



Universidad Nacional Autónoma de México

FACULTAD DE CIENCIAS

ASPECTOS FÍSICOS DEL MOVIMIENTO DE
BACTERIAS FLAGELADAS

Tesis Profesional

Que para obtener el Título de

F I S I C O

p r e s e n t a

ELAINE REYNOSO HAYNES

México, D. F.

1983



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

INDICE

Introducción

I. Movimiento de Microorganismos

- 1.1 Movimiento organizado como expresión de la materia viva
- 1.2 Movimiento intracelular
- 1.3 Movimiento de microorganismos
- 1.4 Bacterias flageladas
- 1.5 Tactismos

II. Aspectos biológicos de las bacterias

- 2.1 Generalidades
- 2.2 Morfología de las bacterias
 - 2.2.1 Forma y tamaño
 - 2.2.2 Cápsula o lama
 - 2.2.3 Pared celular
 - 2.2.4 Membrana citoplasmática
 - 2.2.5 Interior de la célula
 - 2.2.6 Núcleo o cuerpo cromatino
- 2.3 Clasificación de las bacterias por tipo de pared
- 2.4 Flagelos de las bacterias
 - 2.4.1 Estructura y morfología
 - 2.4.2 Clasificación de las bacterias por número y posición de los flagelos
 - 2.4.3 Composición química

III. Análisis hidrodinámico del movimiento de las bacterias

3.1 Conceptos básicos de hidrodinámica

3.1.1 Introducción

3.1.2 Descripción de un fluido y clases de flujo

3.1.3 Ecuaciones de continuidad

3.1.4 Ecuaciones de movimiento para un fluido ideal

3.1.5 Teorema de Bernoulli

3.1.6 Ecuaciones de movimiento para un fluido

viscoso

3.1.7 Número de Reynolds

3.2 Aspectos hidrodinámicos del movimiento de cuerpos en fluidos

3.3 Teorías hidrodinámicas acerca del movimiento de microorganismos

IV. El movimiento de las bacterias como resultado del movimiento rotatorio de sus flagelos

4.1 Evidencia de que los flagelos giran

4.2 Propulsión por hélices

4.3 El cuerpo basal como motor electrostático

4.3.1 Cuerpo basal

4.3.2 Dinámica de los motores y origen de la torca

V. Propiedades mecánicas de los flagelos

5.1 Configuraciones helicoidales

5.2 Experimento de Hotani

5.3 Otros resultados

5.4 Transformaciones cíclicas

VI. Conclusiones y Perspectivas

Introducción

El movimiento de los microorganismos ha intrigado al hombre desde hace varios siglos. En 1676, Anton Van Leewenhoek observó bacterias por primera vez a través de la lente de su microscopio. Una de las cosas que más le impresionaron fue que en una sola gota de agua miles de seres vivos se desplazaban cada uno con un movimiento propio (Berg, 1975). Aunque las observaciones de Leewenhoek marcaron el comienzo de la microscopía, hoy en día el problema de cómo se mueven los microorganismos sigue sin resolverse completamente.

El movimiento de microorganismos ha sido de gran interés dentro del campo de la Biofísica y para su estudio fue necesario esperar el avance tecnológico que permitiera obtener resultados más precisos. Por ejemplo, se ha requerido de sofisticadas técnicas fotográficas y cinematográficas, del desarrollo de la microscopía, incluyendo la microscopía electrónica, la aplicación de técnicas de difracción de rayos X, así como de la computación.

En este trabajo se estudian aspectos físicos del movimiento de bacterias flageladas.

En el capítulo I se mencionan generalidades sobre el movimiento de microorganismos y posteriormente de las bacterias. También se hace una descripción de los fenómenos de tactismo.

En el capítulo II se presentan brevemente algunos aspectos de la morfología y fisiología de las bacterias que tienen más relevancia para este tema.

En el capítulo III se revisan algunos conceptos teóricos de hidrodinámica y su aplicación al movimiento de microorganismos, discutiendo las principales teorías sobre el movimiento flagelar.

En el capítulo IV se presenta el estado actual del conocimiento del problema discutiéndose con más profundidad algunas teorías en la literatura reciente.

En el capítulo V se discuten las propiedades mecánicas de los flagelos de las bacterias y cómo estas intervienen en las diferentes formas de los flagelos que afectan el movimiento.

Finalmente, el capítulo VI consiste en una discusión general y en el planteamiento de perspectivas.

CAPITULO I

MOVIMIENTO DE MICROORGANISMOS

1.1 Movimiento organizado como expresión de la materia viva

Una propiedad de la materia viva es que presenta movimiento propio y organizado regulado internamente. Este movimiento es la respuesta a un estímulo y su función generalmente es "benéfica" para el organismo, por ejemplo, para alejarse del peligro o para buscar condiciones ambientales más favorables.

El caso más elemental de movimiento en organismos biológicos es probablemente la contracción de la cola de los virus bacteriófagos (ver sección 1.4). En los animales que se consideran superiores existen células cuya función primordial es la generación de la fuerza mecánica. Entre estos dos extremos se encuentra una amplia variedad de tipos de movimiento.

El movimiento es el resultado de la conversión de energía química en energía mecánica. Uno de los mejores sistemas biológicos que lleva a cabo esta transformación son los músculos esqueléticos (Lehninger, 1973). Con respecto a dicha transformación, tenemos, por un lado los músculos de los insectos voladores que realizan un trabajo mecánico mediante ciclos de contracción y relajamiento con una frecuencia tan alta como mil ciclos por segundo y en el otro extremo están los músculos

de las tortugas que se contraen y se relajan muy lentamente.

En los organismos superiores como los animales y los seres humanos, las células de los músculos están altamente especializados para llevar a cabo movimientos específicos. Veamos algunos ejemplos: los músculos estriados activan extremidades los músculos cardíacos generan el movimiento del corazón produciendo la función de bombeo y los músculos lisos empujan los alimentos a lo largo del aparato digestivo por medio de contracciones de la pared intestinal.

En todos los casos la fuerza se debe a la interacción entre macromoléculas cuya distribución en las células determinan el efecto sobre la misma. Este efecto puede ser un movimiento interno o puede dar lugar a una deformación de la célula. En este último caso, la ubicación de las células contráctiles en los organismos determinan el efecto global. Así hay músculos que mueven extremidades o apéndices u otros que dan lugar a movimientos internos como son los movimientos intestinales.

1.2 Movimiento intracelular

En todas las células vivas, ya sean estacionarias o móviles hay movimientos intracelulares activos, es decir, que no son el resultado de la agitación térmica de los componentes celulares. Tales movimientos activos dan como resultado que el transporte de materia entre distintas partes de la célula

ocurran con mayor rapidez que si se debieran únicamente a procesos de difusión (Prosser & Brown, 1968).

En la mayoría de las células existe una capa de citoplasma que está directamente debajo de la membrana citoplasmática la cual se comporta como una sustancia gelatinosa rígida. El citoplasma central en cambio, es bastante fluido en comparación con esta capa gelatinosa y se encuentra en constante movimiento.

En el caso de las células estacionarias, como son la mayor parte de las células de las plantas, la sustancia endoplásmica circula en una sola dirección dentro de la célula, llevando consigo ciertas partículas en suspensión y algunos organelos. Este tipo de movimiento del protoplasma recibe el nombre de ciclósis.

En otra clase de células, el movimiento del citoplasma genera movimiento de las células respecto al medio. Este tipo de movimiento se denomina amiboide. El material endoplásmico fluye hacia delante en la dirección del movimiento de la célula transformándose hacia los lados en el extremo anterior de la célula en un material más rígido como una especie de gelatina cortical. En el extremo opuesto sucede lo contrario, la gelatina cortical se licúa y es arrastrada por la corriente del endoplasma hacia delante. Entonces, se puede decir que una amiba se mueve gracias a un flujo endoplásmico a través de un túnel de gelatina cortical. Las paredes de este túnel se están construyendo continuamente en el extremo anterior de la célula y licuándose en la parte posterior de la misma para proporcionar el material que fluye. Es frecuente que

se presenten proyecciones del protoplasma o pseudopodos que son impulsados hacia el frente y se adhieren a la superficie sobre la cual se mueve la célula.

1.3 Movimiento de microorganismos

Para los fines de este trabajo se entiende por "microorganismo" un ente cuya dimensión media es menor de 1 mm y que no tiene más de una célula. Estos organismos se clasificarán en virus, procariontes y eucariontes.

Se considera que los virus son un caso particular de los microorganismos debido a que su organización es más sencilla que la de las células. Los virus carecen de sistemas metabólicos propios y dependen de una célula huésped a la que infectan no solo por necesidades nutritivas sino también para su reproducción.

Las células de microorganismos superiores como protozoarios, hongos, la mayoría de las algas, plantas y animales son eucariontes. Los eucariontes tienen su material genético condensado en un núcleo envuelto por una membrana.

Los procariontes que incluyen todas las bacterias y algunas algas azul-verdosas se diferencian de los eucariontes

porque su material genético no está encerrado en un núcleo sino que está suspendido en el citoplasma, no de una manera uniforme, pero sí con una tendencia a agregarse en la parte central de la célula.

Los microorganismos pueden moverse de muchas formas : pueden arrastrarse o deslizarse en contacto con un sustrato sólido o pueden nadar sin necesidad del contacto directo con el sustrato. Cuando los microorganismos se arrastran, el movimiento se origina en flujos protoplásmicos; en algunos casos existen proyecciones temporales del protoplasma que reciben el nombre de pseudopodos, según se dijo antes. El deslizamiento se logra por medio de la segregación de una sustancia viscosa. Por último, los microorganismos que nadan, lo hacen utilizando organelos exteriores (flagelos o cilios) o por ondulaciones de su cuerpo.

Como se mencionó anteriormente ciertos microorganismos se mueven deslizándose. Aunque se desconoce el mecanismo exacto, se acepta generalmente que los organismos que se mueven por deslizamiento lo hacen secretando una sustancia viscosa para auxiliarse. Por ejemplo: las bacterias sulfurosas (Myxophyceae) y las algas azul-verdosas (Cyanophyceae) presentan un mecanismo de locomoción muy similar: se mueven a través de una cubierta de lama que secretan. Cuando la cubierta está adherida al sustrato, no se desplaza, pero el filamento de la bacteria o alga si lo hace, alargando el tubo. Si la cubierta no esta adherida al

sustrato tanto la cubierta como la célula se mueven respecto al líquido, en direcciones opuestas. Por lo general, el filamento gira en el interior de la cubierta a velocidad constante.

Las Myxobacterias no sólo se deslizan sino que también presentan otros movimientos como son: el movimiento de doblarse, girar, oscilatorio y sinuoso.

Se cree que el movimiento de los virus ocurre exclusivamente al entrar a la célula huésped. Consideremos como un ejemplo el virus T_4 que infecta a la bacteria Escherichia coli. El virus T_4 tiene la siguiente estructura: tiene una membrana proteica que forma una cabeza poliédrica que contiene en su interior el material genético, o sea el ADN. Además tiene una cola que está conectada a la cabeza mediante un cuello corto. Esta cola es una vaina contráctil que rodea a una parte central. La cola termina en una base de la cual salen seis protuberancias cortas y seis fibras largas y delgadas.

El ciclo de infección es el siguiente: el virus se fija en la superficie de la bacteria mediante las fibras de la cola y las protuberancias de la base. Contrae la vaina introduciendo la parte interna tubular de la cola a través de la pared celular de la bacteria. Por este conducto inyecta el ADN a la célula. El material genético del virus rompe el ADN de la bacteria deteniendo la fabricación de las proteínas bacterianas y la bacteria comienza a producir proteínas que necesita el virus. Las primeras proteínas que se producen son enzimas que replican

el ADN del virus. Después, un segundo grupo de genes empiezan a sintetizar proteínas estructurales para formar las cabezas y las colas de los nuevos virus. Después de que han producido alrededor de doscientas partículas virales, una enzima del virus rompe la pared celular de la bacteria para liberar los nuevos virus que iniciarán otro ciclo. Todo este proceso toma veinticinco minutos (Wood y Edgar, 1970).

Algunos microorganismos poseen organelos exteriores que pueden ser cilios o flagelos. Los cilios, cuando existen se presentan en un número mucho mayor que los flagelos. Los cilios comprenden una vaina que incluye un filamento axial.

Los flagelos de los eucariontes son estructuras complejas del orden de $1 \mu\text{m}$ de diámetro. La parte externa del flagelo es una continuación de la estructura fibrosa del cuerpo basal que se encuentra envuelta por una extensión de la membrana citoplasmática que es el punto de inserción del flagelo en la envoltura celular. En un microscopio se observa una sola línea densa en el centro del flagelo que recibe el nombre de filamento axial. Sin embargo, si se observa el flagelo en un microscopio electrónico, se ve un patrón uniforme de fibrillas internas. Hay dos fibrillas centrales y nueve más dispuestas alrededor de las dos centrales. Estas fibrillas se extienden a lo largo de todo el flagelo sin encimarse. Hacia el final de los flagelos de ciertos organismos, las fibrillas terminan a diferentes niveles dando lugar a un remate en punta. (Ver Fig. 1.3.1).

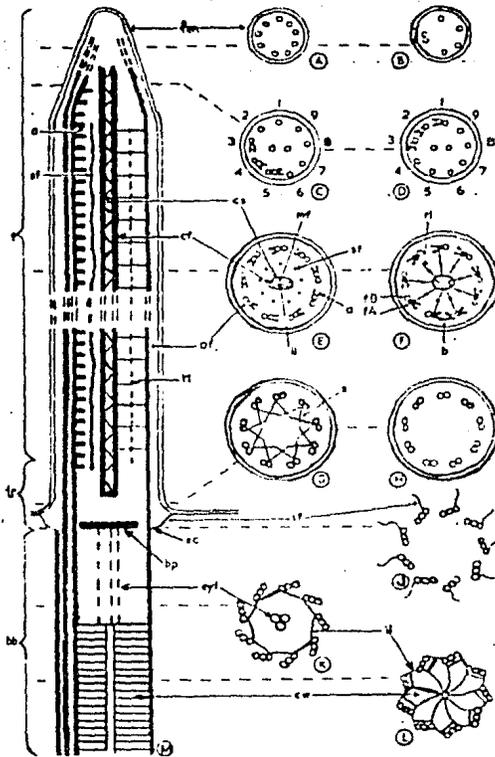


Fig. 1.3.1 Representación de la ultraestructura flagelar.

A-L son secciones transversales a los niveles indicados en la sección longitudinal M. A, B: son las terminaciones. C, D: el orden en que terminan las fibrillas periféricas. E, F: interpretaciones alternativas de la estructura del filamento flagelar. G, H, J: detalles estructurales de la región de transición. K, L: detalles estructurales del cuerpo basal. M: las fibrillas periféricas de la izquierda han sido separados para mayor claridad. Los dos diagramas de la izquierda y la derecha han sido utilizados para representar interpretaciones alternativas de las fotografías del microscopio electrónico. Clave de las abreviaciones: a, brazos; b, puente; bb, cuerpo basal; bp, área de contacto basal; cf, fibrillas centrales; cs, envoltura central; cyl, cilindros; cw, estructura de carretilla; f, envoltura flagelar; fA, subfibrilla A; fB, subfibrilla B; fm, membrana flagelar; il, eslabón entre las fibrillas; mf, fibrilla intermedia; of, fibrilla externa; rl, fibrilla radial; s, patrón estelar; sc, extremo distal de la subfibrilla C; sf, fibrilla secundaria, tf, fibrilla de transición; tr, región de transición. (Holwill, 1966).

Algunos ejemplos de células eucariontes flageladas son los espermatozoides y ciertos protozoarios.

Los flagelos de los procariontes, como se verá en la sección 2.3.1, son muy diferentes a los flagelos de los organismos eucariontes. Tienen un diámetro que varía entre 0.01 y 0.03 μm y su longitud varía de 3 a 12 μm . Se encuentran enclavados en la envoltura celular y están constituidos por un solo tipo de proteína sin capacidad de hidrolizar el ATP. No presentan la estructura de once filamentos longitudinales que tienen los eucariontes. De hecho, el diámetro de un flagelo de procarionte es del orden del diámetro de una fibrilla de un flagelo de eucarionte. Las bacterias y algunas algas son ejemplos de procariontes. La actividad ciliar y flagelar está limitada a un medio acuoso y en consecuencia solamente se encuentran en medios líquidos.

El tipo más común de movimiento ciliar constan de un golpe efector y un golpe de recuperación. En el golpe efector el cilio barre rápidamente como si fuera una varilla rígida ligeramente curvada, con su única región de verdadera curvatura próxima a su base (este golpe es semejante a la brazada de un nadador), esto hace que la célula se mueva a través de un medio líquido. En el golpe de recuperación el cilio empieza a curvarse en la proximidad de su base y la curvatura va avanzando en forma de onda hacia la punta. La dirección de esa curvatura hace que el cilio retorne a su posición original.

También hay cilios que tienen un movimiento circular describiendo un cono. La rapidez de batido de los cilios es muy variable y para una célula dada, esta determinada por factores tales como la temperatura. Un ejemplo de este tipo de microorganismos es el Paramecium.

Los espermatozoides de mamíferos tienen un solo flagelo que transmite ondas sinusoidales.

Se ha observado que los cilios y flagelos que han sido separados del cuerpo de la célula tienen movimiento propio. Por ejemplo, en protozoarios los cilios de fragmentos pequeños de un individuo continúan moviéndose por un cierto tiempo. Las células espermáticas sin cabeza también continúan su locomoción activa. Esto implica que la actividad ciliar depende solo del cilio y la región inmediata que corresponde a su punto de adherencia con la célula. Se ha observado que si se separa el cilio de la célula sin su conexión con la membrana celular se interrumpe el movimiento.

1.4 Bacterias flageladas

Ciertas bacterias poseen unos apéndices denominados flagelos. Se cree que los flagelos son responsables del movimiento en estos microorganismos, puesto que las bacterias que no los tienen, ya sea de manera natural o porque han sido deflageladas no se mueven.

El número de flagelos, así como su distribución en la superficie de la bacteria, varía según la especie.

La velocidad que pueden alcanzar depende de la especie. Las bacterias que nadan muy rápido llegan a una velocidad de $80 \mu\text{m/s}$ y otras que son más lentas, como es el caso de la bacteria Escherichia coli nadan con una velocidad entre los 20 y $50 \mu\text{m/s}$. La velocidad con que nadan las bacterias depende de la viscosidad del medio. Se observa un incremento en la velocidad de la bacteria cuando la viscosidad del medio aumenta con respecto al agua hasta llegar a un punto máximo, entonces la velocidad decrece al seguir aumentando la viscosidad.

Los flagelos de eucariontes consumen energía metabólica y generan fuerza en cada elemento de los mismos. Estas fuerzas dan lugar a cambios en la forma de los flagelos que resultan en fuerzas hidrodinámicas. En algunos casos, las formas generadas son ondas helicoidales o sinusoidales. Las ondas siempre se generan en el extremo fijo y se mueven hacia el extremo libre ejerciendo una fuerza de empuje sobre el medio llevando a la célula hacia delante. En muchos casos, al avanzar, la célula también gira haciendo que el flagelo ondulante adopte una forma de espiral. Todas las actividades ciliares consisten en la combinación de actividades flexurales y pendulares como se describió anteriormente.

El mecanismo de generación de la fuerza en los flagelos procariontes fue más controvertido y sólo recientemente ha

habido algún acuerdo. Como se dijo antes, los flagelos de procariontes no tienen capacidad de metabolizar el ATP y por lo tanto no pueden generar fuerza por sí mismos.

Hasta hace pocos años, existían dos hipótesis principales sobre la generación del movimiento.

La primera hipótesis consideraba que los flagelos están unidos rígidamente a la pared celular e impulsan a la bacteria por medio de la propagación de ondas helicoidales a través del flagelo desde la base hasta la punta. Esta hipótesis era apoyada por varios autores como son: Klug (1968); Harris (1974) y Calladine (1974).

La segunda hipótesis, que es la aceptada actualmente, apoyada por Doetsch & Hageage (1968), Berg & Anderson (1973); Silverman & Simon (1974); Larsen et al. (1974) y Macnab & Koshland (1974); se basa en que el flagelo es una hélice rígida que atraviesa la pared celular y que gira sobre su propio eje impulsando la bacteria.

En ambas hipótesis se plantea que la energía para la propulsión es suministrada en la base del flagelo.

Aunque la segunda hipótesis no fue muy aceptada en un principio, debido a que no se conoce hasta la fecha ningún otro caso de movimiento circular en Biología, a partir del año 1972, ha aparecido cada vez mayor evidencia experimental que apoya esta idea. Además, dentro de la hipótesis acerca de la propagación de ondas a través del flagelo no se propuso un mecanismo

para explicar la transferencia de energía de la base del flagelo al flagelo y a lo largo del mismo, cuyo resultado sería el movimiento. Por otro lado, la propagación sin atenuación de las ondas helicoidales sería imposible en un medio viscoso.

La locomoción de las bacterias se puede separar en dos movimientos: uno de translación y otro de rotación al azar que llamaremos maroma. En el movimiento de translación, las bacterias nadan siguiendo trayectorias casi rectas a velocidad constante. La maroma se presenta por intervalos muy cortos de tiempo, en los cuales las bacterias giran y se orientan en una nueva dirección en la cual continúan nadando. En las bacterias multiflageladas, durante su movimiento de translación los flagelos forman un manojo que gira en la dirección positiva, visto desde la punta del flagelo, respecto al cuerpo celular, el cual rota en sentido contrario respecto a un eje en la dirección del movimiento. Durante la maroma, el manojo se deshace y los flagelos individuales giran en la dirección negativa.

1.5 Tactismos

Se entiende por tactismo la orientación de un movimiento en la dirección de gradientes de parámetros de importancia para la supervivencia de un organismo. Cuando se trata de gradientes de concentración de sustancias químicas se habla de quimotactismo.

Por ejemplo, en ausencia de un gradiente, la bacteria intestinal Escherichia coli sigue una trayectoria completamente azarosa en tres dimensiones. Nada trazando una trayectoria prácticamente recta por un intervalo de tiempo de un segundo aproximadamente, después gira sobre su propio eje por una décima de segundo y sigue nadando. Su siguiente dirección es también al azar. Si se agrega una sustancia al medio que atrae a las bacterias y la concentración es mayor de un lado, entonces las bacterias se mueven hacia esta región.

Este comportamiento resulta de que cuando el medio no es isotrópico, las trayectorias seguidas por las bacterias en la dirección favorable son más largas que las trayectorias en las otras direcciones.

En 1969, Julius Adler observó que las bacterias tenían quimorreceptores, que son proteínas sensibles a ciertos cambios específicos en la composición del medio y que influyen en el comportamiento de la bacteria. Una misma bacteria puede poseer varios receptores y cada uno de estos es sensible solo a ciertas sustancias. Además, ciertas bacterias poseen receptores que detectan otras características del medio como son la luz y la temperatura.

En 1883, el fisiólogo alemán, T.W. Engleman observó un comportamiento extraño en las bacterias ante los cambios de intensidad de la luz. Cuando las bacterias son observadas al microscopio con luz normal nadan continuamente en una dirección cualquiera.

Si la intensidad de la luz disminuye repentinamente, las bacterias retroceden y se detienen y después continúan nadando normalmente.

Esta conducta de las bacterias fue descrita por el botánico alemán, Johannes Buder en 1915. Observó las bacterias con luz visible y después las estimuló con luz infrarroja. Al principio, bajo luz normal, el manojó de flagelos giraba debido a una torca de mano izquierda impulsando la bacteria, mientras que el cuerpo giraba lentamente en la dirección contraria. Al reducir la intensidad de la luz, la velocidad angular del manojó de flagelos decrecía gradualmente hasta detenerse sin perder su forma helicoidal y luego empezaba a girar de nuevo en la dirección contraria jalando la célula. Si se aplicaba un segundo estímulo, el manojó cambiaba su dirección de giro y la célula continuaba desplazándose normalmente. En el caso de que este estímulo no se aplicara, se tardaba unos segundos para invertir su dirección de rotación.

En los últimos años se ha descubierto un nuevo y sorprendente tipo de tactismo. Algunas bacterias acuáticas son magnetotáticas, o sea, nadan a lo largo de la líneas de un campo

magnético y por lo tanto se ven afectadas por el campo magnético de la Tierra. Se ha observado que las bacterias magnéticas sintetizan y llevan en su interior aproximadamente veinte cristales de magnetita de 500 Å de ancho (Blakemore & Frankel, 1981).

Blakemore, de la Universidad de Massachussetts en E.E.U.U., descubrió en 1975, al estudiar las bacterias que se encontraban en el lodo de pantanos, que ciertos microorganismos se desplazaban siempre en la misma dirección independientemente de la distribución de la luz sobre el portaobjetos del microscopio. Se encontró que en ausencia de un campo magnético, respondían al campo geomagnético, nadando siempre hacia el norte y acumulándose en la región norte de la gota. Si se aplicaba un campo magnético más intenso, por ejemplo, acercando un imán las bacterias nadaban en la dirección del polo norte del imán. También se hicieron pruebas con electroimanes y se observó que cuando se invertía el sentido de la corriente, las bacterias daban un giro de 180° y nadaban en la dirección contraria.

La explicación a este fenómeno del magnetotactismo en bacterias parece ser que las bacterias son orientadas pasivamente debido a la torca que el campo geomagnético ejerce sobre su brújula biomagnética.

Las partículas de magnetita por lo general, forman cadenas con un momento dipolar magnético paralelo al eje del movimiento que es lo suficientemente grande para que la célula se oriente a lo largo de las líneas del campo geomagnético cuando nadan.

Las células que tienen el polo que busca el norte hacia el frente nadan en dirección norte a lo largo de las líneas del campo magnético y las células con el polo que busca el sur hacia delante nadan hacia el sur.

