



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

FACULTAD DE CIENCIAS

# ¿Cómo nadan los flagelos?

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

FÍSICA

P R E S E N T A:

NOMBRE DEL ALUMNO:

Verónica Angeles Escudero.

DIRECTOR DE TESIS:

Dr. Antonmaria Minzoni Alessio.



2013



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.

1. Datos del alumno

Angeles  
Escudero  
Verónica  
16760087  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Física  
302205437

2. Datos del tutor

Dr.  
Minzoni  
Alessio  
Antonmaria

3. Datos del sinodal 1

Dr.  
Olvera  
Chávez  
Arturo

4. Datos sinodal 2

Dr.  
Zenit  
Camacho  
José Roberto

5. Datos sinodal 3

Dr.  
Minzoni  
Alessio  
Antonmaria

6. Datos sinodal 4

Dr.  
Mandujano  
Sánchez  
Francisco Javier

7. Datos sinodal 5

Dr.  
Malaga  
Iguñiz  
Carlos

8. Datos del trabajo escrito

¿Cómo nadan los flagelos?

68p  
2013

*A mis padres y a Lauro.*

*Agradezco profundamente al Dr. Antonmaría Minzoni Alessio por su enorme paciencia y por todo lo que me enseñó.*

# Índice general

<b>1. Introducción</b>	<b>3</b>
<b>2. Ecuaciones de Stokes</b>	<b>5</b>
2.1. Ecuaciones de Navier-Stokes . . . . .	5
2.2. Soluciones para números de Reynolds bajo . . . . .	7
2.2.1. Número de Reynolds . . . . .	7
2.2.2. La aproximación de Stokes . . . . .	8
2.2.3. Ecuaciones auxiliares de las ecuaciones de Stokes . . . . .	9
2.2.4. Unicidad del flujo de Stokes . . . . .	10
2.2.5. Flujo de Stokes entorno a una esfera . . . . .	11
2.2.6. Calculando el arrastre sobre la esfera . . . . .	14
<b>3. Formulación del problema de nado</b>	<b>17</b>
3.0.7. Teorema de la almeja . . . . .	21
<b>4. Primer modelo de propulsión flagelar</b>	<b>23</b>
4.0.8. Modelo de Taylor . . . . .	23
4.0.8.1. Resolviendo la biarmónica . . . . .	25
4.0.9. Ondas de amplitud pequeña . . . . .	26
4.0.10. Modelo no lineal . . . . .	28
<b>5. Propulsión flagelar</b>	<b>35</b>
5.1. Las ecuaciones de Stokes y sus soluciones . . . . .	36
5.2. Stokeslets y dipolos en un fluido viscoso . . . . .	38
5.2.1. Stokeslet . . . . .	38
5.2.2. Dipolos . . . . .	40
5.2.3. Movimiento de un cilindro en un fluido viscoso . . . . .	43
5.2.4. Fuerzas de arrastre de un cilindro . . . . .	43
5.3. Resolución del problema . . . . .	55
5.3.1. Modelo de Gray & Hancock . . . . .	55
5.3.2. Efectos de propulsión considerando ondas con amplitud pequeña . . . . .	57
5.3.3. Efectos de propulsión considerando longitud de onda grande . . . . .	59

5.4. Movimiento helicoidal de microorganismos . . . . .	61
<b>6. Conclusiones</b>	<b>67</b>
<b>Bibliografía</b>	<b>68</b>

# Resumen

En esta tesis se realizó un estudio teórico de la propulsión flagelar a bajo número de Reynolds.

Se utilizaron varios modelos el primero de ellos fue utilizando ondas transversales y tomando contribución de segundo orden en la amplitud de onda. Para la utilización de los siguientes modelos se hizo la aproximación de cuerpos delgados y largos, para poder modelar al flagelo con singularidades a lo largo del cuerpo. Para ello se dedujo la expresión para los dipolos y los stokeslets. Finalmente se trató el movimiento flagelar helicoidal.

Se encontró que para que exista la propulsión flagelar se deben tomar contribuciones de segundo orden en la amplitud, y que el movimiento debe tener más de un grado de libertad para que el movimiento no sea recíproco y la velocidad promedio sea distinta de cero. Además se ha encontrado que cuando se toma en cuenta la cabeza la velocidad disminuye ya que esta produce un arrastre.



# Capítulo 1

## Introducción

Para las pequeñas bacterias, los pájaros, peces, humanos, etc. el movimiento es una forma de supervivencia ya sea para escapar de depredadores, para encontrar alimento ó emigrar de habitat. Los animales se van adaptando con el tiempo y han desarrollado estructuras que les permiten moverse. La propulsión animal es hoy un campo de investigación muy grande a través de distintas disciplinas, la biología porsupuesto. Pero también para la física y las matemáticas.

Hay propulsión terrestre que involucra caminar mientras que en el mar involucra nadar, pero algo que es curioso notar es que muchos animales acuáticos: peces (6cm), ballenas (26m), tiburones (20m), pingüinos (35cm), etc., nadan impulsándose con aletas. Por lo que surge la pregunta ¿porqué en el mundo microscópico no hay aletas?. La respuesta la daremos a lo largo de esta tesis, pero en escencia es que se encuentran en el régimen de número de Reynolds bajo. El cuál es un número adimensional que cuantifica las magnitudes de las fuerzas viscosas e inerciales actuando sobre el medio circundante.

En la figura (1.1) se han organizado diferentes microorganismos de forma que el Reynolds va aumentando. Comenzando con las bacterias que nadan a Reynolds muy bajos típicamente  $10^{-5} - 10^{-4}$ , mientras que los espermatozoides  $10^{-4} - 10^{-3}$ .

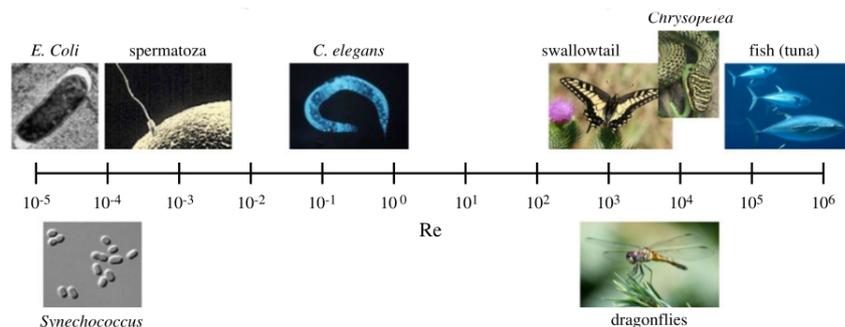


Figura 1.1: Números de Reynolds característicos para varios organismos representativos. Figura reproducida gracias a Wikimedia Commons [http : commons.wikimedia.org](http://commons.wikimedia.org)

Esta tesis contiene artículos que resumen la historia sobre el tema, ya que esta es muy larga y fascinante. Empezaremos con un artículo de Taylor [24] que es muy famoso porque fue uno de los primeros en el cual se plantea una sábana infinita que se mueve en forma de onda sinusoidal, y su mérito fue haber encontrado el orden de la amplitud con la cuál se logra propulsar dicha sábana. Es claro, que una sábana infinita no se parece en nada a un flagelo, más que en la forma. Pero es el primer paso para el entendimiento de la propulsión de microorganismos.

Por su parte Gray & Hancock [25] plantean un modelo de balance de fuerzas obteniendo el mismo resultado de Taylor. Pero realmente su contribución la hacen cuando deciden modelar al flagelo discretizado por pequeños cilindros largos y delgados, utilizando una distribución de singularidades en la superficie de estos. Representando así, una distribución instantánea de fuerzas en diferentes partes del flagelo actuando sobre el fluido. Ellos obtienen que la componente normal de la fuerza del cilindro es aproximadamente el doble que la tangencial, este resultado es muy importante pues es la clave en la natación a números de Reynolds bajo.

Y no podía faltar el artículo de Purcell en el cual plantea el Teorema del molusco en donde presenta una clara imagen del Reynolds bajo, con una almeja hipotética. Este teorema nos da las restricciones geométricas que son necesarias para la propulsión de microorganismos, lo cuál nos dará una pauta para saber porque los microorganismos no tienen aletas.

## Capítulo 2

# Ecuaciones de Stokes

En 1822 se presentó ante la Academia de Ciencias, un trabajo de Claude Louis Marie Henri Navier por primera vez las ecuaciones que incorporaban la viscosidad en la dinámica de un fluido. Por su parte, George Gabriel Stokes llevó a cabo su elegante deducción de las ecuaciones que primero obtuviera Navier. Postulando como principios generales la conservación de masa y momento lineal, llevando a cabo un análisis de las fuerzas que experimenta una pequeña parte de fluido. Estas ecuaciones llevan el nombre de Navier-Stokes y son precisamente las que estudiaremos en este capítulo.

### 2.1. Ecuaciones de Navier-Stokes

De acuerdo con la ecuación de conservación de momento

$$\rho \frac{D}{Dt} \mathbf{u} = \nabla \cdot \underline{\underline{\sigma}} + f \quad (2.1)$$

donde  $D\mathbf{u}/Dt = \partial\mathbf{u}/\partial t + \mathbf{u} \cdot \nabla\mathbf{u}$  es la derivada material y representa el cambio total de  $\mathbf{v}$  desde el punto de vista de un observador que sigue a un elemento de fluido particular. Mientras que  $\underline{\underline{\sigma}}$  es el tensor de esfuerzos y  $f$  son las fuerzas de cuerpo.

La conservación de masa

$$\frac{D\rho}{Dt} + \rho \nabla \cdot \mathbf{u} = 0 \quad (2.2)$$

la ecuación 2.2 asume una forma muy simple cuando consideramos un flujo incompresible

$$\nabla \cdot \mathbf{u} = 0 \quad (2.3)$$

lo cual representa que no hay expansión o contracción local de un elemento de un fluido.

De la ecuación de conservación de masa para un flujo incompresible y la conservación de momento, surgen las ecuaciones de Navier-Stokes

$$\rho \frac{D}{Dt} \mathbf{u} = \mathbf{f} - \nabla p + \mu \nabla^2 \mathbf{u} \quad (2.4)$$

si la fuerza es conservativa, entonces  $f = -\rho \nabla \phi$ , luego

$$\rho \frac{D}{Dt} \mathbf{u} = -\nabla P + \mu \nabla^2 \mathbf{u} \quad (2.5)$$

en donde  $P = p + \rho \phi$  que se le suele llamar presión modificada. Estas ecuaciones son las más importantes en dinámica de fluidos y llevan el nombre de ecuaciones de Navier-Stokes incompresibles. Matemáticamente son un sistema de ecuaciones parciales de segundo orden elípticas, no lineales.

Estas ecuaciones fueron presentadas por Stokes en 1845 bajo una serie de hipótesis sobre el tipo de fluido que modelan sus ecuaciones, ellas son:

1. Las tensiones en un punto son una función continua de las deformaciones, es decir en un punto es independiente de alguna otra variable cinemática.
2. El fluido es homogéneo, es decir que las tensiones en un punto no dependen de las coordenadas espaciales.
3. El fluido es isotrópico, es decir que no existe una dirección preferencial ni de tensión ni deformación.
4. Cuando no existe deformación la única tensión es la estática, coincidente con la presión termodinámica.
5. El fluido es Newtoniano e incompresible<sup>1</sup>

Para cerrar el sistema de ecuaciones es necesaria una ecuación de constitutiva y las condiciones de frontera del problema. La ecuación constitutiva, que relaciona el tensor de esfuerzos (fuerza por unidad de área) con el tensor de rapidez de deformación, para fluidos Newtonianos incompresibles es

$$\underline{\underline{\sigma}}_{ij} = -p \delta_{ij} + 2\mu \underline{\underline{e}}_{ij} \quad (2.6)$$

donde

$$\underline{\underline{e}}_{ij} = \frac{1}{2} \left( \frac{\partial u_i}{\partial x_j} + \frac{\partial u_j}{\partial x_i} \right) \quad (2.7)$$

---

<sup>1</sup>Los fluidos incompresibles son aquellos en que la densidad de cada elemento es constante a lo largo del movimiento, es decir  $(d\rho/dt) = 0$ . Dicho de otra manera, estamos suponiendo que las variaciones de presión son tan pequeñas que las variaciones de densidad producidas por ellas son despreciables [10].

es el tensor de rapidez de deformación,  $\underline{\sigma}_{ij}$  es el tensor de esfuerzos y  $p$  es la presión.

Para las condiciones de frontera utilizaremos que el campo de velocidades debe permanecer uniforme en el infinito y que la velocidad sobre la superficie del microorganismo es cero.<sup>2</sup>

## 2.2. Soluciones para números de Reynolds bajo

Las soluciones exactas a las ecuaciones de Navier-Stokes que gobiernan el movimiento de los fluidos incompresibles y viscosos no son muchas. Cuando el término no-lineal es cero entonces la naturaleza del flujo es más simple. En este capítulo las ecuaciones de Navier-Stokes son aproximadas para flujos en donde el Número de Reynolds es bajo y es llamada usualmente la aproximación de Stokes [5].

