més han perfeccionat la modificació morfològica han estat aquells que realitzen la metamorfosi, que és un procés pel qual un organisme divideix el seu cicle de vida en estadis morfològics molt diferenciats entre fases juvenils i adultes; aquest procés és present en amfibis, meduses o insectes. En aquests darrers, trobem alguns dels animals que realitzen les transformacions més espectaculars, talment com si visquessin dues vides.

Es calcula que més del 50% d'espècies del nostre planeta són insectes. Una de les claus d'aquest èxit ha estat la possibilitat de dividir el cicle de vida gràcies a la metamorfosi, amb la qual s'aconsegueix reduir la competició pels recursos amb aquells de la mateixa espècie. Els primers insectes van aparèixer fa més de 400 milions d'anys (Lozano-Fernandez *et al.*, 2016). Aquests primers insectes ja creixien a través de mudes successives, tal com ho continuen fent actualment tots els insectes, però no feien cap canvi morfològic significatiu entre individus juvenils i adults. S'han trobat fòssils d'aquests insectes primitius i encara avui dia tenim representants d'aquests grups sense metamorfosi, com poden ser els peixets d'argent (Figura 1). La innovació que va representar l'aparició d'ales en alguns insectes ancestrals està estretament lligada a l'origen de la metamorfosi. Aquests llinatges començaren a endarrerir el desenvolupament de les ales fins a estadis adults, amb una divisió marcada del cicle de vida entre fases juvenils i adultes. Aquest tipus de metamorfosi progressiva, anomenada hemimetàbola, la trobem avui dia en libèl·lules, grills o paneroles (Figura 1). Un tipus de metamorfosi sobtada, en què la major part de teixits es reconstitueixen de nou en l'adult, es troba en els insectes amb metamorfosi completa o holometàbola, pròpia de mosques, papallones o escarabats (Figura 1); tots els insectes amb aquest tipus de metamorfosi comparteixen un ancestre comú descendent d'insectes amb metamorfosi hemimetàbola. Avui en dia, conèixer de quina manera són capaços de sincronitzar aquest procés propi del seu desenvolupament encara constitueix un gran repte científic.

## Les bases del canvi

Fa més de seixanta anys es van començar a posar els ciments que donarien la resposta a com es produeix la metamorfosi. Gràcies als treballs de Sir Vincent Brian Wigglesworth es va establir que les bases de la metamorfosi rau en un nivell endocrí, és a dir, en les hormones. Les encarregades del desenvolupament dels insectes

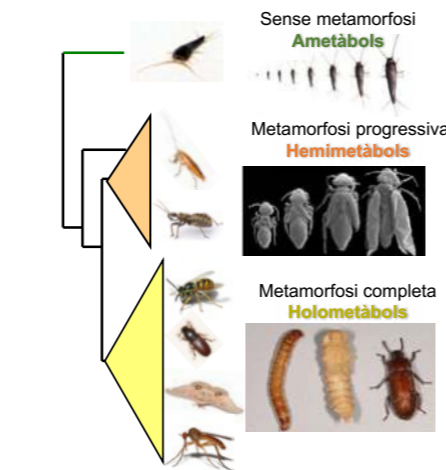


Figura 1. Esquema de les relacions de parentesc entre insectes. S'hi aprecien tres grans grups d'insectes, dividits entre insectes sense metamorfosi (ametàbols), metamorfosi simple (hemimetàbols) i metamorfosi completa (holometàbols). A la dreta, el cicle de vida postembrionària d'un organisme representant de cada un dels tres grans grups d'insectes.

són dues hormones: la primera és l'ecdisona o hormona de la muda, anomenada així perquè s'expressa just abans que aquesta es produeixi; la segona és l'hormona juvenil, que s'expressa durant tota la fase juvenil i desapareix just abans de produir-se la metamorfosi a adult (Figura 2). Establertes les bases hormonals, i un cop entrats en l'era de la genètica, el següent pas va ser establir les vies moleculars de senyalització d'aquestes hormones. Així es va començar a reconstruir tota una xarxa de connectors, començant pels receptors hormonals, i continuant amb una cadena de factors en què un s'encadenava rere l'altre. Es va descobrir l'important paper dels factors de transcripció, que són proteïnes encarregades d'activar altres gens i que actuen a mode d'interruptor. Un d'aquests interruptors universals ha estat *Krüppel homolog 1*, el qual es troba sota la cascada de senyals de l'hormona juvenil i s'expressa durant totes les fases juvenils, a excepció de la darrera, just el moment

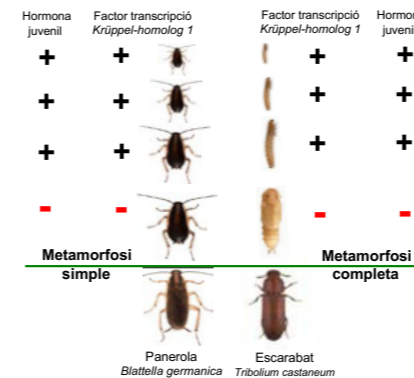


Figura 2. Esquema d'expressió de l'hormona juvenil i el factor de transcripció *Krüppel homolog 1* durant el cicle de vida d'insectes hemimetàbols i holometàbols. S'indica amb el símbol de suma (+) la presència d'aquests factors, i amb el símbol negatiu en vermell (-), l'absència. El factor de transcripció és dependent de la presència d'hormona juvenil, i els patrons d'expressió són conservats entre insectes amb diferents tipus de metamorfosis.

en què comença la metamorfosi (Figura 2). Estudis al nostre laboratori realitzats sobre la panerola *Blattella germanica*, un tipus d'insecte amb metamorfosi simple hemimetàbola, confirmen que l'expressió d'aquest factor de transcripció és essencial per al manteniment de l'estatus juvenil. Per demostrar-ho vam fer desaparèixer prematurament l'expressió de *Krüppel homolog 1* mitjançant tècniques d'enginyeria molecular, tot provocant una metamorfosi precoç, és a dir, que l'individu esdevingués adult abans del previst (Lozano & Bellés, 2011). També hem pogut demostrar que aquesta funció és conservada en tots els insectes metamòrfics. La sobtada baixada d'expressió d'aquest factor de transcripció en l'última fase juvenil resulta molt significativa, i no s'ajusta al ritme de desaparició de l'hormona juvenil ni d'altres factors de transcripció. Aquesta evidència ens va dur a la hipòtesi que alguna cosa estava ajudant a la seva desaparició total.

## Lleugers canvis amb gran repercussió

Ja fa vint anys, gràcies al treball pioner del doctor Victor Ambros i col·laboradors, es va descobrir la presència d'uns reguladors molt petits, anomenats microARNs, en uns cucs nematodes (Lee *et al.*, 1993). Aquesta troballa no va suposar cap gran repercussió en la comunitat científica fins que l'any 2001 va revifar la rellevància d'aquest estudi en comprovar-se que, lluny de ser una rara excepció d'aquests cucs, era un sistema de regulació general de tots els animals. Els microARNs són molècules d'ARN curtes que s'uneixen a altres molècules tot impedit que la maquinària de síntesi de proteïnes actuï. Actualment coneixem que el cuc nematode disposa de més de 240 tipus diferents d'aquesta molècula mentre que els humans en tenim més de 1.100 i molts d'aquests són compartits entre ambdós organismes.

Experiments previs realitzats al nostre laboratori amb la panerola *Blattella germanica* van demostrar que els microARNs són imprescindibles per dur a terme la metamorfosi. La manera de demostrar aquest fet va ser bloquejar l'expressió d'un dels enzims més importants encarregats de generar els microARNs, l'enzim Dicer-1, d'aquesta manera es va aconseguir reduir els nivells d'aquestes molècules. La manca de microARNs provocava que l'individu mudés a nous estadis juvenils en comptes de realitzar la muda metamòrfica a adult. Vam treballar amb la hipòtesi que algun d'aquests microARNs es podia unir al factor de transcripció *Krüppel homolog 1*, ajudant a inactivar-lo del tot just abans d'iniciar la metamorfosi. Vam predir quins microARNs podien unir-se a aquest gen i posteriorment vam testar experimentalment aquesta interacció. Vam descobrir com un sol microARN, anomenat miR-2, és capaç de controlar tot el procés modulant l'expressió d'un factor clau en la metamorfosi com és *Krüppel homolog 1* (Figura 3). Reduint els nivells de miR-2 vam provocar que l'expressió del factor de transcripció no dava-

llés durant els últims estadis juvenils, i fins i tot vam arribar en alguns casos a suprimir la metamorfosi, uns resultats concordants als obtinguts després d'eliminar l'enzim encarregat de generar microARNs, Dicer-1. Administrant específicament molècules de miR-2 als individus deficientes de l'enzim Dicer-1 vam poder restablir la metamorfosi, ja que era la manca d'aquest miARN el responsable de l'increment de *Krüppel homolog 1*, i, per tant, de la inhibició de la metamorfosi (Lozano *et al.*, 2015). La majoria d'estudis previs mostren com aquests reguladors solen tenir funcions poc rellevants i moltes vegades redundants; l'absència d'un miARN és compensada per l'acció d'un altre. En canvi, miR-2, resulta un regulador de reguladors, i actua sobre *Krüppel homolog 1* fent-lo davallar en el moment adequat a mode d'escombra que recull les restes, possibilitant així l'espectacular canvi morfològic que representa la metamorfosi dels insectes. Aquesta molècula resulta vital tot regulant un pas clau, i demostra que els canvis subtils poden tenir grans repercussions.

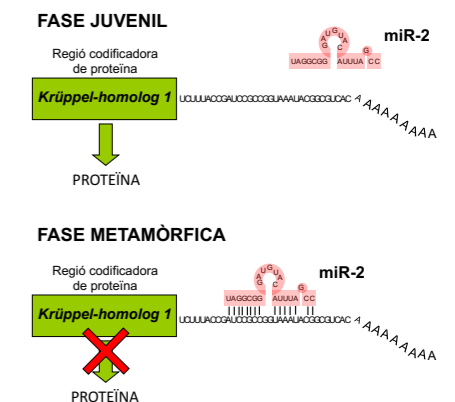


Figura 3. Esquema que mostra l'efecte de miR-2 sobre *Krüppel homolog 1* durant la fase metamòrfica (última fase juvenil). L'acció d'aquest microARN sobre el factor de transcripció provoca el segrest de la molècula i n'impedeix la codificació a proteïna, i, per tant, inactiva la seva funció.

### Bibliografia

- LEE, R. [et al.] (1993). «The *C. elegans* heterochronic gene *lin-4* encodes small RNAs with antisense complementarity to *lin-14*». *Cell* 75.5: 843–854.
- LOZANO, J.; BELLES, X. (2011). «Conserved repressive function of Krüppel homolog 1 on insect metamorphosis in hemimetabolous and holometabolous species». *Sci. Rep.* 1: 163.
- LOZANO-FERNANDEZ, J. [et al.] (2016). «A molecular palaeobiological exploration of arthropod terrestrialization». *Phil. Trans. R. Soc. B.* 371.1699: 20150133.
- LOZANO, J. [et al.] (2015). «MiR-2 family regulates insect metamorphosis by controlling the juvenile hormone signaling pathway». *PNAS* 112.12, 3740–3745.
- WIGGLESWORTH, V. B. (1954). *The physiology of insect metamorphosis*. Cambridge University Press.



**Jesús Lozano Fernández** (Granollers, 1985) és llicenciat en Ciències Biològiques per la Universitat Autònoma de Barcelona (2008) i va completar la seva etapa doctoral a l'Institut de Biologia Evolutiva (IBE), doctorant-se en Biodiversitat a la Universitat de Barcelona (UB) el 2014. Des del 2019 és investigador Beatriu de Pinós a l'IBE, després d'haver fet recerca postdoctoral a la Universitat de Bristol i a la UB. Va ser guardonat l'any 2017 amb el premi de la Societat Catalana de Biologia al Jove Investigador. Els seus camps d'interès són la filogènia d'artròpodes i l'estudi de grans transicions evolutives en la història dels animals.

# Vespapp – STOP vespa asiàtica: eines de ciència ciutadana per a la detecció i control de la vespa invasora

Premi SCB Nit: Divulgació Científica

Mar Leza Salord

**Vespapp és una eina creada perquè el ciutadà sigui part activa del procés d'erradicació i/o control de la vespa asiàtica, una espècie exòtica invasora que provoca importants danys ecològics i econòmics com a conseqüència de la depredació que realitza sobre l'abella mel·lífera i altres pol·linitzadors. I com pot, un ciutadà, ajudar a erradicar aquesta espècie? Doncs amb un mòbil a la mà: notificant a través de l'aplicació mòbil gratuïta Vespapp la detecció d'una vespa que trobi sospitosa de ser la invasora. El millor pla d'erradicació és aquell en el qual participem tots! Si ens hi impliquem conservarem les abelles, aquests petits insectes que realitzen una funció silenciosa, però indispensable, per a la nostra vida.**

En els darrers anys s'ha experimentat arreu del món un augment sense precedents de les invasions biològiques com a conseqüència del canvi global, el comerç a escala mundial i la mobilitat humana. Aquestes invasions causen impactes molt greus en els recursos naturals, l'agricultura i la salut humana. Una d'aquestes espècies exòtiques invasores és la vespa asiàtica, *Vespa velutina nigrithorax*, (Hymenoptera: Vespidae), introduïda accidentalment a Europa procedent del sud-est asiàtic. Fou detectada per primera vegada a França l'any 2004, i, d'aleshores ençà, ha anat colonitzant ràpidament gran part del continent europeu, envaint països com Itàlia, Espanya, Portugal, Alemanya i Bèlgica; en els darrers mesos també s'ha detectat a la Gran Bretanya i Suïssa. En el cas de la península Ibèrica, aquesta espècie ja s'ha establert a tota la regió nord (Navarra, el País Basc, Galícia i Cantàbria) i a Catalunya. Recentment, el passat mes d'octubre del 2015 el Laboratori de Zoologia del Departament de Biologia de la Universitat de les Illes Balears va

confirmar, amb la col·laboració d'apicultors, la detecció per primera vegada d'aquesta vespa a Mallorca.

La vespa asiàtica provoca importants danys ecològics i econòmics com a conseqüència de la depredació que realitza sobre l'abella mel·lífera i altres pol·linitzadors. Les abelles pol·linitzen entorn del 80% tant d'espècies vegetals cultivades com de silvestres, per la qual cosa una minva en la població d'aquests pol·linitzadors suposa una greu amenaça ecològica i posa en risc la seguretat alimentària. En el cas concret de Mallorca, aquesta invasió podria ser devastadora, considerant la situació de les abelles de la mel, la fragilitat de l'ecosistema (típic d'ecosistemes illencs) i l'impacte sobre els insectes endèmics. Per exemple, hi ha una manca de serveis pol·línics que realitzen les abelles, ja que s'estima que només hi ha un 6% de les caseres necessàries per a la pol·linització dels camps d'ametllers de l'illa. A més, hi ha 375 espècies de vespes i abelles a Mallorca, 9 de les quals són endemismes que potencialment podrien ser depredats per la *Vespa velutina*.

Una vegada coneguda la presència d'aquesta espècie a Mallorca i d'haver acabat amb les tasques de localització i destrucció de l'únic niu trobat al 2015, el següent pas fou plantejar-se: què podem fer ara que ha arribat? Una de les idees rumiades per l'equip de Vespapp per tal d'intentar erradicar i/o controlar aquesta espècie fou la d'involucrar tota la societat. I com ho podem fer per ser eficients divulgant i atraient l'atenció de la ciutadania en aquests temps que corren? Ens va parèixer bona idea desenvolupar una aplicació mòbil, una pàgina web i emprar les xarxes socials perquè tota la informació pogués arribar als ciutadans.