Debido a la inclinación del campo geomagnético, las células que buscan el norte nadan hacia abajo en el Hemisferio Norte y hacia arriba en el Hemisferio Sur y las células que buscan el polo sur nadan hacia abajo en el Hemisferio Sur y hacia arriba en el Hemisferio Norte. Se ha observado que casi todas las bacterias que se encuentran en los sedimentos en el Hemisferio Norte buscan el norte, mientras que casi todas las bacterias de los sedimentos en el Hemisferio Sur, buscan el sur. Por esto se concluye que es ventajoso para su sobrevivencia que las bacterias nadan hacia abajo.

En el Ecuador geomagnético en donde las líneas del campo magnético son horizontales, se han encontrado bacterias que busca el norte y las que buscan el sur en la misma proporción (Frankel, Blakemore, Torres Araujo, Esquivel & Danon, 1981).

CAPITULO II

ASPECTOS BIOLOGICOS DE LAS BACTERIAS

2.1 Generalidades

Las bacterias se pueden considerar como el organismo más pequeño (del orden de $1\ \mu\text{m}$) capaces de llevar a cabo todas las funciones de reproducción y crecimiento. Morfológicamente son más simples que las células de organismos eucariotes.

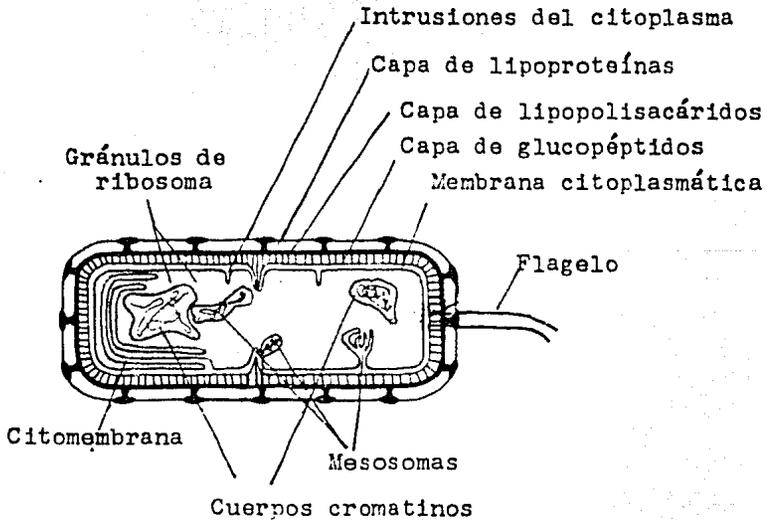


Fig. 2.1.1 Estructuras de una bacteria.

(Estas estructuras se pueden encontrar en varias, no necesariamente todas, las bacterias)

A pesar de su sencillez interior poseen una estructura superficial compleja. El protoplasma está rodeado por una membrana citoplasmática que a su vez está envuelta por una pared celular rígida. En la mayoría de los casos, sobre todo en condiciones naturales, la pared celular está envuelta por una cápsula ó lama. El protoplasma contiene además de miles de ribosomas, el cuerpo cromatino. La mayoría de las bacterias móviles poseen uno o más flagelos. En la fig. 2.1.1 se muestra un diagrama en donde se observan los aspectos más generales de la estructura de las bacterias.

La composición química de las bacterias varía de una especie a otra, pero se puede considerar la siguiente composición general (Carpenter, 1977)

Agua - 70%

Peso seco - 30% compuesto de:

ADN - 3% (peso molecular - 2×10^9)

ARN - 12%

Proteína - 70% que se encuentra en :

Ribosomas (partículas de ARN con un peso molecular de 3×10^6)

Enzimas

Polisacáridos - 5%

Lípidos - 6%

Fosfolípidos - 4%

} En las estructuras superficiales

2.2 Morfología de la bacteria

2.2.1 Forma y tamaño

Las bacterias que tienen la forma redonda o elíptica se denominan cocos. Los cocos quedan unidos después de haberse dividido sucesivamente en dos o tres direcciones perpendiculares formando patrones diferentes dependiendo en cuantos planos se dividieron. Los diplococos son dos células unidas (en un solo plano). Los estreptococos también se dividen en un solo plano pero son varias células unidas formando una cadena. En los tetracocos, la célula se divide en dos planos en grupos de cuatro células formando cuadros. Los estafilococos provienen de una célula que se ha dividido en tres planos, en un patrón irregular formando racimos. Por último, los sarcinae provienen de una célula que se ha dividido en tres planos produciendo arreglos cúbicos de células.

Las bacterias que tienen forma cilíndrica se llama bacilos. Por lo general, aparecen como células solas y desunidas, pero se puede dar el caso de que se den en parejas (diplobacilos) ó en cadenas (estreptobacilos). Además, se pueden clasificar por su forma. Algunos bacilos son muy cortos y en este caso se denominan cocobacilos. Sin embargo, la mayoría son mucho más largos que anchos. Los bacilos que están rematados por la punta se llaman bacilos fusiformes y también se pueden presentar en forma filamentosa.

Las bacterias espirales o espirillum, son células solas, no ligadas entre sí. Según la especie presentan diferentes características en longitud, número de espirales, amplitud de las mismas y rigidez de las paredes.

Es muy difícil dar las dimensiones exactas de las bacterias porque generalmente disminuye su tamaño original al hacerse las preparaciones. Además, la apariencia microscópica de la bacteria incluyendo la forma, distribución y tamaño, depende de varios factores, como la edad del cultivo. Por ejemplo, los bacilos que están en su etapa de crecimiento son en muchas ocasiones más alargados que las bacterias viejas que tienen una forma casi esférica. A continuación se incluye una tabla (Fig. 2.2.1) con las dimensiones de algunas bacterias (Carpenter, 1977).

ORGANISMO	DIAMETRO (μm)	LONGITUD (μm)
Francisella tularensis	0.2	0.3 - 0.7
Brucella melitensis	0.3	0.3 - 1.0
Escherichia coli	0.4 - 0.7	1.0 - 3.0
Bacillus anthracis	1.0 - 1.3	3.0 - 10.0
Staphylococcus aureus	0.8 - 1.0	
Streptococcus pyogenes	0.6 - 1.0	
Sarcinae ventriculi	3.5 - 4.0	

Fig. 2.2.1 Dimensiones de algunas bacterias.

2.2.2 Cápsula y lama

Alrededor de la pared celular de la mayoría de las bacterias existe una capa de una sustancia viscosa que se denomina microcápsula, cápsula o lama dependiendo de su grosor, composición y solubilidad.

La microcápsula es una capa relativamente delgada compuesta de proteínas, polisacáridos y lípidos.

La cápsula es una estructura gruesa, viscosa y gelatinosa adherida fijamente a la célula. Algunas cápsulas tienen una densidad más o menos uniforme y una estructura bien definida. Otras cápsulas son más amorfas.

La lama es similar a la cápsula pero es más soluble en el medio y su densidad disminuye al alejarse de la célula. Las cápsulas y la lama están compuestas de polisacáridos y polipéptidos.

Esta capa no constituye una parte integral de la célula. Se puede desprender sin causarle daño a la célula y es repuesta por la célula misma (Carpenter, 1977 ; Costerton, J.W. *et al.*, 1978). Tanto la presencia como la cantidad de sustancia capsular o lama depende de las necesidades de la célula y del medio. Los mutantes pueden poseer más o menos de esta sustancia que las formas normales. Hay mutantes, que crecen en los cultivos de laboratorio, que carecen de esta capa porque no la necesitan en este medio protegido y puro en el cual la cápsula o lama no les ofrece ninguna ventaja selectiva y cuya formación implicaría un gasto innecesario de energía (Costerton, 1978).

Tanto la cápsula o la lama le ofrecen a la bacteria una capa protectora que regula el flujo de sustancias entre el medio y la pared celular. Además, le ofrece una barrera contra otras bacterias o virus y le permite a la bacteria adherirse a una superficie para evitar ser arrastrada por una corriente (Costerton, 1978).

Otra función de la cápsula o lama es almacenar alimentos.

2.2.3 Pared celular

La pared celular es una estructura rígida que le da la forma a la célula y que protege las partes más delicadas y bioquímicamente activas de la misma. Se encuentra entre la cápsula y la membrana citoplasmática. La membrana citoplasmática es una membrana delgada que está en contacto directo con el citoplasma.

El grosor de la pared celular varía de 10 a 25 nm según la especie y constituye un 20% del volumen total de la célula.

La pared celular se caracteriza por ser rígida pero elástica, fuerte y porosa. La rigidez de la pared celular permite a la célula soportar condiciones físicas extremas como una elevada o baja presión osmótica, así como temperaturas de congelamiento sin que la forma de la célula se vea afectada. Desempeña también, un papel fundamental en la división y crecimiento de las bacterias. Las células a las cuales se les ha desprendido la pared celular, denominadas protoplastos, son incapaces de dividirse y crecer normalmente.

La pared celular está constituida por aminoácidos, aminoazúcares, carbohidratos y lípidos. Estas sustancias se unen para formar una sustancia polimérica compleja.

2.2.4 Membrana citoplasmática

La membrana citoplasmática se encuentra directamente abajo de la pared celular, su espesor es del orden de 75 Å y está constituida de fosfolípidos y proteínas. Es una membrana semipermeable y selectiva que controla el paso de los nutrientes y la salida de sustancias de desecho. Si la membrana llegara a sufrir daños por agentes físicos o químicos podría significar la muerte de la célula al no poder controlar la entrada y salida de las sustancias a la célula.

2.2.5 Interior de la célula

El material citoplasmático que se encuentra envuelto por la membrana celular se puede dividir en: un área citoplasmática que tiene un aspecto granular y que es rico en ARN, otra área cromatínica o nuclear rica en ADN y por último una porción líquida que contiene disueltos a los nutrientes de la célula. El ARN y las proteínas forman cuerpos macromoleculares que reciben el nombre de ribosomas, en los cuales se llevan a cabo la síntesis de las proteínas.

Algunas células, sobre todo en los cultivos que están envejeciendo, poseen unos gránulos que deben ser reservas de sustancias porque aumentan de tamaño cuando el cultivo es rico en

nutrientes y decrecen cuando la situación no es favorable para la célula.

2.2.6 Núcleo o cuerpo cromatino

Las bacterias, a diferencia de las células de animales ó plantas superiores, no poseen un núcleo bien estructurado envuelto por una membrana. En vez de núcleo, tienen un nucleoide o cuerpo cromatino que se sitúa en la parte central de la célula carece de membrana y tiene una forma variable, que puede ser esférica, alargada o irregular. La densidad de estos cuerpos es menor que el resto del citoplasma. La sustancia del cuerpo cromatino consiste de unas fibrillas finas y delicadas que debido a su diámetro y función deben ser fibras de ARN.

2.3 Clasificación por tipo de pared

Debido a que las bacterias son semi-transparentes es necesario teñirlas para poder observarlas al microscopio óptico normal. Existen diferentes técnicas para teñir las bacterias. Cuando se desea observar la forma y tamaño de la bacteria se pueden utilizar soluciones simples que contienen un solo tinte, en este caso las bacterias adquieren el color de la solución. Para observar más detalles de las bacterias se utilizan soluciones diferenciales que contienen más de un tinte, se pueden aplicar todos los tintes al mismo tiempo mezclados en una solución o por separado en soluciones diferentes. Una de las tec-

nicas más empleadas es la gram.

En este método (Salle, 1971) la bacteria se cubre con un colorante de metilo de violeta y se deja por un intervalo de tiempo después del cual se lava con agua y se agrega una solución diluída con yodo que se deja actuar por el mismo tiempo que la de metilo de violeta. Después el portaobjetos es tratado con alcohol o con una mezcla de alcohol con acetona hasta que se haya eliminado casi todo el color. Finalmente se vuelve a teñir con safronina, carbol fucsina diluído o bismarck café o pironina B.

Dependiendo de la forma en que los organismos reaccionen a la aplicación de estas soluciones se clasifican en dos grupos: los organismos gram positivos y los gram negativos.

Los organismos gram positivos retienen la coloración violeta aún después de haber estado expuestos al agente decolorante.

Los organismos gram negativos pierden fácilmente el primer tinte pero retienen el último.

Esta reacción depende de varios factores como son: la edad del cultivo, el pH del medio, los tintes utilizados y la composición química de los organismos.

Se ha observado que los organismos muertos que originalmente eran gram positivos se tiñen como gram negativos. Además, se ha visto que el número de organismos gram negativos se incrementa con la edad del cultivo.

En 1923 Stearn y Stearn encontraron que la reacción de las bacterias hacia el tinte depende de su contenido proteico

(Salle, 1971). Encontraron que los organismos gram positivos se vuelven gram negativos al aumentar la acidez y los gram negativos se vuelven gram positivos cuando aumenta la alcalinidad. Los lípidos extraídos de los organismos gram positivos son diferentes a los que son extraídos de los gram negativos. En los primeros se ha encontrado una mayor proporción de ácidos no saturados con gran afinidad para los agentes oxidantes como el yodo.

La pared de los organismos gram positivos está compuesta por sustancias denominadas glucopéptidos formando redes que pueden contener cadenas de ácidos teicoicos. El grosor de la pared va de 20 a 80 nm.

La pared celular de los organismos gram-negativos tiene una composición compleja. La capa de glucopéptidos en estos organismos tiene un grosor de 2 a 3 nm y se sitúa entre la membrana citoplasmática y una capa externa que está compuesta por complejos de lipoproteínas y líposacáridos. El contenido de grasas en estos organismos es mayor que en los gram positivos. La pared celular de los gram negativos no contiene ácidos teicoicos.

A continuación se presenta un cuadro en donde se encuentran resumidas las diferencias entre estos dos tipos de organismos:

<u>Gram positivos</u>	<u>Gram negativos</u>
i) Contiene magnesio ribonucleico	i) No contienen magnesio ribonucleico
ii) Sensibles a tintes Trifenylemetanos	ii) No son tan sensibles a los tintes Trifenylemetanos
iii) Sensibles a la penicilina	iii) Sensibles a la estreptomina
iv) Resistentes a alcalinos y no se disuelven en el 1% de KOH	iv) Sensibles a alcalinos y solubles en el 1% de KOH
v) Por lo general son cocos o bacilos que pueden formar esporas	v) Por lo general son bacilos que no forman esporas
vi) Son resistentes a agentes decolorantes con alcohol ácido	vi) Son sensibles a los agentes decolorantes con alcohol ácido
vii) Su contenido de lípidos va de 4.8% al 8.9%	vii) Su contenido de lípidos va de 13.2% al 27.7%

(Salle, 1971)

2.4 Flagelos de las bacterias

2.4.1 Estructura y morfología

Los flagelos son unos apéndices que salen de la superficie de la célula de las bacterias. No todas las especies de las bacterias tienen flagelos. La presencia o ausencia de los flagelos, así como su número y distribución en la superficie de la célula depende de la especie.

Los flagelos de las bacterias no son visibles en su estado natural en un microscopio, solo se pueden ver en un campo oscuro o si se tiñen o manchan incrementando su diámetro.

El largo de los flagelos mide varias veces el diámetro de la célula de 3 a 12 μm , pero son súmamente angostos, sus diámetros varían de 0.01 a 0.03 μm .

Los flagelos se componen de tres partes fundamentales: un filamento en forma helicoidal, un segmento corto que es una especie de gancho y una estructura basal clavada en la pared celular y la membrana citoplasmática.

El filamento constituye un 98% del largo del filamento y está compuesto por una proteína que se llama flagelina. En el extremo del filamento cercano al cuerpo de la bacteria se encuentra el gancho del flagelo que difiere del filamento morfológicamente y en su estructura fina. Este gancho penetra la pared celular donde se adhiere a una estructura que se denomina cuerpo basal. El cuerpo basal está unido firmemente a la envoltura celular y es la única parte del flagelo que está dentro de la pared

celular. Estudios bajo el microscopio electrónico muestran que el cuerpo basal es una estructura cilíndrica que tiene $0.15 \mu\text{m}$ de diámetro y $0.5 \mu\text{m}$ de largo.

El cuerpo basal de las bacterias gram positivas difiere del el cuerpo basal de las bacterias gram negativas.

El cuerpo basal de las gram negativas tiene cuatro anillos (Fig. 2.4.1 a) y las gram positivas tiene dos anillos paralelos (Fig. 2.4.2 b).

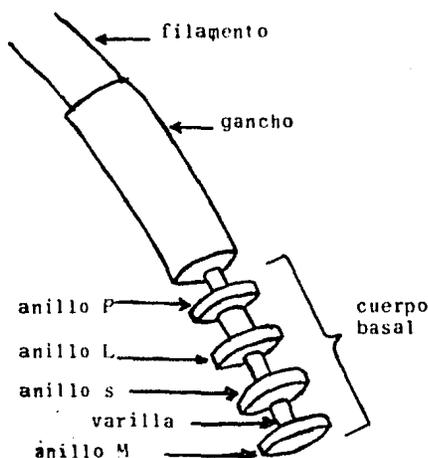


Fig. 2.4.1a. Cuerpo basal de las bacterias negativas

Hay cuatro anillos sujetos a una varilla al extremo del gancho. El anillo M está sujeto al citoplasma y el anillo L se adhiere a la membrana.

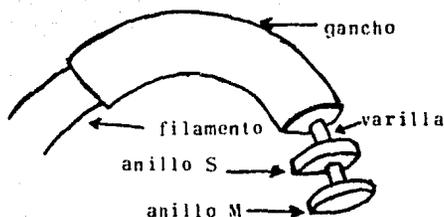


Fig. 2.4.1b. Cuerpo basal de las bacterias gram positivas

El anillo M se adhiere a la membrana citoplasmática y el anillo S a la pared celular.

Los anillos proporcionan áreas de contacto con las diferentes capas de la envoltura celular. (Berg, 1975).

2.4.2 Clasificación por número y posición de los flagelos

De acuerdo a la distribución de los flagelos en la superficie de la célula, los flagelos se dividen en dos grupos :

a) Polares : Los flagelos se extienden ya sea solos o en manojos cerca de uno o ambos extremos de la célula.

b) Peritricosos : Los flagelos se presentan en cualquier punto de la superficie de la célula.

A veces se presentan ambas clases en un solo organismo.

2.4.3 Composición química de los flagelos

Un filamento flagelar es un polímero de una proteína llamada flagelina. Cada tipo de bacteria tiene una flagelina característica.

En general, las flagelinas son proteínas con alta proporción de aminoácidos hidrofóbicos con un peso molecular alrededor de 40,000.

Los medios ácidos o alcalinos provocan la segregación de los flagelos dando lugar a soluciones de flagelina. Este efecto también se consigue mediante la elevación de la temperatura ó con detergentes.

En condiciones adecuadas de concentración de monómeros, de acidez y de temperatura se pueden obtener filamentos a partir de soluciones de monómeros.

CAPITULO III

ANALISIS HIDRODINAMICO DEL MOVIMIENTO DE LAS BACTERIAS

3.1 Conceptos básicos de hidrodinámica

3.1.1 Introducción

La diferencia entre un fluido y un sólido es la forma en que el material responde a los esfuerzos que se aplican en relación a sus esfuerzos internos. En el caso de sólidos existe un umbral de respuesta a fuerzas externas. Si el esfuerzo aplicado es inferior a este umbral, el sólido se deformará, pero esta deformación desaparece en el momento en que cesa el esfuerzo que la ocasionó. Si el esfuerzo es superior a este umbral, la respuesta será permanente, es decir, queda deformado o se rompe. Si un esfuerzo se aplica a un fluido, este se deformará continuamente sin importar la magnitud de la fuerza aplicada. La manifestación de esta deformación bajo la acción de un esfuerzo es que el fluido fluye.

La rigidez de un sólido se debe a que las fuerzas intermoleculares establecen una estructura cristalina en donde las moléculas se encuentran ligadas fuertemente alrededor de posiciones fijas en el espacio. En un líquido la energía cinética de las moléculas es tal que estas se pueden mover con relativa facilidad y permiten que el sistema fluya como respuesta a un esfuerzo cortante.

3.1.2 Descripción de un fluido y clases de flujo

Cuando se describen las características del flujo de un fluido se hace considerando al fluido como un continuo y no como un conjunto de moléculas, este enfoque simplifica considerablemente la explicación de algunas características del fluido y su análisis matemático. Por ejemplo, cuando se quiere conocer la velocidad de un fluido en un punto en vez de considerar la velocidad de la molécula que se encuentra en ese punto, se considera el promedio de todas las velocidades de las moléculas en una vecindad de radio r de ese punto, en donde r es grande en comparación con la distancia media entre las moléculas.

Las cantidades físicas que se utilizan en la descripción de un fluido son su viscosidad μ , su presión p , su densidad ρ y su temperatura T .

Conviene hacer una discusión sobre el concepto de viscosidad. Se había definido un fluido como una sustancia que se deforma continuamente bajo esfuerzos cortantes. La viscosidad es la manifestación de la oposición que el fluido presenta ante los esfuerzos cortantes.

La deformación de un fluido se puede expresar como una deformación angular. Para aclarar lo anterior, supongamos que se tiene un fluido en medio de dos placas paralelas separadas una distancia d . La placa inferior se mantiene fija y la superior se mueve paralelamente a la inferior con una velocidad constante \vec{V}_0 (Fig. 3.1.1).

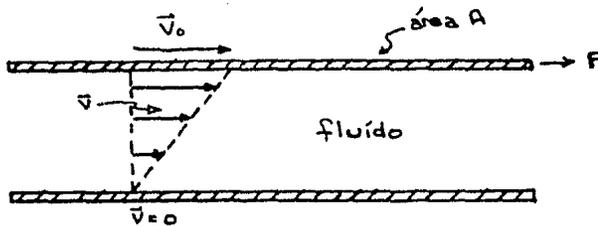


Fig. 3.1.1 Arrastre viscoso entre dos placas paralelas

La fuerza que se necesita para mantener la placa superior en movimiento con la velocidad \vec{v}_0 es proporcional al área de las placas y a v_0/d .

$$\vec{F} \propto A \frac{v_0}{d},$$

o sea, que el esfuerzo cortante F/A es

$$\frac{F}{A} = \mu \frac{v_0}{d}.$$

A la constante de proporcionalidad μ se le llama coeficiente de viscosidad.

Un caso más general sería el de un pequeño paralelepípedo en un fluido con sus caras paralelas a la dirección del flujo (Fig. 3.1.2).

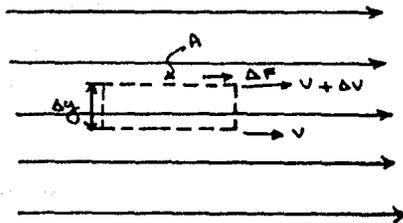


Fig. 3.1.2 Esfuerzo cortante en un fluido viscoso

El esfuerzo cortante a través del paralelepípedo sería

$$\frac{\Delta F}{\Delta A} = \mu \frac{\Delta v_x}{\Delta y} \Rightarrow \mu \frac{\partial v_x}{\partial y} \quad \dots (3.1.1)$$

De esta ecuación se observa que las unidades de μ son $M L^{-1} T^{-1}$ ó $F L^{-2} T$. En c.g.s. la unidad de viscosidad es el poise

$$p = \frac{\text{dina s}}{\text{cm}^2} = \frac{g}{\text{cm s}}$$

Otro concepto que se utiliza con frecuencia es la viscosidad cinemática ν , que es el cociente de la viscosidad absoluta μ y la densidad ρ , o sea:

$$\nu = \frac{\mu}{\rho} \quad \dots (3.1.2)$$

En c.g.s. la unidad de viscosidad cinemática es el Stoke:

$$\text{stoke} = \frac{\text{cm}^2}{\text{s}}$$

El flujo de un fluido se puede explicar en base a muchas características diferentes. A continuación se mencionarán las clasificaciones que son de mayor interés para este trabajo.

Flujo turbulento: En el flujo turbulento las partículas se mueven en trayectorias muy irregulares con un intercambio de momento de una parte del fluido a otra.

Flujo laminar: Las partículas del fluido se desplazan por trayectorias suaves por capas, en que una capa se desliza suavemente sobre la otra. El flujo laminar se rige por la ley de

viscosidad de Newton (ec. 3.1.1) que relaciona esfuerzos cortantes a los cambios de velocidad con respecto al espacio.

En el flujo laminar las tendencias a la turbulencia se ven amortiguadas debido a la viscosidad. Sin embargo, el flujo laminar pierde su estabilidad en situaciones que involucran variables como baja viscosidad, velocidades altas o pasajes grandes para el flujo, en estos casos el flujo se vuelve turbulento.

Flujo estable: El flujo estable ocurre cuando las condiciones en cualquier punto del fluido no cambian con el tiempo. Por ejemplo, la velocidad en un cierto punto permanece constante, es decir, conserva su magnitud y su dirección. Esto se puede escribir como $\partial v / \partial t = 0$.

Además en un flujo estable no hay cambio en la densidad ρ , la presión p ó la temperatura T , con respecto al tiempo t en cualquier punto, es decir:

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} = 0 \quad \frac{\partial p}{\partial t} = 0 \quad \frac{\partial T}{\partial t} = 0$$

En el caso de flujo turbulento, debido al movimiento irregular de las partículas siempre hay fluctuaciones en cualquier punto. Para diferenciar entre flujo estable o inestable se puede comparar las diferentes velocidades v en un cierto punto con una velocidad promedio temporal v_t para ese punto, en donde

$$v_t = \frac{1}{t} \int_0^t v \, dt$$

y se grafican estas velocidades con respecto al tiempo. Si las diferentes velocidades v coinciden con v_t se dice que el flujo es estable, de lo contrario, es inestable. Además, en el flujo estable tampoco hay variaciones en la densidad ρ , la temperatura T , y la presión p , entonces, se pueden obtener gráficas similares para estas variables considerando una ρ_t , T_t y p_t de la misma manera que se hizo para la velocidad.

Entonces, el flujo es inestable cuando las condiciones en cualquier punto cambian con el tiempo, es decir, $\partial v / \partial t \neq 0$, $\partial \rho / \partial t \neq 0$, $\partial p / \partial t \neq 0$ y $\partial T / \partial t \neq 0$.

Flujo uniforme: El flujo uniforme es aquel en el que a cualquier tiempo el vector velocidad es el mismo en cualquier punto del fluido.