### 2.2.1. Número de Reynolds

Para entender un poco acerca del número de Reynolds, adimensionalizaremos las ecuaciones de Navier Stokes (2.4) proponiendo variables adimensionales

$$u^* = u/U, \quad x^* = x/L, \quad p^* = \frac{p}{\rho U^2}, \quad T^* = \frac{T}{L/U}, \quad \nabla^* = \frac{\nabla}{L}$$

Donde  $U$  es la velocidad característica y  $L$  la longitud característica del problema (longitud o diámetro del cuerpo) y  $T$  es el período.<sup>3</sup> Con estas nuevas variables las ecuaciones de Navier-Stokes (2.4) se convierten

$$\left( \frac{\partial}{\partial t^*} + \mathbf{u}^* \cdot p \nabla^* \right) \mathbf{u}^* = -\nabla^* p^* + \frac{1}{Re} \nabla^{*2} \mathbf{u}^*, \quad \nabla^* \cdot \mathbf{u}^* = 0 \quad (2.8)$$

Donde el número de Reynolds esta dado por

$$Re = \frac{\rho L^2}{\mu T} = \frac{\text{fuerzas inerciales}}{\text{fuerzas viscosas}}$$

El número de Reynolds es un parámetro adimensional que captura las características del fluido. Como la viscosidad, longitud, velocidad y la densidad. Si estos parámetros son combinados correctamente de tal forma que el Reynolds sea el mismo entonces se puede determinar el comportamiento a grandes y pequeñas escalas. Esto es conocido como ley de semejanza [8].

<sup>2</sup>Esta condición la podemos suponer válida ya que no se ha observado que el flujo se deslice en la superficie sólida. En la literatura es llamada *non-slip* [1].

<sup>3</sup>En general el reescalamiento se usa con el tiempo [2], pero nosotros trataremos movimientos periódicos.

### 2.2.2. La aproximación de Stokes

Sabemos que las ecuaciones de Navier-Stokes (2.8) son las que modelan un flujo viscoso incompresible a cualquier Reynolds, como hemos mencionado para microorganismos implica un  $Re$  bajo (movimientos muy lentos en un fluido lo suficientemente viscoso). Para tener referencia de que tan pequeño es el  $Re$ , en la siguiente tabla se muestran algunos datos [6]

	Longitud cm	Velocidad cm/s	Período s	Reynolds
Bacteria	$10^{-5}$	$10^{-3}$	$10^{-4}$	$10^{-5}$
Espermatozoide	$10^{-3}$	$10^{-2}$	$10^{-2}$	$10^{-3}$
Pez	50	100	0.5	$5^4$

Si en las ecuaciones de Navier-Stokes (2.8) ponemos la restricción de números de Reynolds bajos tendríamos

$$\nabla^{*2}\mathbf{u}^* - \nabla^*p^* = 0, \quad \nabla^* \cdot \mathbf{u}^* = 0 \quad (2.9)$$

y la versión con dimensiones

$$\mu\nabla^2\mathbf{u} - \nabla p = 0, \quad \nabla \cdot \mathbf{u} = 0 \quad (2.10)$$

Donde  $-\nabla p$  es la presión sobre una partícula por unidad de volumen, mientras que la fuerza viscosa por unidad de volumen es  $\mu\nabla^2\mathbf{u}$  y representa la transferencia de momento al fluido; la suma de estas dos fuerzas es cero ya que los términos inerciales son despreciables debido al tamaño. Entonces es un balance entre la presión y los términos viscosos son conocidas como ecuaciones de Stokes. Sus propiedades se mencionan a continuación [2]

1. *Instantáneas*: ya que no hay derivadas temporales, por decirlo de alguna manera no tienen memoria. Lo cuál implica que la estructura instantánea del flujo depende de la configuración actual de la frontera y de las condiciones sobre está, y es independiente de la historia del movimiento.
2. *Lineales*: la linealidad significa que la respuesta de un flujo de Stokes es proporcional a las fuerzas aplicadas a este.<sup>4</sup> Esta propiedad nos permite la superposición de soluciones.
3. *Cinemáticamente reversibles*: las trayectorias se invierten al invertir el tiempo.

---

<sup>4</sup>Entonces cuando los microorganismos se frenan, la velocidad tiende a cero en un tiempo muy pequeño de orden de microsegundos.

En el problema de nado cuando desaparece el término temporal al igual que los términos no lineales, físicamente significa que la escala del tiempo no es intrínseca del problema de natación de microorganismos, es decir evita la distinción entre adelante y atrás.<sup>5</sup> Esta nos dice que existe una reversibilidad cinemática y con ello una propiedad de simetría asociada con el movimiento de cualquier cuerpo a Reynolds bajo.

### 2.2.3. Ecuaciones auxiliares de las ecuaciones de Stokes

Regresando a las ecuaciones dimensionales de Stokes (2.10)

$$\mu \nabla^2 \mathbf{u} - \nabla p = 0 \quad \nabla \cdot \mathbf{u} = 0$$

Si tomamos la divergencia y usamos el hecho que es incompresible, obtenemos

$$\nabla^2 p = 0 \quad (2.11)$$

Ahora si tomamos el rotacional a las ecuaciones (2.10),

$$\nabla \times (\nabla^2 \mathbf{u}) = \nabla^2 \omega \quad (2.12)$$

donde  $\omega$  es la vorticidad definida como  $\omega = \nabla \times \mathbf{u}$ . Por otro lado la función de corriente  $\psi$  se puede definir a partir de un potencial vectorial para el campo de velocidades, es decir implica que,

$$\mathbf{u} = \nabla \times \psi \quad (2.13)$$

además sabemos que el fluido es incompresible, esto es  $\nabla \cdot \mathbf{u} = 0$ . Si  $\mathbf{u} = (u, v)$  tendríamos que:

$$u = \frac{\partial \psi}{\partial y}, \quad v = \frac{\partial \psi}{\partial x}$$

sustituyendo 2.13 en 2.10,

$$\nabla^4 \psi = 0 \quad (2.14)$$

Las ecuaciones (2.11),(2.12) y (2.14) son llamadas ecuaciones auxiliares de Stokes [2], y son las que resolveremos más adelante para los flagelos. La ventaja de esta formulación es que el campo de presión puede ser separado, matemáticamente, del campo de velocidades. El precio a pagar es que ahora las diferenciales son de cuarto y segundo orden.

---

<sup>5</sup>Es llamado movimiento recíproco cuando la secuencia de deformación se asume invariante ante la revocación del tiempo [6].

### 2.2.4. Unicidad del flujo de Stokes

Para una geometría de un cuerpo y condiciones de frontera dadas, las ecuaciones de Stokes tienen una solución única. Consideremos  $(\mathbf{u}(\mathbf{r}), p)$  y  $(\mathbf{u}^*(\mathbf{r}), p^*)$  dos soluciones al flujo de Stokes en un dominio  $\Omega$  con las mismas condiciones de frontera  $\mathbf{u} = \mathbf{u}^*$ .

Sea

$$\begin{aligned} I &= \int_{\Omega} (e_{ij}^* - e_{ij})(e_{ij}^* - e_{ij}) dV \\ &= \int_{\Omega} \frac{1}{2} \left[ \frac{\partial}{\partial x_j} (u_i^* - u_i) + \frac{\partial}{\partial x_i} (u_j^* - u_j) \right] (e_{ij}^* - e_{ij}) dV \end{aligned}$$

donde  $e_{ij} = \frac{1}{2}(\frac{\partial u_i}{\partial x_j} + \frac{\partial u_j}{\partial x_i})$ . Podemos reescribir la integral como

$$I = \int_{\Omega} \frac{\partial}{\partial x_j} [(u_i^* - u_i)(e_{ij}^* - e_{ij})] - (u_i^* - u_i) \frac{\partial}{\partial x_j} [e_{ij}^* - e_{ij}] dV$$

donde el último termino es lo que se debe restar al completar la divergencia. Usando el Teorema de Gauss en el primer término, para convertir la integral de volumen a una de superficie

$$I = \frac{1}{2} \int_{\partial\Omega} \underbrace{[(u_i^* - u_i)(e_{ij}^* - e_{ij})]}_0 \cdot n_j dS - \int_{\Omega} (u_i^* - u_i) \frac{\partial}{\partial x_j} (e_{ij}^* - e_{ij}) dV$$

La primera integral es cero porque tiene las mismas condiciones de frontera  $u_i^* = u_i$ , con lo cual

$$I = -\frac{1}{2} \int_{\Omega} (u_i^* - u_i) \frac{\partial^2}{\partial x_j \partial x_i} (u_i^* - u_i) dV$$

Usando la ecuación de movimiento:  $\mu \nabla^2 \mathbf{u} - \nabla p = 0$ , tendríamos:

$$\begin{aligned} I &= \frac{-1}{2\mu} \int_{\Omega} (u_i^* - u_i) \frac{\partial}{\partial x_i} (p^* - p) dV \\ &= \frac{-1}{2\mu} \int_{\partial\Omega} [(u_i^* - u_i)(p^* - p)] \cdot n_i dS \end{aligned}$$

Ahora bien  $I=0$  porque  $(\mathbf{u}, p)$  y  $(\mathbf{u}^*, p^*)$  ambas son soluciones para toda  $\Omega$ , pero el integrando es mayor a cero. Entonces  $(u_i^* - u_i)$  tiene un tensor de deformación  $e_i^* - e_i = 0$  es decir no produce deformaciones, representa un movimiento rígido. Pero si  $\mathbf{u} = \mathbf{0}$  en la frontera por tanto se queda quieto en todos lados y  $(u_i^* = u_i)$  entonces la solución es única.

### 2.2.5. Flujo de Stokes entorno a una esfera

Uno de los resultados fundamentales en la hidrodinámica de Reynolds bajo es la solución de las ecuaciones de Stokes para una esfera moviéndose con velocidad constante. Lo que se quiere encontrar la fuerza de arrastre de la esfera dada la velocidad  $\mathbf{U}$  de ésta.

Considremos una esfera de radio "a" que se mueve a velocidad constante  $\mathbf{U}$  en un fluido Newtoniano y sin fuerzas externas, resolveremos el problema en el sistema de referencia de laboratorio en el instante en el que el centro de la esfera pasa por el origen. De acuerdo con la simetría del problema ocuparemos coordenadas esféricas  $(r, \theta, \varphi)$ . Resolveremos las ecuaciones de Stokes para determinar la velocidad del campo, introduciendo la función de corriente  $\psi$ .

Ahora bien como sabemos un conjunto completo de soluciones a la ecuación de Laplace son los armónicos esféricos [3]

$$1/r, \nabla(1/r), \frac{\partial}{\partial x_i} \frac{\partial}{\partial x_j} (1/r)$$

en donde  $r$  es la distancia respecto al origen. Nos interesan las soluciones que se anulen en el infinito, puesto que el fluido esta en reposo ahí. De acuerdo con las ecuaciones auxiliares (2.11) y (2.12)

$$\begin{cases} \nabla^2 p = 0 & \text{donde } p \rightarrow 0, r \rightarrow \infty \\ \nabla^2 \omega = 0 & \text{donde } \omega \rightarrow 0, r \rightarrow \infty \end{cases}$$

Además  $p$  y  $\omega$  son proporcionales a la velocidad ( $\alpha \mathbf{u}$ ), ya que como hemos visto las ecuaciones de Stokes son lineales, entonces las soluciones a las ecuaciones auxiliares son

$$\begin{cases} p = \alpha \mathbf{U} \cdot \nabla \left( \frac{1}{r} \right) = -\frac{\alpha U}{r^2} \cos \theta \\ w = \beta \mathbf{U} \times \nabla \left( \frac{1}{r} \right) = -\frac{\beta U}{r^2} \sin \theta \widehat{\mathbf{e}}_\varphi \end{cases} \quad (2.15)$$

Por simetría podemos considerar que la velocidad es independiente de  $\varphi$

$$\mathbf{v} = v_r \widehat{\mathbf{e}}_r + v_\theta \widehat{\mathbf{e}}_\theta$$

Entonces la ecuación de continuidad en coordenadas esféricas polares tendría la forma

$$\nabla \cdot \mathbf{v} = \frac{1}{r^2} \frac{\partial}{\partial r} r^2 v_r + \frac{1}{r^2 \sin \theta} \frac{\partial}{\partial \theta} (\sin \theta v_\theta) = 0$$

Tomamos  $v_r$  y  $v_\theta$  de tal forma que la ecuación anterior se satisfaga introduciendo la componentes de  $\mathbf{v}$  en términos de la función de corriente  $\psi$ , es decir

$$v_r = \frac{1}{r^2 \sin \theta} \frac{\partial \psi}{\partial \theta} \quad v_\theta = -\frac{1}{r \sin \theta} \frac{\partial \psi}{\partial r}$$

Por lo que

$$\mathbf{v} = \frac{1}{r^2 \sin \theta} \frac{\partial \psi}{\partial \theta} \hat{\mathbf{e}}_r - \frac{1}{r \sin \theta} \frac{\partial \psi}{\partial r} \hat{\mathbf{e}}_\theta \quad (2.16)$$

Nuestro objetivo ahora, encontrar la función de corriente  $\psi$  ya que con esta podemos encontrar el campo de velocidades  $\mathbf{v}$  y con ello el tensor de rapidez de deformación (2.7), para luego obtener el tensor de esfuerzos (2.6) y así calcular la fuerza sobre la esfera.

Veámos ahora las condiciones de frontera

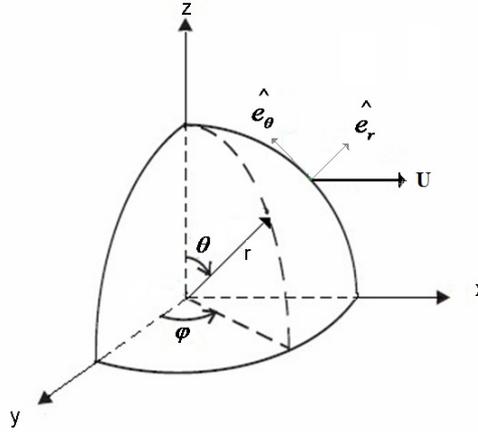


Figura 2.1: Componentes de la velocidad en la frontera.