I aquí és quan va començar l'aventura de fer realitat Vespapp: el primer que vam fer va ser conformar un equip multidisciplinari de la Universitat de les Illes Balears (UIB) format per especialistes en Biologia (Miguel Ángel Miranda Chueca i jo mateixa, del Departament de Biologia), en Enginyeria informàtica (Carlos Guerrero Tomé, del Departament de Ciències Matemàtiques i Informàtica), en Sistemes d'informació geogràfica (Maurici Ruiz Pérez, del Servei de SIG i Teledetecció) i en

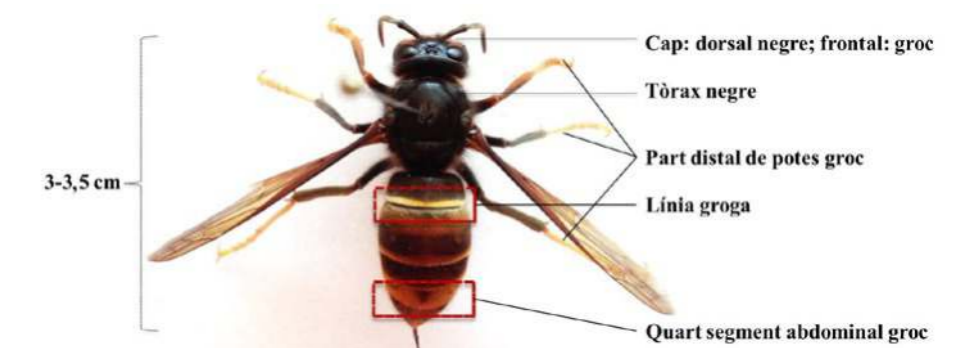


Figura 1. Fotografia de *Vespa velutina*. S'hi indiquen les estructures anatòmiques identificadores de l'espècie.

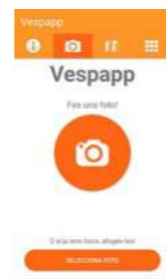
Comunicació (Antònia Pou Rotger, Inbound Màrketig-Ux), i escriure un projecte que presentarem a la «Convocatòria d'ajuts per dur a terme accions especials de recerca i desenvolupament» de la Conselleria d'Innovació, Recerca i Turisme del Govern de les Illes Balears. Mentre esperàvem la resolució de la convocatòria, érem conscients que el temps corria en contra i que no ens podíem quedar de braços creuats, així que ens vam reunir amb Jordi Llabrés, el vicerector d'Innovació de la UIB, que va creure fermament en el nostre projecte, ens va animar a fer passos per aconseguir-ho i ens va proposar organitzar una marató informàtica solidària amb l'empresa Habitissimo. En aquesta marató informàtica, celebrada els dies 10, 11 i 12 de març del 2016, els estudiants del grau d'Enginyeria Informàtica de l'Escola Politècnica Superior de la UIB i els professionals d'Habitissimo treballaren incansablement en la primera fase del disseny de la plataforma Vespapp (<http://diari.uib.cat/arxiu/La-UIB-i-Habitissimo-organitzen-una-marato-cid432855>). Arran d'aquesta enriquidora experiència, tres dels estudiants que hi participaren varen obtenir una beca de dos mesos concedida per la Càtedra Santader-UIB d'Innovació i Transferència del Coneixement, per continuar en la següent fase del projecte (Juan José Martín, Camila Ángela Pérez i Carlos Tenorio), i a finals de maig d'aquell any rebérem la concessió de l'ajuda presentada: po-

diem seguir fent-hi feina uns mesos, ara amb un biòleg i un enginyer informàtic més (Gerardo Costea i Simó Calafat). Aconseguirem l'objectiu i el projecte Vespapp va ser presentat en un acte públic celebrat a la UIB el dia 8 de juny del 2016 (<http://diari.uib.cat/arxiu/Roda-informativa-Presentacio-de-la-Vespapp-per-cid445787>).

Vespapp no només és una eina en la qual es pot trobar informació respecte de l'espècie invasora —com són la vespa i el niu, com diferenciar-la d'altres vespes, quina és la seva biologia, quins impactes ocasiona, quina és la importància de les seves preses: les abelles—, sinó que, alhora, el ciutadà pot ser part activa en el procés d'erradicació i/o control de l'espècie. Així, qualsevol persona que vegi una vespa sospitosa, ho pot notificar a través de l'aplicació mòbil gratuïta per a Android (<https://play.google.com/store/apps/details?id=com.habitissimo.vespapp>), el web (<http://vespapp.uib.es/ca/>) o a través de les xarxes socials —Twitter (@vespapp) i Facebook (VespApp). Aquestes notificacions són rebudes per un panell d'entomòlegs experts, els quals en cas d'observar un positiu donen l'avís a l'autoritat competent per tal d'activar el protocol dissenyat.

És important destacar que el servei d'estratègia de comunicació de la UIB ha contribuït enormement en la difusió del projecte (<https://>

[www.youtube.com/watch?v=6ph-2L0HuF0](http://www.youtube.com/watch?v=6ph-2L0HuF0); <https://www.youtube.com/watch?v=M-kk5HwCNpc&t=6s>) i que la premsa també hi ha tingut un paper important, ja que li ha donat molta visibilitat. Però els actors més rellevants d'aquesta història són els ciutadans que hi col·laboren! Ens congratula la benvinguda que la societat ha donat a Vespapp: hi ha més de mil descàrregues de l'aplicació i ha obtingut una puntuació dels usuaris de 4,7 sobre 5 estrelles a Play Store. S'han rebut més 1.100 notificacions en un any, 31 de les quals foren positives. Això ens ha permès, en els anys 2016 i 2017, seguir la pista d'alguns positius que varen acabar amb la troballa valuosa de nius de vespa, amb la qual cosa hem pogut controlar aquesta espècie i dotar, per tant, d'un valor incalculable el projecte Vespapp.



.....  
 † Figura 2. Pantalla inicial de l'aplicació mòbil Vespapp.  
 .....



**Mar Leza Salord** (Palma, 1984) és professora del Departament de Biologia de la UIB. Es va llicenciar en Biologia el 2008 i va obtenir el títol de màster l'any 2011, amb el Premi Santander de Postgrau per al millor expedient de la promoció en els estudis de Doctorat en Biologia de les Plantes. Es va doctorar en Biologia per la Universitat de les Illes Balears el 2015, obtenint la menció europea de doctorat. L'objectiu de la seva tesi es va centrar en l'estudi de dos factors importants per a l'estat sanitari de les colònies d'abelles de la mel: el paràsit *Varroa destructor* i l'impacte de l'insecticida biològic *Bacillus thuringiensis subsp. kurstaki* (aplicat per al control de la processonària del pi). Per completar la seva tesi doctoral, als anys 2010 i 2014, va realitzar estades d'investigació al Laboratori de Patologia del Centre Apícola Regional de Guadalajara i al centre d'investigació Centre for Ecology & Hydrology d'Oxfordshire (Regne Unit). A partir del 2015 va començar a investigar un depredador de les abelles de la mel, la vespa asiàtica, completant així la seva línia d'investigació centrada en la influència que tenen diferents factors biòtics i abiòtics en l'estat sanitari de les abelles. En l'actualitat és la vicepresidenta del Velutina Task Force de l'organització internacional Coloss, la qual estudia les abelles.

# Crisi evitada: caracterització d'una nova màquina d'ATP nuclear

Premi SCB Nit: Article Científic

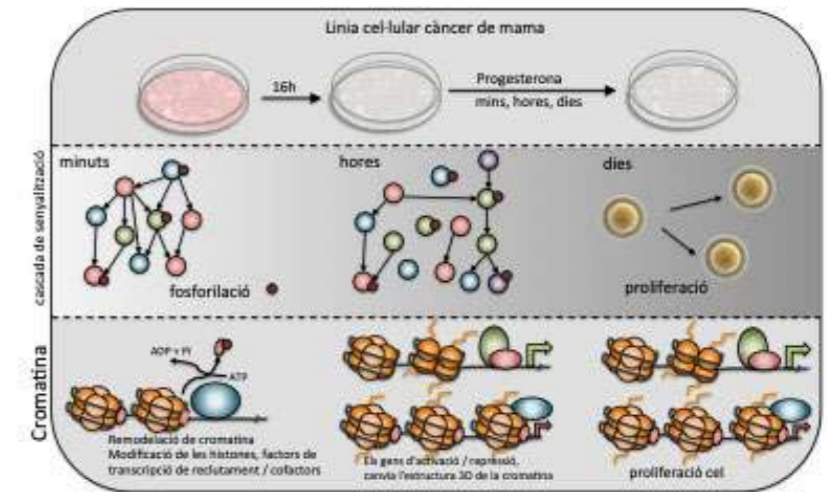
Roni H. G. Wright

**Totes les cèl·lules tenen la capacitat fonamental de respondre continuament, ràpidament i dinàmicament a les pautes externes del medi, modificant la seva taxa de creixement cel·lular, l'expressió gènica, l'excreció de molècules i el metabolisme per adaptar-se i sobreviure. La resposta als estímuls externs depèn tant de la transmissió del senyal a través de vies de senyalització d'actuació ràpida com dels canvis d'expressió gènica riu avall facilitades pel reclutament de factors de transcripció i remodeladors de cromatina que comporten la modificació de la cromatina i de l'estructura 3D del nucli. La nostra investigació se centra en la comprensió d'aquests mecanismes després de l'estimulació hormonal en cèl·lules de càncer de mama on els requeriments energètics, en forma d'ATP requerits per provocar els canvis massius en la cromatina i l'expressió gènica, es veuen parcialment satisfets per la pirofosforilació d'ADPR per part de l'enzim nuclear NUDIX5 (Wright *et al.*, 2016a). NUDIX5 és essencial per als canvis d'expressió gènica, de la remodelació de la cromatina i de la proliferació cel·lular induïts per progesterona, i pot proporcionar una diana nova per a la teràpia del càncer i el descobriment de biomarcadors.**

Creixement de cèl·lules de càncer de mama induït per hormones  
 La capacitat de les cèl·lules per respondre a senyals externs dins del seu entorn és imprescindible per a la supervivència i forma la base de la fisiologia cel·lular normal. Un exemple

d'aquest sistema és la resposta de cèl·lules de mama epitelials a les hormones progesterona i estradiol. Aquestes hormones alliberades a la circulació sistèmica s'uneixen als receptors hormonals units i expressats sobre la membrana cel·lular dels teixits diana, incloent-hi el pit. Aquesta unió del lligand activa el receptor hormonal, que indueix una cascada d'esdeveniments cel·lulars essencials durant el desenvolupament del pit i l'embaràs. Encara que la proliferació de cèl·lules de mama induïda per hormones forma part de la biologia normal del teixit mamari, també juga un paper important en la progressió del càncer de mama. Per tant, una comprensió concreta dels mecanismes cel·lulars implicats en la resposta de les cèl·lules del càncer de mama a les hormones és de vital importància per impulsar el descobriment de nous biomarcadors i teràpies anticanceroses amb l'objectiu final de millorar l'atenció al pacient.

**Senyalització de la progesterona en càncer de mama**  
 Al laboratori de Miguel Beato (CRG, Barcelona), la nostra recerca se centra en la comprensió de l'activació i els mecanismes iniciats per la progesterona en la línia cel·lular de càncer de mama epitelial T47D, positiva per als receptors de progesterona i d'estrògens. Per obtenir una població sincrona, les cèl·lules de càncer de mama són privades d'hormones abans de la inducció hormonal. La posterior estimulació amb progesterona es pot dividir en tres fases diferents segons el moment en què es produeixen (Figura 1). En primer lloc, la progesterona s'uneix al seu receptor cognat, exposat a la superfície de les cèl·lules, i produeix la ràpida activació de les cascades de senyalització per quinases. Les quinases activades produeixen la fosforilació de proteïnes efectores, inclosa la fosforilació del mateix receptor



.....  
 † Figura 1. Resposta hormonal en cèl·lules de càncer de mama. Estratègia experimental i privació hormonal en cultiu cel·lular (a dalt). La resposta de les cèl·lules de càncer de mama a hormona es pot dividir en tres fases; una resposta ràpida en qüestió de minuts d'estímul per la qual s'activen les cascades de senyalització, que provoquen una càrrega inicial de factors de transcripció i remodeladors de la cromatina. Una segona onada de senyalització (hores) que ocorre durant el temps dels canvis en l'expressió gènica i produeix, finalment, la proliferació cel·lular en un termini de dies.  
 .....

de progesterona. El receptor de progesterona activat, juntament amb altres factors de transcripció, cofactors i remodeladors de cromatina, s'uneixen als llocs d'unió dels receptors d'hormones (HRE) dins de la cromatina. La unió d'aquests factors es tradueix en la remodelació de la cromatina dependent d'ATP, una estructura de cromatina local més oberta, canvis estructurals globals en 3D i la iniciació de la transcripció genètica dependent de progesterona que es produeix en qüestió d'hores d'estimulació (Beato *et al.*, 2012). Aquesta reprogramació global del patró d'expressió genòmica i de l'estructura nuclear 3D governa les vies necessàries per a la proliferació cel·lular que es produeixen 24 hores després de l'estimulació.

**Generació ATP nuclear en resposta a l'hormona**

Durant la fase de senyalització inicial i posterior expressió genètica d'aquest procés, es requereix una remodelació massiva de la cromatina. Moltes d'aquestes maquinàries utilitzen energia en forma d'ATP per al desplaçament i el canvi de contingut dels nucleosomes dins de la cromatina. Aquests requisits energètics de la cèl·lula es mantenen a través de l'entrada d'ATP de les mitocondries. No obstant això, fa més de seixanta anys, es va detectar ATP al nucli i es va plantejar la hipòtesi que es pogués estar sintetitzant en aquest compartiment (Allfrey *et al.*, 1957). A partir d'aquí, ens vam plantejar d'investigar els nivells d'ATP i els canvis d'aquests en resposta a l'hormona en diferents compartiments cel·lulars. Vam transfectar en cèl·lules de càncer de mama construccions de luciferasa destinades al nucli, la mitocondria o el citoplasma, i vam usar la bioluminescència detectada com a mesura d'ATP en resposta a la progesterona (Figura 2). Vam trobar que l'ATP nuclear augmentava específicament en resposta a l'hormona. Posteriorment, en experiments amb cèl·lules *in vivo* es va confirmar l'augment de l'ATP nuclear i, de fet, vam poder demostrar que l'augment no es devia a la participació mitocondrial, ja que la inhibició de la mitocondria no afectava l'augment d'ATP nuclear observat entre 34 minuts després de l'estímul. Aquests experiments inicials

ens van portar a investigar la font, la via i el mecanisme de generació d'ATP nuclear en cèl·lules de càncer de mama.

**Energètica i PARilació induïda per l'hormona**

Com s'ha comentat anteriorment, l'hormona indueix la ràpida modificació posttranslacional de les proteïnes diana, inclosa la fosforilació. Una de les modificacions posteriors a la translació, anteriorment descrita ser induïda per hormones, és la poli-ADP-ribosilació (PARilació). La PARilació (addició de cadenes d'ADP-ribose) a les proteïnes diana catalitzades per la polimerasa Poly-ADP-ribose 1 (PARP1) augmenta dramàticament en resposta a la progesterona en cèl·lules de càncer de mama (Wright *et al.*, 2012). PARP1 s'activa, augmentant la seva capacitat de PARilació, a través de la fosforilació dins del domini catalític mitjançant la quinasa CDK2 que respon a la progesterona. Les dianes de PARilació inclouen la mateixa PARP1, a més de factors de transcripció, remodeladors de la cromatina i histones. L'addició de PAR a les proteïnes diana té efectes dramàtics sobre aquestes, ja que n'afecten l'activitat, les interaccions proteïna-proteïna i les interaccions entre proteïnes i ADN, i, per tant, sobre l'estructura de la cromatina. Com vam descriure anteriorment, la generació de PAR és essencial per als canvis d'expressió genètica i la proliferació cel·lular, induïts per hormones (Wright *et al.*, 2012). La generació de PAR és un procés energèticament costós, i si es desregula provoca la mort cel·lular a causa d'un dèficit energètic (ATP i NAD). Per evitar la mort cel·lular i controlar els nivells de PAR, aquest és escindit per l'enzim PARG en monòmers d'ADPR, resultant en un pic transitori característic de la formació i posterior degradació de PAR. Vam provar si la degradació de PAR per a l'enzim PARG també era essencial.

En experiments en resposta a l'hormona utilitzant siRNAs o inhibidors, vam trobar que tant la generació (per PARP1) com la degradació (per PARG) eren essencials per a la remodelació de cromatina, els canvis d'expressió genètica i la proliferació cel·lular induïdes per hormones (Figura 3, a dalt).