Si a un tiempo fijo el vector velocidad cambia con la posición se dice que el flujo no es uniforme.

Un flujo rotacional o flujo con vórtices es aquel en que las partículas de fluido giran alrededor de un cierto eje en cualquier región del fluido. La rotación de una partícula de fluido se define como su velocidad angular promedio.

Si no se presentan estas rotaciones dentro del fluido se dice que el flujo es irrotacional.

El rotacional de la velocidad $\nabla \times \vec{v}$ es un concepto fundamental en la descripción de un fluido. El rotacional de un campo vectorial \vec{v} en un punto se define como el valor máximo de la integral de línea del vector \vec{v} alrededor de la periferia de una superficie pequeña que circunscribe a ese punto dividido por el área cuando el área tiende a cero. La dirección del rotacional es en la dirección positiva de la normal \hat{n} .

Entonces por el Teorema de Stokes :

$$\iint_S \hat{n} \cdot (\nabla \times \vec{v}) dS = \int_C \vec{v} \cdot d\vec{r} \quad \dots (3.1.3)$$

Si la curva C encierra un vórtice en el fluido (ver Fig. 3.1.3a) de manera que las sumas de las proyecciones $\vec{v} \cdot d\vec{r}$ alrededor de C sea diferente de cero, entonces la integral de línea nos da la medida de la velocidad con que el fluido gira alrededor del un punto. Entonces $\nabla \times \vec{v}$ es una medida de la velocidad de rotación por unidad de área. Por lo tanto, el rotacional es diferente de cero en la vecindad de un vórtice de un fluido. Sin embargo, el rotacional también puede ser diferente de cero en una región en donde no existe un vórtice, es decir, el fluido no circula alrededor de un punto, siempre y cuando exista un gradiente de velocidad (transversal).

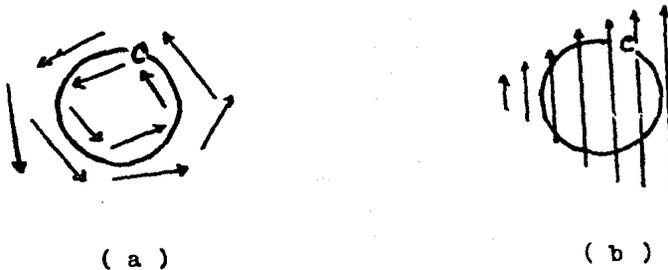


Fig. 3.1.3 Ejemplos de un rotacional diferente de cero.
a) un vórtice, b) un gradiente de velocidad (transversal)

Si el rotacional $\vec{\omega}$ es cero en cualquier punto del fluido en movimiento, se dice que el flujo es irrotacional.

Como se verá más adelante, si el fluido es incompresible y no tiene circulaciones, satisface las siguientes dos ecuaciones:

$$\nabla \cdot \vec{U} = 0, \quad \nabla \times \vec{U} = 0 \quad \dots (3.1.4)$$

Por último, es importante definir el concepto de línea de flujo. Una línea de flujo es una línea continua que se dibuja a través del fluido y que tiene la dirección de la velocidad en cada punto.

Esto significa que las líneas de flujo no se cruzan. Considerando que la partícula se desplaza a lo largo de la línea de flujo y su dirección es siempre tangencial a ésta, su desplazamiento δs con componentes δx , δy y δz tienen la dirección

del vector velocidad \vec{v} con componentes u , v y w en las direcciones x , y y z respectivamente. Entonces,

$$\frac{\delta x}{u} = \frac{\delta y}{v} = \frac{\delta z}{w},$$

esto significa que δs y \vec{v} tienen la misma dirección y que sus componentes son proporcionales. Si consideramos elementos diferenciales se puede escribir la igualdad anterior como:

$$\frac{dx}{u} = \frac{dy}{v} = \frac{dz}{w}.$$

3.1.3 Ecuaciones de continuidad

Una manera de describir el movimiento de un fluido sería seguir el movimiento de cada partícula que lo compone. Se tendría que asociar las coordenadas x , y y z como función del tiempo t para cada una de estas partículas. Esto implicaría seguir la trayectoria de cada uno de estos puntos aplicando las ecuaciones de la Mecánica a cada partícula. Este procedimiento resultaría muy complicado debido a la cantidad de variables que se necesitarían para hacer una descripción completa del fluido. Un enfoque alternativo sería el de Euler que consiste en describir el movimiento de un fluido especificando la densidad $\rho(x, y, z, t)$ y el vector velocidad $\vec{v}(x, y, z, t)$ en un punto x, y, z en un tiempo t . De esta manera se estaría

analizando que sucede con cada punto particular en el espacio en un tiempo t , en vez de que sucede con cada partícula.

Cualquier cantidad, por ejemplo: la presión, la densidad, la velocidad, la temperatura, etc. que se utilice para describir un fluido será función de las coordenadas x , y , z espaciales y del tiempo t .

Consideremos el cambio dp/dt en la presión p con respecto a un punto que se mueve en el fluido como:

$$\frac{dp}{dt} = \frac{\partial p}{\partial t} + \frac{\partial p}{\partial x} \frac{dx}{dt} + \frac{\partial p}{\partial y} \frac{dy}{dt} + \frac{\partial p}{\partial z} \frac{dz}{dt} \quad \dots (3.1.5)$$

en esta ecuación $\partial p/\partial t$ representa el cambio en la presión con respecto al tiempo con respecto a un punto fijo en el espacio y dx/dt , dy/dt , dz/dt son las componentes de la velocidad \vec{v} del fluido. Entonces, la ecuación (3.1.5) se puede escribir de la siguiente manera :

$$\frac{dp}{dt} = \frac{\partial p}{\partial t} + v_x \frac{\partial p}{\partial x} + v_y \frac{\partial p}{\partial y} + v_z \frac{\partial p}{\partial z}$$

ó

$$\frac{dp}{dt} = \frac{\partial p}{\partial t} + \vec{v} \cdot \nabla p \quad \dots (3.1.6)$$

Esta ecuación nos da el cambio de presión dp en un tiempo dt para una partícula en un fluido que se mueve de x, y, z a $x+dx, y+dy, z+dz$ en el tiempo dt .

Una relación similar a (3.1.6) se puede utilizar para todas las cantidades que describen un fluido, es decir:

$$\frac{d}{dt} = \frac{\partial}{\partial t} + \vec{v} \cdot \nabla \quad \dots (3.1.7)$$

Para estudiar cambios con respecto al tiempo en un cierto volumen del fluido, consideremos un elemento de volumen pequeño δV , que se mueve con el fluido y que siempre contiene las mismas partículas. Supongamos que δV es un paralelepípedo rectangular de dimensiones δx , δy , δz (Fig. 3.1.4)

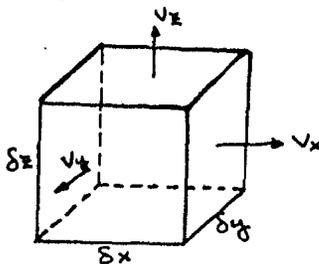


Fig. 3.1.4 Un elemento de volumen en movimiento de un fluido en expansión.

Tomando en cuenta la velocidad en la dirección x , se observa que v_x puede ser diferente en la cara $\delta y \delta z$ izquierda y la derecha. Por lo tanto, δx va a cambiar con respecto al tiempo a una razón que es igual a las diferencias de estas velocidades. Aplicando este mismo razonamiento para v_y y v_z se obtiene:

$$\begin{aligned}\frac{d}{dt} \delta x &= \frac{\partial v_x}{\partial x} dx, \\ \frac{d}{dt} \delta y &= \frac{\partial v_y}{\partial y} dy, \\ \frac{d}{dt} \delta z &= \frac{\partial v_z}{\partial z} dz.\end{aligned}\quad \dots (3.1.8)$$

Entonces, la razón de cambio de δV es:

$$\begin{aligned}\frac{d}{dt} \delta V &= \delta y \delta z \frac{d}{dt} \delta x + \delta x \delta z \frac{d}{dt} \delta y + \delta x \delta y \frac{d}{dt} \delta z \\ &= \left(\frac{\partial v_x}{\partial x} + \frac{\partial v_y}{\partial y} + \frac{\partial v_z}{\partial z} \right) \delta x \delta y \delta z\end{aligned}$$

ó

$$\frac{d}{dt} \delta V = \nabla \cdot \vec{v} \, dV.\quad \dots (3.1.9)$$

Ahora, si consideramos que el volumen V está compuesto por elementos de volumen δV :

$$V = \sum \delta V.\quad \dots (3.1.10)$$

Utilizando la ecuación (3.1.9) se tiene:

$$\sum \frac{d}{dt} \delta V = \frac{d}{dt} \sum \delta V = \frac{dV}{dt}.\quad \dots (3.1.11)$$

Si se considera que $\delta V \rightarrow 0$ se puede tomar la suma como una integral, entonces, la ecuación (3.1.9) queda:

$$\frac{dV}{dt} = \sum \nabla \cdot \vec{v} dV = \iiint_V \nabla \cdot \vec{v} dV = \iint_S \hat{n} \cdot \vec{v} dS, \quad \dots (3.1.12)$$

en donde se ha utilizado el Teorema de Gauss. S es la superficie que encierra el volumen V y \hat{n} es un vector unitario normal a la superficie dirigido hacia afuera.

La expresión para la razón de cambio con respecto al tiempo del volumen es de la ecuación (3.1.12)

$$\frac{dV}{dt} = \iiint_V \nabla \cdot \vec{v} dV. \quad \dots (3.1.13)$$

Si el fluido es incompresible, entonces el volumen de cada elemento de fluido se mantiene constante, es decir,

$$\frac{d}{dt} \delta V = 0$$

y de la ecuación (3.1.9)

$$\nabla \cdot \vec{v} = 0 \quad \dots (3.1.14)$$

Un principio fundamental para el estudio de fluidos es la conservación de la masa, esto significa que si la materia fluye alejándose de un punto, debe existir un incremento negativo de la materia en ese punto. La masa dentro de un elemento de fluido es

$$\delta m = \rho dV. \quad \dots (3.1.15)$$

δm se mantiene constante aunque si pueda cambiar la densidad

y el volúmen, entonces

$$\frac{d}{dt} \delta m = \frac{d}{dt} (\rho \delta V) = 0 \quad \dots (3.1.16)$$

Diferenciando el lado derecho de la ecuación y utilizando la ecuación (3.1.9) se tiene:

$$\delta V \frac{d\rho}{dt} + \rho \frac{d\delta V}{dt} = \delta V \frac{\partial \rho}{\partial t} + \rho \nabla \cdot \vec{v} \delta V = 0$$

y dividiendo por δV :

$$\frac{d\rho}{dt} + \rho \nabla \cdot \vec{v} = 0 \quad \dots (3.1.17)$$

El término $\nabla \cdot \vec{v}$ representa el flujo de masa que se aleja de un punto.

Utilizando la ecuación (3.1.7) se puede escribir:

$$\frac{d\rho}{dt} = \frac{\partial \rho}{\partial t} + \vec{v} \cdot \nabla \rho$$

y sustituyendo en la (3.1.17):

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} + \vec{v} \cdot \nabla \rho + \rho \nabla \cdot \vec{v} = 0$$

entonces

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} + \nabla \cdot (\rho \vec{v}) = 0 \quad \dots (3.1.18)$$

Esta es la ecuación de continuidad para el movimiento de la materia que también se conoce como la ecuación hidrodinámica de la continuidad. Significa que la materia no se crea ni se

destruye, o sea que la masa δm en cualquier volúmen δV que se mueve en un fluido se mantiene constante.

Ahora se calculará el flujo de masa a través de una superficie S fija en el espacio. Sea dS un elemento de superficie y \hat{n} un vector unitario normal a dS . Se construye un cilindro de sección transversal dS haciendo que dS recorra una distancia $v dt$ en la dirección de $-\vec{v}$. En el tiempo dt toda la materia pasará por dS (Fig. 3.1.5). La cantidad de masa que pasa por el cilindro será:

$$dm = \rho \hat{n} \cdot \vec{v} dt dS$$

en donde $\hat{n} \cdot \vec{v} dt$ es la altura perpendicular a la superficie dS .

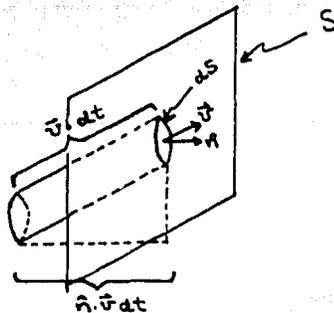


Fig. 3.1.5 Flujo de un fluido a través de un elemento de superficie.

El flujo de masa a través de la superficie S es :

$$\frac{dm}{dt} = \iint_S \rho \hat{n} \cdot \vec{v} dS = \iint_S \hat{n} \cdot (\rho \vec{v}) dS \quad \dots (3.1.19)$$

Si $\hat{n} \cdot \vec{v}$ es positivo, el flujo de masa es en la dirección de \hat{n} ; si $\hat{n} \cdot \vec{v}$ es negativo, es en la dirección contraria.

Integrando la ecuación (3.1.17) sobre un volúmen fijo encerrado por una superficie S con una normal \hat{n} hacia afuera se tiene:

$$\iiint_V \frac{\partial \rho}{\partial t} dV + \iiint_V \nabla \cdot (\rho \vec{v}) dV = 0 \quad \dots (3.1.20)$$

Utilizando el Teorema de Gauss se puede escribir:

$$\frac{d}{dt} \iiint_V \rho dV = - \iint_S \hat{n} \cdot (\rho \vec{v}) dS \quad \dots (3.1.21)$$

Esta ecuación significa que el incremento de masa dentro de un volúmen fijo V es igual al flujo hacia dentro a través de la superficie.

Ecuaciones como la (3.1.17), (3.1.18), (3.1.19) y (3.1.21) se pueden aplicar a la densidad, velocidad y el flujo de cualquier cantidad física que se conserva.

3.1.4 Ecuaciones de movimiento para un fluido ideal

Un caso interesante es el de un fluido ideal, que es aquel que es incompresible y en el que no existen esfuerzos cortantes. En un fluido ideal el único esfuerzo que se considera es la presión p . Como el fluido es incompresible, la densidad es constante; es decir, se considera que las variaciones de la presión son tan pequeñas que los cambios en la densidad ρ son despreciables. Se puede considerar ρ constante como una buena aproximación si las velocidades del flujo son mucho menores que la velocidad del sonido en ese medio (Feynman, 1966). Ahora, como se dijo antes, un fluido en equilibrio por definición no tiene esfuerzos cortantes, sin embargo, todos los fluidos tienen cierta viscosidad y por lo tanto siempre existen esfuerzos cortantes entre las diferentes capas de un fluido cuando se encuentran en movimiento relativo. Un fluido ideal no tendría viscosidad por lo cual sus resultados sólo son válidos cuando ρ es constante. Para comenzar, se encontrará la fuerza neta debido a la presión sobre un cubo pequeño de fluido (Fig. 3.1.6). Puede existir una fuerza neta f por unidad de volumen debido a que la presión varía de un punto a otro del fluido.

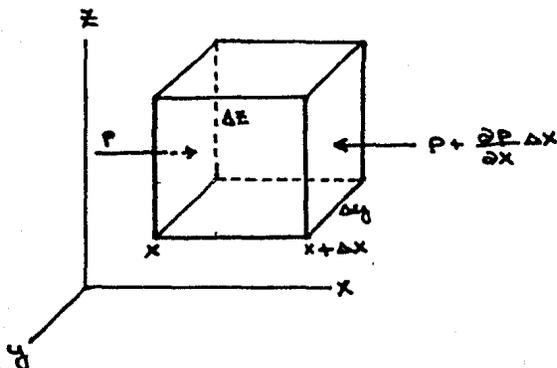


Fig. 3.1.6 La fuerza neta por unidad de volumen debido a la presión sobre un cubo es $-\nabla p$

Supongamos que la presión varía en la dirección x . La presión p sobre la cara $\Delta y \Delta z$ en el punto x nos da la fuerza $p \Delta y \Delta z$ y en el punto $x + \Delta x$, la fuerza será $-\left[p + \left(\frac{\partial p}{\partial x}\right) \Delta x\right] \Delta y \Delta z$ entonces la fuerza resultante será:

$$F_x = -\left(\frac{\partial p}{\partial x}\right) \Delta x \Delta y \Delta z$$

Si se encuentra la presión para las caras del cubo en y y $y + \Delta y$ y en z y $z + \Delta z$ se puede encontrar la siguiente expresión:

$$\vec{F} = -\frac{\partial p}{\partial x} \Delta x \Delta y \Delta z - \frac{\partial p}{\partial y} \Delta x \Delta y \Delta z - \frac{\partial p}{\partial z} \Delta x \Delta y \Delta z$$

o sea

$$\vec{f} = -\nabla p$$

... (3.1.22)

en donde \vec{f} es la fuerza neta por unidad de volumen.

Pueden existir otras fuerzas que actúan sobre el fluido, por ejemplo: la gravedad. En este caso, la fuerza debido a la presión debe equilibrar estas fuerzas adicionales. Si esta fuerza adicional se puede expresar como una energía potencial ϕ por unidad de masa, entonces, la fuerza por unidad de masa debido a este potencial sera $-\nabla\phi$ y considerando ρ como la densidad del fluido, la fuerza por unidad de volúmen será $-\rho\nabla\phi$. Para que exista equilibrio, esta fuerza más la fuerza debido a la presión debe ser igual a cero, es decir:

$$-\nabla p - \rho\nabla\phi = 0 \quad \dots (3.1.23)$$

Para saber como cambia \vec{v} en un fluido bajo la influencia de una fuerza se utiliza la segunda ley de Newton. La masa de un elemento de volúmen de un fluido por su aceleración debe ser igual a la fuerza \vec{f} ,

$$\vec{f} = \rho\vec{a}$$

Esta fuerza \vec{f} será la fuerza neta de todas las fuerzas que actúan sobre ese elemento de volúmen. Utilizando la ecuación (3.1.23) y considerando que puede existir una fuerza adicional, la fuerza viscosa \vec{f}_{visc} debido a los esfuerzos cortantes que se generan entre las diferentes capas del fluido, la ecuación de movimiento será:

$$\rho\vec{a} = -\nabla p - \rho\nabla\phi + \vec{f}_{visc} \quad \dots (3.1.24)$$

Como estamos considerando un fluido ideal, se puede despreciar la fuerza debido a la viscosidad.

Para la aceleración no se puede escribir solo $\vec{a} = \partial \vec{v} / \partial t$ porque esto se refiere al cambio de velocidad con respecto al tiempo con respecto a un punto fijo en el espacio. También se necesita saber que tan rápido cambia la velocidad con respecto a un elemento del fluido, entonces, la expresión para la aceleración será :

$$\vec{a} = v_x \frac{\partial \vec{v}}{\partial x} + v_y \frac{\partial \vec{v}}{\partial y} + v_z \frac{\partial \vec{v}}{\partial z} + \frac{\partial \vec{v}}{\partial t}$$

ó

$$\vec{a} = (\vec{v} \cdot \nabla) \vec{v} + \frac{\partial \vec{v}}{\partial t} \quad \dots (3.1.25)$$

entonces la ecuación (3.1.24) queda:

$$\frac{\partial \vec{v}}{\partial t} + (\vec{v} \cdot \nabla) \vec{v} = - \frac{\nabla p}{\rho} - \nabla \phi \quad \dots (3.1.26)$$

Utilizando la igualdad

$$(\vec{v} \cdot \nabla) \vec{v} = (\nabla \times \vec{v}) \times \vec{v} + \frac{1}{2} \nabla (\vec{v} \cdot \vec{v})$$

y definiendo

$$\vec{\Omega} \equiv \nabla \times \vec{v}$$

la ecuación (3.1.26) queda:

$$\vec{a} = \frac{\partial \vec{v}}{\partial t} + \vec{\Omega} \times \vec{v} + \frac{1}{2} \nabla v^2 = - \frac{\nabla p}{\rho} - \nabla \phi \quad \dots (3.1.27)$$

El campo vectorial $\vec{\Omega} = \nabla \times \vec{v}$ se llama la vorticidad. Si la vorticidad es cero se dice que el flujo es irrotacional (ver sección 3.1.2).

Si sólo se quiere conocer el campo de velocidades, se puede eliminar la presión de las ecuaciones anteriores. Tomando el rotacional de ambos lados de la ecuación (3.1.27), se tiene:

$$\frac{\partial \vec{\Omega}}{\partial t} + \nabla \times (\vec{\Omega} \times \vec{v}) = 0 \quad \dots (3.1.28)$$

porque ρ es constante y el rotacional de un gradiente es cero.

Con la ecuación (3.1.28) y las ecuaciones

$$\vec{\Omega} = \nabla \times \vec{v} \quad \text{y} \quad \nabla \cdot \vec{v} = 0 \quad \dots (3.1.29)$$

se tiene la descripción completa del campo de velocidades \vec{v} . Si se conoce \vec{v} en algún tiempo t , también se conoce $\vec{\Omega} = \nabla \times \vec{v}$ y por tanto se puede calcular $\nabla \times (\vec{\Omega} \times \vec{v})$. La ec. (3.1.28) determina entonces $\vec{\Omega}$ al tiempo $t + \Delta t$ y como además se sabe que $\nabla \cdot \vec{v} = 0$ en todo el espacio, esto implica que se puede calcular \vec{v} al tiempo $t + \Delta t$ en cualquier punto. La aplicación consecutiva de este proceso determina \vec{v} como función del tiempo en todos los puntos del espacio.

3.1.5 Teorema de Bernoulli

Consideremos un flujo estable, es decir, un flujo en que la velocidad del fluido con respecto a un punto siempre es la misma. Este caso es particularmente interesante porque nos permite dibujar líneas que siempre son tangentes a la velocidad del fluido, o sea líneas de flujo. En el caso de un fluido estable estas líneas de flujo coinciden con las trayectorias de las partículas del fluido. Si el flujo es inestable este patrón de líneas de flujo cambia con el tiempo y no representan las trayectorias seguidas por las partículas del fluido.

En un flujo estable, como ya se mencionó, $\partial \vec{v} / \partial t = 0$. Entonces, si consideramos el producto punto de \vec{v} en la ecuación (3.1.27), se obtiene que $\vec{v} \cdot (-\Omega \times \vec{v}) = 0$ entonces nos queda :

$$\vec{v} \cdot \nabla \left(\frac{p}{\rho} + \phi + \frac{1}{2} v^2 \right) = 0 \quad \dots (3.1.30)$$

Esta ecuación nos dice que para desplazamientos pequeños en la dirección de la velocidad del flujo

$$\frac{p}{\rho} + \phi + \frac{1}{2} v^2 = \text{constante} \quad \dots (3.1.31)$$

Como en el flujo estable todos los desplazamientos son a lo largo de la línea de flujo, esto significa que la cantidad definida por (3.1.31) es constante a lo largo de la línea de flujo. Este es el Teorema de Bernoulli. En el caso de un

fluido estable e irrotacional, la cantidad expresada en la ecuación (3.1.31) no sólo es constante para la línea de flujo, sino para todo el fluido. El Teorema de Bernoulli es un teorema de conservación de la energía.

3.1.6 Ecuación de movimiento para un fluido viscoso

En la sección 3.1.2 se introdujo el concepto de viscosidad. Hasta el momento se ha descrito la ecuación de movimiento para un fluido ideal, despreciando la viscosidad. Una descripción de un fluido que incluye la viscosidad se acerca más a la situación real de un fluido.

Utilizando las ecuaciones (3.1.24) y (3.1.25), la ecuación de movimiento de un fluido sería:

$$\frac{\partial \vec{u}}{\partial t} + (\vec{u} \cdot \nabla) \vec{u} = - \frac{\nabla p}{\rho} - \nabla \phi + \frac{f_{\text{visc}}}{\rho} \quad \dots (3.1.32)$$

en donde f_{visc} es la fuerza debido a la viscosidad del fluido. La solución general de esta ecuación no ha sido encontrada hasta la fecha. El tipo de flujo resultante depende de la importancia relativa de los distintos términos de esta ecuación la cual puede ser representada por el número de Reynolds del que se hablará en la siguiente sección.

3.1.7 Número de Reynolds

Para estudiar el movimiento de un cuerpo en un fluido es muy importante conocer el tipo de flujo con que se está trabajando. La naturaleza del flujo, ya sea laminar o turbulento y su posición en una escala indicando su tendencia a ser laminar o turbulento está dado por un número adimensional que se llama número de Reynolds (Streeter, 1975).

Osborne Reynolds estudió las ecuaciones diferenciales que describían un flujo con el propósito de encontrar el sentido de similitud entre dos flujos.

Se dice que dos flujos son similares dinámicamente cuando:

- Son geoméricamente similares, o sea, que sus dimensiones lineales tienen una razón constante y
- Las presiones en puntos correspondientes tienen una razón constante.

Reynolds dedujo que dos flujos eran similares dinámicamente si las ecuaciones diferenciales generales que describían cada flujo eran idénticas. Cambió las unidades de masa, longitud y tiempo en un conjunto de ecuaciones para buscar las condiciones que deben satisfacer para que estas ecuaciones sean idénticas a las originales y encontró que la cantidad $v \ell \rho / \mu$ debe ser igual en ambos casos, en donde v es la velocidad característica, ℓ es la longitud característica, ρ la densidad y μ la viscosidad.