De acuerdo con la figura (2.1):

$$v_\theta|_{r=a} = \frac{-1}{a \sin \theta} \frac{\partial \psi}{\partial r} \Big|_{r=a} = -U \sin \theta \quad (2.17)$$

$$v_r|_{r=a} = \frac{1}{a^2 \sin \theta} \frac{\partial \psi}{\partial \theta} \Big|_{r=a} = U \cos \theta$$

Las condiciones de frontera sugieren una solución del tipo  $\psi = U f(r) \sin^2 \theta$ , ya que en eje  $z$  tiene que ser una línea de corriente .

Calculando la vorticidad  $\omega$  usando (2.15), tendríamos

$$-\frac{1}{r^2} \beta U \sin \theta = \omega = \nabla \times \mathbf{v} = \left[ -\frac{1}{r \sin \theta} \frac{\partial^2 \psi}{\partial r^2} - \frac{1}{r^3} \frac{\partial}{\partial \theta} \left( \frac{1}{\sin \theta} \frac{\partial \psi}{\partial \theta} \right) \right]$$

sustituyendo la forma de  $\psi$  en la ecuación anterior tendríamos

$$-\frac{1}{r^2}\beta U \operatorname{sen}\theta = -\frac{U \operatorname{sen}\theta}{r} f''(r) + \frac{2U f(r)}{r^3} \operatorname{sen}\theta$$

si multiplicamos esta por  $r^3$

$$r^2 f''(r) - 2f(r) = \beta r \quad (2.18)$$

Primero solucionaremos la homogénea; ya que se trata de la ecuación de Euler proponemos a  $f = A_m r^m$ , entonces

$$r^m (m(m-1) - 2) = 0$$

resolviendo la cuadrática, tenemos 2 raíces reales:  $m_1 = 2$  y  $m_2 = -1$ . Por lo que la solución a la homogénea esta dada por:

$$f(r) = Ar^2 + Br^{-1}$$

Ahora proponemos una solución particular  $f(r) = -\frac{1}{2}\beta r$  que satisface la ecuación (2.18). Entonces la solución es la suma de la homogénea mas la particular, es decir:

$$f(r) = Ar^2 + Br^{-1} - \frac{1}{2}\beta r$$

donde  $A, B, \beta$  son constantes, de las condiciones de frontera de  $\mathbf{v}$  la componente radial del campo de velocidades  $v_r$  es proporcional a  $f(r)/r^2$  entonces para que  $V_r \rightarrow 0$  cuando  $r \rightarrow \infty$  necesitamos que  $A = 0$ . Tomando en cuenta este hecho, podemos sustituir la solución

$$\psi(r, \theta) = U f(r) \operatorname{sen}^2 \theta = U \left( Br^{-1} - \frac{1}{2}\beta r \right) \operatorname{sen}^2 \theta$$

con las condiciones de frontera (2.17)

$$\frac{U \operatorname{sen}\theta}{a} \left( \frac{B}{a^2} + \frac{\beta}{2} \right) = -U \operatorname{sen}\theta$$

$$2U \left( \frac{B}{a^3} - \frac{\beta}{2a} \cos\theta \right) = U \cos\theta$$

Este sistema con dos ecuaciones y dos incógnitas podemos resolverlo, obteniendo

$$B = -\frac{a^3}{4} \quad \beta = -\frac{3a}{2}$$

entonces la función de corriente tiene la forma

$$\psi(r, \theta) = Ur^2 \operatorname{sen}^2 \theta \left( \frac{3a}{4r} - \frac{a^3}{4r^3} \right)$$

en el momento en que la esfera pasa por el origen. Con ello podemos calcular fácilmente el campo de velocidades, ya que sabemos

$$\begin{aligned} v_r &= \frac{1}{r^2 \operatorname{sen} \theta} \frac{\partial \psi}{\partial \theta} = U \cos \theta \left( \frac{3a}{2r} - \frac{a^3}{2r^3} \right) \\ v_\theta &= -\frac{1}{r \operatorname{sen} \theta} \frac{\partial \psi}{\partial r} = -U \operatorname{sen} \theta \left( \frac{3a}{4r} + \frac{a^3}{4r^3} \right) \end{aligned} \quad (2.19)$$

### 2.2.6. Calculando el arrastre sobre la esfera

Nos falta calcular la presión, para poder obtener el tensor de esfuerzos. De acuerdo con la ecuación (2.15)

$$p = -\frac{\alpha}{r^3} \mathbf{u} \cdot \mathbf{x}$$

lo que resta es calcular  $\alpha$ . Según la ecuación de Stokes (2.10)

$$\mu \nabla^2 \mathbf{u} = \nabla p$$

desarrollando el lado izquierdo usando la relación vectorial [3]

$$\nabla^2 \mathbf{u} + \nabla \times \underbrace{(\nabla \times \mathbf{u})}_{\omega} = -\alpha \mathbf{u} \cdot \nabla \left( \frac{\mathbf{x}}{r^3} \right)$$

De acuerdo a la ecuación (2.15) podemos calcular la vorticidad

$$\nabla \times \omega = -\beta \nabla \times \left( \mathbf{u} \times \frac{\mathbf{x}}{r^3} \right)$$

Usando la relación [3]

$$\nabla \times (\mathbf{A} \times \mathbf{B}) = (\mathbf{B} \cdot \nabla \mathbf{A}) - (\mathbf{A} \cdot \nabla) \mathbf{B} - \mathbf{B}(\nabla \cdot \mathbf{A}) + \mathbf{A}(\nabla \cdot \mathbf{B})$$

tendríamos

$$\beta \nabla \times \left( \mathbf{u} \times \frac{\mathbf{x}}{r^3} \right) = -\beta \mathbf{u} \cdot \nabla \left( \frac{\mathbf{x}}{r^3} \right) + \beta \mathbf{u} \underbrace{\left( \nabla \cdot \left( \frac{\mathbf{x}}{r^3} \right) \right)}_0$$

entonces

$$\begin{aligned} \beta \mu \mathbf{u} \cdot \nabla \left( \frac{\mathbf{x}}{r^3} \right) &= \alpha \mathbf{u} \cdot \nabla \left( \frac{\mathbf{x}}{r^3} \right) \\ \Rightarrow \alpha &= \mu \beta = -\mu \frac{3a}{2} \end{aligned}$$

finalmente

$$p = \frac{3a\mu}{2r^3} \mathbf{u} \cdot \mathbf{x} \quad (2.20)$$

De la ecuación (2.6) podemos calcular el tensor de esfuerzos en coordenadas esféricas, como se mueve en el eje  $z$  sólo calcularemos

$$\underline{\sigma}_{rr} = -p + 2\mu \frac{\partial v_r}{\partial r}$$

$$\underline{\sigma}_{r\theta} = \mu \left[ r \frac{\partial}{\partial r} \left( \frac{v_\theta}{r} \right) + \frac{1}{r} \frac{\partial v_r}{\partial \theta} \right]$$

Usando  $v_r$  y  $v_\theta$  de las ecuaciones (2.19) y la presión de (2.20), tenemos

$$\underline{\sigma}_{rr} = -\frac{3\mu a U \cos \theta}{2r^2} + 2\mu U \cos \theta \left( -\frac{3a}{2r^2} + \frac{3a^3}{2r^4} \right)$$

$$\underline{\sigma}_{r\theta} = \mu \left[ -U \sin \theta \left( \frac{-3a}{2r^2} - \frac{-a^3}{r^2} \right) - U \sin \theta \left( \frac{3a}{2r^2} - \frac{a^3}{2r^4} \right) \right]$$

Entonces evaluamos sobre la esfera es decir  $r = a$ , tenemos

$$\underline{\sigma}_{rr} \Big|_{r=a} = \frac{3\mu U \cos \theta}{2a}$$

$$\underline{\sigma}_{r\theta} \Big|_{r=a} = \frac{3\mu U \sin \theta}{2a}$$

la fuerza de arrastre va en la dirección contraria a la que se mueve la esfera es decir en la dirección  $-x$ . La componente de el tensor de esfuerzos en esa dirección esta dado por

$$\sigma = \underline{\sigma}_{rr} \Big|_{r=a} \cos \theta - \underline{\sigma}_{r\theta} \Big|_{r=a} \sin \theta$$

Ahora lo que resta es integrar sobre la superficie de la esfera:

$$F_D = -\frac{3\mu U}{2a} \int_0^{2\pi} \int_0^\pi \sin \theta \, d\theta \, d\varphi = 6\pi \mu a U \quad (2.21)$$

algo importante que tenemos que notar es que la fuerza de arrastre  $F_D$  es proporcional linealmente a la velocidad  $U$ . El coeficiente de proporcionalidad  $\pi \mu a$  involucra la geometría del problema y dado que estamos hablando de una esfera, es simétrica por ello no esperamos más términos debidos a la forma del cuerpo. Pero esperaríamos para un cuerpo que no tenga tanta simetría es que se siga cumpliendo la linealidad entre la fuerza y la velocidad, pero ahora con la proporcionalidad dada por una matriz que involucre la geometría del cuerpo. En nuestro caso aproximaremos la cabeza del microorganismo como una esfera y nos apoyaremos en este resultado.



## Capítulo 3

# Formulación del problema de nado

En este capítulo plantaremos el problema del nado de un microorganismo empezando con la definición de nadar para bacterias, espermatozoides, etc. Luego se planteará el problema de nado de forma matemática. Se explica la razón por la cual Taylor [24] y Gray&Hancock [25] modelan el nado de microorganismos considerando amplitudes de onda de segundo orden. Además haremos notar porqué el problema no se resuelve calculando la fuerzas de cuerpo en su forma integral, y se prefiere usar la teoría del *slender body* [27].

Nadar en toda esta tesis se va a entender que el microorganismo va a avanzar en un fluido viscoso, en ausencia de fuerzas externas de propulsión mediante la realización de cambios periódicos de forma. No consideraremos otros mecanismos de natación. Un punto importante a resaltar es que las estrategias empleadas para nadar a números de Reynolds bajo y alto son diferentes ya que los efectos inerciales desaparecen. Entonces ¿cómo pueden nadar?, esta pregunta es la que resolveremos a lo largo de los capítulos siguientes.

Ahora empezaremos con la parte matemática. Lo que nos gustaría saber es si el flagelo se mueve, es decir

$$\frac{d}{dt}\mathbf{x}(u, v, t) = \mathbf{u}(x(u, v, t)) \quad (3.1)$$

donde  $u, v$  son los parametros que parametrizan al flagelo, si podemos encontrar  $\mathbf{u}$  tendríamos una ecuación para el centro de masa y es la que nos diría si el microorganismo se está moviendo:

$$x_{cm} = \iint x(u, v, t)J(u, v) dudv \quad (3.2)$$

donde  $J(u, v)$  es el jacobiano. En principio sería posible porque sabemos que los microorganismos nadan. Pero lo que queremos encontrar son las condiciones matemáticas de la velocidad.

Como hemos explicado lo único que conocemos para resolver el problema de microorganismos en donde la viscosidad es muy grande comparada con la velocidad son las ecuaciones de Stokes, que para una fuerza sobre la superficie  $\Sigma$  en un punto  $\xi$  están dadas

$$\begin{aligned} -\nabla p + \mu \nabla^2 \mathbf{u} + \mathbf{f}_\Sigma(\xi, t) &= 0 \\ \nabla \cdot \mathbf{u} &= 0 \end{aligned} \quad (3.3)$$

Introduciendo la función de Green  $F$ , podemos escribir la solución de la forma:

$$u_i(x) = C F_{ij}(x, \xi) f_j(t) \quad (3.4)$$

donde  $C$  es una constante, y la velocidad cumple las condiciones  $\mathbf{u}(x) \rightarrow 0$  cuando  $x \rightarrow \infty$ . Físicamente (3.4), expresa el campo de velocidad concentrado en un punto de fuerza de intensidad  $\mathbf{f}$  en el punto  $\xi = x(u, v, t)$ . Estamos suponiendo que el flagelo lo podemos parametrizar por dos variables  $u, v$  donde  $u$  es la posición a lo largo del flagelo, es decir describe la forma de la superficie. Mientras que  $v$  parametriza a la sección transversal asumida por la superficie.

Como la fuerza que aplica el flagelo al fluido  $\mathbf{f}$ , es periódica de acuerdo con la definición de nadar. La podemos escribir como

$$f(\xi, t) = \zeta(\xi) p(t) \delta_\Sigma(\xi) \quad (3.5)$$

donde  $p(t) = p(t + T)$  donde  $T$  es el período,  $\Sigma$  denota la superficie del microorganismo y  $\zeta(\xi)$  es la forma de la superficie de éste. Notese, que partimos de la suposición de que la fuerza  $\mathbf{f}$  se puede separar en su parte espacial y temporal.

Con esto la velocidad (3.4) estaría dada:

$$u_i(x) = \int \int_\Sigma C F_{ij}(x, \xi) \zeta_j(\xi) p(t) d\xi dt \quad (3.6)$$

Entonces el promedio de la velocidad sería

$$\langle u_i(x) \rangle = \frac{1}{T} \int_0^T \int \int_\Sigma F_{ij}(x, \xi) \zeta_j(\xi) p(t) d\xi dt \quad (3.7)$$

Recordemos que estamos en el régimen de Stokes, por lo que las fuerzas son proporcionales a la velocidad. Además los términos inerciales son muy pequeños por lo que las fuerzas  $\zeta(\xi)p(t) \ll 1$  lo que implica que las

velocidades  $u_i \ll 1$ . Entonces el promedio de la velocidad sería cero, lo que nos dice es que el microorganismo no nada. De esto precisamente se percató Taylor y por ello tomó en cuenta los efectos no lineales en su artículo [24]. Esto es lo que haremos en el capítulo siguiente.