El descobriment que l'ATP nuclear augmentava i que tant la generació com la degradació de PAR era essencial per a la resposta hormonal ens va portar a desxifrar que hi havia una relació entre aquestes dues troballes. El laboratori de Mathias Ziegler (Oei *et al.*, 2000) havia publicat prèviament una prova clau que unia PAR i ATP, en què van descobrir que l'ATP requereix per a la reparació de la ruptura de la cadena de DNA era dependent de la síntesi i degradació de PAR, postulant per primera vegada que es podria generar ATP a partir d'ADPR. A mesura que s'acumula PAR dins del nucli, després de la seva degradació, ADPR també s'acumula. Podria l'ADPR ser una font d'ATP específicament dins del nucli?

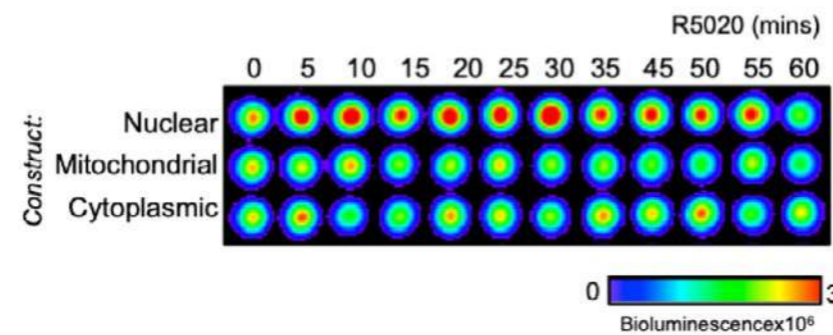
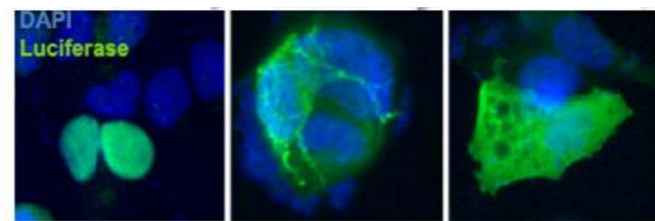


Figura 2: Augment de l'ATP en resposta a l'hormona. Expressió de construccions de luciferasa nuclears, mitocondrials o citoplasmàtiques visualitzades per immunofluorescència en cèl·lules de càncer de mama transfectades (a dalt). Imatge bioluminiscent amb els canvis en els nivells d'ATP detectats a partir de cèl·lules transfectades amb cadascuna d'aquestes construccions en resposta a l'hormona en qüestió de minuts (a baix). Adaptat de Wright *et al.*, 2016a.

En experiments en resposta a l'hormona utilitzant siRNAs o inhibidors, vam trobar que tant la generació (per PARP1) com la degradació (per PARG) eren essencials per a la remodelació de cromatina, els canvis d'expressió genètica i la proliferació cel·lular induïdes per hormones (Figura 3, a dalt).

El descobriment que l'ATP nuclear augmentava i que tant la generació com la degradació de PAR era essencial per a la resposta hormonal ens va portar a desxifrar que hi havia una relació entre aquestes dues troballes. El laboratori de Mathias Ziegler (Oei *et al.*, 2000) havia publicat prèviament una prova clau que unia PAR i ATP, en què van descobrir que l'ATP requereix per a la reparació de la ruptura de la cadena de DNA era dependent de la síntesi i degradació de PAR, postulant per primera vegada que es podria generar ATP a partir d'ADPR. A mesura que s'acumula PAR dins del nucli, després de la seva degradació, ADPR també s'acumula. Podria l'ADPR ser una font d'ATP específicament dins del nucli?

**NUDIX5 genera ATP dins del nucli de cèl·lules de càncer de mama**

Basant-nos en el supòsit que PARP1 genera PAR a partir de NAD, i que és hidrolitzada a ADPR per part de PARG, vam realitzar proteòmica *shotgun* en cèl·lules de càncer de mama per identificar totes les proteïnes que interaccionen amb PAR, amb l'objectiu de descobrir el següent enzim en la via, capaç de convertir ADPR a ATP. De totes les proteïnes identificades, NUDIX5 ens va cridar l'atenció, en gran mesura perquè havia estat descrita anteriorment per hidrolitzar ADPR a AMP i ribosa-5-fosfat. A més, estudis fosfoproteòmics en resposta a l'hormona van revelar la desfosforilació dinàmica de NUDIX5 a la treonina 45 (T45) en els primers minuts de l'estímul hormonal. El *knockdown* de NUDIX5 bloquejava els canvis d'expressió genètica i la proliferació cel·lular en resposta a la progesterona, suggerint que NUDIX5 podia jugar un paper important en la generació d'ATP a través de l'ADPR (Figura 3).

L'ATP es va detectar mitjançant assajos de lu-

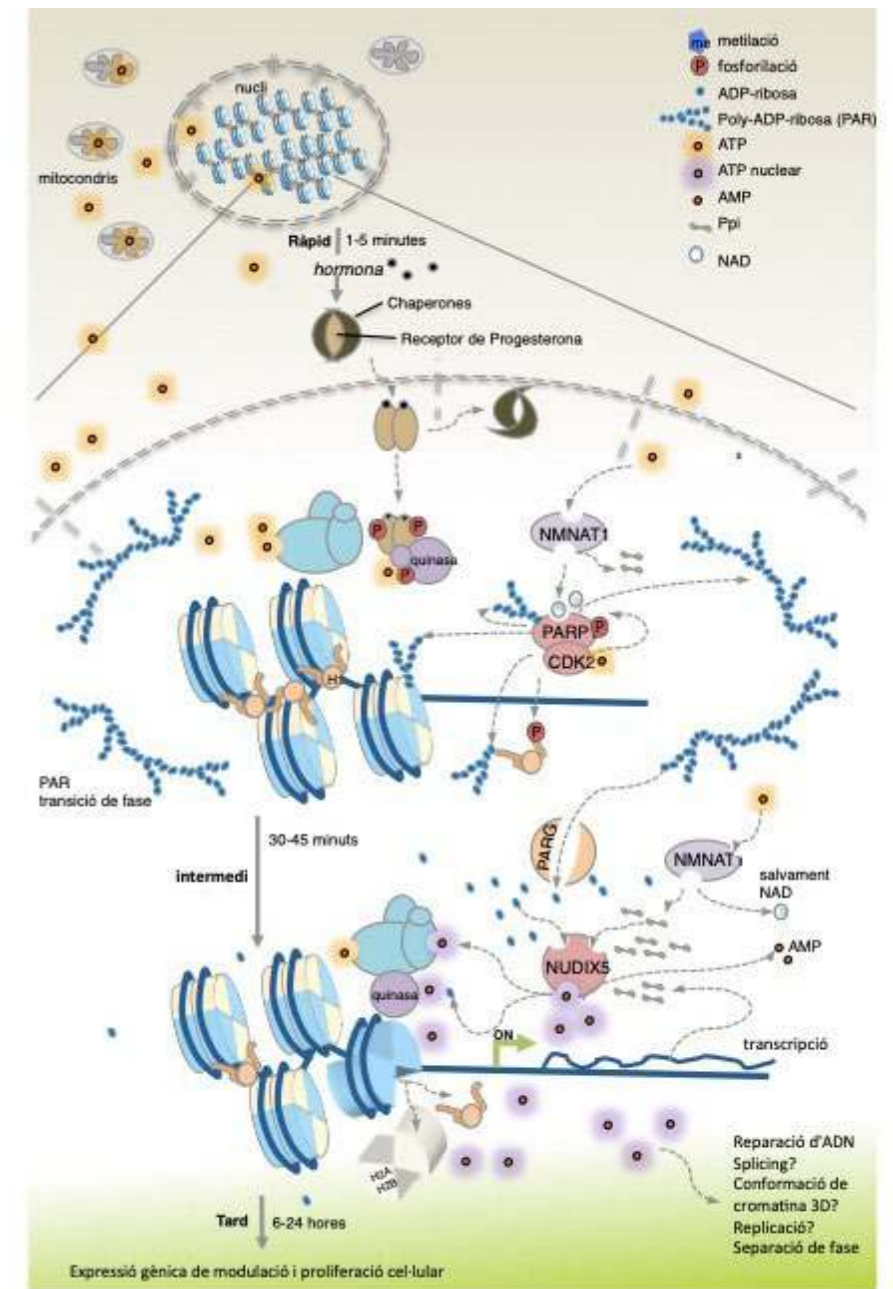


Figura 3. Esdeveniments centrats en l'energia després de la inducció hormonal en cèl·lules de càncer de mama. Inducció hormonal separada en tres fases. i) Estat basal; es manté l'activació o la repressió dels gens de l'estat estable i es compleixen els requisits energètics per difusió d'ATP a partir dels mitocondris. ii) Esdeveniments ràpids; minuts després de l'exposició a l'hormona, el PAR unit al lligand, en complex amb les quinases ERK/MSK, és reclutat a gens diana. CDK2 fosforila PARP1, que condueix a la PARilació local. La histona H1 fosforilada per CDK2 i PARilada és desplaçada de la cromatina. L'ATP consumit durant aquest període inicial és d'origen mitocondrial i és utilitzat per NMNAT1 per fer NAD i PPI. iii) Estat intermedi; l'augment de PAR activa PARG, augmentant la concentració d'ADPR. NUDIX5 utilitza ADPR i PPI per generar ATP. Adaptat de Wright *et al.*, 2016b.

miniscència *in vitro* i espectrometria de masses després de la incubació de NUDIX5 recombinant amb ADPR i pirofosfat (PPi), que confirmaven que NUDIX5 generava ATP a partir d'ADPR. La modelització estructural va suggerir que la fosforilació en T45 de NUDIX5 podria resultar en un lloc actiu més rígid, on no es permetria l'entrada de PPi per a la generació d'ATP, d'aquí el requisit de desfosforilar ràpidament NUDIX5 en resposta a l'hormona. Les mutacions fosfomimètiques de NUDIX5 provades *in vitro* van confirmar que la fosforilació bloqueja la síntesi d'ATP i que aquest mutant actua com un dominant negatiu en les cèl·lules canceroses de mama, suprimint la remodelació de la cromatina i la proliferació cel·lular.

### Fer un pas enrere per anar endavant

Una de les moltes preguntes que van sorgir després del descobriment de NUDIX5 i la generació d'ATP dins del nucli de cèl·lules de càncer de mama va ser la font de l'altre substrat requerit, el pirofosfat (PPi). ¿Hi ha d'haver un enzim responsable del subministrament del PPi dins d'aquesta via o es fa servir el PPi generat durant el procés de transcripció? A través d'aquestes línies d'investigació, vam descobrir que la sintasa nuclear NMNAT1, un conegut interactor de PARP1, és essencial per a la remodelació de cromatina, els canvis d'expressió gènica induïts per hormones i la proliferació cel·lular en cèl·lules de càncer de mama. NMNAT1 no només interactua amb PARP1 sinó que també s'ha identificat com un interactor de NUDIX5 en resposta a l'hormona. El nostre treball ara se centra en la com-

prensió de les relacions d'interacció exactes, la transferència de substrats i l'estructura 3D d'aquests diferents enzims per obtenir informació sobre aquesta màquina molecular única (Figura 4, esquerra).

NUDIX5 està sobreexpressat en càncer de mama i altres càncers, i nivells més alts s'associen amb un pronòstic més precari en el càncer de mama (Figura 4, dreta). Esperem que els estudis estructurals en curs puguin proporcionar una nova visió de les estratègies terapèutiques del càncer de mama, en combinació amb els inhibidors de PARP1 ja existents que s'estan provant en assajos clínics.

### Agraïments

Gràcies a Jofre Font-Mateu per l'excel·lent traducció de l'anglès al català, que fa que l'article sigui llegible.

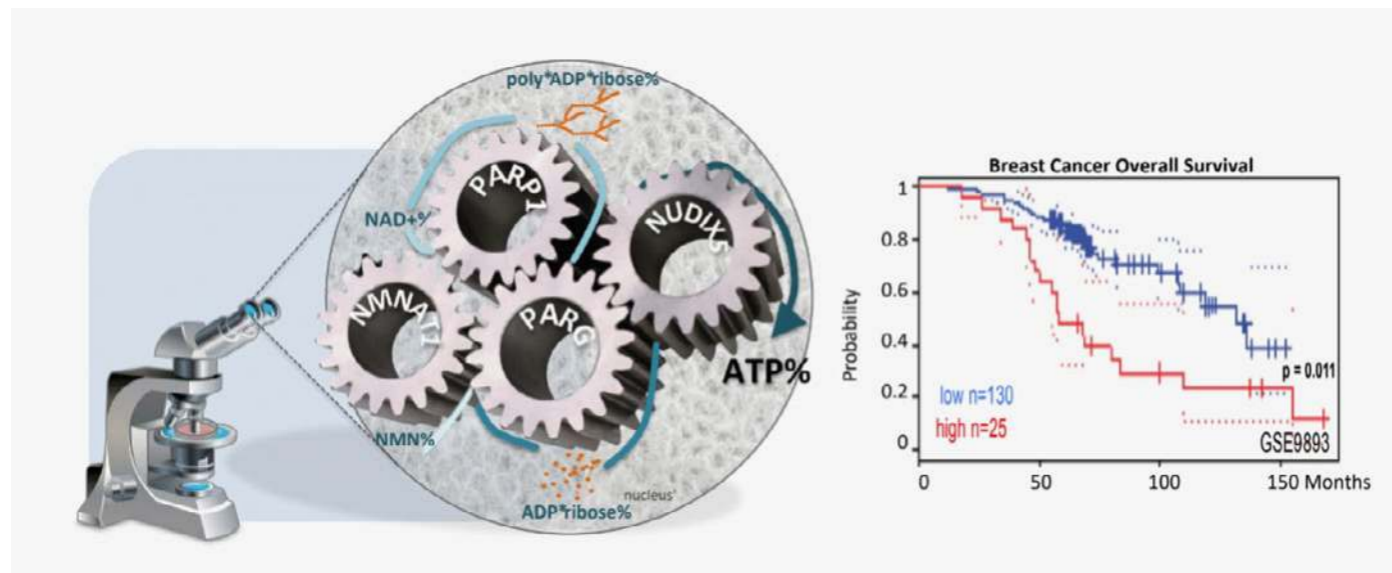
### Bibliografia

- ALLFREY, V.; MIRSKY, A. E. (1957) «The Role of Deoxyribonucleic Acid and Other Polynucleotides in Atp Synthesis by Isolated Cell Nuclei». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 43: 589–598.
- BEATO, M.; VICENT, G. P. (2012) «Impact of chromatin structure and dynamics on PR signaling. The initial steps in hormonal gene regulation». *Molecular and Cellular Endocrinology*, 357: 37–42.
- OEI, S.; ZIEGLER, M. (2000) «ATP for the DNA ligation step in base excision repair is generated from poly(ADP-ribose)». *The Journal of Biological Chemistry*, 275: 23234–23239.
- WRIGHT, R. H. [et al.] (2012) «CDK2-dependent activation of PARP-1 is required for hormonal gene regulation in breast cancer cells». *Genes & Development*, 26: 1972–1983.
- WRIGHT, R. H. [et al.] (2016a) «ADP-ribose-derived nuclear ATP synthesis by NUDIX5 is required for chromatin remodeling». *Science*, 352: 1221–1225.
- WRIGHT, R. H. [et al.] (2016b) «Insight into the machinery that oils chromatin dynamics: Nuclear ATP synthesis by NUDIX5». *Nucleus*.



**Roni Wright** (Escòcia, 1981) es va graduar a la Universitat de Strathclyde amb una llicenciatura en Bioquímica i Immunologia. El 2008 va obtenir el doctorat a la Universitat de Glasgow, i es va centrar

en el paper de la proteïna de resposta a danys de l'ADN TopBP1. Des de llavors ha treballat com a postdoc al laboratori de Miguel Beato al Centre de Regulació Genòmica (CRG), i ha enfocat la seva tasca en el paper de les hormones esteroidees en cromatina i càncer. El seu treball sobre la generació d'ATP al nucli, publicat a la revista *Science*, va rebre el Premi SCB a l'Article Científic 2017.