Esta expresión se llama el número de Reynolds R:

$$R = \frac{v \rho D}{\mu} \quad \dots (3.1.33)$$

El número de Reynolds se puede obtener por análisis dimensional (Cox, 1941) si se estudia la resistencia que el fluido le presenta al flujo a través de un tubo. Supongamos que la resistencia por unidad de área para una superficie dada depende de la velocidad del flujo, la densidad y la viscosidad del fluido y las dimensiones de la superficie, o sea

$$\tau \propto v^a \rho^b \mu^c D^d \quad \dots (3.1.34)$$

en donde τ es la resistencia por unidad de área del interior del tubo, v es la velocidad media del flujo, ρ es la densidad del fluido, μ es la viscosidad y D es el diámetro del tubo. Sustituyendo las dimensiones en la expresión anterior se obtiene la ecuación dimensional:

$$ML^{-1}T^{-2} = L^a T^{-a} M^b L^{-3b} M^c L^{-c} T^{-c} L^d$$

igualando los exponentes de las variables:

$$\text{masa : } 1 = b + c$$

$$\text{tiempo : } -2 = -a - c$$

$$\text{longitud : } -1 = a - 3b - c + d$$

Expresando a , b y d en términos de c :

$$a = 2 - c; \quad b = 1 - c; \quad d = -c$$

Sustituyendo en 3.1.24:

$$Z \propto v^{2-c} \rho^{1-c} \mu^c D^{-c}$$

ó

$$Z \propto \rho v^2 \left(\frac{\mu}{v D \rho} \right)^c \quad \dots (3.1.35)$$

La expresión $\mu/vD\rho$ se invierte y nos da el número de Reynolds:

$$R = \frac{v D \rho}{\mu} \quad \dots (3.1.36)$$

La expresión 3.1.35 se puede escribir:

$$Z = K \rho v^2 \phi(R)$$

Esto quiere decir que para una superficie dada, la resistencia del fluido por unidad de área es directamente proporcional a la densidad, el cuadrado de la velocidad y una función ϕ del número de Reynolds.

La ecuación 3.1.36 se puede escribir de la siguiente forma para un cuerpo que se desplaza en un fluido:

$$R = \frac{a v \rho}{\mu} \quad \dots (3.1.37)$$

en donde:

a - dimensión del cuerpo (radio o longitud)

v - velocidad del cuerpo en el fluido

ρ - densidad del fluido

μ - viscosidad del fluido

Si escribimos $\nu = \mu/\rho$, entonces, la ecuación (3.1.37) se puede expresar:

$$R = \frac{av}{\nu} \dots (3.1.38)$$

en donde ν es la viscosidad cinemática.

El número de Reynolds relaciona las fuerzas inerciales y las fuerzas viscosas de la siguiente manera:

$$R = \frac{\text{fuerzas inerciales}}{\text{fuerzas viscosas}}$$

Es decir, cuando R es menor que uno dominan las fuerzas de la viscosidad. Si $R \ll 1$ se tiene que para un cuerpo que se desplaza en este fluido las fuerzas inerciales son despreciables y el flujo es viscoso, laminar y de movimiento lento.

Para entender la utilidad de este número adimensional, Reynolds realizó experimentos para flujos de agua a través de tubos de vidrio (Streeter, 1975) como se ilustra en la Fig. 3.1.7.

Un tubo de vidrio se montó horizontalmente con un extremo en el tanque T y una válvula v en el extremo opuesto. Se colocó una entrada en forma de campana en el tubo de vidrio y se inyectó continuamente una cantidad de tinta para visualizar la

trayectoria seguida por las partículas de fluido.

Para flujos lentos la tinta se movía en línea recta a través del tubo mostrando flujo laminar. Para flujos suficientemente grandes, la tinta seguía trayectorias irregulares y se mezclaba con el resto del líquido. El flujo se había convertido en turbulento con gran intercambio de momento entre las partículas, destruyéndose el flujo laminar ordenado.

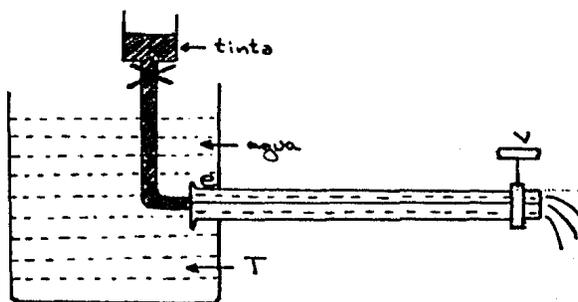


Fig. 3.1.7 Aparato de Reynolds

Reynolds consideró la velocidad v como la velocidad característica y el diámetro del tubo D como la longitud característica de tal manera que $R = v D \rho / \mu$.

Reynolds encontró que el flujo era laminar para números de Reynolds menores de 2000. Este valor de 2000 corresponde a un valor crítico R_c . Entonces, mientras mayor sea el valor de R , para $R > R_c$, mayor será la turbulencia.

3.2 Aspectos hidrodinámicos del movimiento de cuerpos en fluidos

Cuando cuerpos grandes como barcos o aviones son propulsados a velocidad constante a través de un fluido por algún mecanismo interno, por ejemplo, una hélice, el estudio de este movimiento se puede hacer considerando por separado:

a) un mecanismo de propulsión que desarrolla una fuerza hacia delante empujando el fluido para atrás y

b) la resistencia del medio que produce un momento hacia atrás sobre el cuerpo. El momento hacia delante debido al mecanismo de propulsión es balanceado por el momento hacia atrás debido a la resistencia del fluido.

Entonces, la fuerza resultante que el fluido ejerce sobre el cuerpo es igual a cero.

Para que un organismo se desplace en un líquido debe deformar su cuerpo. Por ejemplo, un pez nada propagando una onda de desplazamiento lateral a través de su cuerpo desde la cabeza hasta la cola, este movimiento genera perturbaciones en el líquido alrededor de su cuerpo lo cual produce una fuerza de reacción del líquido hacia delante sobre el animal. Esto quiere decir que el pez se mueve debido a las fuerzas inerciales producidas en el líquido que lo rodea.

Cuando las fuerzas inerciales generadas en el fluido debido al movimiento del cuerpo en éste son despreciables en

3.2 Aspectos hidrodinámicos del movimiento de cuerpos en flúidos

Cuando cuerpos grandes como barcos o aviones son propulsados a velocidad constante a través de un flúido por algún mecanismo interno, por ejemplo, una hélice, el estudio de este movimiento se puede hacer considerando por separado:

a) un mecanismo de propulsión que desarrolla una fuerza hacia delante empujando el flúido para atrás y

b) la resistencia del medio que produce un momento hacia atrás sobre el cuerpo. El momento hacia delante debido al mecanismo de propulsión es balanceado por el momento hacia atrás debido a la resistencia del flúido.

Entonces, la fuerza resultante que el flúido ejerce sobre el cuerpo es igual a cero.

Para que un organismo se desplace en un líquido debe deformar su cuerpo. Por ejemplo, un pez nada propagando una onda de desplazamiento lateral a través de su cuerpo desde la cabeza hasta la cola, este movimiento genera perturbaciones en el líquido alrededor de su cuerpo lo cual produce una fuerza de reacción del líquido hacia delante sobre el animal. Esto quiere decir que el pez se mueve debido a las fuerzas inerciales producidas en el líquido que lo rodea.

Cuando las fuerzas inerciales generadas en el flúido debido al movimiento del cuerpo en éste son despreciables en

comparación con las fuerzas debidas a la viscosidad, el desplazamiento toma características muy diferentes, como se explicará más adelante. Este es precisamente el caso que nos interesa para el movimiento de las bacterias, porque debido a las dimensiones de las bacterias dominan las fuerzas viscosas sobre las inerciales.

En el caso de los microorganismos, la propulsión también es resultado de la propagación de ondas a través de un apéndice muy delgado, que para las bacterias se denomina flagelo. La dirección en que se mueven estos microorganismos es también opuesta a la dirección de propagación de las ondas (Taylor, 1951).

Para entender mejor este problema es importante analizar si el tipo de flujo que se genera debido al desplazamiento del cuerpo en el fluido es laminar o turbulento, para lo cual se debe obtener el número de Reynolds del cuerpo que se está desplazando en el medio.

Utilizando la ecuación (3.1.37) ó (3.1.38) se obtiene que el número de Reynolds para un pez es del orden de 10^3 , para un renacuajo, $R \approx 10^2$ y para un microorganismo es de 10^{-3} ó menos. Por ejemplo para E. coli en agua (Purcell, 1977)

$$R = \frac{a \cdot v}{\rho} = 3 \times 10^{-5}$$

en donde :

$$a \approx 1 \mu\text{m}; \quad v = 30 \mu\text{m/s} \quad ; \quad \rho = 10^{-2} \text{cm/s}$$

Como se observa en este ejemplo $R \ll 1$ y como R también expresa el cociente de las fuerzas inerciales y las fuerzas viscosas, significa que para la bacteria que se desplaza en un fluido dominan las fuerzas viscosas, las fuerzas inerciales son despreciables y el flujo que generan es laminar.

La pregunta que surge es ¿Cómo se pueden impulsar los microorganismos, en particular las bacterias, cuando las fuerzas inerciales que son esenciales para el movimiento de animales superiores o cuerpos mecánicos son tan pequeños en comparación con las fuerzas debido a la viscosidad. Se han realizado varios intentos para responder a esta pregunta a través de diferentes modelos hidrodinámicos, de los cuales se presentan algunos a continuación.

3.3 Teorías hidrodinámicas acerca del movimiento de microorganismos

Desde hace mucho tiempo ha existido la preocupación por parte de varios investigadores por resolver el problema del movimiento de los cuerpos en un fluido cuando el número de Reynolds R es mucho menor que uno. Este tema es de interés porque cuando $R \ll 1$ dominan las fuerzas viscosas del fluido sobre las fuerzas inerciales que el cuerpo puede producir al desplazarse en este. En el caso de microorganismos, $R < 10^{-3}$

y para las bacterias es del orden de 10^{-5} .

Taylor (1951) menciona que cuando $R \ll 1$ ya no se puede analizar la propulsión de un cuerpo en un fluido como el resultado de los efectos separados de una unidad propulsora y la resistencia del medio, como se haría para el caso de cuerpos grandes. En este caso, se tiene que considerar que el movimiento del fluido y del cuerpo que se desplaza en este son inseparables.

En su primer trabajo, Taylor (1951) hace el análisis del movimiento de espermatozoides en que la unidad propulsora es una cola fina a lo largo de la cual el organismo transmite ondas de desplazamiento lateral. Hace la comparación con el desplazamiento de ondas a lo largo de una hoja delgada, que no se estira, con el propósito de saber si estas ondas producen esfuerzos viscosos que podrían impulsar la hoja hacia delante. Considera una superficie ondulante expresada por la ecuación:

$$y_0 = b \sin(kx - \sigma t)$$

en donde σ/k es la velocidad de propagación de la onda que se mueve en la dirección x , λ la longitud de onda es $2\pi/k$, t es el tiempo y b la amplitud. Analiza el caso cuando $b \ll \lambda$.

Calcula la componente F_p de la fuerza que es la fuerza que la presión ejerce sobre la hoja y encuentra que el medio la empuja en la dirección $-x$ por lo que F_p es negativa. También obtiene el valor de F_t , que es la fuerza tangencial sobre la

hoja. El resultado es que $|F_t| = |F_p|$, por lo que la fuerza total por unidad de área es $F_p + F_t = 0$. La conclusión que se deduce es que las ondas de amplitud pequeña que se propagan por la hoja no producen los esfuerzos propulsivos en el fluido necesarios para impulsar la hoja a través del medio.

Taylor realizó un nuevo cálculo para amplitudes no tan pequeñas en donde ya no se puede desprestigiar las potencias de bk . En este caso se supone que la hoja es de la forma:

$$y_0 = b \sin kx$$

en donde $\xi = x - \sigma t$ y σ es la velocidad de propagación de la onda.

El resultado que se obtiene es que cuando se propagan ondas de este tipo en una hoja sumergida en un fluido, si se generan los esfuerzos propulsivos necesarios para impulsar la hoja a través del medio, la velocidad de propulsión u es:

$$u = \frac{2\pi^2 b^2}{\lambda^2} v_p$$

... (3.3.1)

en donde v_p es la velocidad de propagación de la onda a través de la hoja. La dirección de u es contraria a la dirección de propagación de la onda. De la ecuación (3.3.1.) se observa que la velocidad u decrece con el valor del cociente b/λ .

En este trabajo Taylor obtuvo resultados cualitativos que corresponden a lo observado experimentalmente. Sin embargo,

las colas de los espermatozoides no son hojas delgadas sino más bien filamentos. Por esta razón en su segundo trabajo, Taylor (1952) sustituye la hoja flexible por un cilindro flexible. Se supone que la desviación del eje del cilindro flexible es pequeña con respecto al eje de un cilindro recto. Se considera que el cilindro es distorsionado por ondas pequeñas de desplazamiento lateral que no producen cambios en la sección transversal. El cilindro que tiene estas características se puede representar por:

$$r = a + b \cos \Theta \sin k(x - vt)$$

en donde b es la amplitud, $k = 2\pi/\lambda$, λ es la longitud de onda, v es la velocidad de propagación de las ondas en la dirección de $-x$.

Se analizan dos casos: a) cuando ka es grande y cuando b) ka es pequeña. En el primero la λ es pequeña en comparación con el radio del cilindro, de tal manera que en el límite, la perturbación es idéntica a la que se obtiene para la propagación de ondas por una hoja. Así también se calculó el valor promedio de la potencia desarrollada por unidad de longitud del filamento cuando $\Theta = 0$ es igual que el valor obtenido en el caso del plano ondulante. Cuando ka es pequeña esto significa que el diámetro del filamento es pequeño en comparación con λ . En este caso también se obtuvieron resultados similares a los del caso plano.

En base a observaciones al microscopio, Taylor (1952) dice que cuando un organismo nada en un fluido debido a la propagación de ondas de desplazamiento lateral a lo largo de la cola, no se puede diferenciar si las partículas del filamento se mueven en líneas rectas, círculos o elipses. Al analizar ciertas fotografías se sugirió que las ondas que se observan si son ondas de desplazamiento lateral y que el filamento tiene la forma de un espiral.

El siguiente cálculo que hizo Taylor (1952) fue precisamente en base a esta idea, es decir, la propulsión a través de un fluido de un filamento cilíndrico en forma espiral.

El resultado de este cálculo es que el filamento vibrante se propulsa en la dirección contraria a la propagación de las ondas helicoidales. Además concluye que debe existir un par de fuerzas aplicadas al filamento que eviten que gire libremente.

Hancock (1953) argumenta que el parámetro adimensional bk que se observa para la mayoría de los microorganismos tiene valores superiores que los que se necesitan para que las expresiones para velocidades de propulsión sean válidas y por lo tanto hace falta una solución más general. Aplica la solución de Stokes para las ecuaciones de movimiento en que se desprecian las fuerzas inerciales para el flujo estable alrededor de una esfera. Extiende esta solución para un filamento oscilante considerando que el radio del filamento es pequeño en comparación con la longitud de onda λ .

La mecánica de propulsión depende del hecho que el movimiento de una porción pequeña del cilindro normal a sí mismo es el doble de efectivo para producir movimiento que una porción pequeña del cilindro tangencial a sí mismo. Entonces, para obtener propulsión efectiva hacia delante, los movimientos hacia atrás deberían hacerse con un área frontal grande expuesta en la dirección del movimiento y los movimientos hacia delante con un área frontal más pequeña expuesta en la dirección de propulsión.

Primero investiga el movimiento de un filamento infinito a lo largo del cual se propagan ondas laterales de desplazamiento para comparar los resultados obtenidos por Taylor en su segundo artículo. Supone que el cuerpo se propulsa hacia delante debido a las oscilaciones de una cola muy delgada y fina a lo largo de la cual se propagan ondas de desplazamiento. Como la cola es muy larga en comparación con el cuerpo, se puede considerar la cola como un filamento infinitamente largo de sección transversal circular, con ondas planas desplazándose a través de él con velocidad U . Hace cálculos para la velocidad considerando que el filamento se mueve en un plano xy y que el filamento no se estira. Obtiene el mismo valor para la velocidad que Taylor para ak pequeño, en que a es el radio del filamento y k es el número de onda. Encontró que para un valor dado de bk , el valor de propulsión s incrementa al decrecer el valor del radio a hasta llegar a un valor máximo para $a = 0$.

En el caso límite cuando $\alpha = 0$, cada partícula del filamento ofrece una contribución independiente a la velocidad de propulsión ya que el efecto de cada partícula sobre las partículas vecinas es despreciable. Cuando el radio no es tan pequeño, el movimiento hacia atrás de una porción pequeña del cilindro induce un movimiento hacia atrás en el fluido en otros puntos a lo largo del cilindro y por lo tanto el empuje hacia atrás de los otros elementos del cilindro será menos efectivo. Por esta razón la velocidad de propulsión decrece al aumentar el radio α del filamento.

Después Hancock realiza cálculos para hacer la diferencia entre la propulsión de filamentos infinitos y finitos. Encuentra que para $\alpha = 0$, la velocidad es la misma. Obtiene que la velocidad de propulsión para un organismo con un filamento finito que propaga una onda plana a través de su cola es sólo ligeramente menor (del orden de 10^{-2}) que con un filamento infinito, esta diferencia aparece al aumentar α .

El siguiente punto es ampliar el cálculo que se había realizado para la propagación de ondas planas al problema del movimiento de un organismo cuando cualquier perturbación constante se propaga a lo largo de un filamento infinito, por ejemplo, un movimiento helicoidal. (Se elige el filamento infinito porque la diferencia es muy pequeña con respecto al finito y facilita el problema..) Se encuentra que para valores pequeños de bK la velocidad del movimiento producido por la propa-

gación de una onda circular helicoidal es el doble que el que se obtiene para el movimiento producido por la propagación de la onda plana en el caso $\alpha = 0$. Hay que hacer notar que la autopropulsión por ondas espirales sólo es posible con la aplicación de una torca. Sugiere Hancock que un organismo que tiene un cuerpo que se resiste a la rotación puede propulsarse por la propagación de ondas espirales. Un organismo que no posee el mecanismo que proporciona la torca, no se puede propulsar de esta manera, sin embargo, si se puede propulsar por ondas planas.

Hasta aquí todos los cálculos realizados por Hancock fueron para perturbaciones que se propagan con movimientos del filamento transversales a la longitud del filamento, por lo cual analiza la posibilidad de la propagación de una onda longitudinal. Se encontró que para un filamento infinito, el filamento avanza 0.05 veces su longitud en un período, lo cual es una eficiencia muy pobre. (Este cálculo se hizo suponiendo que no varía la longitud del filamento durante las expansiones y contracciones).

Considerando que se varía la longitud, la eficiencia se incrementa y avanza 0.07 veces su longitud. En ambos casos se consideró que $\alpha = 0$, de lo contrario se tendría que pensar en variaciones del radio con las expansiones y contracciones.

Holwill y Burge (1963) hacen un estudio hidrodinámico para el movimiento de las bacterias analizando las dos hipótesis

más importantes que se tenían en esa época. La primera hipótesis era que las bacterias se mueven por ondulaciones de su cuerpo y la segunda es que los flagelos son órganos de locomoción. La segunda hipótesis parece ser la más aceptada en base a estudios hidrodinámicos del movimiento bajo diferentes condiciones de drogas, temperatura, viscosidad y deflagelación.

En este trabajo, Holwill y Burge hacen un estudio del movimiento de las bacterias aplicando el método de Gray y Hancock que consiste en analizar la propulsión de un filamento aislado por ondas sinusoidales y el movimiento de un filamento ondulante impulsando un cuerpo inerte. Este método se aplica para el caso de propulsión de un cuerpo inerte por varios flagelos y el movimiento que resultaría del movimiento activo del cuerpo mismo en cuyo caso los flagelos serían arrastrados a través del medio.

El objetivo principal consiste en concluir si en cualquiera de estos casos es posible alcanzar la velocidad de $50 \mu/s$ que es la velocidad máxima observada hasta el momento.

Otros aspectos que se toman en cuenta son: el efecto del número de flagelos sobre la velocidad de propulsión y la energía necesaria para mantener este tipo de propulsión. Además, se hace una comparación entre la energía necesaria para mantener este tipo de propulsión cuando el movimiento es producido por ondas helicoidales o por ondas sinusoidales.

Taylor (1952) y Hancock (1953) afirman que para que un flagelo sea propulsado por un movimiento helicoidal, es necesario que se aplique sobre él un par de fuerzas externas para evitar que la hélice gire libremente. Una fuerza es proporcionada por la asociación del cuerpo y el flagelo y la segunda es proporcionada por la viscosidad del medio.

Holwill y Burge (1963) consideran el movimiento de un filamento de radio d y longitud de onda λ ($\lambda > d$) que se mueve a una velocidad constante a través de un medio viscoso.

Suponen que tanto el cuerpo como los flagelos tienen la forma helicoidal y por lo tanto se obtendrán expresiones similares para las fuerzas propulsoras o resistencia al medio para el cuerpo de la bacteria y los flagelos.

Consideran un filamento que ejecuta ondas helicoidales. Sean v_n y v_t la velocidad normal y tangencial al elemento δs respectivamente y las fuerzas propulsoras ejercidas por el elemento en la dirección normal y tangencial $v_n C_n \delta s$ y $v_t C_t \delta s$, en donde C_n y C_t son las constantes de fricción en la dirección normal y tangencial.

Considerando que el medio ofrece resistencia a estos desplazamientos produciendo las reacciones δN y δT en donde $\delta N = v_n C_n \delta s$ y $\delta T = v_t C_t \delta s$ y que Θ es el ángulo de inclinación de la hélice, entonces la expresión para la fuerza propulsora ejercida por el elemento δs en la dirección del eje será: (Ver Fig. 3.3.1)

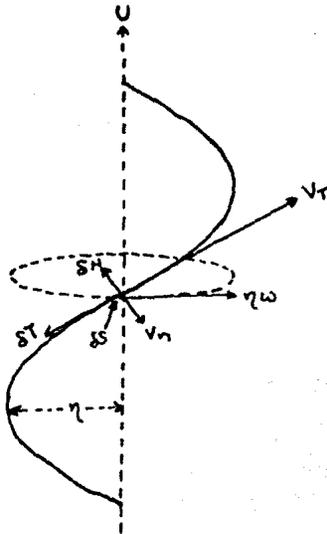


Fig. 3.3.1

Parámetros y componentes de fuerzas y velocidades que describen el movimiento helicoidal progresivo de un filamento.

(Holwill & Burge, 1963)

$$\delta F = \delta N_x + \delta T_x \quad \dots (3.3.2)$$

que también se puede escribir:

$$\delta F = (C_N V_N \sin \theta - C_T V_T \cos \theta) \delta S \quad \dots (3.3.3)$$

y considerando m longitudes de onda a lo largo del flagelo, la fuerza propulsora ejercida por el filamento es:

$$F = m \lambda \sin \theta (C_N V_N \sin \theta - C_T V_T \cos \theta) \quad \dots (3.3.4)$$

en donde $dS = dx \sin \theta$

Como cada elemento que se mueve en la dirección x con velocidad \vec{V} tiene dos componentes para la velocidad: u en la dirección del eje y $\eta \omega$ perpendicular a ésta, se obtiene:

$$V_T = u \cos \theta + \eta \omega \sin \theta$$

... (3.3.5)

$$V_N = u \sin \theta + \eta \omega \cos \theta$$

Sustituyendo (3.3.5) en (3.3.4) nos queda:

$$F = m \lambda \sec \theta \left[\frac{1}{2} \gamma \omega \sin 2\theta (C_N - C_T) - u (C_N \sin^2 \theta + C_T \cos^2 \theta) \right] \dots (3.3.6)$$

en donde γ es el radio de la hélice.

Hancock (1953) demostró que para cilindros largos:

$$C_N = 2C_T \dots (3.3.7)$$

Utilizando las ecuaciones (3.3.6) y (3.3.7) se obtiene la ecuación general para un sistema compuesto por un cuerpo en forma helicoidal y n flagelos helicoidales:

$$m_B \lambda_B \sec \theta \left[\frac{1}{2} \gamma \omega \sin 2\theta (C_N - C_T) - u (C_N \sin^2 \theta + C_T \cos^2 \theta) \right]_B + n_F m_F \lambda_F \sec \theta_F \left[C_T \gamma \omega \sin 2\theta - u (3 - \cos 2\theta) \right]_F = 0 \dots (3.3.8)$$

en donde los subíndices B y F se refieren al cuerpo y a los flagelos respectivamente y n es el número de manojos de flagelos.

Utilizando la ecuación (3.3.8) se discuten las diferentes posibilidades de propulsión, obteniendo diferentes expresiones para las velocidades de propulsión.

El primer caso considerado por Holwill y Burge fue el de un cuerpo inerte y manojos de flagelos activos. En el caso de un cuerpo inerte la ecuación (3.3.6) se reduce a $-m_B \lambda_B (C_T)_B u$

y considerando que se trata de un cuerpo esférico, se obtiene la siguiente ecuación para la relación entre la velocidad de propulsión u y la velocidad de propagación de una onda helicoidal $[v_w]_F$ a lo largo del flagelo:

$$\frac{u}{[v_w]_F} = \frac{\eta^2 k^2}{1 + 2\eta^2 k^2 + 2n \frac{(C_T)_c}{(C_T)_f} \frac{(1 + \eta^2 k^2)^{1/2}}{nm\lambda}} \quad \dots (3.3.9)$$

Sustituyendo los valores de C_T para el cuerpo de la bacteria y para el filamento se puede reescribir la ecuación anterior de la siguiente manera:

$$\frac{u}{[v_w]_F} = \frac{\eta^2 k^2}{1 + 2\eta^2 k^2 - (1 + \eta^2 k^2)^{1/2} - \left[\ln \left(\frac{d}{2\lambda} \right) + \frac{1}{2} \right] \frac{3r_0}{nm\lambda}} \quad \dots (3.3.10)$$

en donde

$$C_T = \frac{-2\pi\mu}{\ln \left(\frac{d}{2\lambda} \right) + \frac{1}{2}} \quad \dots (3.3.11)$$

que es la expresión obtenida por Gray y Hancock (1955) cuando un cilindro largo y delgado de radio d se deforma en sinusoides regular de longitud de onda λ .

De la ecuación (3.3.10) se obtiene que u no puede ser mayor que $\frac{1}{2} v_w$.

El siguiente caso que consideraron fue el de un cuerpo inerte y flagelos activos. Aquí siguieron el mismo análisis que utilizaron para el caso anterior con la diferencia de que n se define como el número total de flagelos activos.