Pero faltaría saber cómo son esas fuerzas de cuerpo y esto es precisamente lo que hace complicada esta formulación. Cuando nosotros vemos nadar un microorganismo lo que observamos son las formas del cuerpo, podríamos medir hasta su velocidad. Pero en realidad no vemos fuerzas, no sabemos cómo modelarlas. Por ello, lo que se hace para modelar a los microorganismos es darle la vuelta al problema, no sabemos cómo son las fuerzas de cuerpo pero lo que sí sabemos es la velocidad y la forma. Entonces ahora trataremos el problema del nado de manera diferente, pensaremos en flagelos delgados que tienen una forma dada y lo que queremos determinar es si con esa forma el animal puede nadar o no. Y la forma del flagelo determinará esas fuerzas especiales que podrían ser calculadas y el problema del nado de microorganismos estaría resuelto.

Nosotros supondremos para un caso específico que el flagelo va cambiando de forma y al mismo tiempo los puntos materiales de éste tienen un movimiento hacia arriba y hacia abajo, podemos asumir la forma como

$$\mathbf{x}(u, v, t) = \mathbf{x}_0(t) + \mathbf{S}(u, v, t) = (0, x(t), 0) + \mathbf{S}(u, v, t) \quad (3.8)$$

donde  $\mathbf{S}(u, v, t)$  es una función dada la cual modela el movimiento del cuerpo, en nuestro caso podemos proponer

$$\mathbf{S}(u, v, t) = (0, y(u, t), 0) + \hat{\mathbf{n}}(u, t) \cos u + \hat{\mathbf{b}}(u, t) \sin v \quad (3.9)$$

donde  $\hat{\mathbf{n}}$  y  $\hat{\mathbf{b}}$  son el vector normal y binormal respectivamente a la superficie del flagelo. Necesitamos encontrar una ecuación para  $\mathbf{x}_0$  en términos de la forma del cuerpo  $\mathbf{S}$ . Considerando la ecuación (3.6)

$$(0, \dot{x}(t), 0) + \dot{\mathbf{S}}(u, v, t) = \int \iint_{\Sigma} C F_{ij}(x, \xi) \zeta_j(\xi) p(t) d\xi dt \quad (3.10)$$

Si suponemos que la función  $F_{ij}$  depende únicamente de la forma del cuerpo  $\mathbf{S}$ ,  $\dot{\mathbf{S}}$  y no depende de la posición del animal  $x(t)$ , el centro de masa del microorganismo estaría dado sólo en función de la forma del cuerpo y su derivada

$$\dot{\mathbf{x}} = Q(S, \dot{S}) \quad (3.11)$$

Esta formulación sólo muestra la forma de la ecuación y necesita ser calculada la fuerza, una posibilidad es calcular la fuerza en términos de la forma para cerrar las ecuaciones, pero tendríamos que calcular la

ecuación integral correspondiente para encontrar  $Q(S, \dot{S})$  la cuál no se hará analíticamente ya que como vemos no es tan fácil. Por esta razón se prefiere usar directamente la forma del cuerpo y usar la aproximación del *slender body* [27]. Nosotros mostraremos en detalle esta aproximación y cómo la estructura del cuerpo es relevante en la hidrodinámica de fluidos a número de Reynolds bajo.

Denotaremos como  $Q(\dot{x} + \dot{S})$  al operador lineal el cual nos da una solución para la velocidad  $\mathbf{u}$  en términos de la velocidad de la frontera. Proponemos a este operador de esta forma porque la velocidad estaría dada

$$\mathbf{u}(\mathbf{x}, t) = \mathbf{Q}(\dot{\mathbf{x}} + \dot{\mathbf{S}}) = \mathbf{Q}(\dot{\mathbf{x}}) + \mathbf{Q}(\dot{\mathbf{S}}) \quad (3.12)$$

el primer término nos dice que la velocidad del microorganismo esta dada por un movimiento puramente traslacional. El segundo término es una contribución debida a la forma, que como hemos visto es un punto clave en la natación de los animales pequeños.

Obtengamos el balance de fuerzas que será uno de los argumentos principales a lo largo de esta tesis. El balance de fuerzas se puede obtener integrando la ecuación  $\nabla \cdot \underline{\underline{\sigma}} = 0$  sobre la región acotada por cuerpo y una esfera grande en infinito. Esto nos da:

$$\iint_{\Sigma} \underline{\underline{\sigma}} \cdot \hat{\mathbf{n}} dS + \iint_R \underline{\underline{\sigma}} \cdot \hat{\mathbf{n}} dS = 0 \quad (3.13)$$

en donde  $\Sigma$  es la superficie del cuerpo y  $R$  es la esfera cuyo radio tiende a infinito. El segundo término tiende a cero cuando el radio tiende a infinito porque los esfuerzos en infinito son cero. Entonces el balance de fuerzas queda

$$\iint_{\Sigma} \underline{\underline{\sigma}} \cdot \hat{\mathbf{n}} dS = 0 \quad (3.14)$$

Si queremos este balance a lo largo de la componente horizontal, solo proyectamos

$$\iint_{\Sigma} (\underline{\underline{\sigma}} \cdot \hat{\mathbf{n}}) \cdot \hat{\mathbf{i}} dS = 0 \quad (3.15)$$

Entonces el balance de fuerzas para la ecuación (3.12) a lo largo de la componente  $x$  estaría dado por:

$$\iint_{\text{cuerpo}} (Q(\dot{x}) \cdot \hat{\mathbf{n}}) \cdot \hat{\mathbf{i}} dS + \iint_{\text{cuerpo}} (Q(\dot{S}) \cdot \hat{\mathbf{n}}) \cdot \hat{\mathbf{i}} dS \quad (3.16)$$

El primer término no depende la forma  $S$  pues como habíamos visto es la contribución puramente traslacional, mientras que el segundo término tiene una dependencia de  $S$ , así para el movimiento del cuerpo

$$A\dot{x} + \iint_{\text{cuerpo}} (Q(\cdot S) \cdot \hat{\mathbf{n}}) \cdot \hat{\mathbf{i}} d\sigma = 0 \quad (3.17)$$

donde  $A$  es una matriz que depende de  $\dot{x}$ . Ahora es claro que el problema del nado ha sido transformado, en el problema de encontrar una aproximación adecuada para  $Q$ . Que es el que nos dice el efecto por el movimiento del cuerpo. Esto será logrado en los siguientes dos capítulos en donde presentaremos los resultados de Gray&Hancock [25].

### 3.0.7. Teorema de la almeja

Ha llegado el momento de hablar de E.M. Purcell, él resolvió el problema de la propulsión a Reynolds bajos con su famoso artículo *Life at Low Reynolds Number* [23], en donde presenta una clara imagen del Reynolds bajo, introduciendo el Teorema de la almeja y precisamente de esté hablaremos en esta sección.

Supongamos que la forma del microorganismo  $S$ , está determinada por

$$y(u, t) = q(u)p(t) \quad (3.18)$$

donde  $p(t)$  es una función periódica, notese que la forma propuesta es una onda estacionaria. Como el operador  $Q$  sólo actua en la parte espacial, la ecuación (3.17) se vería

$$A\dot{x} + \dot{p}(t) \iint_{\text{cuerpo}} Q(\dot{S}(q(u))) dudv = 0 \quad (3.19)$$

Pero el segundo término sólo tendrá dependencia temporal  $I(p(t))$  ya que estamos integrando en la parte espacial. Entonces tendemos

$$A\dot{x} = I(p(t))\dot{p} = \frac{d}{dt}I(p(t)) \quad (3.20)$$

La cual nos diría que el microorganismo no nada, pues

$$A(x(t) - x(0)) = I(p(t)) - I(p(0)) = 0 \quad (3.21)$$

ya que  $p(t)$  es periódica. La conclusion es que las ondas estacionarias no producen nado pues ellas sólo tienen un grado de libertad. Este resultado es conocido como el Teorema de la almeja.

Ahora asumamos que el movimiento tiene  $N$  grados de libertad  $\xi_i(t)$ , esto es

$$y(u, t) = \sum_{i=1}^N \xi_i(t)q_i(u) \quad (3.22)$$

es decir, estamos discretizando a una onda viajera. Con esta onda obtenemos la ecuación

$$A\dot{x} = \sum_{i=1}^N V_i(\xi, \dots, \xi_N)\dot{\xi}_i = 0 \quad (3.23)$$

Nosotros ahora necesitamos tomar la derivada total del segundo término, llamemos  $\mathbf{V} = (V_1, \dots, V_N)$  y propongamos que sea el gradiente de algún escalar. Entonces necesitamos que  $\nabla \times \mathbf{V} = 0$ , de otra forma el animal no nadaría. Hay que resaltar que el término  $\sum_{i=1}^N V_i(\xi, \dots, \xi_N) \dot{\xi}_i$  es la razón de trabajo de las fuerzas viscosas producidas por un cambio de forma. Cuando esta razón es diferente de cero se produce el movimiento. Entonces generalmente esperamos el nado para dos grados de libertad.

Básicamente lo que nos dice es que si un cuerpo se deforma periódicamente conforme transcurre el tiempo y el movimiento es idéntico cuando hacemos reversible el tiempo, entonces el cuerpo no nada. Es decir nos da una restricción geométrica para que sea posible nadar a Reynolds bajo. Como hemos visto esta restricción nos la da los grados de libertad del cuerpo y a su vez está dada por la forma y recordemos que la forma está intimamente relacionada con las fuerzas de cuerpo digamos la fuerza normal y tangencial cuando estas son diferentes lo que permite que el flagelo nade, esto lo deduciremos detalladamente en los capítulos siguientes.

La almeja hipotética en la primera figura cierra sus dos conchas y estas inducen una velocidad  $\mathbf{u}(x, y, z, t)$ , esta produce esfuerzos viscosos que están balanceados por la presión según las ecuaciones de Stokes, lo cual produce una fuerza neta sobre la almeja. Pero como el fluido es cinemática reversible, un movimiento recíproco produce una velocidad igual y opuesta  $-\mathbf{u}(x, y, z, t)$ . Como la presión está relacionada linealmente con la velocidad, el movimiento de apertura debe producir una fuerza igual y opuesta al movimiento de cerrado. El molusco puede abrir y cerrar sus conchas periódicamente pero no produce una fuerza neta ya que sólo tiene un grado de libertad.

En la introducción hablamos sobre porqué los microorganismos no tienen aletas, y la razón es vivir en el interior de un flujo de Reynolds bajo. Imaginemos que una bacteria tuviera aleta. Si intenta mover una aleta hacia adelante y luego hacia atrás, no avanzaría porque el movimiento en un fluido laminar es reversible como el de la almeja hipotética de Purcell. Es decir, al retirar la aleta retrocedería y volvería a su posición inicial, entonces haría un movimiento cíclico. Por ello para poder moverse han tenido que desarrollar estructuras nuevas: los cilios y los flagelos.

## Capítulo 4

# Primer modelo de propulsión flagelar

En las líneas siguientes explicaremos uno de los modelos más sobresalientes que ayudaron a entender la dinámica flagelar. Tenemos todas las herramientas para desarrollar las matemáticas, calcularemos el operador  $Q$  que nos dice el efecto del movimiento del flagelo, sin olvidar que el promedio del término dominante de la velocidad en un período es cero. Por lo cuál necesitaremos hacer una expansión para obtener contribuciones de ordenes más altos.

### 4.0.8. Modelo de Taylor

En los años 50 se planteó la pregunta: ¿cómo pueden los organismos generar propulsión cuando la inercia es prácticamente nula?. En 1951 Geoffrey Taylor [24] en su trabajo demostró analíticamente que la propulsión neta puede ser inducida usando esfuerzos puramente viscosos, por la acción de ondas con desplazamiento lateral propagándose a lo largo de una placa. La sábana es el análogo al golpeteo de un flagelo o un espermatozoide, pero en un flujo bidimensional.

Este modelo es el punto de partida para formulaciones posteriores y es el que analizaremos en esta sección. Únicamente consideraremos ondas transversales con amplitud pequeña propagándose en una placa extendida en  $\pm\infty$  a lo largo del eje  $x$  (veáse figura 4.1) en un flujo de Stokes (Reynolds pequeños) ya que una placa semi-infinita es un poco más difícil de tratar.