◀ Figura 4. Modelització d'una màquina en càncer. (Esquerra): Representació de la ruta de síntesi d'ATP a través de les accions combinades de NMNAT1, PARP1, PARG i NUDIX5. (Dreta): Les dades de supervivència general del càncer de mama estratifiquen els pacients basant-se en nivells elevats o disminuïts de NUDIX5. Wright *et al.*, 2016a.

# Bioseguretat i biocontenció: *walking, safely, on the wild side?*

Les instal·lacions d'alta i màxima contenció, elements crítics en la recerca de malalties letals, emergents o no

Xavier Abad Morejón de Girón

**Tothom que treballa amb material biològic aplica conceptes com la bioseguretat i la biocontenció en el seu treball de laboratori, tant per protegir-nos a nosaltres com les nostres famílies, alhora que cerquem no comprometre la integritat del material (evitant contaminacions creuades). Aquests conceptes, però, són molt més crítics quan es treballa amb patògens que causen infeccions amb altes taxes de mortalitat i/o no es disposa de contramesures (vacunes o antibiòtics o antivirals) per fer-hi front. Hi ha serioses implicacions de salut pública, però també econòmiques, que es deriven d'un mal ús d'aquests conceptes i de les instal·lacions on es treballa.**

En les darreres dècades, la salut pública s'ha vist assaltada per successives alertes o alarmes per brots d'infeccions (generalment virals) de proporcions mai vistes o en zones de fora del rang històric de distribució de l'esmentada malaltia. Tenim com a darrers exemples l'epidèmia per Severe Acute Respiratory Syndrome Coronavirus o SARS-CoV (2002-2003), la progressió del virus Crimea-Congo a les portes d'Europa (Turquia, Bulgària i Grècia, i, encara que no hi hagi una relació directa, els dos casos a Espanya a la tardor del 2016), l'aparició del Middle East Respiratory Syndrome Coronavirus, MERS-CoV (des del 2012 fins a l'actualitat), la progressió de chikungunya per tot l'oest asiàtic i darrerament per l'Amèrica Llatina, la darrera epidèmia de grans dimensions de l'Ebola (2013-2015) i finalment la progressió del virus del Zika (un virus que es coneix des de fa més de seixanta anys però que ha progressat per tota l'Amèrica del Sud i el Carib des del 2015). I sense oblidar les alertes successives per variants diverses (H5N1, H5N8, H7N9) altament patogèniques del virus de la grip aviària (High Pathogenic Avian Influenza Virus, o HPAIV). I tot això amb tuberculosi multi-

resistent escampada per molts països. I ara mateix, amb la pandèmia de la Covid-19 (Coronavirus Infectious Disease 2019) causada per SARS-CoV-19 que, com a virus emergent, demana nous tractaments preexposició i postexposició. Sense descartar una major atenció mediàtica, aquest increment, científicament contrastat en revisions diverses (Jones *et al.*, 2008), ha estat assignat als fenòmens de la globalització, l'increment del comerç internacional, els desplaçaments turístics, la desforestació i la major intrusió de l'home en compartiments silvestres, però també als desplaçaments i les migracions forçades.

## Grups de risc microbiològic i nivells de bioseguretat

Els microorganismes es classifiquen en quatre grups de risc microbiològic, GR (veure guies de l'Organització Mundial de la Salut, els Centers for Disease Control and Prevention, Public Health Agency of Canada, RD 664/97 estatal, etc.), en funció de la seva capacitat de provocar malalties greus en éssers humans, la facilitat de transmissió a treballadors i al medi ambient i la col·lectivitat i les mesures preexposició (vacunes) i postexposició (tractaments antivirals, per exemple) disponibles. En certa manera s'estableix una relació directa entre el grup de risc microbiològic i el nivell de bioseguretat (en endavant, NBS) a aplicar a les instal·lacions per poder manegar el patògen de forma segura. Veurem, però, que sempre hi ha casos particulars. Així, què diríeu d'un virus sense vacuna ni tractament antiviral i amb una taxa de mortalitat del 30%? El qualificariem com a GR3 o com a GR4? Probablement, com a GR4, si sou estrictes en l'aplicació dels paràmetres de grups de risc microbiològic. Doncs bé, les dades que us he donat corresponen al MERS-Coronavirus i està categoritzat com a GR3. El mateix passa amb el SARS-Coronavirus, per al qual encara no hi ha vacuna ni tractament postexposició eficient i que té una letalitat inferior, sobre el 10% dels casos clínics. Són dos casos típics de *dowgrading*; un exem-

ple oposat, d'*upgrading*, el podríem trobar en treballs amb bacteris enteropatogènics com *E. coli* O157:H7, que estan categoritzats com a GR2; si treballem amb volums molt importants del patògen i/o activitats generadores d'aerosols se'ls pot prescriure que ho facin dins d'instal·lacions NBS3.

## Instal·lacions de bioseguretat

Les instal·lacions de nivell de bioseguretat 2 (NBS2) són les instal·lacions que podeu trobar a molts laboratoris de diagnòstic hospitalari (de microbiologia) i a molts departaments universitaris dedicats a la recerca en virologia i bacteriologia i també en aquells que treballin amb segons quins cultius cel·lulars. No són pròpiament instal·lacions de biocontenció, tot i que tenen elements de contenció. D'aquestes instal·lacions, n'hi ha desenes de milers a tot el món, amb estàndards molt variables.

Les instal·lacions de nivell de bioseguretat 3, NBS3, també dites instal·lacions d'alta contenció, són aquelles en què el mateix disseny i la construcció s'han alineat cap a l'objectiu de retenir i contenir potencials alliberaments involuntaris de material biològic durant les tasques de recerca o diagnòstic. Són instal·lacions dissenyades per protegir la col·lectivitat i el medi ambient: pressió negativa en cascada, filtració absoluta d'aire en la seva sortida, dutxa de personal a la sortida, tractament d'efluents i residus sòlids generats, etc. Els treballadors es protegeixen no tant per un increment dels EPIS disponibles, sinó per un increment en l'entrenament i la informació rebuda, que ha de ser contínua, i un increment en l'astringència dels procediments i les pràctiques de seguretat. Ja ho mereix, perquè en aquestes instal·lacions es treballa amb virus hemorràgics, com el virus de la febre de la Vall del Rift, chikungunya, el virus de la febre del Nil Occidental, virus causant d'encefalitis, dengue, coronavirus del SARS i del MERS, etc. D'aquestes instal·lacions, n'hi ha uns pocs milers (un miler? dos milers?) repartides per tot el món però

concentrades particularment als Estats Units, Europa i alguns països asiàtics; en el cas de Catalunya estariem parlant de sis o set instal·lacions de dimensions variables.

Les instal·lacions de nivell de bioseguretat 4 (NBS4) són instal·lacions de màxima contenció. S'hi treballa amb agents de grup 4 de risc microbiològic (filovirus com l'Ebola i Marburg, virus Crimea-Congo, etc.), i els increments de seguretat no venen tant per la instal·lació (que ja ha estat fortament millorada en el nivell 3), sinó per la protecció directa al treballador (indumentària integral amb pressió positiva, dutxa química de sortida, treball del material en cabines de classe 3 o aïlladors). D'aquestes instal·lacions, n'hi ha unes poques desenes en tot el món, molt concentrades als Estats Units i Europa (incloent-hi Rússia). Fora d'aquest àmbit, solament en trobaríem un parell al continent africà, un altre parell a Austràlia, dues més a l'Índia i poc més. No hi ha cap instal·lació «permanent» d'aquesta mena ni a Catalunya ni a Espanya.

## Bioseguretat, biocontenció i bioprotecció

La bioseguretat, la biocontenció i la bioprotecció (Figura 1) tenen totes un paper en les instal·lacions de bioseguretat (Abad *et al.*, 2010). En poques paraules, la biocontenció (*biocontainment*, en anglès) és el conjunt de barreres primàries (cabines de seguretat biològica, centrífugues a prova d'aerosols) i secundàries (pressió negativa, portes hermètiques i estances, filtració HEPA a sales, sistemes de dutxes o de descontaminació de sòlids o líquids) que es posen per evitar l'alliberament involuntari del patògen cap a treballadors o el medi extern. La bioseguretat (*biosafety*, en anglès) és el conjunt de pràctiques microbiològiques i tècniques que, aprofitant aquestes barreres primàries i secundàries, marquen la manera de procedir i treballar amb els materials biològics, així com de quina manera gestionar-ne l'eliminació o el transport dins la instal·lació o cap

Bioseguretat i biocontenció: *walking, safely, on the wild side?*

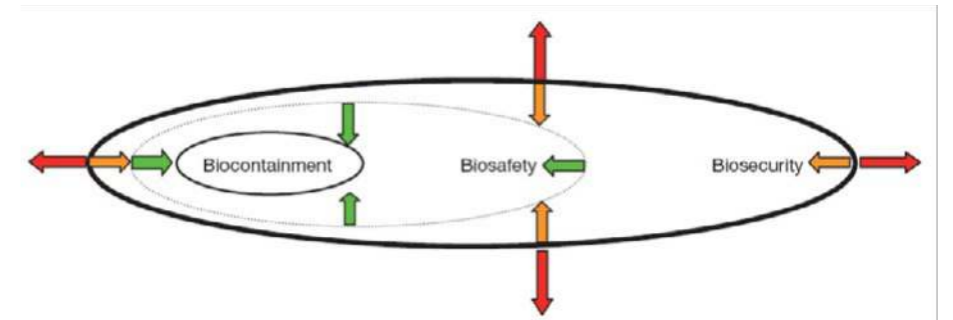


Figura 1.

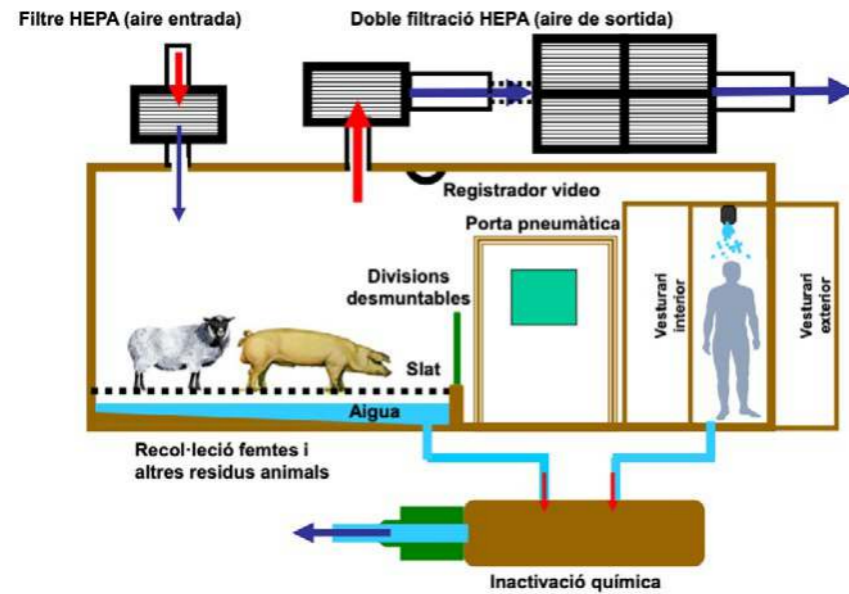
a l'exterior. La bioprotecció (en alguns àmbits anomenada també biocustòdia) és el que els anglosaxons etiqueten com a *biosecurity* i té a veure amb totes aquelles mesures i barreres que es dissenyen i s'apliquen per evitar la desaparició o el robatori de material biològic i el seu mal ús intencionat, i que pot donar lloc a actes de biocrim o bioterrorisme. La bioseguretat cerca mantenir ben separades les bestioles de les persones (*keep the bad bugs from the people*), mentre que la bioprotecció busca mantenir la gent dolenta lluny, ben separada, de les bestioles (és a dir, els microorganismes) (*keep the bad people from the bugs*).

El procés de disseny i construcció d'una instal·lació d'alta o màxima biocontenció (NBS3 o NBS4, respectivament) és altament tècnic, i no hi ha estàndards internacionals reconeguts i acceptats al respecte. Molts sistemes complexos han de ser instal·lats i connectats per treballar de manera cooperativa: sistemes de climatització, ventilació i generació de pressió negativa; sistemes de filtració absoluta (HEPA o ULPA) d'aire i els seus mecanismes de control associats; recollida d'efluents líquids i descontaminació química o tèrmica dels mateixos; sistemes de separació sòlid/líquid per poder derivar la fracció líquida a incineració; dutxes o sistemes alternatius de descontaminació del personal; sistemes de descontamina-

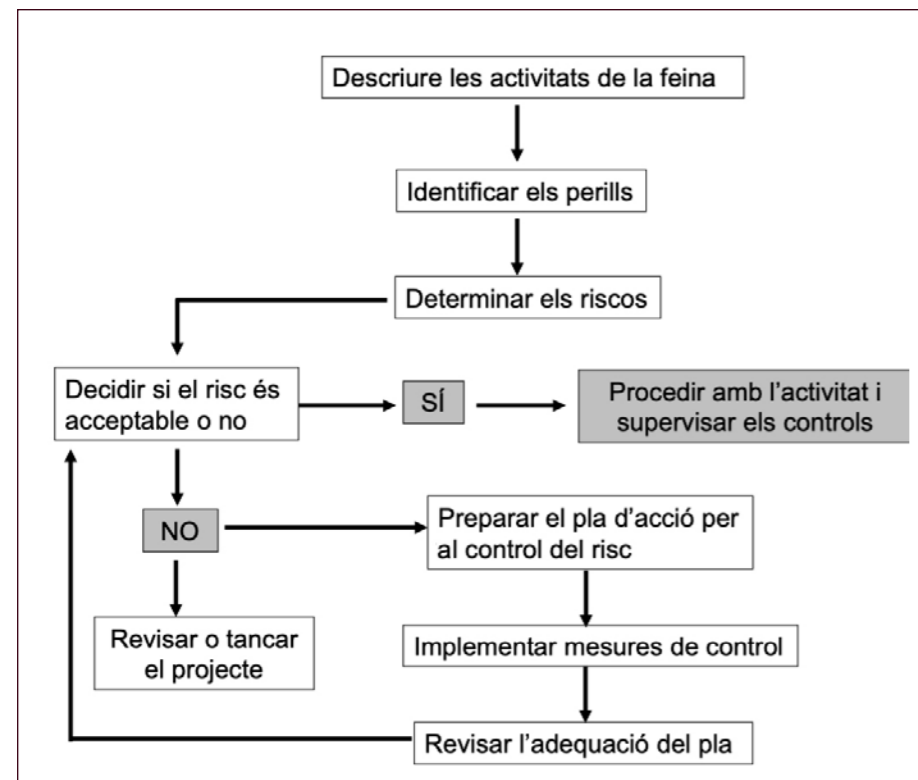
ció de sales o aparells (habitualment per formaldehid, però també per vapors de peròxid d'hidrogen); sistemes de detecció de fums i contra incendis, autoclusa barrera, sistemes de transferència de mostres entre àrees a diferent pressió negativa, components d'estructura i acabats: portes a prova de fuites, finestres hermètiques, parets impermeables, pintures de terres i sostres resistents enfront de desinfectants químics, etc. Un exemple de box experimental per a animals es mostra a la Figura 2 (i correspon al disseny bàsic que funciona a IR-TA-CRESA).

Qualsevol decisió errònia en aquesta etapa, perfectament possible si no es consulta la gent que hi hagi treballat i també els futurs usuaris (viròlegs, bacteriòlegs, veterinaris, etc.), pot tenir serioses repercussions en el cost final. Una de les més freqüents és no optar, per estalviar, per instal·lar sistemes redundants o backups de seguretat. Aquest criteri de redundància és òbviament aplicable a les fonts de generació elèctrica; tothom que treballi en un laboratori sap que hi ha equips connectats al subministrament general, d'altres connectats a SAI, que permet una desconexió controlada, però que en NBS3 i NBS4 el que permet és que un generador alternatiu (habitualment dièsel) arrenqui i restableixi el subministrament en qüestió de poques desenes de segons. Hom podria ac-





↑ Figura 2.