Para el caso de un cuerpo activo y flagelos inertes obtuvieron la siguiente expresión para un sistema propulsado por

movimientos helicoidales del cuerpo:

$$\begin{aligned} \frac{u}{[V_\omega]_B} \left\{ \left[m\lambda \sec\theta (C_N \Delta u^2 \theta + C_T \cos^2 \theta) \right]_B + \right. \\ \left. + \left[\frac{1}{2} C_T \eta m\lambda \sec\theta (3 - \cos 2\theta) \right]_F \right\} - \\ - \left[\frac{1}{2} \eta m\lambda \sec\theta C_T \eta_k \sin 2\theta \right]_F \frac{[V_\omega]_F}{[V_\omega]_B} \\ - \left[\frac{1}{2} m\lambda \sec\theta \eta_k \sin 2\theta (C_N - C_T) \right]_B = 0 \end{aligned} \quad \dots (3.3.12)$$

Holwill y Burge obtuvieron también expresiones para la potencia de los diferentes sistemas considerados con el propósito de comparar los valores de eficiencia en cada caso.

La potencia δP de un filamento δs a través del cual pasa una onda helicoidal de desplazamiento es:

$$\delta P = (C_N V_N^2 + C_T V_T^2) \delta s \quad \dots (3.3.13)$$

Integrando y sustituyendo el valor de C_N por $2C_T$ (para un filamento largo), la potencia a lo largo de un filamento de longitud L es:

$$P = \frac{C_T V_\omega^2 L}{1 + \eta^2 k^2} \left[\frac{u^2}{V_\omega^2} (1 + 2\eta^2 k^2) - \frac{2u}{V_\omega} \eta^2 k^2 + \eta^2 k^2 (2 + \eta^2 k^2) \right] \quad \dots (3.3.14)$$

Para un filamento helicoidal aislado con amplitudes pequeñas la ecuación anterior se puede reducir a:

$$P = 2C_T V_\omega^2 \eta^2 k^2 L \quad \dots (3.3.15)$$

Carlson (Holwill & Burge , 1963) obtuvo la siguiente ecuación para la potencia media desarrollada por ciclo de una onda sinusoidal a lo largo del filamento L:

$$P = \frac{2 C_T V_\omega^2 L}{\pi [1 + \eta^2 k^2]^{1/2}} \left\{ 2 E(k) [1 + \eta^2 k^2] \left[\frac{u^2}{V_\omega^2} - \frac{u}{V_\omega} + \frac{1}{3} (2 + \eta^2 k^2) \right] - K(k) \left[\left(\frac{u^2}{V_\omega^2} - 1 \right)^2 + \frac{1}{3} (1 + \eta^2 k^2) \right] \right\} \dots (3.3.16)$$

en donde :

$$K = \frac{\eta^2 k^2}{1 + 2\eta^2 k^2}$$

La ecuación anterior para ηk pequeños se reduce a

$$P = C_T V_\omega^2 \eta^2 k^2 L \dots (3.3.17)$$

que es la mitad de la potencia desarrollada por una onda helicoidal (3.3.15).

Holwill y Burge aplicaron las ecuación hidrodinámicas que encontraron al movimiento de las bacterias flageladas para el caso de un cuerpo inerte y un manojito de flagelos activos con el fin de analizar como varía la velocidad de propulsión con el incremento de ηk . En la figura 3.3.2 se observa una gráfica de $u/[V_\omega]_F$ vs ηk .

El resultado es que la velocidad de propulsión disminuye con el tamaño del cuerpo y aumenta con el incremento de ηk .

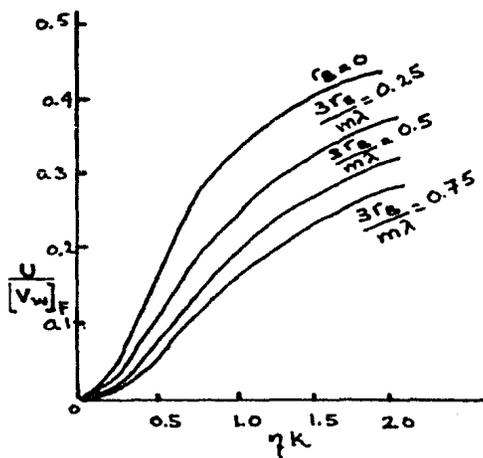


Fig. 3.3.2

Dependencia para un manjo de flagelos activos del cociente $u/[v_w]_F$ en ηk para diferentes valores de la viscosidad. ($d/\lambda = 0.06$)

(Holwill & Burge, 1963)

Haciendo una gráfica (ver Fig. 3.3.3) de $u/[v_w]_F$ vs n (número de flagelos), se observa que u aumenta gradualmente al aumentar el número de flagelos y que tiende a una asíntota para $n > 10$.

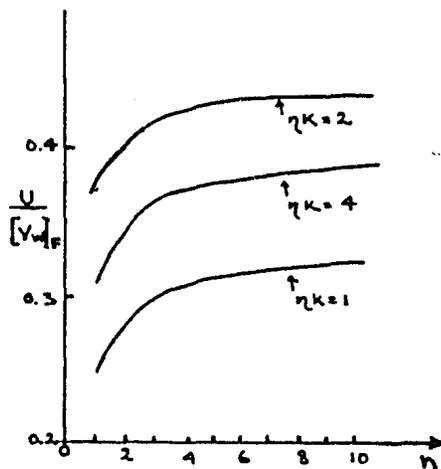


Fig. 3.3.3

Variación con el número de manjos de flagelos activos del cociente $u/[v_w]_F$ para diferentes valores de ($3r_B/m\lambda = 0.25$, $d/\lambda = 0.06$)

(Holwill & Burge, 1963)

Hicieron el mismo análisis para el caso del cuerpo inerte y flagelos individuales activos y encontraron que el incremento de $u/[\nu\omega]_f$ al aumentar el número de flagelos no es muy grande.

El siguiente caso considerado fue el de cuerpo activo y flagelos inertes. Suponiendo que el cuerpo tiene forma helicoidal el valor máximo del radio de la hélice es el radio del cuerpo. Como se vio, el valor máximo de la velocidad de propulsión para un sistema helicoidal aislado es de $\frac{1}{2} V_w$. Entonces, si la frecuencia de rotación del cuerpo es de 10 ciclos/s, la $u_{\max} = 1.25 \mu/s$ para $\lambda = 2.5$ (se consideran valores entre 2.5μ y 0.5μ para la longitud de onda λ del cuerpo de la bacteria). Se encontró que en este caso de flagelos pasivos que son arrastrados por el fluido que la velocidad de propulsión disminuye al aumentar el número de flagelos. Así también aumenta la resistencia al medio al aumentar el número de flagelos.

Se concluye de estos análisis que las velocidades de propulsión que se obtuvieron en los diferentes casos sólo son comparables con las velocidades observadas experimentalmente si se considera que las bacterias se mueven debido al movimiento ya sea de sus flagelos individuales o por manojos de flagelos.

Con este criterio se graficaron (Fig. 3.3.4) los valores de P/V_w^2 vs η^k en donde se observa que para un cierto

valor de ηk , la potencia que se necesita para mantener esa V_W es el doble para un manojito que la necesaria para un sólo flagelo.

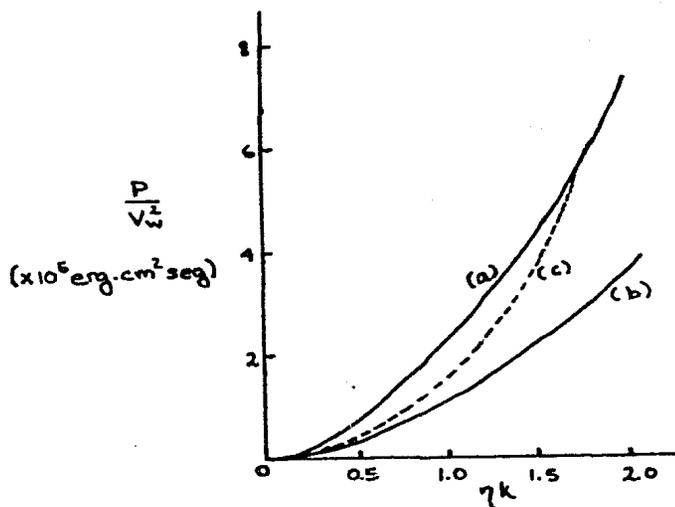


Fig. 3.3.4

Variación del cociente de P/V_W^2 con ηk para a) un manojito de flagelos que propaga ondas helicoidales ; b) un sólo flagelo propagando ondas helicoidales y c) un manojito propagando ondas sinusoidales. (Holwill & Burge, 1963).

Se compararon los valores de P/V_W^2 en función de ηk para una onda helicoidal con valores del cociente P/V_W^2 obtenidos en el caso hipotético en que las bacterias sean propulsadas por un manojito de flagelos que ejecutan ondas sinusoidales. El resultado es que la velocidad producida por una onda helicoidal

con una cierta V_w es mayor que la obtenida para una onda sinusoidal. Por lo tanto, la eficiencia de la propulsión por una onda helicoidal es mayor que la obtenida para una onda sinusoidal en términos de la velocidad proporcionada a la bacteria por unidad de potencia.

Graficando (Fig. 3.3.5) U^2/P vs ηk se observa que la potencia necesaria para la propulsión de una bacteria con un sólo flagelo activo es menor que la potencia utilizada para un manojito de flagelos.

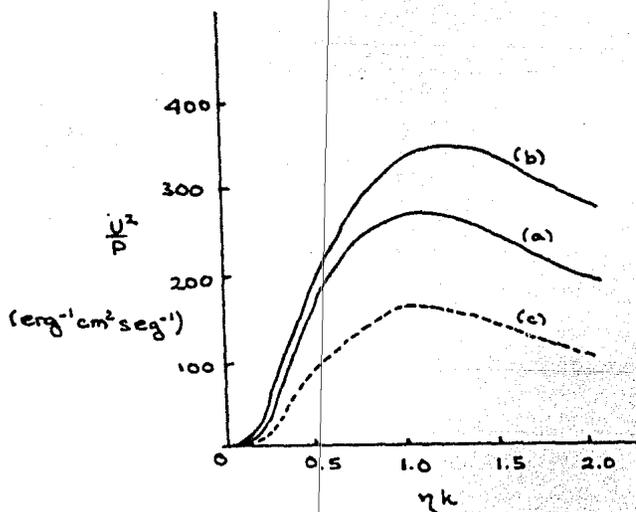


Fig. 3.3.5

Variación del cociente u^2/P con ηk para a) un sólo manojito con ondas helicoidales; b) un solo flagelo con ondas helicoidales y c) un sólo manojito con ondas sinusoidales.
(Holwill & Burge, 1963)

Holwill y Burge concluyen que las velocidades de propulsión para bacterias con manojos de flagelos activos o con flagelos individuales activos se acercan a los valores observados experimentalmente. Las velocidades que se obtienen para cuerpos activos y flagelos pasivos son demasiado pequeños.

Demostraron que la velocidad de propulsión decrece al aumentar el cociente $\left[v_{W F} \right] / \left[v_{W B} \right]$. En la práctica se observa que el valor está entre tres y cuatro por lo que se concluye que es imposible la propulsión de la bacteria por movimientos activos del cuerpo.

Si la bacteria tiene varios flagelos, estos se agrupan para formar un manajo y se mueven al unísono. Cuando se han observado las bacterias con películas de alta velocidad, los manojos presentan un movimiento helicoidal (Berg & Anderson, 1973). Se han presentado dos interpretaciones fundamentales para explicar esta evidencia. La primera es la que presentan algunos autores como Lowy y Spencer (1968) que pensaron que cada filamento propaga una onda helicoidal. La segunda fue introducida por Berg y Anderson (1973) y Silverman y Simon (1974) y establece que cada filamento gira alrededor de su eje.

En el siguiente capítulo se discutirán estas dos posibilidades.

CAPITULO IV

EL MOVIMIENTO DE LAS BACTERIAS COMO RESULTADO DEL MOVIMIENTO GIRATORIO DE SUS FLAGELOS

4.1 Evidencia de que los flagelos giran

A principios de la década de los setenta continuaba la discusión acerca de como se movían las bacterias (Ver Sección 1.4). Se sabía que los flagelos eran responsables del movimiento, pero se desconocía la naturaleza del movimiento de los flagelos. Existían dos hipótesis fundamentales. La primera hipótesis proponía que los flagelos están unidos rígidamente a la pared celular y que estos impulsan a la bacteria por el medio debido a la propagación de ondas de contracción que viajan a lo largo del flagelo desde la base hasta la punta; esta hipótesis fue apoyada por varios autores como: Klug (1968), Harris (1974) y Calladine (1974). La segunda hipótesis fue apoyada por Berg y Anderson (1973), Silverman y Simon (1974) y Macnab y Koshland (1974) en donde se consideraba al flagelo como una hélice rígida, que atraviesa la pared celular y que gira sobre su propio eje impulsando a la bacteria.

Se ha visto que el filamento está compuesto de flagelina que es una proteína que carece de actividad enzimática y por

y por lo tanto los flagelos por si s3los son incapaces de moverse como respuesta al medio.

Los filamentos no poseen los medios para convertir energ3a qu3mica en energ3a mec3nica. Sin embargo, cada segmento del filamento tiene que realizar un trabajo al desplazarse por el medio viscoso. Por esta raz3n, como se vio en la secci3n 1.4, Klug (1968), Lowy y Spencer (1968) propusieron la propagaci3n de ondas desde la base hasta la punta, debido a cambios en la orientaci3n relativo o en la forma de las subunidades de flagelina. Berg (1973) opina que las interacciones entre las mol3culas de flagelina son fundamentalmente el3sticas y que estas ondas se amortiguar3an debido a la viscosidad del medio. Concluye que las bacterias se mueven porque los flagelos, que tienen la forma de una h3lice r3gida, giran. Berg y Anderson (1973) encontraron que cuando una bacteria tiene varios flagelos, los filamentos forman un manojo y giran juntos. Cuando se observan las bacterias con una pel3cula de alta velocidad, los manojos parecen estar girando formando una h3lice. La pregunta que surge es si el manojo de flagelos giran como una unidad (Mussill & Jarosch, 1972) o si cada flagelo gira en forma independiente. El problema resulta cuando se acepta la hip3tesis de que cada flagelo gira en forma independiente, puesto que es l3gico suponer que los flagelos acabar3an por enredarse entre s3. La soluci3n para que

no se enreden es que sean filamentos rígidos, todos con la misma forma. Además, para una bacteria como E. coli que posee muchos flagelos localizados en diferentes puntos de su cuerpo, es difícil pensar que el manojó de flagelos gire como una unidad.

Se propone que el cuerpo basal de cada flagelo puede funcionar como un motor electrostático que hace girar el flagelo. Estas ideas no fueron aceptadas en un principio porque no se conocía ningún movimiento de este tipo en Biología y también faltaba la evidencia experimental. Al siguiente año, Silverman y Simon (1974) reportaron los resultados de un experimento que comprueba que los flagelos giran. Utilizaron la mutante "polyhook" de E. coli que tiene un gancho muy largo y no tiene filamento. Cuando se agregaron anticuerpos antiganchos a la solución que contenía a las bacterias, las bacterias formaron parejas unidas por sus ganchos y a veces se quedaban adheridos al cubreobjetos. En el primer caso, los dos cuerpos giraban en sentido contrario y en el segundo todo el cuerpo giraba. Berg (1973) opinó que este hecho solo se podía explicar si los ganchos son operados por un motor rotatorio y si los anticuerpos unen un gancho de una célula con uno o más ganchos de otra célula. Este descubrimiento abrió nuevas líneas de investigación.

Hotani (1979) realizó un estudio cuantitativo de ciertas propiedades dinámicas de los flagelos como la rotación. Su mérito principal es que fue el primero en obtener imágenes en movimiento de un solo flagelo. Para este propósito utilizó una cámara de video ultrasensitiva y después transfirió las imágenes del videotape a una película de 16 mm y analizó cuadro por cuadro. Los filamentos se adhieren a una superficie de vidrio, en este caso el cubreobjetos, si el vidrio recibe un cierto tratamiento. Consiguió un flujo constante utilizando una solución viscosa de metilcelulosa. Cuando la muestra se sometía a un flujo viscoso, cada filamento giraba alrededor de su punto de adherencia hasta alinearse con la dirección del flujo.y entonces comenzaba a girar alrededor del eje de la hélice.

4.2 Propulsión por hélices

Si se acepta la hipótesis de que la bacteria se desplaza por el medio propulsado por un manajo de flagelos semi-rígidos en forma helicoidal que está girando, en donde la torca es generada en la base del flagelo, necesariamente el cuerpo de la bacteria debe girar también en sentido contrario para equilibrar la torca de los flagelos (Macnab, 1977). Los datos experimentales han mostrado que el manajo de flagelos

gira alrededor de su eje central con una velocidad angular de 50 Hz y el cuerpo gira en sentido contrario al manojó con una velocidad angular de 10 Hz.

A continuación se presenta un análisis de la propulsión de una bacteria por filamentos helicoidales semi-rígidos. Este análisis fue llevado a cabo por Schreiner (1971), en el cual se encuentran las fuerzas y los momentos sobre una hélice giratoria debido a la resistencia del medio a bajo número de Reynolds, con el propósito de echar algo de luz sobre las posibilidades y las características de este tipo de movimiento.

Primero, se analizarán las fuerzas y los momentos sobre una hélice girando. Se tiene una hélice de un cilindro circular de radio R con un ángulo de inclinación Θ respecto al eje (Fig. 4.2.1), que viaja con una velocidad U . El radio del flagelo es r y la longitud de la curva es L . R , Θ y r se consideran constantes. La hélice gira alrededor del eje con una velocidad angular ω_1 , y el flagelo gira alrededor de su propio eje con una velocidad angular ω_2 .

La velocidad de un elemento δl del filamento es:

$$\vec{v} = \omega_1 R + U \quad \dots (4.2.1)$$

en donde \hat{i} , \hat{j} y \hat{k} son vectores unitarios en las direcciones radial, tangencial y axial respectivamente, relativos al cilindro de la hélice.

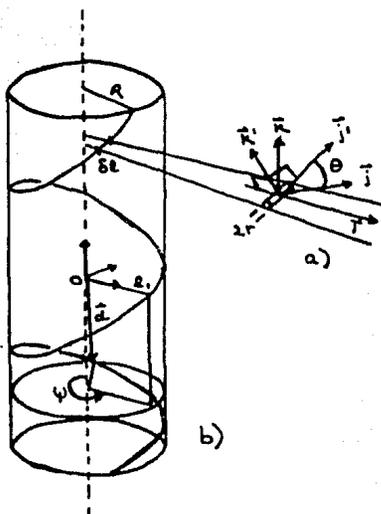


Fig. 4.2.1 Dibujo de la hélice, con las notaciones utilizadas para evaluar las fuerzas y las torcas sobre el elemento, (a) y sobre la hélice (b). (Schreiner, 1971).

La ecuación (4.2.1) se puede escribir en coordenadas cilíndricas de la siguiente manera:

$$\vec{V} = (\omega, R \cos \theta + U \sin \theta) \hat{j}' - (\omega, R \sin \theta - U \cos \theta) \hat{k}' \dots (4.2.2.)$$

Ahora, si consideramos los vectores unitarios \hat{j}' y \hat{k}' en un nuevo sistema de coordenadas rotado un ángulo θ alrededor del eje \hat{i} , se obtiene que \hat{j}' apunta en la dirección del elemento δl y \hat{k}' es normal a éste, entonces, la ecuación (4.2.2) se puede escribir:

$$\vec{v} = v' \hat{j}' + \omega' \hat{k}' \quad \dots (4.2.3)$$

Además, el elemento δl tiene una rotación que es la suma de la rotación del cuerpo rígido y la rotación del filamento mismo, es decir:

$$\begin{aligned} \vec{\omega} &= \vec{\omega}_1 + \vec{\omega}_2 = \omega_1 \hat{k} + \omega_2 \hat{j}' \\ &= (\omega_1 \sin \theta + \omega_2) \hat{j}' + \omega_1 \cos \theta \hat{k}' \quad \dots (4.2.4) \end{aligned}$$

Los coeficientes de fricción por unidad de longitud para el movimiento a lo largo y normal al eje del elemento se denotan como C_T y C_N respectivamente y los podemos relacionar como $C_T = \gamma C_N$. Hancock (1953) obtuvo un valor de $\gamma = 1/2$ para cilindros rectos e infinitos en un fluido sin fronteras, este valor se toma como una cota inferior y los valores C_T y C_N se consideran constantes a lo largo de la hélice.

La fuerza sobre el elemento de longitud δl debido a su translación expresada por la ecuación (4.2.3) a través del líquido que lo rodea es:

$$\delta \vec{F} = -\delta l (C_T v' \hat{j}' + C_N \omega' \hat{k}') = -C_N \delta l \{ P_1 \hat{j}' - P_2 \hat{k}' \} \quad \dots (4.2.5)$$

en donde

$$P_1 = \omega_1 R (\sin^2 \theta + \gamma \cos^2 \theta) - U \sin \theta \cos \theta (1 - \gamma)$$

$$P_2 = \omega_2 R \sin \theta \cos \theta (1 - \gamma) - U (\cos^2 \theta + \gamma \sin^2 \theta)$$

La torca sobre el elemento δl debido a la rotación ω de la ecuación (4.2.4) es:

$$\delta \vec{M}_t = -\delta l \left\{ \alpha r^2 (\omega_1 \sin \theta + \omega_2) \hat{j}' + \beta r^2 \omega \cos \theta \hat{k}' \right\} \quad \dots (4.2.6)$$

en donde α y β son los coeficientes de fricción para el movimiento de la componente j' y la componente k' respectivamente.

El elemento de fuerza (4.2.5) da un elemento de torca en un punto del eje de la hélice:

$$|\delta \vec{M}_t| = |d_x \vec{\delta F}| \quad \dots (4.2.7)$$

en donde $|d_x|$ es la distancia entre el elemento y el punto sobre el eje.

Si consideramos un segmento de la hélice entre el punto inicial p_1 y un elemento δl que está a una distancia l_1 del centro de la hélice O (ver Fig. 4.2.1), el ángulo descrito desde p_1 hasta l_1 es:

$$\phi_1 = \phi_0 + \frac{l_1 \cos \theta}{R}$$

y de la misma manera el ángulo descrito hasta un elemento al punto l está dado por:

$$\phi = \phi_0 + \frac{l \cos \theta}{R}$$

Entonces, el ángulo recorrido entre estos dos puntos será:

$$\psi = \phi_1 - \phi = \frac{l_1 - l}{R} \cos \Theta \quad \dots (4.2.8)$$

El radio vector \vec{d} del punto 1 con respecto al punto 0 sobre el eje de la hélice sobre la normal al punto 1 es:

$$\vec{d} = -R [-\cos \psi \hat{i}_1 + \sin \psi \hat{j}_1 + \psi \tan \Theta \hat{k}_1] \quad \dots (4.2.9)$$

en donde $[i_1, j_1, k_1]$ es un sistema de coordenadas sobre el eje paralelo al sistema $[i, j, k]$ en el punto l_1 .

En este sistema la fuerza (4.2.5) será:

$$d\vec{F} = \frac{C_N R}{\cos \Theta} d\psi \left\{ P_1 \sin \psi \hat{i}_1 + P_1 \cos \psi \hat{j}_1 - P_2 \hat{k}_1 \right\} \quad \dots (4.2.10)$$

en donde se ha utilizado la ecuación (4.2.8).