Taylor [24] supone que la placa ondula en la dirección  $y^1$ , con  $y \geq 0$ . Entonces

$$(x(t), y(t)) = (Vt, b \sin(kx - wt)) \quad (4.1)$$

Donde la velocidad de la onda es  $c = k/w$  y se mueve en la dirección  $x$ ,  $b$  es la amplitud,  $k$  es el número de onda y  $w$  es la frecuencia de oscilación. Notemos que los puntos materiales sobre la placa oscilan hacia arriba y abajo, no tienen componente  $x$  de movimiento. Entonces vamos a suponer que tiene una velocidad  $V$  en dirección  $x$ <sup>2</sup>

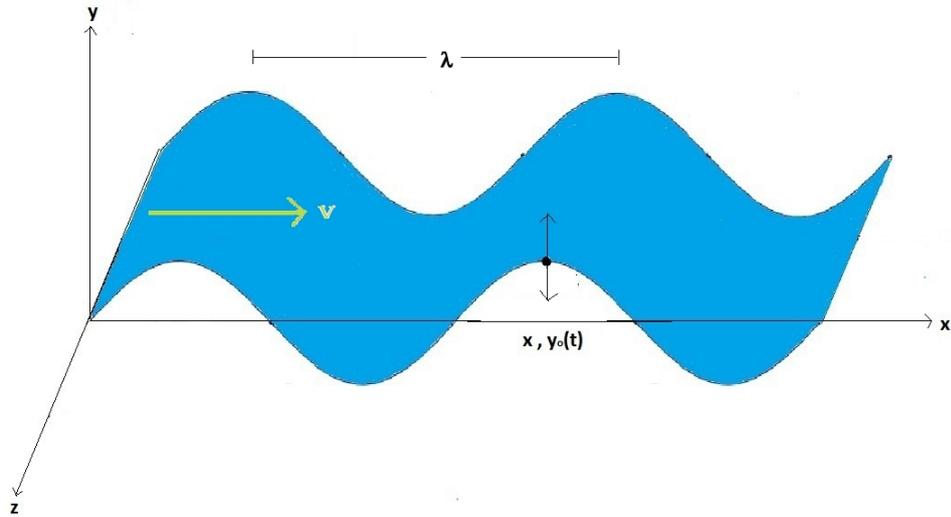


Figura 4.1: Se muestra la placa pensada por Taylor

Con condiciones de frontera

$$u_0 = \frac{\partial \psi}{\partial y} = V \quad (4.2)$$

$$v_0 = \frac{\partial y_0}{\partial t} = -bw \cos(kx - wt)$$

además en el sistema de referencia de laboratorio el flujo es uniforme cuando estamos muy lejos de la placa

$$\lim_{y \rightarrow \infty} \mathbf{u}(x, y) = 0$$

<sup>1</sup>Hay que resaltar que proponemos una onda viajera, ya que como hemos visto las ondas estacionarias sólo tienen un grado de libertad y de acuerdo con el teorema de la almeja no es posible la natación además debemos recordar que "y" está jugando el papel de  $Q$  en forma explícita.

<sup>2</sup>Nótese que la ecuación (4.1) implica que la placa es infinita, si no lo fuera los puntos materiales de la sábana cuando se movieran de arriba a abajo crearían algo similar a una figura de ocho.

La pregunta a responder es si el microorganismo puede nadar y de ser así de que orden es la amplitud. Como hemos visto en el Capítulo I la ecuación para un flujo viscoso en dos dimensiones cuando los términos inerciales son despreciables es

$$\Delta^2\psi = 0 \quad (4.3)$$

donde  $\psi$  es la función de corriente y las componentes de velocidad derivadas de la ecuación de continuidad en coordenadas cartesianas son

$$u = \frac{\partial\psi}{\partial y}, \quad v = -\frac{\partial\psi}{\partial x}$$

#### 4.0.8.1. Resolviendo la biarmónica

Hemos visto que una forma de resolver las ecuaciones de Stokes se puede hacer de manera integral encontrando el valor de  $Q$  ó podemos resolver una ecuación diferencial, el precio a pagar es que está es de cuarto orden y es la ecuación biarmónica (4.3), que en este caso es en dos dimensiones

$$\left( \frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{\partial^2}{\partial y^2} \right)^2 \psi = 0 \quad (4.4)$$

Proponemos separación de variables, es decir

$$\psi = \sum_0^{\infty} X(x,t)Y(y) \quad (4.5)$$

Derivando la ecuación (4.5) y sustituyendola en (4.4), se ve

$$X^{(4)}Y + Y^{(4)}X + 2X^{(2)}Y^{(2)} = 0 \quad (4.6)$$

Si suponemos que  $\psi \neq 0$ , podemos escribir

$$\Rightarrow \frac{X^{(4)}}{X} + \frac{Y^{(4)}}{Y} + 2\frac{X^{(2)}Y^{(2)}}{XY} = 0$$

La parte en  $x$  de acuerdo al problema que estamos resolviendo debe ser periódico y la solución mas general, estará dada por

$$X(x,t) = b \operatorname{sen}(kx - wt) + b \operatorname{cos}(kx - wt) \quad (4.7)$$

$$\begin{aligned} \Rightarrow \frac{\partial X^2(x,t)}{\partial x^2} &= -k^2b \operatorname{sen}(kx - wt) - k^2b \operatorname{cos}(kx - wt) = -k^2X(x,t) \\ \frac{\partial X^4(x,t)}{\partial x^4} &= k^4b \operatorname{sen}(kx - wt) + k^4b \operatorname{cos}(kx - wt) = k^4X(x,t) \end{aligned} \quad (4.8)$$

Ahora para la parte en  $y$

$$Y^4 - 2k^2Y^2 + k^4Y = 0 \quad (4.9)$$

Que es una ecuación homogénea de orden cuatro con coeficientes constantes reales [9]. Una forma de resolverla es encontrar la ecuación auxiliar, para ello proponemos  $Y = e^{rx}$ , tomando las derivadas con respecto a  $x$  y sustituyendo en la ec. (4.9) tenemos

$$e^{rx}[r^4 - 2k^2r^2 + k^4] = 0 \quad (4.10)$$

$$\Rightarrow (r^4 - 2k^2r^2 + k^4) = (r - k)^2(r + k)^2 = 0$$

$$\therefore r_1 = k, \quad r_2 = -k, \quad r_3 = k, \quad r_4 = -k \quad (4.11)$$

Como  $e^{ry}$  no puede ser cero, pues es lo que estamos proponiendo como solución. Entonces de la ec. (4.11) tenemos dos pares de raíces reales repetidas, por lo que la solución es

$$Y(y) = (A_1y + B_2)e^{ky} + (C_3y + D_4)e^{-ky} \quad (4.12)$$

Entonces la solución completa para la función de corriente, esta dada por las ecuaciones (4.7) y (4.12) y tiene la forma

$$\begin{aligned} \psi(x, y, t) = & [b \operatorname{sen}(kx - wt) + b \operatorname{cos}(kx - wt)] (A_1y + B_2)e^{ky} \\ & + [b \operatorname{sen}(kx - wt) + b \operatorname{cos}(kx - wt)] (C_3y + D_4)e^{-ky} \end{aligned} \quad (4.13)$$

Las soluciones que a nuestro problema satisfacen, son aquellas en las que  $y$  crezca pero la función de corriente sea finita, por ello sólo nos quedaremos con la exponencial negativa y con  $k > 0$ . Utilizando el principio de superposición, la solución será

$$\begin{aligned} \psi_m = & (A_my + B_m)e^{-mky} \operatorname{sen} m(kx - wt) \\ & + (C_my + D_m)e^{-mky} \operatorname{cos} m(kx - wt) \end{aligned} \quad (4.14)$$

#### 4.0.9. Ondas de amplitud pequeña

De acuerdo a la ecuación (4.14) si consideramos la función de corriente a primer orden, es decir con  $m = 1$ :

$$\psi_1 = (A_1y + B_1)e^{-ky} \operatorname{sen} \xi + (C_1y + D_1)e^{-ky} \operatorname{cos} \xi \quad (4.15)$$

donde  $\xi = (kx - wt)$ , las condiciones que deben satisfacerse en la superficie dada por (4.2) son las de no deslizamiento:

$$v_0 = -\frac{\partial \psi_1}{\partial x} \Big|_{y=0} = -bw \operatorname{cos} \xi, \quad u_0 = \frac{\partial \psi_1}{\partial y} \Big|_{y=0} = V_1 \quad (4.16)$$

también sabemos que la velocidad en infinito es cero, y que en el sistema de referencia de laboratorio vemos que el flagelo se mueve con velocidad  $V$ , es decir

$$\lim_{y \rightarrow \infty} \mathbf{u}(\mathbf{x}, \mathbf{y}) = 0$$

Para encontrar las constantes  $A_1, B_1, A_2, B_2$  sabemos que los valores de  $u$  y  $v$  en  $y = 0$  son los mismos que en la superficie, entonces para aplicar las condiciones de frontera (4.16) necesitamos derivar la función de corriente,

$$-\frac{\partial \psi_1}{\partial x} = -k(A_1 y + B_1)e^{-ky} \cos \xi + k(C_1 y + D_1)e^{-ky} \sin \xi$$

$$-\frac{\partial \psi_1}{\partial x} \Big|_{y=0} = -kB_1 \cos \xi + kD_1 \sin \xi$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial \psi_1}{\partial y} &= \sin \xi [A_1 e^{-ky} - k(A_1 y + B_1)e^{-ky}] \\ &+ \cos \xi [C_1 e^{-ky} - k(C_1 y + D_1)e^{-ky}] \end{aligned}$$

$$\frac{\partial \psi_1}{\partial y} \Big|_{y=0} = \sin \xi (A_1 - kB_1) + \cos \xi (C_1 - kD_1)$$

las condiciones son satisfechas sí

$$v_0 = -kB_1 \cos \xi + kD_1 \sin \xi = -bw \cos \xi$$

$$u_0 = (A_1 - kB_1) \sin \xi + (C_1 - kD_1) \cos \xi = V_1$$

La primera condición implica que  $D_1 = 0$  y  $kB_1 = bw$ , mientras que la segunda condición, nos dice que

$$V_1 = 0 \quad A_1 = kB_1 = bw \quad C_1 = D_1 = 0$$

Con los valores de las constantes, la función de corriente

$$\psi_1 = \frac{bw}{k} (1 + ky) e^{-ky} \sin \xi \quad (4.17)$$

Donde  $\psi$  representa el flujo cerca de la placa, notemos que  $V=0$  lo cual nos dice que la placa no puede nadar. Lo cual lo podemos ver gráficamente en la figura (4.2)

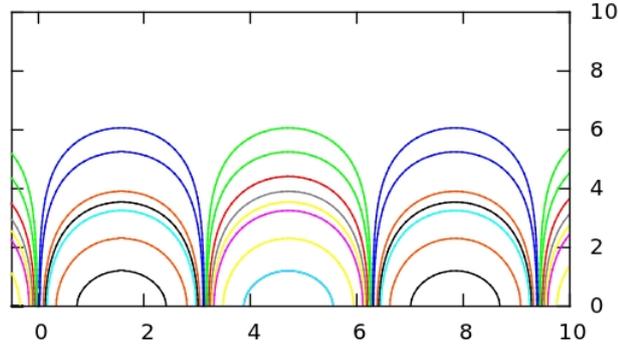


Figura 4.2: Se muestra la función de corriente en coordenadas  $(\xi, \eta) = (kx - wt, ky)$ , con amplitud  $b = 0.3$  y  $k = w = 1$ . Los diferentes colores muestran los diferentes valores de la función de corriente.

pues la asimetría que tiene la función de corriente es muy pequeña, por lo cual la velocidad promedio es cero.

#### 4.0.10. Modelo no lineal

En la sección anterior vimos que si nos quedamos a primer orden de la amplitud  $b$  la placa no nada. Taylor solucionó el problema ampliando la condición no sólo para amplitudes a primer orden, si no a segundo orden. Ya que se percató que la velocidad de nado esta intimamente relacionada con la amplitud. Lo que en esta sección haremos es tomar contribuciones de segundo orden para la amplitud.

Nuevamente consideremos ondas sólo transversales propagandose a lo largo de la placa, esto es

$$y_0 = b \sin \xi \quad (4.18)$$

entonces sólo tenemos velocidad en la dirección  $y$ :

$$\frac{dy_0}{dt} = -wb \cos \xi \quad (4.19)$$

nuevamente tenemos que resolver la biarmónica (4.3) sujetas a las condiciones sobre la placa:

$$\begin{aligned} u &= \left. \frac{\partial \psi}{\partial y} \right|_{y=0} = V_1 \\ v &= - \left. \frac{\partial \psi}{\partial x} \right|_{y=0} = -wb \cos \xi \end{aligned} \quad (4.20)$$

Ahora supondremos que la amplitud es pequeña respecto a la longitud de onda. Con esto en mente expandamos las condiciones de frontera en serie de

Taylor alrededor de  $y = 0$

$$\begin{aligned} \frac{\partial \psi}{\partial y} \Big|_{y=0} + b \operatorname{sen} \xi \frac{\partial^2 \psi}{\partial y^2} \Big|_{y=0} + \dots = V \\ \frac{\partial \psi}{\partial x} \Big|_{y=0} + b \operatorname{sen} \xi \frac{\partial^2 \psi}{\partial y \partial x} \Big|_{y=0} + \dots = wb \cos \xi \end{aligned} \quad (4.21)$$

El siguiente paso es proponer una solución como potencias de la amplitud, es decir

$$\psi = \psi_1 + b\psi_2 + b^2\psi_3 + \dots \quad (4.22)$$

y a la velocidad de igual forma

$$V = V_1 + bV_2 \quad (4.23)$$

donde las  $\psi_i$  son independientes de la amplitud de onda. Entonces tenemos que resolver para  $\psi_1$  y  $\psi_2$  y así obtener contribuciones de segundo orden en la amplitud, es decir  $b^2$ . Para  $\psi_1$  es el problema que resolvimos en la sección anterior, esto es

$$\left( \frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{\partial^2}{\partial y^2} \right)^2 \psi_1 = 0$$

con condiciones de frontera

$$\frac{-\partial \psi_1}{\partial x} \Big|_{y=0} = -bw \cos \xi \quad \frac{\partial \psi_1}{\partial y} \Big|_{y=0} = V_1 \quad (4.24)$$

encontramos que la solución es

$$\psi_1 = \frac{bw}{k} (1 + ky) e^{-ky} \operatorname{sen} \xi \quad (4.25)$$

Ahora resolveremos el problema para  $\psi_2$

$$\left( \frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{\partial^2}{\partial y^2} \right)^2 \psi_2 = 0$$

para encontrar las condiciones de frontera introducimos la ecuación (4.22) en (4.21), para la primera condición de frontera

$$\left[ \frac{\partial \psi_1}{\partial y} + b \frac{\partial \psi_2}{\partial y} + b \operatorname{sen} \xi \frac{\partial^2 \psi_1}{\partial y^2} + b^2 \operatorname{sen} \xi \frac{\partial^2 \psi_2}{\partial y^2} \right] \Big|_{y=0} = V_1 + bV_2$$

el primer término sabemos es  $V_1$  por (4.24) y el último término es de orden mayor a  $b^2$  por lo que lo despreciamos, entonces

$$\frac{\partial \psi_2}{\partial y} \Big|_{y=0} + \operatorname{sen} \xi \frac{\partial^2 \psi_1}{\partial y^2} \Big|_{y=0} = V_2 \quad (4.26)$$

para la segunda condición, tendríamos

$$\left\{ \frac{\partial \psi_1}{\partial x} + b \frac{\partial \psi_2}{\partial x} + b \operatorname{sen} \xi \left[ \frac{\partial}{\partial y} \frac{\partial \psi_1}{\partial x} + b \frac{\partial}{\partial y} \frac{\partial \psi_2}{\partial x} \right] \right\} \Big|_{y=0} = wb \cos \xi$$

el primer término es el  $wb \cos \xi$ , nuevamente despreciamos el último término debido a que es tiene un orden mayor al que queremos. Entonces

$$\frac{\partial \psi_2}{\partial x} \Big|_{y=0} + \operatorname{sen} \xi \frac{\partial^2 \psi_1}{\partial y \partial x} \Big|_{y=0} = 0 \quad (4.27)$$