↑ Figura 3.

ceptar i pensar en redundàncies per als sistemes de descontaminació de líquids (per mètodes químics, però en cas d'avaría del sistema o no subministrament dels químics, un sistema alternatiu de natura tèrmica), el sistema de filtració absoluta d'aire (molts centres disposen d'una doble bateria de filtres HEPA; l'aire és filtrat de forma absoluta just en sortir de la sala o el laboratori i després és conduït a través d'un segon sistema de filtres HEPA «aigües avall», tot just abans de sortir de l'edifici cap a l'exterior), però també s'aplicaria en coses tan poc «crítiques» aparentment com la gestió de residus. Una instal·lació pot arribar a aturar-se, a bloquejar-se, per impossibilitat de gestionar els residus generats.

Tenint totes aquestes consideracions presents, s'ha de tenir clar que construir una instal·lació NBS3 té uns costos de dos a quatre cops superiors a una instal·lació equivalent NBS2; i que aquesta diferència es fa encara més evident, més profunda, quan els costos operacionals entren en escena (Abad et al., 2010). Com que els costos operatius d'aquestes instal·lacions són tan alts (energia, manteniment permanent, personal de servei a la infraestructura), ràpidament excedeixen els costos de construcció i d'arrencada inicial; tot això aconsella un finançament a llarg termini de la instal·lació que s'ha d'haver assegurat abans fins i tot de començar-ne la construcció.

De tota manera, quan parlem d'instal·lacions NBS3, de les quals ja hem comentat que n'hi ha uns pocs milers en tot el món, no hem de pensar sols en edificis de diverses plantes, búnqueritzats, sota terra, en formigó o material equivalent. També hi ha instal·lacions NBS3 dissenyades per funcionar fent servir com a caixa, o edifici, els contenidors marítims (de 24 peus, és a dir, d'uns 6 i 12 metres, aproximadament; GERMFREE, Labover, CERTEKINC, BIS, etc.), que esdevenen una alternativa molt interessant i flexible, ja que permeten ampliacions, si es vol tenir un laboratori NBS3 que es pugui desplegar en zones de crisi i en països on les infraestructures són febles o estan en situació d'emergència. En aquests casos, i sempre que estigui ben pen-

sant i dimensionat, els costos de construcció, posada en marxa i manteniment es poden escurçar notablement sense cap reducció, d'altra banda inacceptable, dels estàndards bàsics de bioseguretat i biocontenció.

### Estàndards i qualitat

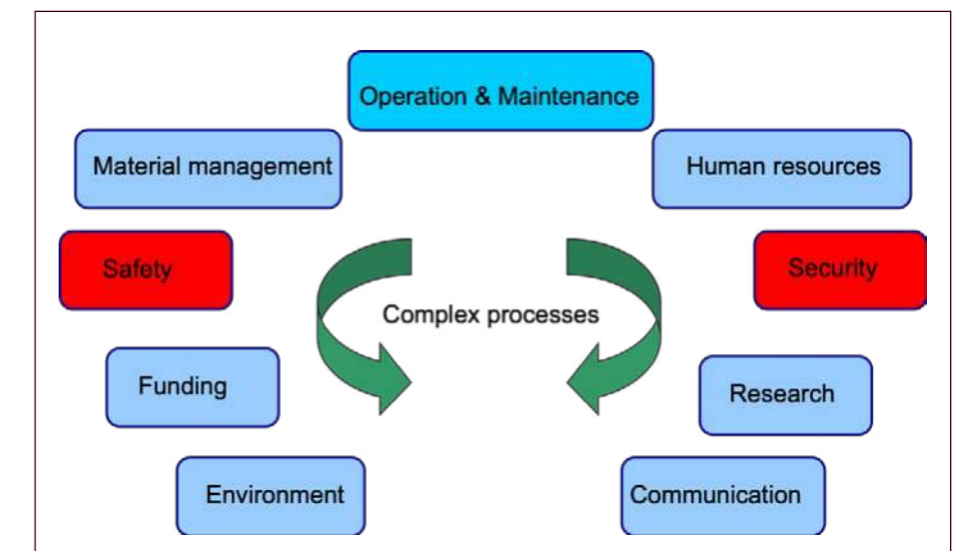
No hi ha estàndards constructius clars i, a més, la bioseguretat i la biocontenció són dependents del país o, si es vol, del medi ambient. Les instal·lacions de biocontenció es dissenyen per evitar la sortida o l'escapament involuntari de patògens a l'exterior (a banda de protegir els mateixos treballadors). Els requeriments d'una instal·lació NBS3 als Estats Units poden ser semblants als de Catalunya o altres zones de la Unió Europea, però no poden ser aplicables, i més encara si volem que es faci recerca en les fonts, allà on el patògen rau i causa malaltia, és a dir, en els països del tercer món. Aquest estàndard pot ser —ha de ser-ho— menys tecnificat, més robust, per fer front a problemes de subministrament i a més mà d'obra dependent.

I com es pot fer això sense trair els conceptes de bioseguretat, biocontenció i els seus *outputs* esperables? A través d'una correcta gestió del risc biològic que està associada a una prèvia avaluació de risc acurada. L'avaluació de risc porta dècades entre nosaltres (en multitud de camps, com les assegurances), i en el cas del risc biològic pot ajudar a ajustar les mesures de bioseguretat i biocontenció als límits raonables (i evitar la síndrome de matar mosques a canonades). Un diagrama de flux d'aquesta avaluació del risc biològic, bàsic però perfectament funcional, es mostra en la Figura 3. Per exemple, pot permetre que els laboratoris de diagnòstic de tuberculosi treballin amb unes condicions menys astringents (constructivament, procedimentalment, a nivells d'equips de protecció individual, etc.) que els laboratoris on es cultiva aquest mateix bacteri de la tuberculosi; o que el diagnòstic de mostres sospitoses de contenir virus de la febre hemorràgica Crimea-Congo no s'hagi de fer necessàriament en una instal·lació NBS4 (Weidmann et al., 2016). De fet, la combinació d'avaluacions

de risc diverses en un entorn de qualitat que segueixi el cicle PDCA (Plan-Do-Check-Act) i que és la base de les normes ISO 9001:2015, o de la UNE-ISO 17025:2005, *Avaluació de la conformitat - Requisits generals per a la competència dels laboratoris d'assaig i de calibratge*, o de la UNE-ISO 15189:2013, *Laboratoris clínics - Requisits particulars per a la qualitat i la competència*, és també la base de la UNE-CWA 15793:2013, *Gestió del risc biològic al laboratori*, que es podria considerar una llista de control (*check list*) teòrica (a la Figura 4, els ítems principals) per aproximar-se al que cal pensar i implantar quan es treballa en instal·lacions que treballen amb material biològic. La qualitat ha de formar part de la bioseguretat com a sistema de suport documental i de traçabilitat i ha d'aportar eines de millora continuada (Abad, 2013; Abad, 2014).

De fet, un seguiment estricte de procediments de qualitat pot evitar —o hagués evitat— alguns dels incidents reportats pel CDC en els darrers temps (d'altra banda, la investigació dels incidents, modèlica, dona eines per a millores ulteriors) (CDC, 2014). La biocontenció, en un ambient d'avaluació continuada de risc,

fent servir eines de qualitat que portin a una bioseguretat meditada i cas per cas, i una formació continuada del personal, permet i permetrà fer funcionar òptimament instal·lacions on es podrà fer recerca o diagnòstic amb patògens perillosos o, directament, letals. I els darrers esdeveniments, la pandèmia de la Covid-19, han posat dramàticament en primer pla aquests temes, de nou.



↑ Figura 4.

Guillaume Filion

## Bibliografia

- ABAD, X. [et al.] (2010). «Reflections on biosafety: do we really know what biosafety, biocontainment, and biosecurity mean?» *Contributions to Science*, 6 (1): 99–103.
- ABAD, X (2013). «Biosafety and Quality Issues Must Go Hand In Hand». *Biosafety* 2: e142. DOI:10.4172/2167-0331.1000e142.
- ABAD, X (2014). «CWA 15793: When the Biorisk Management is the Core of a Facility». *Biosafety* 3: 119. DOI:10.4172/2167-0331.1000119.
- CENTERS FOR DISEASE CONTROL AND PREVENTION (CDC). (2009). *Biosafety in Microbiological and Biomedical Laboratories*. 5a edició. Atlanta.
- CDC. (2014). *Report of the inadvertent cross-contamination and shipment of a Laboratory Specimen with Influenza Virus H5N1*. Enllaç: <https://www.cdc.gov/about/pdf/lab-safety/investigationcdch5n1contamination-ventaugust15.pdf>.
- CDC. (2014). *Report on the Potential Exposure to Anthrax*. Enllaç: [https://www.cdc.gov/about/pdf/lab-safety/final\\_anthrax\\_report.pdf](https://www.cdc.gov/about/pdf/lab-safety/final_anthrax_report.pdf).
- INSTITUTO NACIONAL DE SEGURIDAD E HIGIENE EN EL TRABAJO (INSHT). (2014). *Guía Técnica del RD 664/1997 de Agentes Biológicos (edición revisada)*. Accés: 2017.08.01. Disponible a: <http://www.insht.es/portal/site/RiesgosBiologicos>.
- JONES, K. E., [et al.] (2008). «Global trends in emerging infectious diseases». *Nature* 451: 990-993. DOI:10.1038/nature06536.
- ORGANITZACIÓ MUNDIAL DE LA SALUT (OMS). (2005). *Manual de Bioseguridad en el Laboratorio*. 3a edició. Ginebra.
- Public Health Agency of Canada. (2004). *The Laboratory Biosafety Guidelines*. 3a edició. RD 664/1997 de 12 maig, sobre la protección de los trabajadores contra los riesgos relacionados con la exposición a agentes biológicos durante el Trabajo. BOE 124, de 24 de maig.
- WEIDMANN, M., [et al.] (2016). «Biosafety standards for working with Crimean-Congo hemorrhagic fever virus.» *Journal General Virology* 97: 2799–2808. DOI: 10.1099/jgv.0.000610.



**Xavier Abad Morejón de Girón** (Barcelona, 1965) és llicenciat en Ciències Biològiques per la Universitat de Barcelona (1988) i va obtenir el títol de doctor en Ciències Biològiques l'any 1994. A partir del 2006 fou gestor de Laboratoris d'alta seguretat biològica de CReSA; el 2011 fou designat oficial de bioseguretat del mateix centre i des del setembre del 2017 és el responsable de la Unitat de Biocontenció. Màster en Lideratge en Ciència i Innovació (2012-2013) per la BSM-UPF (Universitat Pompeu Fabra). Els seus camps d'interès són la virologia ambiental, els processos d'inactivació naturals, o forçats per la mà humana, sobre virus i bacteris en diferents matrius, i la gestió integral (incloent-hi criteris i eines de qualitat) de grans infraestructures científiques.

## «Si obtenir una resposta a una pregunta provoca en el teu cervell algun tipus de plaer, tens el tipus de curiositat que et cal. Si no, no et podràs dedicar a la ciència»

**Miguel Beato és un dels meus científics preferits. Ens trobem al CRG de Barcelona, on tots dos treballem i col·laborem sovint. Una de les coses més interessants d'en Miguel és que durant més de mig segle ha estat un pioner en el camp de les hormones esteroides. S'ha lliurat a la revolució científica i continua impulsant el progrés de la ciència amb un entusiasme encomanadís. Espero haver recollit algunes de les seves idees sobre el futur de la ciència i altres temes dels quals m'agrada parlar amb ell.**



Miguel Beato del Rosal, Premi de l'SCB a la trajectòria professional.

### Quina creus que ha estat la principal revolució en la ciència d'ençà de l'inici de la teva carrera?

La transició de l'anàlisi de fets simples cap a fets globals en la cèl·lula. Ara mateix, el pas del microscopi a l'estadística.

### I per què és el més important?

Perquè per primera vegada podem mirar la cèl·lula, fins i tot l'organisme. Tenim una eina per mesurar canvis i variacions que abans no estava al nostre abast. És el que fa possible la mena d'enfocament que tenim al CRG. L'única manera d'estudiar els processos és utilitzar xarxes, fer circuits de les coses que sabem que estan connectades i mirar d'entendre-les així, no aïlladament.

### I com veus el futur de la ciència d'aquí a deu o vint anys? Què hi haurà canviat?

Suposo que una de les principals diferències serà el nombre de científics. Ha de créixer molt perquè les màquines ocuparan moltes altres funcions. Ja s'ha incrementat d'una manera increïble durant la meua vida, almenys s'ha multiplicat per dos. Per això la recerca serà gairebé per força col·laborativa; grans grups dividint-se les tasques i coordinant-se amb els

altres. Ja veus què passa amb la física. Potser som vint o trenta persones treballant plegades en un projecte, que en són tres mil..., virtualment tota la comunitat. I crec que l'obertura de la ciència també canviarà molt.

### En quin sentit?

La ciència serà molt més oberta, en el sentit que la gent tindrà accés als projectes en curs, i no només als que ja estiguin publicats.

### Què et fa pensar que serà més oberta en el futur que no ho és ara?

Fixa't, per exemple, en el bioRxiv. Està molt bé. A causa del nombre de científics que implica, és inevitable. Hauria de ser així. Haurà de ser com una gran xarxa. I espero que no calgui que hi hagi revisors per als treballs. Serà la mateixa comunitat la qui els revisarà. Milers de persones llegint el teu paper per decidir fins on val la pena. Aquest és el mètode òptim, que posa al centre el teu paper i no el paper dels revisors. I això ara mateix està canviant molt.

### Parlem una mica de tu. Què és el que més t'agrada de la ciència?

El que més m'ha agradat és poder llegir bons papers. N'hi ha d'estèticament fantàstics, tant

per les idees que exposen com per la forma en què es presenten. I després, és clar, també m'agrada que, de sobte, mentre llegeixes aquests papers i hi traballes, et ve una idea que creus que no ha estat comprovada: això excita. I ben cert que això és importat perquè, si no ho hagués viscut, ho hauria deixat córrer. Hi ha molta frustració en la ciència; quan res no surt bé, quan no fas cap progrés. Ho tornes a provar i encara no en surt res. Els col·laboradors no se'n surten. Aleshores... hi ha molta frustració i, sense aquesta espurna de satisfacció i de plaer que tens llegint bons papers i tenint idees, m'hauria retirat. Però el científic és per caràcter molt tossut. És algú que no es rendeix fàcilment.

### Aleshores, quina és la qualitat més important per a un científic?

La curiositat. Es basa en el plaer de la troballa, de conèixer. Si obtenir una resposta a una pregunta provoca en el teu cervell algun tipus de plaer, tens el tipus de curiositat que et cal. Si no, no et podràs dedicar a la ciència. Hi ha altres maneres de gaudir de la vida. El que a mi més em diverteix és posar una idea a prova i que no funcioni; has de buscar un altre camí. Finalment el trobes i obtens una enorme satis-

facció. Crec que el més important que hem de dir a les joves generacions és: si no t'ho passes bé amb la ciència, fes una altra cosa.

**Quin consideres que és el millor sistema per gestionar la ciència?**

És difícil de dir... Només en conec tres. El CSIC espanyol és el pitjor que em puc imaginar. Aconsegueixes una posició, una taula i una cadira, i ja t'ho faràs. Un altre sistema és el de la universitat alemanya; és el segon pitjor perquè no motiva gens, la gent està ben pagada i tant se val què faci. I, finalment, el model EMBL, que és tan bo com bona sigui la meto-

dologia d'avaluació. Es basa a donar suport a la gent. D'entrada hi confies, els dones crèdit, i després en controles el fruit. Agafes joves per a un projecte i els dones suport. És el millor camí. El compromís de les persones en qui has fet confiança és el que realment els motiva a fer alguna cosa.

**Per què funciona?**

Funciona si tries bé la gent. És com una inversió. Has d'escollir les persones adequades perquè són les úniques a qui podràs donar suport durant cinc anys. Aquesta és la principal funció dels investigadors sèniors en un institut:

seleccionar les persones adequades. I, després, no posar-los massa pressió, perquè aleshores no hi ha veritable confiança. No pots pressionar-los massa perquè publiquin. Dona'ls temps per demostrar de què són capaços.