Combinando (4.2.7), (4.2.9) y (4.2.10) se obtiene la torca en el punto 0 debido a la fuerza $d\vec{F}$

$$d\vec{M}_1 = \frac{C_N R^2}{\cos \Theta} d\psi \left\{ \left[P_1 \tan \psi \cos \psi + P_2 \sin \psi \right] \hat{i}_1 - \left[P_1 \tan \Theta \psi \sin \psi - P_2 \cos \psi \right] \hat{j}_1 + P_1 \hat{k}_1 \right\} \quad \dots (4.2.11)$$

Como R , Θ , γ y C_N se consideran constantes a lo largo de la hélice (4.2.10) y (4.2.11) se pueden integrar y obtener la fuerza en el punto p_1 de la hélice y su contribución a la torca

$$\vec{F}_1 = \frac{C_D R}{\cos \theta} \left\{ - \left[1 - \cos \psi_0 \right] P_1 \hat{i}_1 - \sin \psi_0 P_1 \hat{j}_1 + \psi_0 P_2 \hat{k}_1 \right\}$$

... (4.2.12)

y

$$\vec{M}_1 = - \frac{C_D R}{\cos \theta} \left\{ \left[P_1 \tan \theta \psi_0 \sin \psi_0 - (P_1 \tan \theta - P_2)(1 - \cos \psi_0) \right] \hat{i}_1 \right. \\ \left. + \left[P_1 \tan \theta \psi_0 \cos \psi_0 - (P_1 \tan \theta - P_2) \sin \psi_0 \right] \hat{j}_1 + P_1 \psi_0 \hat{k}_1 \right\}$$

... (4.2.13)

en donde $\frac{\ell_1 \cos \theta}{R} = \psi_0$

En el sistema de coordenadas $[\hat{i}_1, \hat{j}_1, \hat{k}_1]$ en O la torca (4.2.6) debido a la rotación ω de (4.2.4) es:

$$\delta \vec{M}_t = - \delta \ell \left\{ \alpha r^2 (\omega_1 \sin \theta + \omega_2) \hat{j}'_1 + \beta r^2 \omega_1 \cos \theta \hat{k}'_1 \right\} \\ = - r^2 \delta \ell \left\{ T_1 \hat{j}_1 + T_2 \hat{k}_1 \right\} \\ = - r^2 \delta \ell \left\{ T_1 \sin \psi \hat{i}_1 + T_1 \cos \psi \hat{j}_1 + T_2 \hat{k}_1 \right\}$$

en donde

$$T_1 = (\alpha - \beta) \omega_1 \sin \theta \cos \theta + \alpha \omega_2 \cos \theta$$

y

$$T_2 = \omega_1 (\alpha \sin^2 \theta + \beta \cos^2 \theta) + \alpha \omega_2 \sin \theta$$

Utilizando (4.2.8) se integra para toda la hélice hasta el punto l_1 para encontrar la torca en el punto O debido a la velocidad angular ω_2 del filamento girando alrededor de su propio eje en esta parte de la hélice

$$\vec{M}_{t_1} = -\frac{Rr^2}{\cos\theta} [1 - \cos\psi_0] T_1 \hat{i}_1 - \frac{Rr^2}{\cos\theta} \sin\psi_0 T_1 \hat{j}_1 - r^2 l_1 T_2 \hat{k}_1 \quad \dots (4.2.14)$$

Si $\psi_L = \frac{L \cos\theta}{R}$ en donde L es la longitud de la curva, tenemos de la ecuación (4.2.12) que la fuerza total sobre la hélice es:

$$\vec{F} = C_N L \left\{ -\frac{1 - \cos\psi_L}{\psi_L} P_1 \hat{i}_L - \frac{\sin\psi_L}{\psi_L} P_1 \hat{j}_L + P_2 \hat{k}_L \right\} \quad \dots (4.2.15)$$

en donde $[i_L, j_L, k_L]$ es el sistema $[i_1, j_1, k_1]$ en el punto p_2 . De (4.2.13) y (4.2.14) la torca en este punto será:

$$\begin{aligned} \vec{M}_2 = & -\left\{ C_N R L [P_1 \tan\theta \sin\psi_L - (P_1 \tan\theta - P_2) \frac{1 - \cos\psi_L}{\psi_L} \right. \\ & + r^2 L \frac{1 - \cos\psi_L}{\psi_L} T_1 \left. \right\} \hat{i}_L - \left\{ C_N R L [P_1 \tan\theta \cos\psi_L \right. \\ & - (P_1 \tan\theta - P_2) \frac{\sin\psi_L}{\psi_L} + r^2 L \frac{\sin\psi_L}{\psi_L} T_1 \left. \right\} \hat{j}_L \\ & - \left\{ C_N R L P_1 + r^2 L T_2 \right\} \hat{k}_L \end{aligned}$$

... (4.2.16)

Si existe un número entero de vueltas sobre la hélice

$$\psi_L = \frac{L \cos \Theta}{R} = 2\pi k \text{ y las ecuaciones (4.2.15) y (4.2.16)}$$

se reduce a:

$$\vec{F} = C_N L P_2 \hat{k}_L \quad \dots (4.2.17)$$

y

$$\vec{M} = -C_N R L P_1 \tan \Theta \hat{j}_L - (C_N R L P_1 + r^2 L T_2) \hat{k}_L \quad \dots (4.2.18)$$

respectivamente. La suma de las fuerzas externas y la suma de los momentos externos debe ser cero sobre un cuerpo que se mueve a velocidad constante. Debido a la componente j_L en (4.2.18), las ecuaciones (4.2.17) y (4.2.18) sólo pueden ser cero si P_1 , P_2 y T_2 valen cero. Ahora, $P_1 = P_2 = 0$ implicaría que $\chi = 0$, pero se había considerado que $\chi = 1/2$ era una cota inferior, por lo cual se llega a una contradicción. Entonces, la torca del flagelo debe ser balanceada por el cuerpo de la bacteria como propuso Taylor (1952). Además, se puede considerar que la bacteria tiene varios flagelos, que pueden balancear la torca.

Como la torca debido a ω_2 puede ser despreciada porque $r^2 \ll R^2$, se concluye que es imposible que la torca debido a ω_2 se pueda balancear por la torca debido a ω_1 .

Para continuar este análisis se considerará una bacteria con un cuerpo esférico y n flagelos helicoidales y paralelos entre sí y para simplificar el problema se hará el cálculo para hélices con un número entero de vueltas.

También se supone que los flagelos tienen la misma forma, aunque algunos pueden ser de mano izquierda y los otros de mano derecha con su correspondiente sentido de rotación, o sea

$$\omega_{i,i} = \pm \omega_i \quad \text{en donde} \quad \theta_i = \frac{\pi}{2} \pm \left(\theta - \frac{\pi}{2} \right)$$

esto daría una diferencia de fase de $\pi - 2\theta$ entre una hélice derecha y una izquierda.

Para un número de Reynolds bajo, la fuerza de arrastre en el cuerpo sería aproximadamente $DU = 6\pi\mu AU$ en donde A es el radio del cuerpo, μ es el coeficiente de viscosidad del líquido y si existe un balance de fuerzas, entonces

$$\sum_n \vec{F} - DU \hat{k}_L = 0 \quad \dots (4.2.19)$$

Como $\psi_L = 2\kappa\pi$ solo vamos a considerar la componente k . Utilizando las ecuaciones (4.2.5) y (4.2.7), la ecuación (4.2.19) queda :

$$\begin{aligned} \sum_n \left[C_N L \left\{ \omega_{i,i} R \sin \theta_i \cos \theta_i (1-\gamma) - U (\cos^2 \theta_i + \gamma \sin^2 \theta_i) \right\} \right] - DU \\ = n C_N L \left[\omega_i R \sin \theta \cos \theta (1-\gamma) \right. \\ \left. - U (\cos^2 \theta + \gamma \sin^2 \theta) \right] - DU = n C_N L P_2 - DU = 0 \end{aligned}$$

$$\dots (4.2.20)$$

en donde : $B = \frac{D}{nC_{NL}}$ y se obtiene que:

$$\omega_i = \frac{U}{R} \frac{1}{1-\gamma} \left[(B+\gamma) \tan \theta + (B+1) \frac{1}{\tan \theta} \right] \quad \dots (4.2.21)$$

Considerando que la bacteria se mueve a velocidad constante, la suma de las fuerzas y torcas externas sobre el organismo debe ser cero, por lo que la torca axial sobre la bacteria debe estar equilibrada ya sea porque la suma de todas las torcas de las hélices es cero ó porque la cabeza gira.

Suponiendo que la suma de todas las torcas sobre las hélices es cero, y considerando solo la componente k de la ecuación (4.2.18) se obtiene para n hélices:

$$\sum_n \left\{ C_N R L \left[\omega_i R (\sin^2 \theta_i + \gamma \cos^2 \theta_i) - U \sin \theta_i \cos \theta_i (1-\gamma) \right] \right\} = 0$$

Si m es el número de hélices de mano izquierda, la ecuación anterior queda:

$$C_N R L \left[(n-m) \left\{ \omega_i R (\sin^2 \theta + \gamma \cos^2 \theta) - U \sin \theta \cos \theta (1-\gamma) \right\} - m \left\{ \omega_i R (\sin^2 \theta + \gamma \cos^2 \theta) - U \sin \theta \cos \theta (1-\gamma) \right\} \right] = 0$$

considerando que las torcas sobre las m hélices son negativas ó :

$$(n-m)P_i = 0$$

Sustituyendo (4.2.5) en (4.2.21) se tiene:

$$P_i = U \frac{1}{1-\gamma} \left[(B+\gamma)\tan\theta + \gamma(B+1) \frac{1}{\tan\theta} \right] \neq 0 \quad \dots (4.2.22)$$

esto implica que $n=2m$, con m flagelos girando en cada dirección. Además, como j_L gira con la hélice, la componente transversal de la torca de la ecuación (4.2.18) sólo puede ser balanceada con una componente similar en otra hélice girando en el mismo sentido pero con una diferencia de fase π . Por lo tanto debe existir un número par de hélices en cada dirección para que se cancelen por parejas, o sea $m=2p$ implica que $n=4p$.

La potencia total del microorganismo sobre el medio que lo rodea es:

$$\frac{dW}{dt} = \left(\frac{dW}{dt} \right)_{\text{cuerpo}} + n \left(\frac{dW}{dt} \right)_{\text{hélice}} \quad \dots (4.2.23)$$

Cuando el cuerpo no está girando se puede considerar que la potencia necesaria para que las fuerzas externas lo impulsen por el medio con una velocidad U es:

$$\left(\frac{dW}{dt} \right)_c = DU^2 \quad \dots (4.2.24)$$

La potencia para toda la hélice se obtiene de las ecuaciones (4.2.1) y (4.2.5):

$$\left(\frac{dW}{dt}\right)_R = - \int_L \vec{v} \cdot \vec{\delta F} = C_N \int_L (\omega_1 R \hat{j} + U \hat{k}) \cdot (P_1 \hat{j} + P_2 \hat{k}) \delta \ell$$

$$= C_N L (\omega_1 R P_1 - U P_2) = C_N L R \omega_1 P_1 - \frac{1}{n} D U^2 \quad \dots (4.2.25)$$

en donde se ha utilizado el resultado obtenido por la ecuación (4.2.20).

Sustituyendo (4.2.25) en (4.2.24) y (4.2.23):

$$\frac{dW}{dt} = n C_N L R \omega_1 P_1$$

Sustituyendo los valores de ω_1 y P_1 de (4.2.21) y (4.2.22) y considerando que $B = \frac{D}{n C_N L}$ se obtiene:

$$\frac{dW}{dt} = D U^2 \frac{1}{B} \frac{1}{(1-\gamma)^2} \left[(B+\gamma)^2 \tan^2 \theta + (1+\gamma)(B+1)(B+\gamma) \right]$$

$$+ \gamma (B+1)^2 \frac{1}{\tan^2 \theta} \quad \dots (4.2.26)$$

De la ecuación (4.2.26) se observa que

$$\frac{dW}{dt} = D U^2 f(B, \gamma, \theta)$$

entonces para una potencia dada, la velocidad será máxima cuando $f(B, \gamma, \theta)$ sea mínima, o sea

$$\frac{1}{D U^2} \frac{dW}{dt} = \frac{1}{(1-\gamma)^2} \frac{1}{B} \left[(B+\gamma)^2 \tan^2 \theta + (1+\gamma)(B+1)(B+\gamma) \right]$$

$$+ \gamma (B+1)^2 \frac{1}{\tan^2 \theta} \quad \dots (4.2.27)$$

debe ser mínima. Para encontrar el valor óptimo del ángulo de inclinación :

$$\frac{\partial}{\partial \Theta} \left(\frac{1}{DU^2} \frac{dW}{dt} \right) = 0$$

y se obtiene

$$\Theta_0 = \arctan \left[\left(\frac{B+1}{B+\gamma} \sqrt{\gamma} \right)^{1/2} \right] \quad \dots (4.2.28)$$

Sustituyendo (4.2.28) en (4.2.27) se obtiene:

$$\frac{1}{E} = \frac{1}{DU^2} \frac{dW}{dt} = \frac{1}{B} (B+1)(B+\gamma)(1-\sqrt{\gamma})^{-2} \quad \dots (4.2.29)$$

De (4.2.29) se puede obtener el valor óptimo para $B = \frac{D}{nc_N L}$

$$\frac{\partial}{\partial B} \left(\frac{1}{DU^2} \frac{dW}{dt} \right) = 0 \quad \dots (4.2.30)$$

y se obtiene:

$$B_0 = \pm \sqrt{\gamma} \text{ pero como } \gamma = \frac{c_T}{c_N} \Rightarrow B = \sqrt{\gamma}$$

Sustituyendo en (4.2.28) el valor del ángulo de inclinación es:

$$\Theta_{00} = \frac{\pi}{4}$$

Como DU^2 es la potencia que se necesita para que una fuerza externa impulse el cuerpo por el medio con velocidad U , entonces

$$E = \left(\frac{1}{DU^2} \frac{dW}{dt} \right)^{-1}$$

es una medida de la eficiencia de las hélices para impulsar el microorganismo. Considerando que los flagelos funcionan

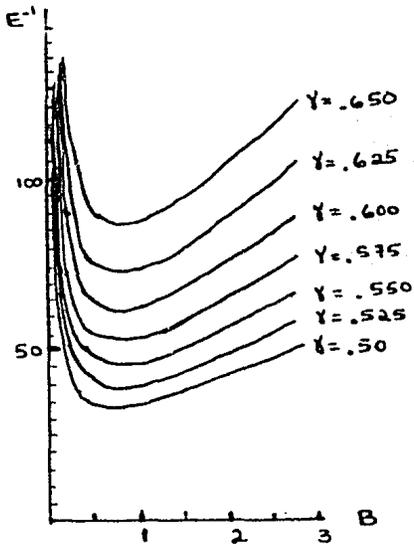


Fig. 4.2.2

La potencia adimensional $E^{-1} = (1/DU^2)(dw/dt)$ para un organismo con varios propulsores helicoidales como función de $B = D/nC_N L$ para varios valores de $\gamma = C_T/C_N$

(Schreiner, 1971)

Macnab (1977) obtuvo los siguientes parámetros para los flagelos de Salmonella:

	Normal	Rizada
paso	2.34 μm	0.88 μ
diámetro	0.42 μm	0.26 μ

con el valor óptimo para el ángulo dado por la ecuación (4.2.28) y suponiendo que el cuerpo no gira, entonces E^{-1}

está dada por la ecuación (4.2.29), en la figura (4.2.2) se grafica E^{-1}

como función de $B = D/nC_N L$ para algunos valores de

$$\gamma = C_T / C_N$$

Esto nos daría un ángulo Θ de inclinación de la hélice de -29° (forma normal) y de 43° (forma rizada). Ambos valores son inferiores en valor absoluto que el valor óptimo obtenido por Schreiner.

Si la suma de las torcas axiles no se cancela, el cuerpo necesariamente tiene que girar para que la torca del sistema cuerpo-flagelos sea cero. Este giro hace que los flagelos se entrelacen formando un manojo. (Macnab, 1977). Esto sucedería si los flagelos fueron lo suficientemente largos, de lo contrario es decir, si fueran cortos, el análisis anterior pierde su validez, debido a que los flagelos ya no se podrían considerar como filamentos paralelos, además, no se ha tomado en cuenta el efecto que la cercanía del cuerpo tendría en el flujo alrededor de las hélices. Por otro lado, falta analizar el caso particular de una bacteria propulsada por un sólo flagelo. En este caso, lo lógico sería suponer que la única forma de equilibrar la torca de la hélice es si el cuerpo gira.

Si la velocidad y rotación del cuerpo son V_c y ω_c respectivamente, la fuerza en la cabeza es equivalente a la fuerza de arrastre del medio:

$$F_c = -D V_c \quad \dots (4.2.31)$$

y la torca es

$$\zeta_c = T \omega_c \quad \dots (4.2.32)$$

en donde la fuerza de arrastre en una esfera que se desplaza en un fluido está dada por la ley de Stokes $D = 6\pi\mu A$ (Streeter, 1948) y la torca que se tendría que aplicar a la esfera para que gire es $\tau = -8\pi\mu A^3\omega$ (Lamb, 1932), en donde A es el radio del cuerpo.

Si \hat{i}_c , \hat{j}_c y \hat{k}_c son vectores unitarios en las direcciones radial, tangencial y axial relativos al cilindro de la hélice en un sistema de coordenadas con el origen en el centro del cuerpo y a una distancia s del eje de la hélice, entonces:

$$\vec{v}_c = \omega s \hat{j}_c + U \hat{k}_c = -\omega s \sin \phi_c \hat{i}_L + \omega s \cos \phi_c \hat{j}_L + U \hat{k}_L$$

en donde ϕ_c es el ángulo entre \hat{i}_L del extremo anterior de la hélice e \hat{i}_c . En el sistema $[\hat{i}_L, \hat{j}_L, \hat{k}_L]$ la fuerza en el cuerpo se obtiene de la ecuación (4.2.31) y es:

$$\vec{F}_H = D\omega s \sin \phi_c \hat{i}_L - D\omega s \cos \phi_c \hat{j}_L - DU \hat{k}_L \quad \dots (4.2.33)$$

Como la fuerza total en la bacteria debe ser cero, tenemos de (4.2.17) para la fuerza total de la hélice y de (4.2.33) que:

$$\vec{F}_{\text{total}} = D\omega s \sin \phi_c \hat{i}_L - D\omega s \cos \phi_c \hat{j}_L + (C_{rL} P_2 - DU) \hat{k}_L = 0$$

... (4.2.34)

si $s=0$, es decir, el centro del cuerpo está en el eje de la hélice, tenemos que ϕ_H es irrelevante, entonces:

$$C_N L P_2 = D U \quad \dots (4.2.35)$$

que equivale a la expresión (4.2.20) para la fuerza cuando $n=1$.

Esto permite que se puedan utilizar las mismas expresiones para ω_1 y P_1 de las ecuaciones (4.2.21) y (4.2.22) en donde $B=D/C_N L$.

Considerando la velocidad angular del filamento alrededor de sí mismo debe ser equivalente numéricamente a la velocidad angular propia del cuerpo, si \hat{k}'_c es la dirección de rotación propia del cuerpo entonces:

$$\hat{\omega}_c = \omega_1 \hat{k}_c + \omega_2 \hat{k}'_c$$

Schreiner (1971) basa esta suposición en el hecho de que no se conocían articulaciones giratorias en organismos en el momento en que realizó este análisis. Si \hat{k}'_c forma un ángulo λ con \hat{k}_c (ver Fig. 4.2.3) y \hat{k}'_c forma un ángulo μ con el plano j_L y k_L , entonces la torca del cuerpo utilizando la ecuación (4.2.32), se puede expresar:

$$\tau_c = -T\omega_c = -T(\omega_1 k_c + \omega_2 k'_c)$$

$$= T\omega_2 \sin \lambda \sin k_i L - T\omega_2 \sin \lambda \cos k_j L - T(\omega_1 + \omega_2 \cos \lambda) k_L$$

$$\dots (4.2.36)$$

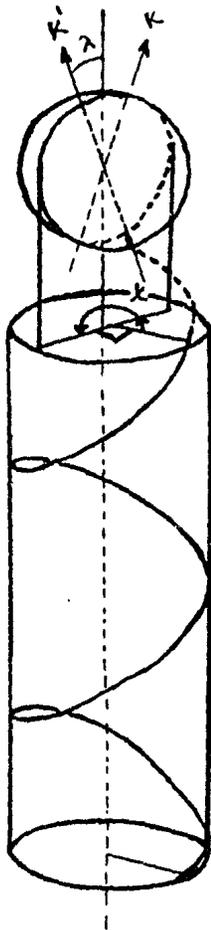


Fig. 4.2.3 Dibujo de un organismo con una cabeza esférica y un propulsor helicoidal. (Schreiner, 1971).

Como la torca total debe ser cero, de la expresión (4.2.18) y (4.2.36) y considerando que $r^2 \ll R^2$,

$$\vec{M}_{total} = T\omega_2 \sin \lambda \sin \alpha \hat{i}_L - [C_N R L P_i \tan \Theta + T\omega_2 \sin \lambda \cos \alpha] \hat{j}_L - [C_N R L P_i + T(\omega_1 + \omega_2 \cos \lambda)] \hat{k}_L = 0$$

Como la torca no debe tener componente en la dirección $\hat{i}_L \Rightarrow \alpha = 0 \text{ ó } \pi$, y

$$C_N R L P_i \tan \Theta \pm T\omega_2 \sin \lambda = 0 \quad \dots (4.2.37)$$

y como

$$\tan \lambda = \frac{\sin \lambda}{\cos \lambda}$$

$$\tan \lambda = \pm \frac{C_N R L P_i}{C_N R L P_i + T\omega_1} \tan \Theta \quad \dots (4.2.38)$$

en donde se utiliza el signo + cuando $\alpha = 0$.

La potencia desarrollada por la bacteria sobre el medio que lo rodea es

$$\frac{dW}{dt} = \left(\frac{dW}{dt} \right)_c + \left(\frac{dW}{dt} \right)_R \quad \dots (4.2.39)$$

De la ecuación (4.2.25) para la potencia desarrollada por una hélice y (4.2.37)

$$\left(\frac{dW}{dt} \right)_c = -DU^2 + C_N R L \omega_1 P_i = -DU^2 - T\omega_1 (\omega_1 + \omega_2 \cos \lambda) \quad \dots (4.2.40)$$

y

$$\left(\frac{dW}{dt}\right)_c = -\vec{F}_c \cdot \vec{U} - \vec{z}_c \cdot \vec{\omega}_c = DU^2 + T\vec{\omega}_c \cdot \vec{\omega}_c \quad \dots (4.2.41)$$

utilizando $\vec{F} = C_N L P_2 \hat{k}_L$ de la ecuación (4.2.17) y la ecuación (4.2.35) y (4.2.36) y considerando que $\theta = 0$ ó π , se tiene:

$$\vec{\omega}_c = \omega_1 \hat{k}_c + \omega_2 \hat{k}'_c = \pm \omega_2 \sin \lambda \hat{j}_L + (\omega_1 + \omega_2 \cos \lambda) \hat{k}_L$$

Sustituyendo en (4.2.41)

$$\left(\frac{dW}{dt}\right)_c = U^2 + T(\omega_1^2 + 2\omega_1 \omega_2 \cos \lambda + \omega_2^2) \quad \dots (4.2.42)$$

y sustituyendo (4.2.40) y (4.2.42) en (4.2.39)

$$\frac{dW}{dt} = T\omega_2 (\omega_2 + \omega_1 \cos \lambda) \quad \dots (4.2.43)$$

Utilizando (4.2.37) y (4.2.38), la ecuación (4.2.43) se puede escribir:

$$\frac{dW}{dt} = \frac{1}{T} C_N R L P_1 \left[(1 + \tan^2 \theta) C_N R L P_1 + T\omega_1 \right] \quad \dots (4.2.44)$$

Sustituyendo los valores de ω_1 y P_1 de (4.2.21) y (4.2.22) se obtiene:

$$\begin{aligned} \frac{dW}{dt} = DU^2 & \frac{1}{B} \frac{1}{(1-\gamma)^2} \left[(B+\gamma)^2 \tan^2 \theta + (1+\gamma)(B+1)(B+\gamma) \right. \\ & \left. + \gamma(B+1)^2 \frac{1}{\tan^2 \theta} \right] + DU^2 \frac{D}{T} R^2 (1 + \tan^2 \theta) \frac{1}{B^2} \frac{1}{(1-\gamma)^2} \left[(B+\gamma)^2 \tan^2 \theta + \right. \\ & \left. + 2\gamma(B+1)(B+\gamma) + \gamma^2(B+1)^2 \frac{1}{\tan^2 \theta} \right] \quad \dots (4.2.45) \end{aligned}$$

El primer término del lado derecho es equivalente a la expresión que se obtuvo para una sola hélice en la hélice en la ecuación (4.2.26) lo que significa que la segunda expresión es debido a que el cuerpo gira.

Sustituyendo el valor de $T = \frac{4}{3} DA^2$ (para un cuerpo esférico) en la ecuación anterior, el valor para la eficiencia cuando una sola hélice está propulsando un cuerpo esférico se obtiene de la ecuación (4.2.29)

$$\begin{aligned} \frac{1}{E} = \frac{1}{DU^2} \frac{dW}{dt} = \frac{1}{B} \frac{1}{(1-\gamma)^2} & \left[(B+\gamma)^2 \tan^2 \Theta + (1+\gamma)(B+1)(B+\gamma) \right. \\ & \left. + \gamma(B+1)^2 \frac{1}{\tan^2 \Theta} \right] \\ & + \frac{3}{4} \left(\frac{R}{A} \right)^2 (1+\tan^2 \Theta) \frac{1}{(1-\gamma)^2} \frac{1}{B^2} \left[(B+\gamma)^2 \tan^2 \Theta \right. \\ & \left. + 2\gamma(B+1)(B+\gamma) + \gamma^2(B+1)^2 \frac{1}{\tan^2 \Theta} \right] \dots (4.2.46) \end{aligned}$$

Como la ecuación (4.2.27) para la potencia sobre el medio desarrollada para un organismo con n flagelos y un cuerpo que no gira, la velocidad será máxima cuando (4.2.46) sea mínima. Como en este caso es más complicado obtener los valores óptimos para el ángulo Θ , la ecuación (4.2.45) fue graficada como una función de B para algunos valores de R/A, a continuación se presentan estas gráficas en las figuras (4.2.4), (4.2.5) y (4.2.6).

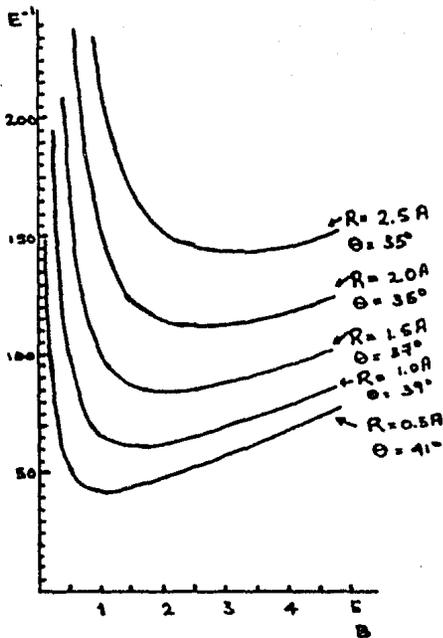


Fig. 4.2.4

Potencia adimensional E^{-1} para un organismo con un propulsor helicoidal como función de $B = D/C_N L$, para algunos valores óptimos correspondientes para Θ , $\gamma = 0.5$ (Schreiner, 1971)

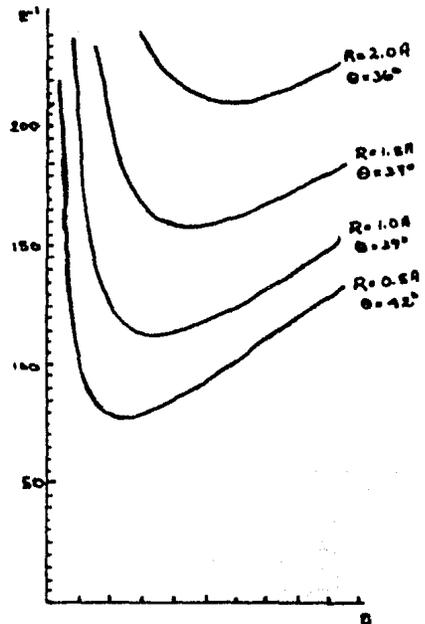


Fig. 4.2.5

Potencia adimensional E^{-1} para $\gamma = 0.55$

De las figuras (4.2.2), (4.2.4), (4.2.5) y (4.2.6) se observa que E^{-1} varía lentamente con $B = D/nC_N L$ alrededor del valor óptimo obtenido para B , esto significa que la longitud

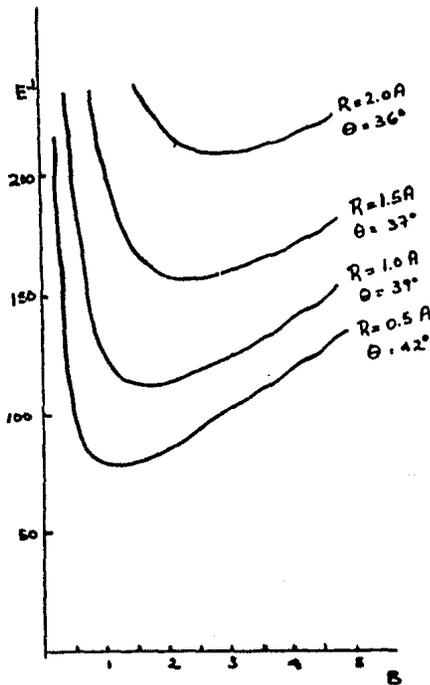


Fig. 4.2.6

Potencia adimensional E^{-1}
para $\gamma = 0.6$
(Schreiner, 1971)

$$U = \sqrt{\frac{1}{4\pi\mu E} \frac{E}{nB} \left(\frac{dW}{dt} \right)}$$

o sea que la velocidad del microorganismo para un gasto de energía dado es inversamente proporcional a la raíz cuadrada del coeficiente de viscosidad del líquido en el cual se desplaza.