Como hemos sabemos  $\psi_1$  podemos calcular las derivadas correspondientes para reducir las condiciones (4.26) y (4.27) para  $\psi_2$ , derivando

$$\begin{aligned} \frac{\partial \psi_1}{\partial y} &= \frac{bw \operatorname{sen} \xi}{k} [ke^{-ky} - ke^{-ky}(1 + ky)] \\ \frac{\partial^2 \psi_1}{\partial y^2} &= \frac{bw \operatorname{sen} \xi}{k} [-k^2 e^{-ky} + k^2 e^{-ky}(1 + ky) - k^2 e^{-ky}] \\ \frac{\partial^2 \psi_1}{\partial y^2} \Big|_{y=0} &= -kbw \operatorname{sen} \xi \\ \therefore \operatorname{sen} \xi \frac{\partial^2 \psi_1}{\partial y^2} \Big|_{y=0} &= -bwk \operatorname{sen}^2 \xi \end{aligned}$$

Ahora sustituycamos la solución para  $\psi_1$  (4.25) en la condiciones de frontera (4.27)

$$\begin{aligned} \frac{\partial \psi_1}{\partial x} &= bw(1 + ky)e^{-ky} \cos \xi \\ \frac{\partial}{\partial y} \frac{\partial \psi_1}{\partial x} &= bw \cos \xi [ke^{-ky} - k(1 + ky)e^{-ky}] \\ \frac{\partial^2 \psi_1}{\partial y \partial x} \Big|_{y=0} &= 0 \end{aligned}$$

Resumiendo, tendríamos estas condiciones de frontera:

$$\frac{\partial \psi_2}{\partial y} = kbw \operatorname{sen}^2 \xi + V_2, \quad \frac{\partial \psi_2}{\partial x} = 0 \quad \text{en } y = 0 \quad (4.28)$$

Sabemos la solución de la biármonica (4.13) a segundo orden es

$$\psi_2 = (A_2 y + B_2)e^{-2ky} \operatorname{sen} 2\xi + (C_2 y + D_2)e^{-2ky} \cos 2\xi \quad (4.29)$$

Ahora lo que resta es aplicar las condiciones de frontera que acabamos de obtener, para ello necesitamos derivar  $\psi_2$

$$\frac{\partial \psi_2}{\partial x} = 2k \cos 2\xi (A_2 y + B_2) e^{-2ky} - 2k \sin 2\xi (C_2 y + D_2) e^{-2ky}$$

considerando la segunda condición de frontera de (4.28)

$$\left. \frac{\partial \psi_2}{\partial x} \right|_{y=0} = 2kB_2 \cos 2\xi - 2kD_2 \cos 2\xi = 0$$

entonces  $B_2 = D_2 = 0$ . Derivemos ahora respecto de  $y$

$$\begin{aligned} \frac{\partial \psi_2}{\partial y} &= \sin 2\xi \left[ -2k(A_2 y + B_2) e^{-2ky} + A_2 e^{-2ky} \right] \\ &+ \cos 2\xi \left[ -2k(C_2 y + D_2) e^{-2ky} + C_2 e^{-2ky} \right] \end{aligned}$$

evaluamos en la frontera  $y = 0$

$$\begin{aligned} \left. \frac{\partial \psi_2}{\partial y} \right|_{y=0} &= \sin 2\xi (-2kB_2 + A_2) + \cos 2\xi (-2kD_2 + C_2) \\ &= V_2 + bwk \sin^2 \xi \end{aligned}$$

utilizando que  $B_2 = D_2 = 0$ , y usando

$$\sin^2 \xi = \frac{1}{2} - \frac{1}{2} \cos 2\xi$$

para aplicar la primera condición de frontera (4.28)

$$\begin{aligned} \left. \frac{\partial \psi_2}{\partial y} \right|_{y=0} &= A_2 \sin 2\xi + C_2 \cos 2\xi \\ &= \left( V_2 + \frac{bwk}{2} \right) - \frac{bwk}{2} \cos 2\xi \end{aligned}$$

de aquí se desprende que:  $A_2 = 0$ ,  $C_2 = -bwk/2$  y  $V_2 = -bwk/2$ . Por lo tanto la velocidad de la placa sería  $V = V_1 + bV_2 = -b^2kw/2$ . Sustituimos todas ellas en (4.29) para encontrar la función de corriente

$$\psi_2 = \frac{-bwk}{2} y e^{-2ky} \cos 2\xi \quad (4.30)$$

tomando en cuenta  $\psi_1$  (4.25) y  $\psi_2$  (4.30) encontramos  $\psi$  (4.22)

$$\psi = \frac{bw}{k} (1 + ky) e^{-ky} \sin \xi + \frac{b^2w}{2} y e^{-2ky} \cos 2\xi \quad (4.31)$$

Encontramos la función de corriente a segundo orden, y podemos ver que la placa nada en dirección  $-x$  con velocidad  $-b^2w/2$ , lo que nos dice que cuando el flagelo nada perturba al fluido en una pequeña franja, pues la función de corriente decrece rápidamente conforme  $y$  tiende a infinito en donde la velocidad del fluido es cero. Como se aprecia en la figura (4.3):

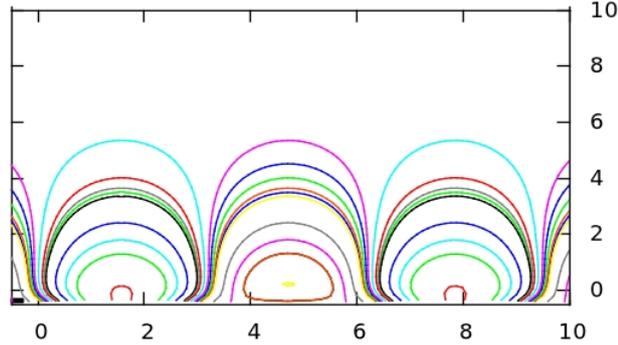


Figura 4.3: Se muestra la función de corriente en coordenadas  $(\xi, \eta) = (kx - wt, ky)$ , con amplitud  $b = 0.3$  y  $k = w = 1$ . Los diferentes colores representan valores distintos de la función de corriente.

Es importante notar que las ecuaciones de Stokes son lineales, pero la velocidad de nado no es lineal, no es una función lineal de la amplitud( $b$ ). Por otro lado, cabe mencionar que en los artículos originales de Taylor [24] y de Childress [34] el sistema de referencia es diferente. Consideran un sistema móvil situado en la sábana por lo que las condiciones de frontera y la función de corriente son diferentes, es decir

$$\psi_1(x, y, t) = (A_m y + B_m) e^{-mky} \sin m\xi + (C_m y + D_m) e^{-mky} \cos m\xi - Vy \quad (4.32)$$

hay que notar que proponen que la función de corriente cuando  $y$  tiende a infinito es  $V$  entonces hacen un juego con los sistemas de referencia, ya que como el flujo en infinito no puede ser  $V$  entonces la sábana es la que se tiene que mover con esa velocidad.

Podríamos preguntarnos si esta sábana que se propaga en el fluido se acerca aunque sea un poco a la realidad. Es decir que tan alejados están los valores para la velocidad calculada y observada. Típicamente tenemos los siguientes valores para un espermatozoide [25]:  $b = 0.4\mu m$ ,  $\lambda = 25\mu m$ ,  $f = 351/s$ . Con esto la velocidad que hemos calculado teóricamente<sup>4</sup>:

$$V = \frac{(4\mu m)^2 \left(\frac{2\pi}{24\mu m}\right) \left(\frac{35 \cdot 2\pi}{s}\right)}{2} = 13\mu m/s$$

<sup>3</sup>La velocidad en dirección  $-x = \frac{\partial \psi}{\partial y}$ .

<sup>4</sup>Tomando en cuenta que  $k = 2\pi/\lambda$ ,  $w = 2\pi f$

mientras que experimentalmente se encuentra que la velocidad es  $25\mu m/s$ , lo cual nos dice que el modelo de Taylor al menos es del orden de magnitud esperado. Recordemos que hemos planteado una sábana moviéndose mientras que un flagelo es de la misma forma pero es parecido a un cilindro delgado.

En resumen lo que nos deja la enseñanza de Taylor es que la velocidad del fluido es muy pequeña y que por ello necesitamos el modelo no lineal para tener contribuciones de orden cuadrático. Además de que el movimiento se puede separar en un movimiento puramente traslacional más un cambio en la forma del flagelo.



## Capítulo 5

# Propulsión flagelar

En el capítulo anterior hemos modelado a un flagelo como una placa encontrando la función de corriente y con ello la velocidad, pero no es una manera natural de modelar un microorganismo. En esta sección se tratará el problema de nado pensando en orgánelos largos y delgados, que los podemos discretizar por cilindros. Por lo que el problema lo transformaremos a encontrar una adecuada aproximación para el operador  $Q$  como lo hemos expuesto en el capítulo III.

En 1953 G.J. Hancock [28] fue uno de los primeros en usar soluciones fundamentales (ó singularidades) en la hidrodinámica flagelar, usó una distribución de singularidades a lo largo de la línea central de un cilindro circular. Sin embargo en 1955 Gray&Hancock [25] hacen una aproximación del trabajo anterior obteniendo los coeficientes de resistencia para un cilindro circular. Hasta 1970 Batchelor [30] y Cox [29] hacen una generalización para cualquier forma que tenga el cuerpo.

La idea física es representar con una combinación de *stokeslets* y dipolos una distribución instantánea de fuerzas en diferentes partes del flagelo actuando sobre el fluido. Es decir representa el efecto hidrodinámico que que el flagelo tiene [11]. Este método modela la cinemática flagelar substituyendo las ecuaciones diferenciales de Stokes por una ecuación integral sobre la frontera del flagelo.

En este capítulo nos basaremos en el artículo de Hancock de 1955 [28], el libro de Lighthill [15] y su artículo [26] publicado en 1975, aunque también se puede revisar las ideas de Childress [34] en sus notas. Cabe mencionar que J. Lighthill hizo una enorme contribución al campo de la hidrodinámica flagelar y aún mas en mecánica de fluidos en microbiología, generalizando las ideas de Hancock.

### 5.1. Las ecuaciones de Stokes y sus soluciones

Como hemos visto una forma de resolver las ecuaciones de Stokes es resolviendo la biarmónica, pero otra manera de hacerlo es con la función de Green es decir transformar la ecuación biarmónica a una ecuación integral con condiciones de contorno.

Las ecuaciones de Stokes son lineales para un fluido incompresible Newtoniano, entonces podemos encontrar soluciones fundamentales (funciones de Green) para una fuerza singular  $\mathbf{f}_{\text{ext}} = F\delta\mathbf{r}$  actuando en el origen con  $|u| \rightarrow 0$  y  $p \rightarrow 0$ , cuando  $x \rightarrow \infty$ .