[Aquesta entrevista va ser publicada en anglès per Guillaume Filion el 7 de gener del 2018 al bloc *The Grand Locus: Life for statistical sciences* (<http://blog.thegrandlocus.com/2018/01/interview-with-miguel-beato>)]

**«En el tapís de la vida hi ha barroquisme a la trama, a l'ordidura no gaire»**

**Professora de la Universidad Nacional de Córdoba, on es va doctorar el 1989, i investigadora del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas a l'Argentina, Sandra Díaz va obtenir el premi Margalef 2017 per la seva activitat pionera en el desenvolupament i l'aplicació de la diversitat funcional. Durant la seva visita a Barcelona per recollir el premi vam aprofitar per parlar amb ella sobre aquest concepte ecològic des d'un punt de vista teòric i pràctic, així com sobre la crisi ambiental global.**



↑ Sandra Díaz va rebre el premi en un acte celebrat el 24 d'octubre del 2017. © Ramon Vilalta. Generalitat de Catalunya.

**Què és la diversitat funcional?**

Consisteix a estudiar els valors, la varietat, la distribució i l'abundància dels caràcters funcionals dels organismes d'un ecosistema.

**I què són els caràcters funcionals?**

Es tracta de trets fenotípics d'un organisme individual que afecten la manera en què aquest respon a l'ambient i la seva relació amb l'ecosistema. En comptes de centrar-se a estudiar taxons, els estudis de diversitat funcional analitzen les característiques físiques dels organismes per veure quin paper juguen en el sistema del qual formen part.

**Tot està connectat, és per això que sovint es refereix a la diversitat funcional com el «tapís de la vida»?**

Sí, és una metàfora que faig servir sovint per il·lustrar la manera en què els caràcters funcionals s'entrellacen en un ecosistema. En el tapís de la vida hi ha dos nivells. Hi ha l'ordidura, que és una cosa molt bàsica, i després hi ha la trama, el color, la riquesa dels detalls, que crec que és on es concentra el barroquisme de la natura que apuntava Margalef.

**A què es refereix?**

En el cas de les plantes, per exemple, a nivell fonamental del que fan amb la matèria i l'energia, la majoria s'assemblen molt entre elles. Des d'un punt de vista fisicoquímic no hi ha

marge per a gaire fantasia, no admet gaire barroc. En canvi, difereixen en detalls exquisits, i en aquest sentit són totes diferents. Un detall exquisit podria ser la convergència morfològica entre la flor d'una planta i el seu pol·linitzador. En aquest nivell la natura pot ser molt barroca, però a nivell fonamental no.

**I quin seria l'exemple d'ordidura?**

Quan vam intentar entendre l'essència d'una mostra representativa de totes les plantes vasculares del planeta, inicialment vam definir sis caràcters. No obstant això, l'anàlisi de components principals ens va mostrar que amb dos en teníem ben bé prou, la resta eren redundants. Mida i qualitat foliar és tot el que necessitem saber. A nivell bàsic, hi ha molt poques maneres de ser planta. I per això crec que en el tapís de la vida hi ha barroquisme a la trama, a l'ordidura no gaire.

**Vostè és una de les fundadores de la base de dades TRY, que recull caràcters funcionals de plantes d'arreu del món.**

**Quin balanç en fa?**

Molt positiu, ha progressat d'una manera que no ho hauríem pogut imaginar. En poc més de deu anys conté gairebé set milions de registres de caràcters funcionals d'uns 150.000 taxons de plantes. TRY va sorgir entre un grup d'ecòlegs que volíem conèixer el catàleg de dissenys essencials de plantes que hi ha a la Terra. Tot i

això, la base de dades no té una teoria ecològica al darrere, és únicament un repositori. I la comunitat és lliure de fer-ne ús, excepte amb finalitats comercials.

**«És més fàcil demanar caràcters funcionals als altres que anar-los a mesurar directament, però necessitem tornar a la natura a recollir dades noves»**

**I per a què s'han fet servir les dades que recull TRY?**

Serveixen, per exemple, com a matèria primera per elaborar millors models ambientals, com ara els que serveixen per predir com afectarà l'augment de la temperatura global a la producció primària. Un altre exemple pràctic és, per exemple, el disseny de l'arbrat urbà. TRY proporciona dades rellevants en aquest sentit, com ara si una planta és al·lergògena o no, o si produeix fruits carnosos que en caure embruten les voreres o no, etc.

**Quins són els propers passos d'aquesta base de dades?**

Actualment estem intentant esbrinar com omplir de la millor manera possible els buits que tenim, perquè no tenim tots els caràcters que voldríem dels gairebé 150.000 taxons. Necessitem gent amb ganes d'anar a prendre mesures al camp, però es veu que això cada cop agrada menys. Des que TRY va néixer, el nombre de peticions a la base de dades ha crescut potencialment, mentre que el nombre de contribucions ho ha fet molt més lentament. És més fàcil demanar caràcters als altres que anar-los a mesurar directament, però necessitem tornar a la natura a recollir dades noves.

**Disposar de més dades implica millorar les possibilitats de predicció, oi?**

Amb un millor coneixement dels caràcters funcionals i, sobretot, amb una teoria sòlida al darrere es poden fer millors prediccions. L'ecologia funcional intenta això: entendre els processos per poder predir millor els efectes del canvi. I els caràcters funcionals permeten entendre millor com funciona un ecosistema i quins poden ser els efectes d'una pertorbació. Estem avançant en aquest sentit, potser no a la velocitat que la crisi ecològica requereix, però és que la velocitat d'aquesta crisi supera tot-hom.

**Això és el que alerteu tots els experts.**

Crec que avui dia sabem molt més del que cal per aturar una part important del canvi dramàtic sobre la biodiversitat, per reduir radicalment les taxes de canvi i extinció. Així que si no es fa no és per falta de coneixements.

**I per què és?**

Crec que té a veure amb la distribució tan poc equitativa del poder al món. I té a veure amb una espècie de voracitat sense límits de grans grups de poder que, ahora, es conrea en tots i cadascun de nosaltres. Les narratives que es difonen globalment clamen per una necessitat sense límits, que mai no acabes de satisfer, per seguir consumint. Perquè el consum és, d'algun manera, el que mou la roda dels guanys. Aquest sistema és un enemic brutal del medi ambient.

**Som responsables com a societat per no reaccionar?**

No crec que ho siguem tots per igual, tots tenim la nostra responsabilitat, però no al mateix nivell. Els governs tenen una gran responsabilitat, però aquesta batalla que s'està lliurant és global i apunta directament a les nostres emocions. Ens fa creure que les vambes de l'any passat, que estan perfectes, enguany ja no les puc portar perquè són vermelles i enguany es porten grogues.

**Quin ha de ser el rol d'un científic davant d'aquesta situació?**

Crec que com a científics hem d'intentar identificar les causes últimes que estan destruint la trama de la vida. Una altra de les raons per les quals m'agrada la metàfora del tapís de la vida és perquè hi estem entreteixits. És com una xarxa que ens sosté, però que si es desfila, si es trenca, correm el risc de caure.

**I podríem partir-nos la crisma.**

Exactament. Des de l'Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services (IPBES), que assessora científicament sobre biodiversitat i els serveis que ofereixen els ecosistemes, estem treballant en un informe global per posar en evidència els factors indirectes del canvi global. Òbviament, la desforestació i la contaminació, per exemple, són armes executores del canvi, en són factors directes. Però també hi ha factors indirectes al darrere, com ara les pautes de consum, els acords internacionals de comerç i els interessos de les transnacionals. En el fons, aquests factors indirectes són responsables del

fet que sigui un negoci desforestar un indret concret o explotar un territori amb agricultura intensiva.

**«Avui dia sabem molt més del que cal per aturar una part important del canvi dramàtic sobre la biodiversitat. Si no es fa no és per falta de coneixements»**

**Un argument més per provocar el canvi de narrativa.**

És que sembla que ens hem cregut a ulls clucs el missatge segons el qual la destrucció de la natura és el dany col·lateral que hem de pagar per la nostra qualitat de vida. I és mentida. Tenim dret també a un ambient sa, a un aire net de contaminació, a una aigua lliure de pesticides, a gaudir de grans extensions de boscos, però aquestes narratives no tenen tanta difusió. Si volem seguir consumint com les grans corporacions ens diuen que hem de seguir consumint aleshores sí que potser caldrà acabar amb els boscos, però certament hi ha alternatives.



◀ D'esquerra a dreta: l'exconseller de Territori i Sostenibilitat, Josep Rull, Sandra Díaz, amb el premi, i el president del jurat, Joandomènec Ros. © Ramon Vilalta. Generalitat de Catalunya.

**Mutació del domini Heparin Binding II de la fibronectina: generació d'una seqüència RGD per guiar la resposta de cèl·lules mare mesenquimals**

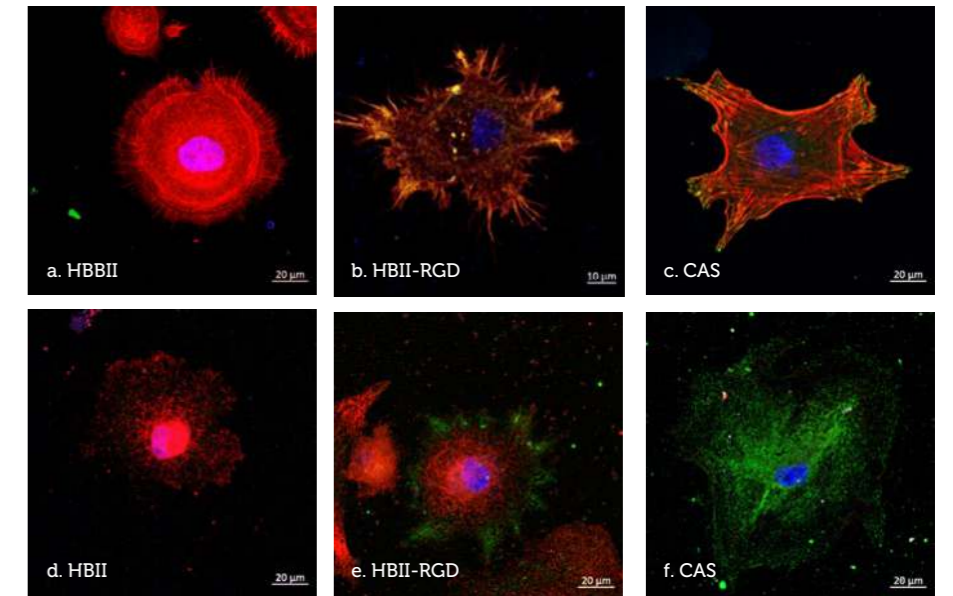
Maria Gelabert

Aproximadament un milió de malucs són reemplaçats anualment per pròtesis en tot el món, moltes de les quals són fetes de titani, ja que és biocompatible i té unes propietats mecàniques adequades per a la substitució òssia. El problema és que la interacció del cos humà amb materials externs que han d'aguantar una càrrega actualment encara presenta alguns reptes i, a vegades, les pròtesis fallen. Una possible raó n'és la pobre osteointegració que presenta el titani, ja que no és bioactiu i les cèl·lules el detecten com un material aliè al cos. Una tècnica per aconseguir una bona regeneració òssia és mimetitzar la matriu extracel·lular per «enganyar les cèl·lules», mitjançant la funcionalització del titani.

**Què és la matriu extracel·lular?**

La matriu extracel·lular és secretada per les cèl·lules amb l'objectiu de crear un ambient adequat on créixer i comunicar-se entre elles. Està formada per un conjunt de components (proteïnes estructurals, proteoglicans i glicoproteïnes), que interaccionen amb les cèl·lules mitjançant dominis i receptors específics i en regulen el comportament. Entre aquests components hi ha la fibronectina, una glicoproteïna que interacciona amb molts tipus cel·lulars i que és necessària per a l'adhesió, la migració, el creixement i la diferenciació de les cèl·lules (Gil, *et al.*, 1993; Pankov, 2002). En la fibronectina hi ha dos fragments que són importants per a la regeneració òssia:

- CAS (FNIII8-10), Cell Attachment Site: permet l'adhesió cel·lular gràcies principalment a la seqüència RGD (Arg-Gly-Asp, FNIII10). Interacciona amb la cèl·lula mitjançant el sindecà-4.
- HBII (FNIII12-14), Heparin Binding II: és un fragment que s'uneix de forma específica a Growth Factors (Martino *et al.*, 2010) i n'estimula la diferenciació. Interacciona amb la cèl·lula mitjançant la integrina-β1.



↑ Figura 1: Immunofluorescència de cèl·lules mare mesenquimals adherides (4 h) sobre titani funcionalitzat amb HBII (a i d), HBII mutat (b i e) i CAS (c i f). Marcatge d'actina (vermell) i vinculina (verd) en a, b i c; i sindecà-4 (vermell) i integrina-β1 (verd) en d, e i f.

**Mutació del fragment HBII i funcionalització del titani**

Per millorar l'osteointegració del titani es necessita aconseguir una doble funcionalitat de la superfície:

- Millorar l'adhesió de les cèl·lules mare mesenquimals<sup>1</sup>
- Millorar la diferenciació a osteoblasts<sup>2</sup>

Aquesta doble funció es pot aconseguir amb els dos fragments de la fibronectina comentats (CAS i HBII). El problema és que quan es posen dos fragments en la superfície del titani no es pot controlar en quina proporció s'enganxen i, aleshores, es perd reproductibilitat. Per això és interessant aconseguir una sola molècula amb una capacitat dual.

En el projecte s'ha aconseguit aquesta molècula d'interès mitjançant la mutació del frag-

ment HBII per introduir un domini RGD en un *loop* exposat. Aquest procés s'ha dut a terme mitjançant tècniques de PCR i clonatge, i s'ha comprovat que s'havia aconseguit l'objectiu mitjançant seqüenciació.

<sup>1</sup> Les cèl·lules mare mesenquimals són cèl·lules pluripotents localitzades en el moll de l'os que, entre altres tipus cel·lulars, poden originar osteoblasts i, per tant, són les responsables de la regeneració òssia.

<sup>2</sup> Cèl·lules localitzades en la matriu òssia encarregades de la síntesi dels components orgànics de la matriu que forma l'os. Són cèl·lules madures originades a partir de cèl·lules mare mesenquimals.

## Mutació del domini Heparin Binding II de la fibronectina: generació d'una seqüència RGD per guiar la resposta de cèl·lules mare mesenquimals

Un cop aconseguit el fragment HBII mutat, s'ha enganxat per enllaços covalents a la superfície del titani tot formant una capa proteica mitjançant la silanització. S'ha estudiat la capa formada per diferents tècniques, com és l'angle de contacte, la microbalança de cristall de quars o la immunofluorescència.

### Millora de l'adhesió cel·lular amb el HBII mutat

El primer punt era aconseguir que el fragment HBII permetés una millor adhesió cel·lular gràcies a la mutació per afegir un domini RGD. Es va fer a una adhesió de les cèl·lules mare mesenquimals humanes al cap de quatre hores i es va observar la morfologia de les cèl·lules i la formació d'adhesions focals mitjançant el marcatge de l'actina (vermell) i vinculina (verd) per immunofluorescència. En la Figura 1 es pot veure que en afegir el domini

RGD les cèl·lules es poden estirar molt més i formen adhesions focals; així doncs, s'aconsegueix una millor adhesió. A més, la colocalització de  $\alpha$ -4 i integrina- $\beta$ 1 ens confirma l'acció dual de la molècula mutada, ja que de forma general el fragment HBII només interacciona amb  $\alpha$ -4 i el fragment CAS només amb integrina- $\beta$ 1.

### Millora de la diferenciació cel·lular a osteoblast

Per estudiar la diferenciació cel·lular es va fer un seguiment de l'expressió gènica durant set dies mitjançant RT-qPCR. Es van estudiar gens que estan sobreexpressats quan les cèl·lules mare mesenquimals es diferencien a os, com l'ALP, BMP-2, RUNX2 o la osteocalcina; i es va observar que en posar la mutació en el fragment HBII la diferenciació es mantenia i era major que la obtinguda amb CAS.