Con un sólo flagelo la eficiencia decrece rápidamente al incrementarse el cociente R/A , es decir, el cociente entre el

de onda total nL y el coeficiente de fricción C_N no son parámetros muy críticos. Entonces, la propulsión del sistema es independiente de la viscosidad del líquido. De la ecuación (4.2.29) y (4.2.26) se ve que

$$U = \sqrt{\left(\frac{E}{D} \right) \frac{dW}{dt}}$$

y sustituyendo $D = nC_N LB$ y $C_N = 4\pi\mu E$ en donde E depende de la geometría del problema se obtiene que

radio de la hélice y del cuerpo respectivamente.

Es importante hacer notar que en este análisis no se tomaron en cuenta aspectos de la mecánica interna del sistema, es decir, las propiedades mecánicas del flagelo mismo y del cuerpo que necesariamente repercuten en el movimiento del sistema. Sólo considerando estos dos aspectos conjuntamente sería completo un análisis sobre la eficiencia de un sistema de este tipo.

Por otro lado, en este análisis, aunque se basó en el hecho de que los flagelos giran, se descartó la posibilidad de que pudieran girar libremente. Los flagelos de las bacterias son filamentos helicoidales semi-rígidos (Berg & Anderson, 1973) y (Silverman y Simon, 1974) que impulsan a la bacteria por el medio utilizando un mecanismo que existen en la base del flagelo. Muchas especies de bacterias como E. coli y Salmonella tienen entre cinco y diez flagelos que se encuentran localizados en diferentes puntos de su cuerpo. Estas células presentan dos tipos fundamentales de movimiento que se presentan en forma alternada: un movimiento de translación en que la bacteria nada a través del líquido y otro movimiento al azar que se ha llamado maroma (ver sección 1.4) que se presenta por intervalos breves de tiempo y que sucede cuando se invierte el sentido de rotación de los flagelos. Estos dos movimientos obedecen a respuesta tácticas (ver sección 1.5).

Cuando las bacterias están nadando los flagelos se unen para formar un solo manojito de flagelos en forma helicoidal que apunta hacia la parte posterior del microorganismo. Cada flagelo está girando en forma individual dentro del manojito. Una posible sucesión de eventos entre la transición de una maroma al movimiento de translación fue propuesta por Macnab (1977) y es la siguiente:

i) Los flagelos están orientados en distintas direcciones y en el momento en que cambian de sentido de giro a favor de las manecillas del reloj al sentido contrario, esto genera un impulso para adelante.

ii) Hay cierto movimiento de translación debido al desbalance en el impulso.

iii) Esto da lugar a que los filamentos menos efectivos sean arrastrados hacia atrás, exagerando el desbalance original hasta que todos los filamentos apuntan en la misma dirección. Una torca neta hace que el cuerpo gire y por consiguiente los filamentos se empiezan a entrelazar.

iv) Hay un flujo axial (debido a la acción de los filamentos) que es reemplazado radialmente hacia dentro, arrastrando a los flagelos.

Lo que ahora surge como un problema fundamental es saber que es lo que hace que los filamentos puedan girar generando una torca de mano izquierda sobre el filamento cuando la

bacteria está nadando y una torca de mano derecha durante la "maroma". En la siguiente sección se presentan algunas ideas acerca de diferentes modelos del motor. Algunos autores como Berg (1973) han propuesto que este motor, que es responsable de que los flagelos giren, es el cuerpo basal de los flagelos, por lo cual también se presenta un estudio sobre el cuerpo basal.

4.3 El cuerpo basal como motor electrostático

4.3.1 Cuerpo basal

Como se mencionó en la sección 2.4.1 los flagelos de las bacterias se componen de tres partes fundamentales: el filamento, el gancho y el cuerpo basal. El cuerpo basal en los organismos gram negativos difiere del cuerpo basal de los organismos gram positivos. Un ejemplo del cuerpo basal de una bacteria gram negativa es el de Escherichia coli (Fig. 4.3.1) El cuerpo basal de esta bacteria consiste de una varilla y cuatro anillos. Los dos anillos más cercanos al gancho (los anillos superiores) tienen un diámetro de 22.5 nm y están separados una distancia de 9 nm. Estos dos anillos se conectan con dos anillos similares (anillos inferiores) de 22.5 nm de diámetro y separados entre sí por una distancia de 3 nm.

La longitud total de la varilla mide aproximadamente 27 nm de largo (DePamphilis, 1973).

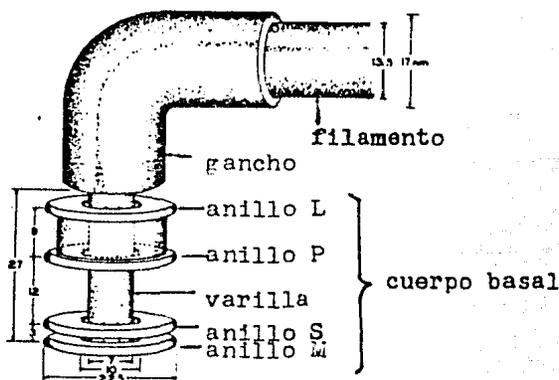


Fig. 4.3.1 Modelo del cuerpo basal de un bacteria *E. coli*.
Las dimensiones están en nanómetros
Tomada de : (DePamphilis, 1973)

El cuerpo basal de *Bacillus subtilis* es un ejemplo de cuerpo basal de un organismo gram positivo. Consiste de una varilla y dos anillos. El diámetro de los anillos es de 21 nm y están separados por una distancia de 3.5 nm. Estos anillos se encuentran montados en la parte inferior de una varilla de 7.8 nm de diámetro.

Cada anillo del cuerpo basal tiene contacto con una parte diferente de la envoltura celular. El anillo L del cuerpo basal se une a la membrana del exterior de la envoltura conocida como membrana L, que es un complejo de lipopolisacáridos,

proteínas y fosfolípidos.

El anillo M se adhiere a la membrana citoplasmática que es un complejo de lipopolisacáridos y lipoproteínas.

El anillo S parece estar libre y no está adherida a la envoltura celular.

Entre la capa de glucopéptidos y la membrana L hay lipoproteínas unidas por un lado con los lipopolisacáridos y por el otro con la capa de glucopéptidos. Se cree que el anillo P está asociado a esta componente de lipoproteínas (DePamphilis, 1973).

Aparentemente no se necesitan anillos adicionales cuando la envoltura es menos compleja. El cuerpo basal de Bacillus subtilis por ejemplo, carece de los anillos superiores que tiene E. coli . Los anillos superiores interaccionan específicamente con la pared celular de muchas capas como es el caso de E. coli . Esto indica que los anillos superiores en los cuerpos basales de los organismos gram negativos no intervienen en el movimiento de las bacterias y su única función es la de adhesión con la envoltura celular (De Pamphilis, 1973).

4.3.2 Dinámica de los motores y origen de la torca

Las bacterias se mueven porque el flagelo o el manojó de flagelos gira impulsando la bacteria en un medio viscoso. Las dos hipótesis de movimiento presentadas en la sección 1.4 parten de la idea de que el mecanismo de propulsión es generado en la base del flagelo. Se ha observado que el buen estado de la envoltura celular es esencial para el movimiento, puesto que las bacterias que han sufrido algún daño en su pared celular o los protoplastos no se mueven. Por otro lado, tomando en cuenta los trabajos de Adler sobre quimotactismo, vemos nuevamente la importancia de la integridad de la pared celular en el movimiento de las bacterias. Adler supone que la información de los quimorreceptores es transmitida a los flagelos a través de la membrana, ya sea por medio de una sustancia que se difunde o porque el cambio en la forma que los quimorreceptores sufren, debido a la adherencia de una molécula de la sustancia atrayente a la bacteria, es transmitido (Adler, 1973).

Tomando en cuenta la importancia de la integridad de la pared celular y la idea de que los flagelos giran como un filamento semi-rígido, se deduce que existe algún tipo de motor en la base del flagelo que genera el movimiento giratorio.

Berg (1975) concluyó que los filamentos giraban impulsados por un motor que era el cuerpo basal y que el gancho

provee al flagelo con la estructura que necesita para que el flagelo se doble. Esto es importante para la formación del manojó. El gancho sirve como articulación flexible entre el cuerpo basal y el filamento.

En base a la estructura del flagelo descrita por DePamphilis (1973) se han propuesto diferentes modelos para explicar este movimiento giratorio.

El modelo de Berg (1973), consiste de dos anillos, un anillo M incrustado en la membrana citoplasmática y un anillo S unida a la pared celular. Una varilla adherida al anillo M en su parte central pasa a través del anillo S. Esta varilla se une al gancho del flagelo que a su vez se adhiere al filamento. En este modelo el cuerpo basal funciona como un motor eléctrico (Jefimenko, 1971).

El anillo M gira con respecto al anillo S y hace que el filamento gire junto con la varilla. Berg propone que el motor funciona debido al transporte de una molécula a través de la membrana citoplasmática bajo un potencial electroquímico, ocasionando que otra molécula ejerza una fuerza en el anillo S en la dirección paralela a la superficie del disco y normal al radio. Läger (citado por Stevens, 1981), propone que iones de hidrógeno que existen en el medio extracelular y que se encuentran a un potencial electroquímico elevado con respecto al citoplasma, pueden pasar entre los dos discos S y M por

unos canales que se encuentran en estos al citoplasma a través del anillo M. El transporte de estos iones del medio extracelular al citoplasma sucede sólo en las regiones donde coinciden los canales de ambos discos, esto da lugar a una torca sobre uno de los anillos.

Stevens (comunicación personal) opina que la falla de este modelo consiste en que la torca tendría que generarse por una transferencia de momento de los protones que pasan a través de los canales al rotor, lo cual parece difícil porque el transporte de protones se debe a un proceso de difusión.

Stevens propone su propio modelo para el motor, en que la torca es generada por repulsión electrostática entre grupos aniónicos en los dos discos que serán denominados: rotor y estator.

Modelo de Stevens (1981):

El rotor (Fig. 4.3.2) se representa como un disco con cinco subunidades (este número es arbitrario). Cada subunidad tiene una región apolar en su superficie representada por los círculos. Cada una de estas regiones tiene un grupo aniónico representados por los puntos negros y designados con las letras p_1 a p_5 . La región axial del disco se comunica con el medio extracelular por un canal en forma irregular.

En la figura 4.3.3 se observa un disco similar considerado el estator. Este disco tiene seis subunidades y las regiones apolares se representan con los círculos grandes y los grupos aniónicos con los círculos pequeños y designados con las letras σ_1 a σ_6 . Se observa que los grupos aniónicos están desplazados del centro de las regiones apolares en los discos, a favor de las manecillas del reloj para el rotor y en contra para el estator.

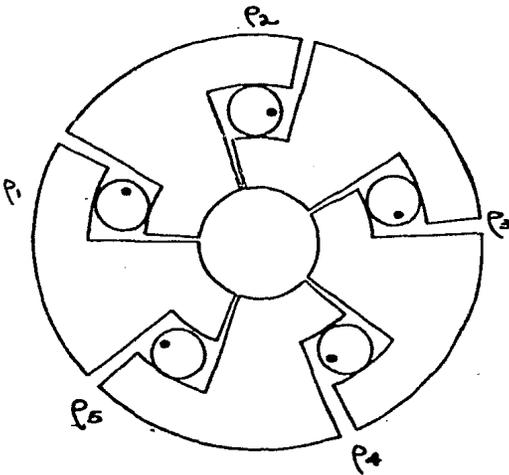


Fig. 4.3.2 El rotor

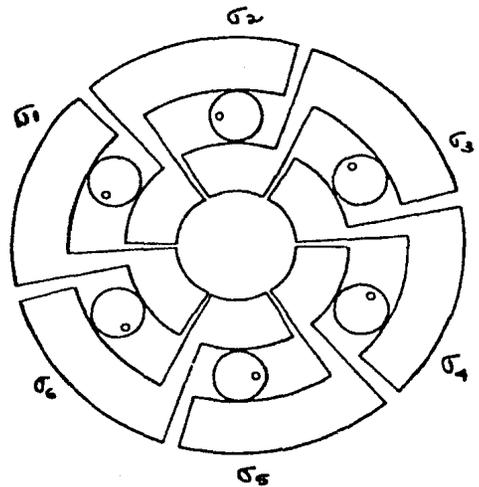


Fig. 4.3.3. El estator

En la fig. 4.3.4 se sobreponen los dos discos, los canales y los círculos del estator se representan con líneas punteadas,

excepto cuando coinciden con los del rotor.

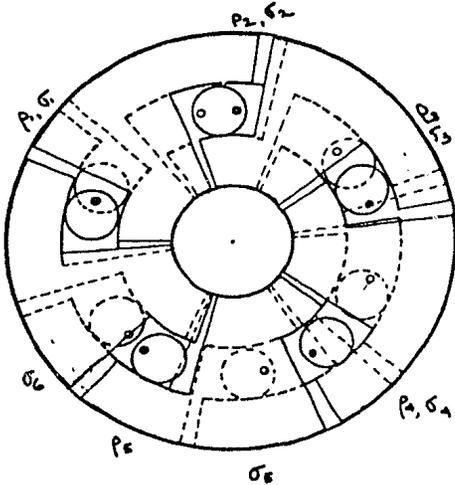


Fig. 4.3.4 Sobreposición del rotor y el estator

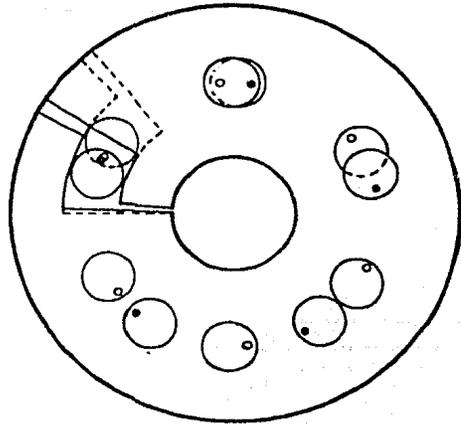


Fig. 4.3.5 El rotor ha girado $\theta = \pi/90$ rad

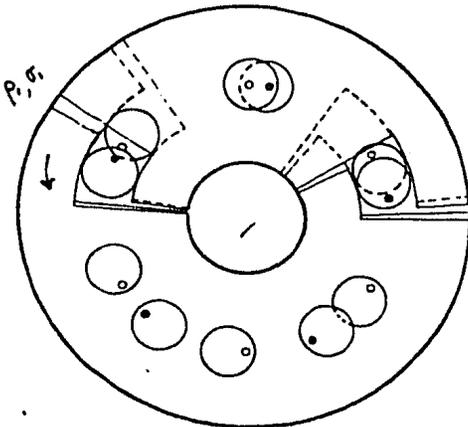


Fig. 4.3.6 $\theta = 3\pi/90$ rad

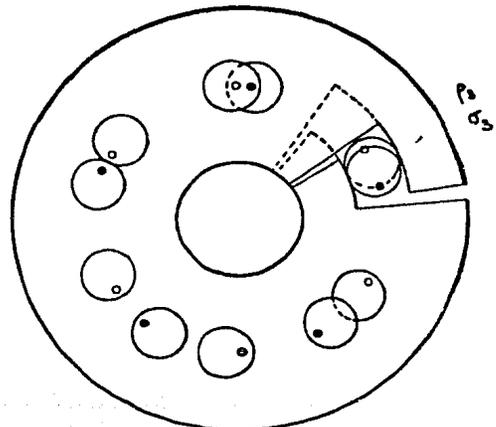
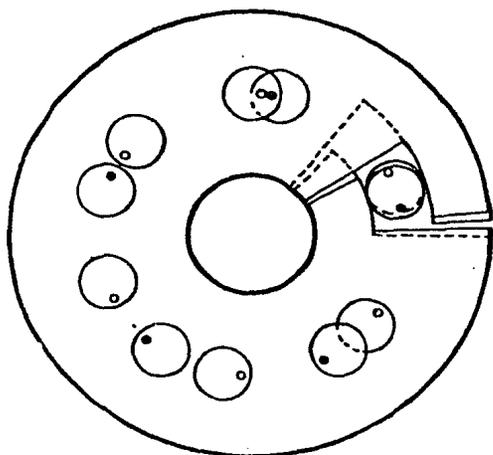
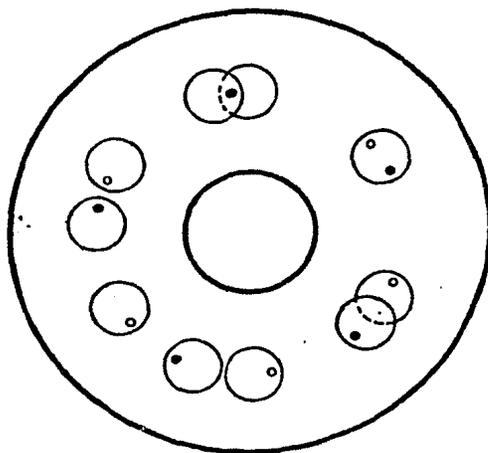


Fig. 4.3.7 $\theta = 4\pi/90$ rad

Fig. 4.3.8 $\Theta = 5\pi/90$ radFig. 4.3.9 $\Theta = \pi/15$ rad

Se considera que los canales por donde pasan los protones del medio exterior al citoplasma se encuentran en la superficie superior del disco inferior y la superficie inferior del disco superior. Siguiendo la idea de Langer estos canales conducen protones a traves de ellos solo cuando una regi3n del estator est sobrepuesta a una regi3n del rotor. Entonces, la posici3n relativa del rotor con respecto al estator regula el paso de protones del medio extracelular a los grupos i3nicos y de estos grupos al interior de la bacteria.

Si el grupo ani3nico no est cubierto por la regi3n apolar del otro disco, se encuentra en la forma ani3nica, es decir, con carga negativa. En este caso, los grupos se repelen debido a la fuerza electrosttica dando origen a una torca en uno de

los discos con respecto al otro. En el caso contrario, es decir, cuando el grupo aniónico de un disco si está cubierto por la región apolar del otro disco, el grupo no se ha disociado y su carga neta es neutra. No hay repulsión electrostática entre estos grupos. Las fuerzas repulsivas entre los grupos de los discos contrarios producen la torca que hace girar el flagelo.

Cuando los grupos están sobrepuestos se abre el canal hacia el exterior y permite la entrada de protones que se ligan a los grupos aniónicos neutralizando la carga. Cuando los grupos se descubren se abre el canal hacia el interior y se desprenden los protones debido a que el citoplasma se encuentra a un potencial electroquímico inferior. A continuación se presenta una explicación esquemática analizando un ejemplo.

En la figura 4.3.4 se encuentran sobrepuestos el rotor y el estator, de las figuras 4.3.2 y 4.3.3. respectivamente, de manera que las cargas ρ_1 y σ_1 están encajados y por lo tanto estos grupos aniónicos son neutros. Considerando las interacciones entre grupos vecinos, vemos que todos se repelen, de tal manera que las parejas ρ_3 y σ_3 , ρ_4 y σ_4 y ρ_5 y σ_5 producen una torca negativa (a favor de las manecillas del reloj) y las parejas ρ_3 y σ_4 , ρ_4 y σ_5 y ρ_5 y σ_6 una torca positiva. No se consideran las interacciones entre los grupos que no son vecinos porque la fuerza va como $1/r^2$, la

torca generada por cada pareja solo es significativa cuando la distancia de separación es pequeña. La torca neta sobre el rotor depende de la constante dieléctrica del medio y de la distancia de separación entre las cargas.

En esta figura no hay ningún canal abierto hacia el interior o el exterior. Se toma el ángulo Θ arbitrariamente como cero, considerando Θ como el ángulo recorrido a partir de esta posición.

En la figura 4.3.5 el rotor se ha girado hacia la izquierda $\pi/90$ radianes. En esta figura y las siguientes, se mostrarán los canales interiores y exteriores solo cuando coincidan.

En la figura 4.3.5 los grupos ρ_1 y σ_1 están a punto de descubrirse y liberar sus protones y el canal se empieza a abrir hacia el interior. En la figura 4.3.6 los protones ya han pasado al interior y los grupos están disociados produciendo una torca en contra de las manecillas del reloj.

En la figura 4.3.7 se abre un canal hacia el exterior y los grupos ρ_3 y σ_3 ligan un protón. En la figura 4.3.8,

ρ_3 y σ_3 están completamente cubiertos y el canal se empieza a cerrar. En la figura 4.3.9, el ángulo de giro es de $\pi/15$ rad y se ha completado un ciclo, es decir, la transición entre el momento en que se ligan los protones hasta que el grupo quede disociado, liberando los protones.

Como se mencionó anteriormente la torca neta sobre el rotor depende de la constante dieléctrica del medio que rodea las cargas como la distancia de separación entre ellas. Entonces, en este modelo se observa que no sólo es posible que exista una torca neta de mano derecha o de mano izquierda, sino que además como se encuentra en continuo movimiento puede en determinado momento invertir su dirección de rotación.

Stevens calcula el valor promedio para la torca en el momento en que el grupo se disocia y obtiene 3.3×10^{-11} ergs por cada pareja de iones. El valor promedio que obtiene para la torca cuando los grupos están sobrepuestos es de -1.6×10^{-13} ergs por pareja.

El modelo desarrollado por Stevens presenta las propiedades que debe tener un motor. En base a las observaciones de DePamphilis (1973), el motor debe consistir en dos discos coaxiales, en donde un disco funciona como rotor y el otro como estator. Una varilla que está adherida al filamento debe estar unida al rotor y pasar a través del estator, de manera que al girar el rotor haga girar todo el filamento. Por otro lado, el modelo responde a características del medio ya que las bacterias presentan respuestas tácticas (ver secc. 1.5). Por último, sugiere un mecanismo mediante el cual se invierte la dirección de giro.

Sin embargo, existen varios detalles del modelo que no están muy definidos y corroborados experimentalmente como son: el número, geometría y disposición de los canales iónicos, el proceso de captura y liberación de los protones, el mecanismo de neutralización de los grupos aniónicos y la forma en que se produce el cambio de sentido de la rotación. Por lo tanto, aunque el modelo de Stevens es el más desarrollado en la literatura, no deja de ser un modelo especulativo y no tiene sentido discutir más a fondo las características y propiedades que debe tener un motor, mientras no se tenga más información.

Un aspecto interesante es el de cambio de dirección. Stevens plantea que se debe a un cambio en la conformación del motor pero que también se podría deber a un cambio en la dirección del flujo entre el medio exterior y el interior de la célula. Una de estas dos posibilidades podría ser verificada mediante el siguiente experimento: primeramente se mide la velocidad de rotación de los flagelos de una bacteria adherida a un vidrio en los dos sentidos de giro. Después se cambia el pH del medio. Si la inversión en el sentido de rotación se debe a un cambio de conformación en el motor, las dos velocidades de giro deben cambiar en la misma proporción. Si la inversión en el sentido de rotación se debe a un cambio en la dirección del flujo entre el exterior y el interior de la célula, la velocidad de giro en una dirección debe aumentar y

la otra debe disminuir, debido a que cambian las características del medio.

CAPITULO V

PROPIEDADES MECANICAS DE LOS FLAGELOS

5.1 Configuraciones helicoidales

Los flagelos de las bacterias pueden adoptar diferentes configuraciones helicoidales, siendo las más comunes en la naturaleza la forma normal y la rizada (Shimada, et al. 1975). Macnab y Koshland (1974) observaron que los flagelos normales de Salmonella vivos eran filamentos helicoidales de mano izquierda.

Fotografías al microscopio demostraron que flagelos normales son hélices de mano izquierda y los filamentos rizados son hélices de mano derecha. La mano de la hélice cambia cuando hay una transformación de la forma normal a la rizada. Esto significa, que la misma proteína puede formar filamentos con cualquiera de las dos simetrías helicoidales: izquierda o derecha (Shimada, Kamiya, Asakura, 1975).

Como se vio en la sección 1.4, la célula logra su movimiento de translación girando sus flagelos.

En especies como Salmonella y Escherichia coli en que las células son peritricas, cada organismo nada debido a que giran los filamentos helicoidales de mano izquierda en la direc-

ción contraria a las manecillas del reloj y se presenta la maroma cuando se invierte el sentido de giro de los flagelos (Silverman & Simon, 1974).

Algunas mutantes de bacterias producen flagelos rectos como resultado de sustituciones de aminoácidos en las flagelinas. Estos mutantes de flagelos rectos no pueden moverse porque la forma helicoidal es un prerequisite para la generación del impulso (Matura, Kamiya & Asakura, 1978).