Las funciones de Green para el flujo de Stokes representan soluciones de la ecuación de continuidad

$$\nabla \cdot \mathbf{u} = 0 \quad (5.1)$$

y de las ecuaciones de Stokes (2.10) con una distribución de fuerza por unidad de volumen singular en  $x = x_0$ , con esto el balance de fuerza

$$-\nabla p + \mu\nabla^2\mathbf{u} + \mathbf{F}\delta(\mathbf{x} - \mathbf{x}_0) = \mathbf{0} \quad (5.2)$$

donde  $\mathbf{F}$  es una constante, introduciendo la función de Green  $F_{ij}$ , la solución de (5.2) es de la forma [11]

$$u_i(x) = \frac{F_{ij}}{8\pi\mu}(\mathbf{x} - \mathbf{x}_0)f_j$$

Físicamente, expresa el campo de velocidad concentrado en un punto de fuerza de intensidad  $\mathbf{f}$  en el punto  $\mathbf{x}_0$ . Para calcular la función de Green en el espacio tomaremos una forma particular de la función delta [11]

$$\delta(\hat{\mathbf{x}}) = -\frac{1}{4\pi}\nabla^2\left(\frac{1}{r}\right) \quad (5.3)$$

Introduciendo la función delta en (5.2)

$$-\nabla p + \mu\nabla^2\mathbf{u} - \mathbf{F}\frac{1}{4\pi}\nabla^2\left(\frac{1}{r}\right) = 0 \quad (5.4)$$

calculando la divergencia de (5.4) el segundo término se hace cero ya que es incompresible, entonces

$$\nabla^2 p = \nabla \cdot [\mathbf{F}\delta(\mathbf{r})] \quad (5.5)$$

entonces la solución es el clásico campo del dipolo, es decir

$$p = -\nabla \cdot \left[ \frac{\mathbf{F}}{4\pi r} \right] \quad (5.6)$$

Sustituyendo (5.6) en (5.4), tendríamos

$$\mu\nabla^2\mathbf{u} = -\frac{1}{4\pi}\mathbf{F} \cdot (\nabla\nabla - I\nabla^2)\left(\frac{1}{r}\right) \quad (5.7)$$

Podemos suponer que se puede expresar la velocidad en términos de una función escalar, llamémosla  $H$ .

$$\mathbf{u} = \frac{1}{\mu} \mathbf{F} \cdot (\nabla \nabla - I \nabla^2) \left( \frac{1}{r} \right) H \quad (5.8)$$

queremos es determinar  $H$ , y así tener una solución para  $\mathbf{u}$ , entonces sustituimos (5.8) en (5.7)

$$\frac{1}{\mu} \mathbf{F} (\nabla \nabla - I \nabla^2) \left( \frac{1}{r} \right) \nabla^2 H = -\frac{1}{4\pi\mu} \mathbf{F} (\nabla \nabla - I \nabla^2) \left( \frac{1}{r} \right) \quad (5.9)$$

Descartando la constante  $\mathbf{F}$ , tendríamos

$$(\nabla \nabla - I \nabla^2) \left( \nabla^2 H + \frac{1}{4\pi r} \right) = 0$$

que se debe cumplir para toda  $H$ , lo que resta es resolver es la ecuación de Poisson

$$\frac{\partial}{\partial r} \left( r^2 \frac{\partial H}{\partial r} \right) = -\frac{1}{4\pi r} \quad (5.10)$$

sólo tomamos el laplaciano en la parte radial; si proponemos a  $H = kr^m$

$$km(m+1)r^m = -\frac{1}{4\pi r} \quad (5.11)$$

para  $m = 1$  tendríamos  $k = -\frac{1}{8\pi}$ , con lo que  $H = -\frac{r}{8\pi}$  entonces para hallar la velocidad sustituimos  $H$  en (5.8)

$$u_i(\mathbf{x}) = \frac{1}{8\pi\mu} \mathcal{L}_{ij} F_j \quad (5.12)$$

donde

$$\mathcal{L} = (\nabla \nabla - I \nabla^2)(r) = \frac{I}{r} + \frac{\mathbf{x}_i \mathbf{x}_j}{r^3} \quad (5.13)$$

es la función de Green en el espacio libre y en la literatura es llamada *Stokeslet* ó tensor de Oseen-Burgers [11].

Esta solución es de gran importancia, físicamente representa el efecto de una fuerza externa  $\mathbf{F}$  actuando en un punto singular del fluido. El campo de velocidad es muy similar al del campo eléctrico con la famosa dependencia espacial que decae como  $1/r$  (donde  $r$  es la distancia al punto de aplicación de la fuerza.)

## 5.2. Stokeslets y dipolos en un fluido viscoso

Hay muchas soluciones fundamentales a las ecuaciones de Stokes con fuerzas singulares distribuidas, para solo hay una para una geometría dada del cuerpo. En nuestro caso consideraremos al flagelo como un filamento delgado en un flujo de Stokes, que aplica una fuerza sobre el fluido, y que debe estar concentrada cerca del flagelo.

En analogía con la teoría electroestática, el flujo puede ser visto desde el punto de vista de fuentes y sumideros. Una fuente es un punto donde el fluido sale en todas las direcciones uniformemente, mientras que una fuente negativa es llamada sumidero, es decir el flujo entra en todas direcciones uniformemente [2].

### 5.2.1. Stokeslet

Empezemos con los stokeslets, por ejemplo el campo de velocidad asociada a una fuerza  $\mathbf{F} = (F, 0, 0)$  concentrada en  $r = 0$  sería de acuerdo a las ecuaciones (5.12) y (5.13)

$$\mathbf{u} = \frac{F}{8\pi\mu} \left( \frac{x^2 + r^2}{r^3}, \frac{xy}{r^3}, \frac{xz}{r^3} \right) \quad (5.14)$$

vamos a calcular la componente radial, para ello sabemos que  $\mathbf{r} = (x, y, z)$  y en coordenadas polares  $x = r \cos \theta$ ,  $y = r \sin \theta$ , entonces

$$\begin{aligned} u_r &= \mathbf{u} \cdot \frac{\mathbf{r}}{r} \\ &= \frac{F}{8\pi\mu r} \left( \frac{x^2 - \frac{1}{3}r^2}{r^3}, \frac{xy}{r^3}, \frac{xz}{r^3} \right) \cdot (x, y, z) \\ &= \frac{F}{8\pi\mu} \frac{1}{r^4} (x(x^2 + r^2) + xy^2 + xz^2) \\ &= \frac{F}{8\pi\mu} \frac{2x}{r^4} (x^2 + y^2 + z^2) \\ &= \frac{F}{8\pi\mu} \frac{2x}{r^2} \end{aligned} \quad (5.15)$$

$$u_r = \frac{F}{8\pi\mu} \frac{2 \cos \theta}{r} \quad (5.16)$$

Ahora para calcular la componente angular, podemos calcular la proyección de  $\mathbf{u}$  sobre la dirección tangencial. Pero otra forma de hacerlo es ocupando

que  $u^2 = u_r^2 + u_\theta^2$ , entonces calcularemos  $u^2$

$$\begin{aligned}
 u^2 &= \left( \frac{F}{8\pi\mu} \right)^2 \left( \frac{(x^2 + r^2)^2}{r^6} + \frac{x^2 y^2}{r^6} + \frac{x^2 z^2}{r^6} \right) \\
 &= \left( \frac{F}{8\pi\mu} \right)^2 \frac{1}{r^6} (x^2(x^2 + y^2 + z^2) + r^4 + 2x^2 r^2) \\
 u^2 &= \left( \frac{F}{8\pi\mu} \right)^2 \left( \frac{3x^2}{r^4} + \frac{1}{r^2} \right)
 \end{aligned} \tag{5.17}$$

entonces de acuerdo a (5.16) y (5.17)

$$\begin{aligned}
 u_\theta^2 &= u^2 - u_r^2 \\
 &= \left( \frac{F}{8\pi\mu} \right)^2 \left( -\frac{x^2}{r^4} + \frac{1}{r^2} \right) \\
 &= \left( \frac{F}{8\pi\mu} \right)^2 \frac{1}{r^2} \left( 1 - \frac{x^2}{r^2} \right) \\
 &= \left( \frac{F}{8\pi\mu} \right)^2 \frac{\text{sen}^2 \theta}{r^2}
 \end{aligned} \tag{5.18}$$

Finalmente la componente angular

$$u_\theta = \frac{F}{8\pi\mu} \frac{\text{sen} \theta}{r} \tag{5.19}$$

Notemos que ambas componentes radial y tangencial decaen inversamente a la distancia. Sólo que la componente radial es dos veces la componente angular lo que hace que no sea un flujo unidireccional, véase la figura (5.1).

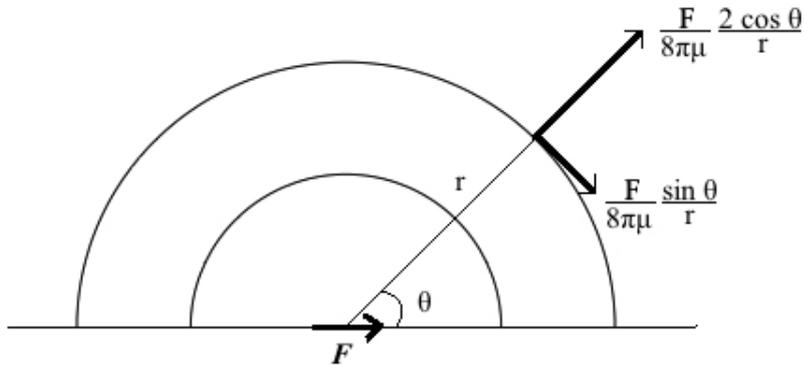


Figura 5.1: Ilustra las componentes de la velocidad de un stokeslet de intensidad  $\mathbf{F}$  en coordenadas polares.

### 5.2.2. Dipolos

Ahora hablaremos de los dipolos que es una combinación de una fuente y un sumidero separadas una distancia  $\delta s$ . El flujo total que atraviesa una pequeña superficie cerrada, se le llama intensidad de la fuente y la denotaremos con  $m$ . En el límite la intensidad de la fuente  $m$  es infinitamente grande y la distancia  $\delta s$  es infinitamente pequeña, pero el producto  $m\delta s$  es finito e igual a  $\mu$ . Esta combinación es llamada dipolo de intensidad  $\mu$  y la línea que une a la fuente y el sumidero es llamado el eje [10].

En esta sección lo que buscamos es el campo de velocidades en cualquier punto  $r = (x, y, z)$  producido por una doble fuente  $\mu$  situada en  $r' = (x', y', z')$ . Llamaremos a la dirección del eje  $\hat{\mathbf{u}} = (a, b, c)$ . Ver figura (5.2)

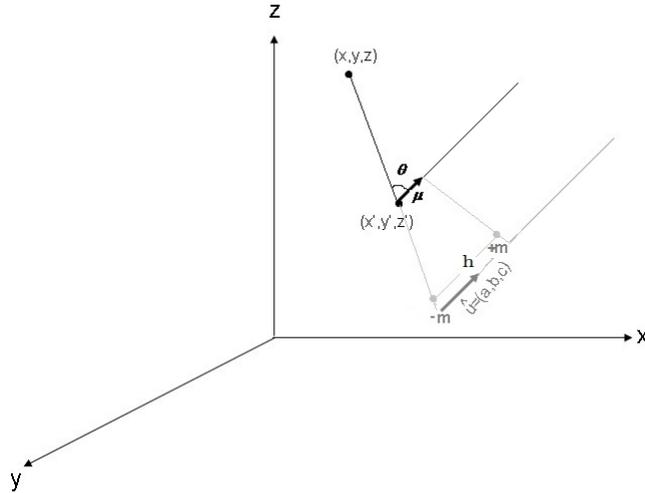


Figura 5.2: Esquema de la posición de las fuentes

como  $h$  es un escalar entonces  $h\hat{\mathbf{u}} = h(a, b, c)$ , entonces para encontrar la velocidad potencial de la doble fuente:

$$\frac{f(x' + ah, y' + bh, z' + ch) - f(x', y', z')}{h} = \nabla f(x', y', z') \cdot \hat{\mathbf{u}} \quad (5.20)$$

es decir es la derivada direccional de  $f(x', y', z')$  en la dirección  $\hat{\mathbf{u}}$ .

La función  $f$  en nuestro caso es la velocidad potencial en cualquier punto de una fuente [10]

$$\phi = \frac{m}{4\pi r} \quad (5.21)$$

entonces

$$\frac{f(x' + ah, y' + bh, z' + ch) - f(x', y', z')}{h} = \frac{\mu}{4\pi} \left( a \frac{\partial}{\partial x'} + b \frac{\partial}{\partial y'} + c \frac{\partial}{\partial z'} \right) \frac{1}{r}$$

donde

$$r = \left( (x - x')^2 + (y - y')^2 + (z - z')^2 \right)^{1/2}$$

derivando respecto a  $x$

$$\frac{\partial}{\partial x'} \left( (x - x')^2 + (y - y')^2 + (z - z')^2 \right)^{-1/2} = \frac{(x - x')}{r^3}$$

análogamente para las otras derivadas, entonces

$$\begin{aligned} \phi &= \frac{\mu}{4\pi r^3} (a(x - x') + b(y - y') + c(z - z')) \\ &= \frac{\mu}{4\pi r^3} (\hat{\mathbf{u}} \cdot \mathbf{r}) \\ &= \frac{\mu}{4\pi r^3} r \cos \theta \\ &= \frac{\mu \cos \theta}{4\pi r^2} \end{aligned} \tag{5.22}$$

donde  $\theta$  es el ángulo formado por  $\mathbf{r}$  (que va desde  $(x', y', z')$  hacia  $(x, y, z)$ ) con el eje que va en dirección  $\hat{\mathbf{u}}$ .