### Conclusions

Al final d'aquest projecte es va aconseguir obtenir una molècula amb capacitat dual (adhesió i diferenciació cel·lular) que es va poder utilitzar per funcionar el titani. Gràcies a això es va obtenir un titani bioactiu sobre el qual les cèl·lules mare mesenquimals es poden unir millor (podria millorar l'osteointegració de la pròtesi) i diferenciar més ràpidament a os (podria facilitar la regeneració òssia). El proper pas seria estudiar-ne l'aplicabilitat en pacients que necessitin un implant de titani.

### Bibliografia

- GIL, F. J.; PLANELL, J. A. (1993). «Aplicaciones biomédicas del titanio y sus aleaciones». *Biomechanica*.
- PANKOV, R.; KENNETH, M. (2002). «Fibronectin at a glance». *Cell Sci. a Glance*.
- MARTINO, M. M.; HUBBELL, J. A. (2010). «The 12th - 14th type III repeats of fibronectin function as a highly promiscuous growth factor-binding domain». *FASEB J*.

## Centre

# La col·lecció Zariquiey de crustacis decàpodes

Col·leccions Biològiques de Referència (ICM-CSIC)

Ricardo Santos, Francisco Javier Olivas, Antoni Lombarte, Pere Abelló. Institut de Ciències del Mar (ICM-CSIC)

**La col·lecció Zariquiey es troba a l'Institut de Ciències del Mar, un centre de referència en investigació marina ubicat a la platja de Barcelona. Aquesta col·lecció constitueix una de les millors mostres de crustacis decàpodes de la fauna mediterrània i és clau per comprendre el nivell d'excel·lència d'un dels científics catalans de més renom del segle xx, Ricardo Zariquiey Álvarez.**

Les Col·leccions Biològiques constitueixen una gran eina per a la recerca i permeten obrir un portal o una finestra del temps cap a altres èpoques. L'interès que genera el seu estudi en cercles acadèmics i de divulgació científica implica que avui dia siguin utilitzades en estudis de biodiversitat, filogènia, sistemàtica, biologia i genètica de poblacions, i moltes altres disciplines científiques.

La carcinologia (l'estudi dels crustacis) a Catalunya, el segle xx, va servir de nexa d'unió i col·laboració entre els científics marins més importants d'arreu d'Europa, ja que la Mediterrània —en particular, l'occidental— ha estat un territori clau per al coneixement i estudi d'aquest grup d'invertebrats. Ja el 1887, Odón de Buen, a partir del suggeriment d'Ignacio Bolívar, considerats els pares de l'oceanografia espanyola, publicava el primer catàleg espanyol de crustacis, essent fonamental en aquesta obra el paper de Pere Antiga i Suñer, naturalista barceloní. També, i sense ser exhaustius, Josep Maluquer ja citava el 1915 algunes espècies a la costa nord-oriental. El 1922, Agustí Maria Gibert i Olivé va publicar la magistral obra *Crustacis de Catalunya*, que va esdevenir el primer catàleg català de crustacis.

Aquests van ser alguns dels primers estudis duts a terme a Catalunya, però ara hem de tornar a la Barcelona del 1897, on va néixer Ricardo Zariquiey Álvarez, fill de Ricardo Zariquiey Cenarro; tant el pare com el fill van ser reputats metges pediatres de professió. Varen realitzar importants descobriments i avenços en bioespeleologia i varen consolidar una gran col·lecció de coleòpters que, actualment, es conserva al Museu de Ciències Naturals de Barcelona. Cap al 1932, Ricardo Zariquiey Cenarro comença a interessar-se per la carcinologia. Va començar a reunir una extensa col·lecció de crustacis decàpodes i va publicar diversos treballs en aquest camp. Cap al 1943, amb la mort del seu pare, el doctor Ricardo Zariquiey Álvarez va decidir continuar-ne el llegat i, amb el temps, va contribuir al descobriment de més de deu espècies noves per a la ciència. La seva obra, d'una trentena de treballs publicats en revistes científiques entre els quals destaca la seva obra mestra, «Crustáceos decápodos ibéricos», publicada pòstumament, el 1968, com a volum monogràfic de la revista científica *Investigación pesquera*, és considerada encara avui dia la millor obra de referència sobre els crustacis decàpodes de la Mediterrània i de gran part de l'Atlàntic europeu. La col·lecció Zariquiey, que avui dia forma part de les Col·leccions Biològiques de Referència (CBR) de l'Institut de Ciències del Mar, conté 15 espècies tipus conservades, i més de 23.000 exemplars pertanyents a 67 famílies de crustacis decàpodes, la major part d'ells provinents de la Mediterrània occidental i, en particular, de les costes catalanes.

Avui dia, la informació sobre les mostres presents a les CBR és plenament consultable via Internet per la comunitat científica i la ciutadania a través del portal internacional de

biodiversitat GBIF (Global Biodiversity Information Facility). D'altra banda, els exemplars i la informació que se'n poden obtenir s'utilitzen actualment en projectes de recerca en ciències biològiques i marines, així com en ciències ambientals en aspectes relacionats amb el canvi climàtic. Tampoc no oblidem els aspectes divulgatius, ja que s'hi fan activitats per donar a conèixer i apropar al públic l'ús i la importància de les col·leccions biològiques, organitzant visites i participant en activitats escolars. La col·lecció Zariquiey, quan fa més de cinquanta anys de la mort del doctor Zariquiey Álvarez, segueix sent clau en el coneixement de la nostra mar i un important referent científic i cultural del patrimoni català.



↑ Figura 1. Conchita Allué, conservadora de les Col·leccions Biològiques de Referència a la dècada dels setanta del segle passat, treballant a la Col·lecció Zariquiey.



↑ Figura 2. Holotip de *Portunus bolivari* Zariquiey Álvarez, 1948, avui dia anomenat *Liocarcinus bolivari* (Zariquiey Álvarez, 1948).



**Ricardo Santos Bethencourt** (La Gomera, 1987), llicenciat en Ciències del Mar per la Universitat de Las Palmas de Gran Canaria i màster en Gestió Sostenible de Recursos Pesquers per la Universitat de Las Palmas de Gran Canaria. Des del 2016 treballa a les Col·leccions Biològiques de Referència a l'Institut de Ciències del Mar (ICM-CSIC) on exerceix funcions de conservador i restaurador a la Col·lecció Zariquiey de crustacis decàpodes. Va participar en el Mid-Year Meeting of The Crustacean Society (TCS) celebrat l'estiu del 2017 a Barcelona i va ser membre del Comitè Organitzador de la V Trobada de Tècnics de Museus de Ciències Naturals de Catalunya.

**La meva tossudesa em va portar a la realització d'una tesi doctoral sobre bacteriologia marina i a emprar una gran part de la meua carrera com a oceanògrafa a reivindicar la construcció i l'emplaçament de la Base Antàrtica Espanyola a l'illa de Livingston; i així va ser.**

Quan em passejo per l'Institut de Ciències del Mar en moments que estan preparant una expedició oceanogràfica en algun dels nostres vaixells, no puc deixar de sentir enveja d'aquella jove que, acabada la carrera de Ciències Biològiques, l'any 1960, gosà anar a demanar feina per col·laborar amb aquells equips de científics. La resposta sempre era negativa: «*El oficio de investigación oceanográfica no es para mujeres*». El que no era negatiu, tanmateix, era la meua tossudesa, que em va portar a fer una tesi doctoral sobre bacteriologia marina i una estada a França gràcies a una beca del govern francès.

Passats els anys seixanta, les coses van començar a canviar molt lentament: el 1971 vam disposar del vaixell oceanogràfic *Cornide de Saavedra*, que ens permetia fer expedicions d'acord amb un projecte plurianual; d'altra banda, jo ja no estava sola: les noies començaven a omplir l'Institut de Ciències del Mar.

La dècada dels setanta i principis dels vuitanta van ser anys difícils, però molt productius, amb relacions internacionals que, després, van tenir una gran importància. Un dels projectes amb més ressò va ser el liderat pel professor Antoni Ballester, en el qual vaig col·laborar des de l'inici; em refereixo a la investigació antàrtica. La iniciativa de treballar a l'Antàrtida tenia una vessant geopolítica que no permetia la gestió científica si no es tenia en compte la política d'aquell moment en l'Estat espanyol. Les connexions internacionals del professor Ballester, juntament amb la celebració del trentè aniversari del Tractat Antàrtic, van capgirar les opinions geopolítiques d'Espanya, cosa que va comportar que tinguéssim el suport polític per endegar el projecte d'instal·lar una base antàrtica d'interès científic. Això, a més, ens obria les portes a presentar la candidatura d'Espanya com a membre consultiu del Tractat Antàrtic.

Quan el Ministeri d'Afers Exteriors va copsar la importància del projecte ens va

apressar per enllestir els preparatius de la implantació d'una base a l'Antàrtida. Recordo aquells mesos com un malson, perquè el que no s'havia aconseguit en disset anys ho vam haver de fer en quatre mesos. D'una banda, el professor Ballester se'n va anar a Polònia a llogar un vaixell que fos capaç de navegar per aigües antàrtiques i que, a la vegada, pogués transportar la base; d'altra banda, jo vaig marxar a Finlàndia a comprar una base, ja que no hi havia prou temps per fabricar-la a Espanya.

Així, el novembre de l'any 1987, el vaixell polonès *Garnulzeswki* va navegar fins a Hèlsinki per carregar la base i, a continuació, va fer la travessia fins a Montevideo, on l'esperàvem els equips tècnic i científic i des d'on vam emprendre rumb cap al sud, fins a l'illa de Livingston, de l'arxipèlag de les Shetland del Sud. Amb l'ajut inestimable del personal de la base polonesa es va desembarcar tot el material i va començar el muntatge de la base, que va finalitzar el març del 1988. De nou, el *Garnulzeswki* ens va transportar fins al sud de Xile, on ja teníem mitjans de transport convencionals per tornar a casa.

Espanya no tenia cap vaixell que complís les normes per poder navegar *entre hielos*, de manera que va ser aleshores que va començar la lluita per tenir un vaixell oceanogràfic adequat per navegar entre gels i que va acabar, l'any 1991, amb la incorporació del *BIO-Hespèrides*. Entre els anys 1987 i 1991 anàvem i tornàvem de l'Antàrtida amb vaixells oceanogràfics de països que tenien alguna base a l'arxipèlag de les Shetland del Sud, de manera que vam tenir l'oportunitat de gaudir de l'hospitalitat de diversos països.

Recordo, especialment, una d'aquestes arribades a l'illa de Livingston, l'any 1989, quan vam volar amb helicòpter des de l'illa Rei Jordi. Quan el soroll del motor de l'helicòpter es va amortir i l'equip de cinc persones ens vam quedar sols en una illa deserta vaig tenir una sensació de soledat com mai l'he tornat a sentir. Per superar aquests moments hi ha un remei que no falla mai: fer pinya i posar-se a treballar per tal que quan arribi el gruix de l'expedició es trobi una base acollidora, un laboratori a punt de rebre mostres científiques per analitzar i, a taula, una escudella ben calen-

ta que ens faci oblidar el fred de l'exterior.

Mai no hagués pogut imaginar que la meua carrera universitària i científica m'hauria portat per aquest camí meravellós de l'oceanografia cap a l'Antàrtida. Falta, però, un afegit d'importància cabdal: el mes de maig del 1988, el professor Ballester va patir un vessament cerebral a Polònia mentre preparava l'expedició antàrtica 88-89. Les lesions van ser molt greus i va haver de retirar-se de qualsevol activitat científica. Ningú no va voler substituir-lo. Estàvem davant d'una situació que jo creia que era injusta. El nostre líder havia esmerçat una gran part de la seva vida científica en aquest projecte i jo no podia deixar que aquest esforç es perdés: vaig prendre el testimoni de les seves idees. Així em vaig convertir en la cap de la Base Antàrtica fins a l'any 1996, quan em vaig retirar definitivament de la vida científica a l'Antàrtida.



↑ Figura 1. Projecte de la Base Antàrtica. D'esquerra a dreta: Joan Comas, Antoni Ballester, Josefina Castellví, Joan Rovira i Mario Manríquez. ICM-CSIC.



↑ Figura 2. Paisatge antàrtic, a prop del mar de Weddell. ICM-CSIC.



↑ Figura 3. Arribant a l'illa de Livingston. Un pingüí dona la benvinguda al *BIO-Hespèrides*. ICM-CSIC.

## Bibliografia

Castellví J. *Yo he vivido en la Antártida. Españoles en el continente blanco*. Editorial Galaxia Gutenberg, 192 p.

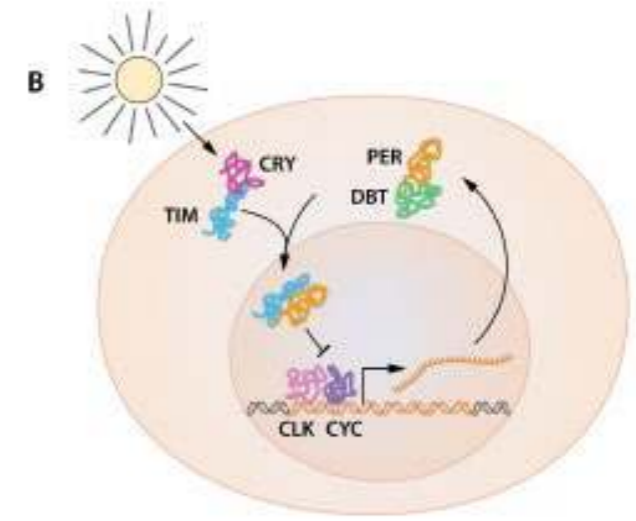
**Si pensem en el moviment de rotació de la Terra i en el cicle dia/nit que ocasionalment, sembla lògic pensar que la vida que alberga hi estigui adaptada i pugui anticipar-se a aquesta alternança entre llum i fosc.**

La idea de l'existència d'un rellotge biològic ve de gairebé tres segles enrere, però no és fins a mitjans dels anys seixanta que els cronobiòlegs posen fil a l'agulla per desentrellar els engranatges moleculars del rellotge cel·lular. El 2017, el Nobel de Fisiologia o Medicina va distingir els nord-americans Jeffrey C. Hall, Michael Rosbash i Michael W. Young, tres investigadors que han contribuït a explicar decisivament com es regula el ritme circadiari.

Com relata el professor de neurociència de l'Institut Karolinska Carlos Ibáñez al dossier científic del premi, una primera etapa important en aquesta cursa la van protagonitzar els investigadors de l'Institut Tecnològic de Califòrnia Seymour Benzer i Ronald Konopka. En un treball publicat el 1971 descriuen tres drosofiles mutants que tenen alterat el ritme circadiari, i totes tres mutacions involucren un mateix gen del cromosoma X que, posteriorment, bategen com a *period*.

A mitjans dels anys vuitanta, Hall i Rosbash, des de la Brandeis University, i Young, des de la Rockefeller University, aïllen *period*, però en un primer moment res indicava que tingués a veure amb la regulació del ritme circadiari. Més endavant, Hall, Rosbash i el seu equip descobreixen que el producte del gen, la proteïna PER, s'acumulava durant la nit i es degradava durant el dia, la qual cosa indicava que podria tenir alguna cosa a veure amb el rellotge cel·lular.

Observacions posteriors també fan pensar que, d'alguna manera, PER regula l'expressió del seu propi gen, idea que es reforça als anys noranta quan es descobreix que aquesta proteïna oscil·lava entre el citoplasma i el nucli amb una temporalitat regular. Poc després, l'equip de Young hi descobreix un altre gen involucrat: *timeless*, la proteïna del qual, TIM, era capaç d'unir-se a PER, tot impeding-ne la degradació i facilitant-ne la migració al nucli.



↑ Figura 1. Esquema simplificat del mecanisme autoregulator del ritme circadiari amb les principals proteïnes implicades. CLK i CYC són els factors de transcripció dels gens *period* i *timeless*, que precisament són inhibits pels productes d'aquests gens.