Los filamentos de mano izquierda que están girando en contra de las manecillas del reloj (en la dirección del movimiento) hacen que se propaguen ondas helicoidales alejándose del cuerpo de la bacteria produciendo un impulso hacia delante.

R. M. Macnab reportó en 1974 que durante la maroma inducida por luz azul de alta intensidad ó durante maromas espontáneas, los filamentos normales se transforman a la configuración rizada. Macnab predijo que a pesar de que existe una inversión en el sentido de rotación durante la maroma, la propagación de ondas es siempre en la dirección del cuerpo hacia la punta y que la transformación de la forma normal a la rizada está acompañada por una inversión de mano izquierda a mano derecha. Esto sugiere que los cambios de configuración juegan un papel importante en el mecanismo de la maroma y en la respuesta táctica (Shimada, Kamiya & Asakura, 1975).

La transformación de una estructura a otra se puede inducir por cambios en el medio ambiente, como el pH (Kamiya &

Asakura, 1976; Matsura, *et al.*, 1978; Kamiya *et al.*, 1979) o por diferentes concentraciones de alcoholes (Hotani, 1980). Macnab y Ornston (1977) demostraron que las transiciones polimórficas de los flagelos en las células vivas eran inducidas por torsión mecánica debido al motor del flagelo (ver sección 4.3.3).

Diferentes tipos de flagelos helicoidales de Salmonella y E. coli se hacen rectos en la presencia de altas concentraciones de ácido cítrico con valores de pH menores que cuatro, mientras que los flagelos rectos del mutante Salmonella (SJ814), se convierten (según encontraron O'Brien y Bennet, 1972) en estructura helicoidales bajo las mismas condiciones (Kamiya, Asakura, Wakabayashi & Namba, 1979).

5.2 Experimento de Hotani

Para hacer un análisis cuantitativo de las propiedades dinámicas de los flagelos, tales como la rotación ó transiciones polimórficas, Hotani filmó filamentos aislados para estudiar su movimiento.

Hotani (1976) observó que los filamentos reconstruidos se adherían a la superficie de un vidrio por uno de sus extremos (el extremo que se adhiere al cuerpo in vivo). Cuando el espécimen se ponía en contacto con un flujo viscoso, cada uno de sus filamentos giraba alrededor del extremo adherido

hasta alinearse con la dirección del flujo, entonces, comenzaba a girar alrededor del eje de la hélice. Los filamentos giraban pasivamente por una torca hidrodinámica, que se generaba sobre los filamentos debido al flujo viscoso.

Esquemáticamente, el dispositivo experimental que utilizó Hotani fue el siguiente: adaptó una cámara ultrasensitiva a un microscopio. Las imágenes se registraron en una grabadora de videotape y éstas se registraron en un monitor de video. Estas imágenes fueron fotografiadas por una cámara de cine de 16 mm. Las frecuencias de rotación de los flagelos y la velocidad del flujo se obtuvieron analizando cuadro por cuadro de la película de 16 mm. Como la fase de la onda helicoidal avanzaba al girar la hélice, se obtuvo la frecuencia de rotación por el número de ondas que pasaban por un punto fijo en la película durante un cierto intervalo de tiempo. La velocidad del flujo se dedujo midiendo la velocidad de algunas partículas de la solución de metilcelulosa (que fue la solución viscosa que utilizó para el experimento) que eran visibles debido a la microscopía de campo oscuro.

El material estudiado fueron flagelos reconstruidos de cepas de flagelos rectos y helicoidales. Los flagelos se segmentaron hasta obtener monómeros de cada tipo de flagelo. Estas preparaciones fueron mezcladas en diferentes proporciones con el fin de obtener diferentes tipos de flagelos.

Es conveniente utilizar flagelos reconstruidos porque de esta manera se eliminan partículas contaminantes que podrían afectar la calidad de la imagen. Por otro lado, es deseable tener flagelos largos para estudiar efectos hidrodinámicos y éstos se obtienen sólo mediante reconstrucción.

Como se mencionó anteriormente, el filamento se adhiere al vidrio (cubreobjetos) por un extremo solamente. (Esta propiedad se observó para cualquier tipo de flagelo.) Cuando el filamento se sometía a flujos en diferentes direcciones, se pivotaba alrededor del extremo adherido hasta alinearse con la dirección de flujo.

Esta característica de adherencia se observó cuando el cubreobjetos recibía un tratamiento especial.

El flujo constante se obtuvo de la siguiente manera: una gota de la solución viscosa se aplicó al espécimen junto a un extremo del cubreobjetos, de manera que la solución entrara lentamente por acción capilar. Para soluciones con viscosidades entre 30 y 100 cp se obtuvieron velocidades de flujo entre 5 y 50 $\mu\text{m/s}$. Una solución no viscosa (1 cp) no producía un flujo estable porque se infiltraba instantáneamente en la preparación. En otro tipo de soluciones pueden suceder varias cosas: el filamento se adhiere tan fuertemente al vidrio que no gira, o gira pero se desprende rápidamente.

En un fluido muy viscoso se observó que después de unos segundos, cada filamento giraba espontáneamente, o sea que el filamento propagaba su onda helicoidal unidireccionalmente desde el punto de adherencia hasta la punta.

Hotani (1979) sugirió que los filamentos helicoidales giraban pasivamente debido al flujo viscoso. Si se agregaba otra gota de manera que produjera un flujo en sentido contrario, el flujo se detenía abruptamente y los filamentos dejaban de girar simultáneamente.

La velocidad de rotación dependía de la velocidad del flujo. Cuando velocidades altas de flujo se aplicaban a la preparación, los filamentos giraban con una frecuencia alta (~ 10 Hz) sin desprenderse del vidrio. Además el punto de adherencia en el vidrio siempre fue el mismo.

En la presencia de metilcelulosa los filamentos tienden a formar un manojito. Hotani (1979) encontró filamentos agrupados en manojos en especímenes sometidos a flujos de metilcelulosa y encontró que algunos de estos también giraban.

5.3 Otros resultados

El fenómeno de asociación de un extremo del filamento con el vidrio parece ser una característica particular de los flagelos de las bacterias (Hotani, 1979). Gracias a esta

característica fue posible estudiar cada flagelo individualmente. Por ejemplo, se puede estudiar el crecimiento de cada filamento en presencia de flagelina monomérica. Además, esta propiedad de adherencia por un extremo permite analizar la respuesta del filamento a una fuerza hidrodinámica. Rotación, transiciones polimórficas y deformación elástica del filamento helicoidal son ejemplos de este tipo de respuesta.

Los filamentos en su estado natural poseen cuerpos basales y ganchos en su parte superior. A veces, se encontraron filamentos con cuerpos basales y ganchos, si el aislamiento de los filamentos no incluye la reconstrucción. Los filamentos que utilizó Hotani (1979, 1980, 1982) en estos estudios no tenían cuerpos basales y ganchos debido al proceso de reconstrucción. Casi todos los flagelos reconstituidos, adheridos al vidrio, giraban bajo la influencia del flujo de metilcelulosa. Hotani (1979) sugiere que ni el cuerpo basal ni el gancho, son responsables por la adherencia o la rotación del filamento. Esta característica no es exclusiva de filamentos reconstituidos, porque filamentos nativos también se adhieren al vidrio y giran pasivamente en un flujo viscoso.

Hotani (1979), propuso dos modelos de propagación de ondas en un filamento en un flujo viscoso dependiendo de como se adhiere al vidrio:

Modelo 1: Si el extremo del filamento se adhiere firmemente a la superficie del cubreobjetos de manera que el enlace carezca de libertad rotacional, esto implica que la propagación de ondas puede ser el resultado de un cambio coordinado de conformación a lo largo del filamento (Klug, 1967; Lowy & Spencer, 1968; Calladine, 1974, 1978; Harris, 1974).

Modelo 2: El enlace entre el punto de adherencia y la superficie del vidrio tiene libertad rotacional. En el momento que se llevó a cabo este trabajo, se puede hacer la siguiente observación: a veces ocurría que no sólo el extremo del filamento se adhería al vidrio, sino también otra parte cercana al extremo. En un flujo de metilcelulosa, este tipo de filamentos nunca giraban, pero su porción libre frecuentemente se transformaban en otro tipo de hélice de mano contraria. Esta observación sugiere que el Modelo 2 es más adecuado, porque si funcionara el Modelo 1, el filamento simplemente propagaría su forma helicoidal en vez de transformarse, aún después de haber perdido su libertad de giro en el extremo superior.

La fuerza hidrodinámica generada por el filamento helicoidal en un fluido viscoso fue calculado por Holwill & Burge (1963). La torca hidrodinámica τ y la tensión S en el punto de adhesión del filamento están dados por las siguientes expresiones:

$$\zeta = \frac{2\pi r^2 m C_t}{(4\pi^2 r^2 + p^2)^{1/2}} \left[(4\pi^2 r^2 - 2p^2) \nu - p u \right] \quad \dots (5.3.1)$$

$$S = \frac{m C_t}{(4\pi^2 r^2 + p^2)^{1/2}} \left[4\pi^2 r^2 p \nu - (8\pi^2 r^2 + p^2) u \right] \quad \dots (5.3.2)$$

y

$$C_t = \frac{-2\pi \mu}{f_u \left(\frac{d}{2p} \right) + \frac{1}{2}}$$

en donde u es la velocidad del flujo, ν es la frecuencia de rotación de la hélice, μ es la viscosidad del fluido, p es el paso de la hélice, r es el radio de la hélice, d es el radio del filamento y C_t es el coeficiente de fricción del filamento en la dirección tangencial. Los parámetros geométricos del flagelo normal fueron obtenidos por Hotani (1976) y fueron los siguientes: $p = 2.3 \mu\text{m}$ y $r = 0.23 \mu\text{m}$. O'Brien y Bennet (1972) obtuvieron la medida de d con un valor de 9.5 nm. Hotani (1979) obtuvo los valores de m , ν y u estudiando la película de 16 mm.

Utilizando las expresiones para ζ , S y C_t , se define la torca ζ de tal manera que la mano derecha es positiva. Esto se define desde el punto de vista de un observador que ve a lo largo del eje de la hélice a su punto de adherencia en el vidrio. Entonces, una hélice de mano derecha sujeta de un extremo experimenta una torca de mano izquierda, que tiende a hacer al

filamento transformarse en una hélice de mano derecha.

Hotani (1979) observó que para una velocidad de flujo dada, los filamentos giraban parcialmente, rotaban más rápido que los filamentos que giraban totalmente debido a la diferencia en la fricción por la rotación. Utilizando la ecuación 5.3.1 y considerando un flujo de 15 m/s se obtuvieron los siguientes valores promedio para la torca hidrodinámica : -5×10^{-12} dina cm y -1×10^{-13} dina cm para un filamento giratorio y un filamento que giraba parcialmente, respectivamente.

Se observó que la torca para un cierto filamento es una función de u . Los valores negativos significan que los filamentos giran pasivamente como resultado de la fuerza hidrodinámica del fluido.

Se encontró que filamentos cortos con menos de un paso de la hélice también podían girar. Los valores encontrados para las torcas en este caso fue del orden de 10^{-13} dina cm. Este es otro argumento en contra de la idea de que el flagelo gira debido a cambios de forma.

Utilizando la ecuación 5.3.2, los valores medios obtenidos para la tensión fueron : 1.7×10^{-6} dinas y 1.3×10^{-6} dinas para el flagelo que gira completamente y para el que gira parcialmente respectivamente, para un flujo de $15 \mu\text{m/s}$.

5.4 Transformaciones cíclicas

Como se vio anteriormente, cada filamento se adhiere al vidrio por su extremo superior. Cuando se sometían a un flujo, la mayoría de los filamentos giraban pasivamente alrededor del eje de la hélice.

Algunos filamentos se pegaban al vidrio no sólo por el extremo, sino por un segmento. Estos filamentos no giraban, porque perdían su libertad de giro. Sin embargo, la porción libre de estos filamentos frecuentemente comenzaban una transformación cíclica en su forma helicoidal.

Estas transformaciones no eran producidas por efectos del medio ambiente (metilcelulosa) porque sin el flujo en el espécimen los filamentos nunca sufrían la transformación. Esto implica que la fuerza hidrodinámica que se generaba en el filamento debido al flujo viscoso era responsable de las transformaciones de la misma manera que eran responsables de la rotación de los filamentos (Hotani, 1979). Si se agregaba otra gota de solución de metilcelulosa para producir un flujo en la dirección contraria, se detenía el giro y también la transformación simultáneamente.

La transformación nunca se produjo simultáneamente a lo largo del flagelo. Se producía en uno ó más puntos de transición sobre el filamento y estos puntos viajaban a lo largo del

filamento.

Cada proceso de transformación estaba compuesto básicamente de tres fases: la fase de iniciación, la fase de crecimiento y la fase de viaje.

Las transformaciones cíclicas se producen por fuerzas mecánicas. Hay dos tipos de fuerza mecánica que actúan sobre el filamento debido al flujo del fluido viscoso: la torca y la tensión.

Hotani (1982) midió el paso de la hélice y la frecuencia de rotación de cada zona en un filamento que sufría una transformación como función del tiempo. Obtuvo valores para la torca y la tensión S utilizando las ecuaciones 5.3.1 y 5.3.2. Los parámetros para las formas helicoidales se presentan en la siguiente tabla:

TABLA 5.4.1

PARAMETROS DE FORMAS HELICOIDALES

FORMA HELICOIDAL	PASO (μm)	DIAMETRO (μm)	MANO
Normal	2.3	0.45	izquierda
Rizada	1.14	0.30	derecha

La magnitud de la tensión acumulada en la zona adherida se obtuvo por la suma de las tensiones generadas en cada zona. También se consideró la torca en la zona adherida como la suma de las torcas generadas en cada zona. Aunque esto no es totalmente correcto, se puede considerar como una buena aproximación, porque la fuerza mecánica debido a la inercia del filamento es despreciable comparada con la fuerza viscosa.

Desde el punto de vista geométrico, una torca de mano izquierda tiende a desenrollar una hélice de mano derecha y a favorecer la transformación de una hélice de mano derecha a una hélice de mano izquierda.

El valor para la torca para la transformación de la forma normal a la rizada es de -8×10^{-19} Nm y para la transformación inversa de rizada a normal es de 4×10^{-19} Nm

Las características de la transformación dependen de la geometría del extremo adherido del filamento y de la magnitud de las fuerzas generadas en el filamento.

Cuando un segmento del filamento quedaba pegado en una dirección diferente que la dirección del flujo, el filamento se doblaba cerca de este segmento, porque la porción libre de cada filamento tiende a orientarse en la dirección del flujo. Dependiendo de la curva que se forma se determina la iniciación de diferentes formas helicoidales.

Si una porción se separaba del vidrio, el filamento adquiriría libertad rotacional alrededor de su extremo adherido y simplemente giraba indefinidamente. Esto implica que es necesaria una torca crítica para las transformaciones, o sea, que este filamento no podía desarrollar una torca lo suficientemente grande debido a su libertad rotacional alrededor del extremo adherido.

En conclusión, es claro que la fuerza mecánica es la causa de la transformación en un filamento aislado. Entonces, la transición normal a rizada en una bacteria es producida por la torsión mecánica desarrollada por el motor del flagelo.

Las transformaciones cíclicas en los filamentos flagelares no se presentan simultáneamente a lo largo del filamento. La transformación se inicia en un cierto punto del filamento y el punto de transición se propaga a lo largo del filamento para lograr la transformación. La forma helicoidal cambia abruptamente en el punto de transición. La propagación del punto de transición se puede interpretar como una dislocación en la red superficial de un polímero cilíndrico de flagelina (Harris, 1974).

CAPITULO VI

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

Actualmente está bien establecido que los flagelos de las bacterias son organelos de locomoción y que la propulsión es producida por el giro de los flagelos respecto al cuerpo. Se sabe también, que la fuerza propulsora es generada en la base del flagelo.

Existen varios análisis hidrodinámicos del movimiento bacterial producido por la actividad de los flagelos, aunque casi todos estos estudios no toman en consideración el giro de los flagelos ya que este conocimiento es relativamente reciente. Sin embargo, para los efectos de la propulsión por hélices, es equivalente que la hélice gire realmente o que el giro sea aparente y resultado de contorsiones del flagelo. En estos estudios, sólo interesa la propagación de la onda helicoidal y no si esta propagación se debe a la rotación del flagelo o a cambios en la forma de éste.

La fuerza que da lugar a la rotación de los flagelos se produce en el órgano basal. La estructura de éste es conocida sólo en forma gruesa y se desconoce el mecanismo físico de generación de la fuerza.

El motor de los flagelos gira alternadamente en las dos direcciones. Este cambio de dirección, cuya frecuencia está determinada por los receptores de la bacteria, junto con las características mecánicas de los flagelos resulta en la respuesta táctica de las bacterias.

Dada la sencillez de la estructura de los flagelos, sus propiedades mecánicas deben estar relacionados de una manera inmediata con las características de las interacciones intra e intermoleculares de los monómeros que lo forman. La relación entre las propiedades mecánicas de los flagelos y las formas moleculares no se han estudiado hasta la fecha, aunque es un campo que podría proporcionar información de importancia para la comprensión de fenómenos mecánicos en estructuras más complicadas que los flagelos. La técnica de Hotani puede ser la base de los desarrollos en esta dirección; por ejemplo, podrían estudiarse las transformaciones cíclicas en medios de distinta composición química o a diferentes temperaturas.

También se podría obtener información de importancia general en biofísica molecular del estudio de la estructura y el funcionamiento de los cuerpos basales. Sin embargo, el estudio de los cuerpos basales presenta más dificultades que el estudio de los filamentos. En primer lugar, es una estructura más complicada y que tiene más funciones; en segundo lugar,

las observaciones de toda clase se dificulta no sólo por las dimensiones de la estructura sino por su relación estructural con la membrana y la pared celular.

BIBLIOGRAFIA

- Adler, J. (1973) "Chemotaxis in Escherichia coli" Behaviour of Microorganisms. Plenum Press, London, New York. 1-15.
- Asakura, S., G. Eguchi & T. Iino. (1966) J. Mol. Biol. 16 302-316.
- Berg, H. & R. Anderson. (1973) "Bacteria swim by rotating their flagellar filaments". Nature. 245 380-383.
- Berg, H. (1975) "How Bacteria Swim". Scientific American. 233 36-44.
- Blakemore, R. & R. Frankel (1981) "Magnetic Navigation in Bacteria" Scientific American. 245 no. 6.
- Calladine, C. R. (1974) Nature (London) 249 385.
- Carpenter, P. (1977) Microbiology. 4^a Edición. W.B. Saunders Co., Philadelphia, London, Toronto.
- Costerton, J. W., G.G. Geesey & K. J. Cheng. (1978) "How Bacteria Stick". Scientific American 238 no.1 86.
- Cox, G. & F.J. Germano (1941) Fluid Mechanics. D. Van Nostrand Co. Inc., New York.
- Currie, I.G. (1974) Fundamental Mechanics of Fluids. McGraw Hill Book Co., E.E.U.U., Capítulo VIII.
- Davis, E., R. Dulbecco, H. Eisen, H. Ginsberg, W. Barry Wood & M. McCarty. (1973) Microbiology. 2^a Ed. Harper International Edition. Harper Row Publishers, Hagerston.

- Dimmit, K., S. Emerson, K. Tokuyasu & M. Simon. (1973) "Biochemistry of Bacterial Flagella". Behaviour of Microorganisms. Plenum Press, New York. 169-181.
- Doetsch, R.N. & G.F. Hageage. (1968) "Motility in procaryotic organisms; problems, points of view and perspectives" Biol. Rev. 43, 317-362.
- Dowben, R.M. (1969) General Physiology: A molecular aproach. A Harper International Edition. Harper and Row, New York. 526-530.
- Feynman, R., R. Leighton & M. Sands. (1966) The Feynman Lectures on Physics. Vol. II. Addison-Wesley Publishing Co., Reading, Massachussetts.
- Frankel, Blakemore, Torres Araujo, Esquivel & Danon. (1981) "Magnetotactic Bacteria at the Geomagnetic Equator". Science. 212, 1269-1270.
- Gray, J. (1951) Nature. 168, 929.
- Hancock, A.J. (1953) "The self-propulsion of microscopic organisms through liquids". Proc. Roy. Soc. 217, 96-121.
- Harris, W.F. (1974) J. Theoret. Biol. 47, 295-308.
- Hayashi, T. "Como se mueven las células". La Célula Viva. 2^a Edición. Ed. Blume.
- Holwill, M.E.J. & R.E. Burge. (1963) "A hydrodynamic study of motility of flagellated bacteria" Arch. Biochem. Biophysics 101, 249.

- Holwill, M.E.J. (1966) "Physical aspects of flagellar movement".
Physiol. Rev. 46, 695-785.
- Hotani, H. (1976). J. Mol. Biol. 106, 151-166.
- Hotani, H. (1979) "Micro-video Study of Moving Bacterial Flagellar Filaments I. Passive Rotation by Hydrodynamic Force in vitro". J. Mol. Biol. 129, 305-318.
- Hotani, H. (1980) Biosystems 12, 325-330.
- Hotani, H. (1982) "Micro-video Study of Moving Bacterial Flagellar Filaments III. Cyclic Transformations Induced by Mechanical Force. J. Mol. Biol. 156, 791-806.
- Iino, T., T. Oguchi & T. Kuroiwa. (1974). J. Gen. Microbiol. 81, 37-45.
- Jahn, L.T. & E.C. Bovee. (1965) "Movement and Locomotion of Microorganisms". Ann. Rev. Microbiol., 19, 21-58.
- Jefimenko, O. (1971) "Franklin's Electric Motors". American Journal of Physics. 39, 1139.
- Kamiya, R. & S. Asakura. (1976) J. Mol. Biol. 106, 167-186.
- Kamiya, R. et.al. (1979) J. Mol. Biol. 131, 725-742.
- Koffer, H., R.W. Smith, J.R. Mitchen & E. McGroarty. (1973)
"The Nature of the Flagellar Hook and the likely involvement of surface structure in the formation of bacterial flagellum".
Behaviour of Microorganisms. Plenum Press, New York. 195-204.
- Klug, A. (1968) "The design of self-assembling systems" Symp. Inter. Soc. Cell. Biol. 6, 1.

- Lamb, H. (1932) Hydrodynamics. 6^a Edición. Cambridge University Press, Cambridge.
- Larsen, S.H. et.al. (1974) Nature (London). 249, 74-77.
- Lehninger, A. (1973) Bioenergetics. 2^a Edición. W.A. Benjamin Inc., Capítulo XI.
- Lowy, J. & M. Spencer. (1968) Symp. Soc. Exp. Biol. 22, 215-236.
- Macnab, R.M. & Koshland. (1972) Proc. Natl. Acad. Sci. (U.S.A.) 69, 2509-2512.
- Macnab, R.M. & D.E. Koshland. (1974) "Bacterial motility and chemotaxis. Light-induced tumbling response and visualization of individual flagella. J. Mol. Biol. 84, 399.
- Macnab, R.M. & M.K. Ornston. (1977) J. Mol. Biol. 112, 1-30.
- Macnab, R. (1977) "Bacterial flagella rotating in bundles: A study of helical geometry ". Proc. Natl. Acad. Sci. (U.S.A.) 74, No. 1, 221-225.
- McCormack, P.D. & L. Crane. (1973) Physical Fluid Dynamics. Academic Press, New York.
- Matsura, S.R., Kamiya & S. Asakura. (1978) J. Mol. Biol. 118, 431-440.
- Mussill, M. & R. Jarosch. (1972) Protoplasma 75, 465.
- Nultsch, W. (1973) "Phototaxis and Photokinesis in bacteria and blue-green algae" Behaviour of Microorganisms. Plenum Press, London, New York, 70-81.
- O'Brien, E.J. & P.M. Bennet. (1972). J. Mol. Biol. 70, 133-152.

- Pamphilis, M.L. (1973) "The Basal Body of Bacterial Flagella"
Behaviour of Microorganisms. Plenum Press, London, New York
182-194.
- Pelczar, M. & R.D. Reid (1972) Microbiology. McGraw Hill, U.S.A.
- Prosser, L. & F. Brown. (1968) Fisiología Comparada. 2^a Ed.
Ed. Interamericana, S. A., Capítulo XV.
- Purcell, E.M. (1977) "Life at low Reynolds number" American
Journal of Physics. 45, No. 1.
- Salle, A.J. (1971) Fundamental Principles of Bacteriology.
McGraw Hill Book Co. U.S.A.
- Schreiner, K.E. (1971) "The helix as a propeller of microorga-
nisms". J. Biomechanics. 4, 77-83.
- Shimada, K., Kamiya & Asakura. (1975) "Left-handed to right
handed helix conversion in Salmonella flagella". Nature.
254, 332.
- Silverman, M.E. & M. Simon. (1975) "Flagellar rotation and the
mechanism of bacterial motility". Nature (London). 249,
73-74.
- Stevens, C.L. (1981) "On the generation of torque in the fla-
gellar motor of bacteria". VII International Biophysics
Congress and III Pan-American Biochemistry Congress. México,
D.F. agosto, 1981.
- Streeter, V. (1948) Fluid Dynamics. 1^a Ed. McGraw Hill Book Co.,
Inc., New York.
- Streeter, V. & E. B. Wyllie. (1975) Fluid Mechanics. 6^a Edición
McGraw Hill Kogaskusha, Ltd. Capítulos I, III, V.

Symon, K. (1973) Mechanics. 3^a Ed. Addison-Wesley Publishing Co., Reading, Massachussetts.

Taylor, G. (1951) "Analysis of the swimming of microscopic organisms". Proc. Roy. Soc. (London) A-209, 447.

Taylor, G. (1952) "The action of waving cylindrical tails in propelling microscopic organisms" Proc. Roy. Soc. (London) A-211, 225.

Wood & Edgar. (1970) "Como se construye un virus bacteriano" La Célula Viva. 2^a Ed. Ed. Blume.