A finals dels noranta, es descobreixen els factors de transcripció de *period* i *timeless*, i s'evidencia que, precisament, PER i TIM inhibeixen l'acció d'aquests factors de transcripció, amb la qual cosa es confirma l'existència d'un sistema d'autoregulació del rellotge biològic. El puzzle molecular (Figura 1) es completa amb la descoberta de *doubletime* i de *cryptochrome*.

El primer gen codifica una proteïna quinaasa (DBT) que facilita la degradació de PER. El segon genera una proteïna, CRY, que activada per la llum s'uneix a TIM i també en facilita la degradació. Així doncs, els primers raigs de llum després de la nit activarien CRY, que promouria la degradació de TIM, deixant PER indefensa davant de DBT per ser eliminada. Aquest procés explicaria l'oscil·lació dia/nit de PER detectada per Hall i Rosbash en drosofiles, un sistema que seria similar en mamífers.

L'alliberament d'hormones, la tensió arterial i la temperatura corporal són tres exemples de processos fisiològics regulats pel ritme circadiari. Potser un dels efectes més comuns, i també lleus, del desajustament d'aquest engranatge és el *jet lag* o trastorn d'horari, però no és l'únic.

En declaracions al diari *El Mundo*, el professor d'investigació de l'IRB Barcelona Salvador Aznar Benitah explicava que al seu laboratori estudien com el ritme circadiari regula l'activitat de les cèl·lules mare, sobretot de cara a evitar perills, com ara l'exposició a radiació ultraviolada durant la regeneració de la pell. Si aquesta regulació es perd, com ara en l'envelliment, les cèl·lules mare pateixen més danys i redueixen la seva efectivitat.

[Adaptat de Mattias Karlén©. Comitè del Nobel de l'Institut Karolinska.]

«Bellido és una espècie de Francesc d'Assís de la fisiologia [...] prestant-se pacient als desigs dels altres, renunciant moltes vegades al lluïment d'una investigació original, muntant instal·lacions que potser altres aprofitaran». Així qualificava August Pi i Sunyer qui va ser durant més de trenta anys el seu més íntim col·laborador. Alguns potser ho podrien considerar un demèrit, però la tasca de Jesús M. Bellido al costat d'August Pi i Sunyer a la Facultat de Medicina de Barcelona, a la Societat de Biologia o a l'Institut de Fisiologia, discreta però eficaç, va ser un dels puntals de la que va ser coneguda com a Escola Biològica Catalana el primer terç del segle xx.

Jesús Maria Bellido i Golferichs (1880-1952) va néixer a Barcelona el 22 de desembre del 1880. Mort el seu pare quan tenia vuit anys, va anar a viure amb la mare i els germans a casa de l'avi matern, el metge Macari Golferichs i Coma, un dels professionals amb més prestigi de la ciutat (president del Col·legi Oficial de Metges de Barcelona del 1898 al 1903).

August Pi i Sunyer i ell varen ser inseparables des de la infantesa (tots dos varen fer els estudis primaris i secundaris al Colegio Peninsular del carrer Ample de Barcelona), per bé que la timidesa i un cert quequeig en la parla relegaren sempre a un segon pla Bellido, el qual va ser, tanmateix, coautor o, sovint, autor principal de molts treballs compartits. Varen acabar la llicenciatura en Medicina amb un any de diferència (el 1900 va ser Pi i Sunyer qui va acabar Medicina i el 1901 Bellido), i tots dos varen preparar el doctorat al Laboratori Municipal de Barcelona, sota la tutela de Ramon Turró.

A diferència del seu amic August, Bellido mai no va voler obrir consulta, malgrat tenir el domicili a la que havia estat consulta del seu avi Golferichs. Les seves vocacions eren la recerca i, a desgrat del quequeig que patia, també

l'ensenyament. Tanmateix, tots dos guanyaren oposicions a sengles càtedres de Fisiologia: Pi i Sunyer, la de Sevilla, el 1904, i la de Barcelona, el 1915; Bellido, la de Saragossa, el 1914, i la de Granada, el 1918, de la qual va demanar l'excedència el 1920 per integrar-se en el projecte que havia madurat al llarg dels anys amb August Pi i Sunyer: l'Institut de Fisiologia.

En efecte, la memòria que va ser el punt de partida de l'Institut de Fisiologia (que és tant com dir de tota la recerca biomèdica a Catalunya) la signaven Pi i Sunyer i Bellido i la van presentar al president de la Mancomunitat de Catalunya, Enric Prat de la Riba, l'1 de gener del 1917. Hi defensaven la necessitat de la intervenció de les institucions en el suport de la recerca en general i, en particular, en biologia. La mort prematura de Prat de la Riba l'1 d'agost d'aquell mateix any i les limitacions pressupostàries de la Mancomunitat a partir del 1918 aturaren primer i retallaren després l'ambiciós projecte de Pi i Sunyer i Bellido, que va quedar limitat a un Seminari-Laboratori de Fisiologia annex a la càtedra de Fisiologia de la Facultat de Medicina que regentava Pi i Sunyer, i que va ser creat el 1920.

Com a fisiòleg Bellido excel·lí sobretot en l'estudi del paper de les secrecions internes en la regulació de diferents processos fisiològics. Va ser pioner en l'estudi de l'electrocardiografia i la seva aplicació en el diagnòstic d'afeccions cardiovasculars i en el coneixement de l'efecte de diferents fàrmacs sobre les funcions cardíaques. Estudià també la sensibilitat del sistema respiratori en les variacions de la composició de l'aire i són particularment remarcables els seus estudis sobre la innervació renal.

A més d'investigador brillant Bellido va ser un home compromès amb la política i la cultura catalanes i amb la seva fe catòlica. El 1927, en plena dictadura del general Primo de Rivera, va tenir un particular ressò la seva conferència sobre la recerca científica a Catalunya pronunciada a la Biblioteca Nacional de Madrid. El desembre del 1938, ja a les acaballes de la Guerra Civil, acceptà el nomenament de comissari de cultes del govern republicà amb l'esperança de restablir la normalitat del culte

catòlic al territori encara controlat pel govern legítim, una acceptació que el conduí a un exili del qual ja no va poder (ni voler) tornar. Va morir a Tolosa de Llenguadoc el 19 de juliol del 1952.

### Bibliografia

- AZNAR LÓPEZ, J. (2005). «Historia de la farmacología española. Jesús M<sup>a</sup> Bellido Golferichs». *Actualidad en Farmacología y Terapéutica*, 3(3): 207–211.
- BAÑOS, J. E. (19--). «Jesús Maria Bellido i Golferichs. La reacció de Muller-Bellido-Bürger». *Quaderns de la Fundació Dr. Antoni Esteve*, 22: 7–12.
- CAMARASA, J. M. (2007). «Turró i les primeres passes de l'«escola biològica catalana». A: TERRICABRAS, J. M. (coord.). *Ramon Turró, científic i pensador*: 63–114. Girona: Documenta Universitària.
- CERVERA, L. (1953). «Jesús M. Bellido i Golferichs (1880-1952)». Anuari de l'Institut d'Estudis Catalans: 1953. Publicat a cura de Ramon Aramon i Serra: 124–126.
- GLICK, T. F. (1995). «August Pi i Sunyer (Barcelona, 1879 - Mèxic 1965). La fisiologia experimental». A CAMARASA, J. M.; ROCA, A. *Ciència i tècnica als Països Catalans: una aproximació biogràfica als darrers 150 anys*. Barcelona: Fundació Catalana per a la Recerca: 1055–1085.
- SALLENT DEL COLOMBO, E. (2008). «Ciència catalana a Madrid: el discurs de Jesús M. Bellido Golferichs a la Biblioteca Nacional (1927)». *Actes d'Història de la Ciència i de la Tècnica*, 1(1): 401–409.

**Pot haver-hi algú que no trobi fascinant l'aventura que van viure la sonda Rosetta i el robot Philae al cometa 67P/Churyumov-Gerasimenko? O que no estigui expectant davant les enormes possibilitats que ofereix la tècnica CRISPR d'edició del genoma?**

Doncs sí. Només cal veure les audiències dels escassos espais dedicats a la ciència als mitjans de comunicació o comparar el nombre de revistes de divulgació científica que hi ha als quioscs amb el de publicacions sobre futbol, música o trifulgues dels famosos per constatar que, ens agradi o no, l'afició per la ciència (com l'afició per la poesia, la filatèlia o la pesca amb mosca) és minoritària.

El nostre entorn gaudeix d'un ecosistema ric i variat de divulgació científica. Són moltes les entitats que dediquen esforços per promoure el coneixement científic de la població, difondre la recerca que es fa al país o debatre els desafiaments que plantegen, per exemple, el canvi climàtic, la intel·ligència artificial o els organismes modificats genèticament.

No obstant això, un dels reptes pendents és aconseguir que participin d'aquestes iniciatives aquells ciutadans que, a priori, no estan interessats en la ciència, que mai no aniran a una xerrada, però als quals molts dels desafiaments presents i futurs de la recerca també els afecten.

Una de les paradoxes que es dona és que es pot organitzar una exposició per sensibilitzar la població sobre la importància de la recerca per a la societat i que tothom que hi assisteixi ja ho estigui, de sensibilitzat, mentre que el

vertader destinatari de l'exposició, la persona a la qual es vol sensibilitzar, no hi posi els peus perquè, precisament, no li interessa el tema.

No hi ha cap fórmula màgica per expandir l'afició per la ciència i menys encara en població adulta. Una de les eines més eficaces, potser, són els mitjans de comunicació, una finestra per la qual entrar a cases on ben difícilment entra res relacionat amb la ciència.

Amb aquesta finalitat, el 2008 vam posar en marxa, amb el Màrius Belles, el «Pa ciència, la nostra», un programa de ràdio setmanal que tenia una peculiaritat: no era un programa de ciència, era un programa d'entreteniment, desenfadat i tot sovint irreverent, que en comptes d'emprar la política, l'actualitat o l'esport per fer humor, com fan o feien el «Minoria absoluta», «La competència», o el «Força Barça», utilitzava la ciència.

El programa es va començar a emetre a Sants 3 Ràdio, una ràdio local del barri de Sants de Barcelona, però ràpidament va despertar l'interès d'altres emissores, i es va acabar difonent a una quinzena de ràdios de tot Catalunya. Va estar nou anys en antena, va superar les 330 edicions i l'any 2012 va guanyar el premi Ràdio Associació de Catalunya a millor programa de ràdio local.

Amb una filosofia semblant, el 2012 va néixer una secció de ciència setmanal al «Versió RAC1», el programa de ràdio dirigit per Toni Clapés que fa anys que és el líder d'audiència a Catalunya. L'objectiu de la secció és que l'oient es distregui i passi una bona estona. Això sí, que pel camí se li despertí la curiositat, aprengui alguna cosa, per petita que sigui, i s'adoni que la ciència no ha de ser per força una cosa feixuga, avorrida i, encara menys,

allunyada del seu dia a dia.

Fa uns anys em vaig plantejar escriure un llibre que fes un retrat sobre l'auge de les pseudociències en el nostre entorn. Amb la convicció que l'humor és una gran arma de persuasió i que cal explorar camins menys transitats, vaig optar per no fer un assaig o un llibre de divulgació: vaig escriure una novel·la satírica que, sota el títol d'*Amb l'aigua al coll* es va publicar el 2017.

És millor una novel·la humorística que un llibre de divulgació? Evidentment que no, són eines complementàries per arribar a públics diferents: una novel·la pot ser una bona manera d'apropar conceptes científics a gent que mai no es compraria ni regalaria un assaig.

En aquest sentit, és imprescindible que se segueixin organitzant exposicions, xerrades i debats, però també cal trencar barreres, provar nous formats, i promoure que la ciència impregni molts altres àmbits —des d'obres de teatre fins a contes infantils o sèries de televisió— per arribar al màxim de gent possible.



**Daniel Arbós** (Barcelona, 1976) és llicenciat en Biologia. Sempre s'ha dedicat professionalment al periodisme i la comunicació científica. Actualment col·labora, entre d'altres, amb el programa de ràdio "Versió RAC1" i el diari *Ara*. És coautor del llibre de divulgació científica *Pa ciència, la nostra* (Angle editorial, 2016) i recentment ha publicat *Amb l'aigua al coll* (Ara llibres, 2017), una novel·la satírica sobre l'auge de les pseudociències i els xarlatans.





- 2 *Editorial*. Ricard Roca  
*El racó de la SCB*. Jordi Barquinero

## Destacats de recerca

- 3 *Pròleg*. Òscar Guadayol i Mariona Segura i Noguera
- 4 *El sorollós i meravellós món molecular de la biologia*.  
Fèlix Ritort
- 11 *Dispositius avançats per al nanodiagnòstic clínic*.  
M. Carmen Estévez i Laura M. Lechuga
- 17 *Microecologia del plàncton, o de com la física governa la vida dels microorganismes*.  
Òscar Guadayol, Fouad El Baidouri i Rudi Schuech
- 23 *L'activitat de bacteris heterotròfics marins en un camp turbulent*.  
Francesc Peters, Helena Torné, Òscar Guadayol
- 30 *De retroalimentacions dependents d'escala a competició de llarg abast: una breu revisió dels mecanismes de formació de patrons en ecosistemes àrids*.  
Ricardo Martínez-García, Cristóbal López
- 37 *Els models en l'ecologia del plàncton marí: una revisió*.  
Jordi Solé i Ollé
- 41 *Corrents i ecosistemes oceànics com subsistemes d'un organisme planetari*.  
Josep L. Pelegrí
- 49 *El balanç de carboni i el canvi climàtic*.  
Josep Enric Llebot
- 56 *Termodinàmica i biologia: algunes consideracions generals*.  
David Jou

## Destacats de ciència

### Flaixos de ciència

- 62 *Masclé o femella? Depèn dels gens i l'ambient*.  
Laia Ribas
- 64 *La ictiodiversitat a la platja de Torredembarra*.  
Pau Abelló Simón
- 66 *Els modificadors més menuts: microARNs i el control de la metamorfosi dels insectes*.  
Jesús Lozano Fernández
- 69 *Vespapp-STOP vespa asiàtica: eines de ciència ciutadana per a la detecció i control de la vespa invasora*.  
Mar Leza Salord
- 71 *Crisi evitada: caracterització d'una nova màquina d'ATP nuclear*.  
Roni H.G. Wright
- 76 *Bioseguretat i biocontenció: walking, safely, on the wild side? Les instal·lacions d'alta i màxima contenció, elements crítics en la recerca de les malalties letals, emergents o no*.  
Xavier Abad Morejón de Girón

### Entrevistes

- 81 *Entrevista a Miguel Beato del Rosal, Premi de l'SCB a la trajectòria professional*.  
Guillaume Fillion
- 83 *Entrevista a Sandra Díaz. Premi Ramon Margalef d'Ecologia 2017*.  
Bru Papell

## Premi Gemma Rosell i Romero

- 85 *Mutació del domini Heparin Binding II de la fibronectina: generació d'una seqüència RGD per guiar la resposta de cèl·lules mare mesenquimals*.  
Maria Gelabert

## Centre

- 87 *La col·lecció Zariquiey de crustacis decàpodes. Col·leccions Biològiques de Referència (ICM-CSIC)*.  
Ricardo Santos, Francisco Javier Olivas, Antoni Lombarte, Pere Abelló

## Carrera

- 88 *Entre l'oceanografia i la política. Com construir una base antàrtica en quatre mesos*.  
Josefina Castellví Piulachs

## Premi Nobel de Fisiologia o Medicina 2017

- 89 *L'engranatge bàsic del rellotge biològic*.  
Bru Papell

## El personatge

- 90 *Jesús Maria Bellido. Fisiòleg i ciutadà*.  
Josep M. Camarasa

## Ciència en societat

- 91 *La ciència, amb humor, entra*.  
Daniel Arbós

## Lectura

- 92 *La millor manera de preveure el futur és inventar-lo*.  
Oriol Izquierdo

## Si t'interessa la biologia i vols...

- ...conèixer els darrers avenços
- ...participar en l'organització de seminaris
- ...rebre la revista
- ...gaudir de descomptes en llibres, cursos i jornades...

...per què no t'hi associes?

<http://scb.iec.cat>



1912  
2012

PLACA  
NARCÍS  
MONTURIOL  
2003

CREU DE  
SANT  
JORDI  
2012