Entonces el flujo del campo  $\nabla \phi$  derivado de una velocidad potencial es:

$$\phi = G \frac{x}{4\pi r^3} \tag{5.23}$$

usualmente es llamado el dipolo con intensidad  $(G, 0, 0)$ . Entonces el gradiente de la velocidad potencial es el vector velocidad del dipolo, para calcularlo sólo necesitamos derivar (5.23)

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial x} x r^{-3} &= \frac{1}{r^3} - \frac{3x^2}{r^5} \\ \frac{\partial}{\partial y} x r^{-3} &= -\frac{3y}{r^5} \\ \frac{\partial}{\partial z} x r^{-3} &= -\frac{3z}{r^5} \end{aligned}$$

entonces:

$$\mathbf{u} = \frac{G}{4\pi} \left( \frac{1}{r^3} - \frac{3x^2}{r^5}, -\frac{3xy}{r^5}, -\frac{3xz}{r^5} \right) \tag{5.24}$$

Ahora calculemos la componente radial

$$\begin{aligned}
u_r &= \mathbf{u} \cdot \left( \frac{\mathbf{r}}{r} \right) \\
&= \frac{G}{4\pi} \left( \frac{x}{r^3} - \frac{3x^3}{r^5}, -\frac{3xy^2}{r^5}, -\frac{3xz^2}{r^5} \right) \cdot \left( \frac{\mathbf{r}}{r} \right) \\
&= \frac{G}{4\pi} \frac{1}{r^6} (xr^2 - 3x^3 - 3xy^2 - 3xz^2) \quad (5.25) \\
&= \frac{G}{4\pi} - \frac{2x}{r^6} (x^2 + y^2 + z^2) \\
&= -\frac{G}{4\pi} \frac{2 \cos \theta}{r^3}
\end{aligned}$$

Ahora calculemos la componente angular, sabemos que  $u^2 = u_r^2 + u_\theta^2$ . Entonces calculemos

$$\begin{aligned}
u^2 &= \left( \frac{G}{4\pi} \right)^2 \left[ \left( \frac{1}{r^3} - \frac{3x^2}{r^5} \right)^2 + \frac{9x^2y^2}{r^{10}} + \frac{9x^2z^2}{r^{10}} \right] \\
&= \left( \frac{G}{4\pi} \right)^2 \left[ \frac{1}{r^6} - \frac{6x^2}{r^8} + \frac{9x^2}{r^{10}} (x^2 + y^2 + z^2) \right] \quad (5.26) \\
&= \left( \frac{G}{4\pi} \right)^2 \left[ \frac{1}{r^6} + \frac{3x^2}{r^8} \right]
\end{aligned}$$

finalmente como  $u_r = -\frac{G}{4\pi} \frac{2x}{r^4}$ , podemos calcular la componente tangencial del dipolo

$$\begin{aligned}
u_\theta^2 &= \left( \frac{G}{4\pi} \right)^2 \left[ \frac{1}{r^6} + \frac{3x^2}{r^8} - \frac{4x^2}{r^8} \right] \\
&= \left( \frac{G}{4\pi} \right)^2 \left[ \frac{1}{r^6} \left( 1 - \frac{x^2}{r^2} \right) \right] \\
&= \left( \frac{G}{4\pi} \right)^2 \frac{\text{sen}^2 \theta}{r^6}
\end{aligned}$$

entonces en cada punto la componente angular del campo de velocidades es

$$u_\theta = -\frac{G}{4\pi} \frac{\text{sen} \theta}{r^3} \quad (5.27)$$

Las componentes radial y transversal del campo del dipolo decaen como  $1/r^3$ , y difiere en una de las componentes del stokeslets por un signo como

se muestra en el figura (5.3). Pero más allá de esto, los stokeslets representan el efecto de una fuerza externa concentrada actuando en el origen, mientras que la doble fuente no involucra fuerzas externas sobre el fluido.

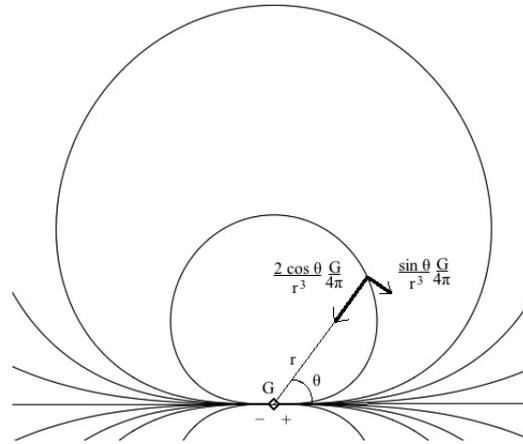


Figura 5.3: Campo de dipolo de intensidad  $G$  en coordenadas polares.

### 5.2.3. Movimiento de un cilindro en un fluido viscoso

En esta sección lo que buscamos es el flujo alrededor de un cilindro delgado, ya que el cuerpo del flagelo lo podemos modelar como cilindros largos y delgados. El flujo alrededor de un cilindro se obtiene de la superposición de un infinito número de stokeslets y dipolos, sobre un segmento de línea recta ya que estos representan el efecto hidrodinámico. Es decir es una forma diferente de plantear el problema, dada una distribución de fuerzas buscamos la velocidad.

### 5.2.4. Fuerzas de arrastre de un cilindro

La fuerza de arrastre se puede descomponer en sus componentes transversal y longitudinal como se muestra en la figura 5.4

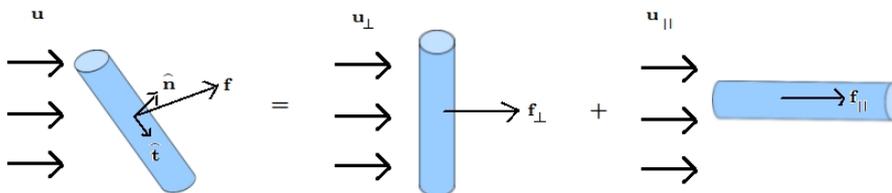


Figura 5.4: Podemos descomponer el movimiento de un cilindro en su componente longitudinal y transversal.

A continuación deduciremos estas contribuciones por separado. Primero estudiaremos el flujo de una distribución de stokeslets a lo largo de una segmento de línea finita en el eje  $x$ , es decir consideraremos el efecto de puntos de fuerza en la dirección  $x$  como se muestra en la figura (5.5). Entonces integramos el efecto de una distribución de stokeslets entre  $x = -b$  y  $x = c$  con una intensidad total  $\mathbf{F} = (f dx, \mathbf{0}, \mathbf{0})$ , sobre el cilindro con radio  $a$ ,  $z^2 + y^2 = a^2$ . Donde el radio lo suponemos lo suficientemente pequeño comparado con la longitud del cilindro, esto es  $a \ll b + c$ . Podemos asumir que  $f$  es independiente de  $\xi$  (un punto sobre el cilindro) si consideramos que el segmento de línea en el que integraremos es pequeño, ya que estamos discretizando al flagelo.

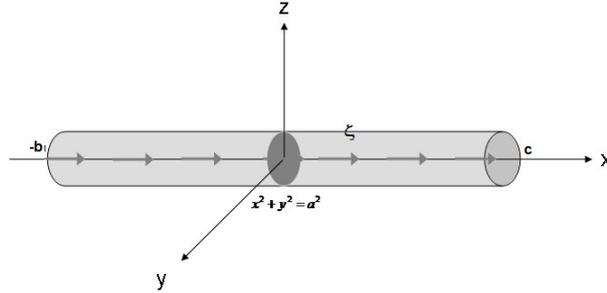


Figura 5.5: Movimiento del cilindro en dirección del eje  $x$ .

Utilizando la ecuación (5.12) y orientando los stokeslets en dirección "x" con magnitud uniforme  $f$  por unidad de longitud.

$$(\mathbf{u}_t, \mathbf{u}_n) = \int_{-b}^c \mathcal{L}(x - \xi, y, z) \cdot (\mathbf{f}_t, \mathbf{f}_n) \quad (5.28)$$

donde  $\mathbf{f}_t = (f_x(\xi), 0, 0)$  y  $\mathbf{f}_n = (f_y(\xi), f_y(\xi), 0)$  y en nuestro caso como los stokeslets están en el eje  $x$  tenemos que la solución fundamental 5.14 es de la forma

$$\mathcal{L} = \frac{x^2}{r^3} + \frac{1}{r}$$

entonces para la componente tangencial del campo de velocidad cerca de la

superficie del filamento, tendríamos que integrar<sup>1</sup>

$$\mathbf{u}_t = \frac{f_x}{8\pi\mu} \left[ \underbrace{\int_{-b}^c \frac{(x-\xi)^2}{(z^2+y^2+(x-\xi)^2)^{3/2}} d\xi}_I + \underbrace{\int_{-b}^c \frac{d\xi}{(z^2+y^2+(x-\xi)^2)^{1/2}}}_J \right] \quad (5.29)$$

Si renombramos  $\eta = (x - \xi)$  entonces  $d\xi = -d\eta$  y recordado  $z^2 + y^2 = a^2$ , tendríamos

$$I = - \int \frac{\eta^2}{(a^2 + \eta^2)^{3/2}} d\eta \quad (5.30)$$

Hacemos un cambio de variable para integrar,

$$\eta = a \tan \theta \quad (5.31)$$

con esto

$$\begin{aligned} I &= - \int \frac{a^3 \tan^2 \theta \sec^2 \theta}{a^3 \sec^3 \theta} d\theta \\ &= - \int \frac{\sin^2 \theta}{\cos \theta} d\theta \\ &= - \int \sec \theta d\theta + \int \cos \theta d\theta \\ I &= - \ln(\sec \theta + \tan \theta) - \sin \theta \end{aligned}$$

ahora integremos la otra parte:

$$\begin{aligned} J &= - \int \frac{d\eta}{(z^2 + y^2 + \eta^2)^{1/2}} \\ &= - \int \frac{d\eta}{(a^2 + \eta^2)^{1/2}} \\ &= - \int \sec \theta d\theta \\ J &= - \ln(\sec \theta + \tan \theta) \end{aligned}$$

---

<sup>1</sup>Haremos la simplificación que hizo Lighthill [15] en la que considera que la distribución de fuerza es constante.

Regresemos a las variables originales,

$$\begin{aligned}
 \tan \theta &= \frac{\eta}{a} = \frac{(x - \xi)}{a} \\
 \sec \theta &= \frac{\sqrt{\eta^2 + a^2}}{a} = \frac{\sqrt{(x - \xi)^2 + z^2 + y^2}}{z^2 + y^2} \\
 \text{sen } \theta &= \frac{\eta}{\sqrt{\eta^2 + a^2}} = \frac{(x - \xi)}{\sqrt{(x - \xi)^2 + z^2 + y^2}}
 \end{aligned} \tag{5.32}$$

Finalmente

$$\begin{aligned}
 I &= -\ln\left(\frac{\sqrt{(x - \xi)^2 + z^2 + y^2} + (x - \xi)}{z^2 + y^2}\right) - \frac{(x - \xi)}{\sqrt{(x - \xi)^2 + z^2 + y^2}} \\
 J &= -\ln\left(\frac{\sqrt{(x - \xi)^2 + z^2 + y^2} + (x - \xi)}{z^2 + y^2}\right)
 \end{aligned} \tag{5.33}$$

entonces la velocidad cerca del filamento de acuerdo con la ecuación (5.29) y (5.33)

$$\begin{aligned}
 \mathbf{u}_t &= \frac{f_x}{8\pi\mu} \left[ \frac{x - c}{\sqrt{z^2 + y^2 + (x - c)^2}} - \frac{x + b}{\sqrt{z^2 + y^2 + (x - c)^2}} \right. \\
 &\quad \left. - 2\log \left( \frac{x - c + \sqrt{z^2 + y^2 + (x - c)^2}}{x + b + \sqrt{z^2 + y^2 + (x + b)^2}} \right) \right]
 \end{aligned} \tag{5.34}$$

Recordemos que el radio del cilindro "a" es pequeño respecto al largo del cilindro, bajo esta hipótesis podemos hacer serie de Taylor a cada uno de los términos tomando en cuenta que en  $x = 0$  tenemos  $z^2 + y^2 = a^2$ , nos fijamos en  $x = 0$  porque estamos pensando que el intervalo  $[-b, c]$  es pequeño ya que estamos discretizando el flagelo. Entonces sabemos que la serie de Taylor

$$(1 + h)^n \approx 1 + nh + \frac{n(n-1)h^2}{2!} + \mathcal{O}(h^3) \tag{5.35}$$

Para el primer término, si llamamos  $h = x - c$

$$\begin{aligned}
\frac{h}{\sqrt{h^2 + a^2}} &= \frac{h}{|h| \left(1 + \left(\frac{a}{h}\right)^2\right)^{1/2}} \\
&\stackrel{Taylor}{\approx} \operatorname{sgn}|h| \left(1 - \frac{1}{2} \left(\frac{a}{h}\right)^2 + \mathcal{O}\right) \\
&\approx - \left(1 - \frac{1}{2} \left(\frac{a}{h}\right)^2 + \mathcal{O}\right) \\
&\approx - \left(1 - \frac{1}{2} \left(\frac{a}{(x-c)}\right)^2 + \mathcal{O}\right)
\end{aligned} \tag{5.36}$$

El signo de  $h = x - c$  es negativo ya que  $z$  esta en el intervalo  $(c, -b)$  entonces  $h$  es a lo mas  $-c$ . Ahora veamos que pasa con el segundo término de (5.34), llamando  $g = x + b$

$$\begin{aligned}
\frac{g}{\sqrt{g^2 + a^2}} &= \frac{g}{|g| \left(1 + \left(\frac{a}{g}\right)^2\right)^{1/2}} \\
&\stackrel{Taylor}{\approx} \operatorname{sgn}|g| \left(1 - \frac{1}{2} \left(\frac{a}{g}\right)^2 + \mathcal{O}\right) \\
&\approx \left(1 - \frac{1}{2} \left(\frac{a}{g}\right)^2 + \mathcal{O}\right) \\
&\approx \left(1 - \frac{1}{2} \left(\frac{a}{(x+b)}\right)^2 + \mathcal{O}\right)
\end{aligned} \tag{5.37}$$

el signo de  $g = x + b$  es claro que es positivo.

Ahora para el término del logaritmo

$$\begin{aligned}
\frac{(x-c) + \sqrt{z^2 + y^2 + (x-c)^2}}{(x+b) + \sqrt{z^2 + y^2 + (x+b)^2}} &= \frac{h + \sqrt{a^2 + h^2}}{g + \sqrt{a^2 + g^2}} \\
&= \frac{h + h \operatorname{sgn} h \left(1 + \frac{a^2}{h^2}\right)^{1/2}}{g + g \operatorname{sgn} g \left(1 + \frac{a^2}{g^2}\right)^{1/2}} \\
&\stackrel{Taylor}{\approx} \frac{h - h \left(1 + \frac{1}{2} \frac{a^2}{h^2}\right)}{g + g \left(1 + \frac{1}{2} \frac{a^2}{g^2}\right)} \\
&\approx \frac{-\frac{h}{2} \frac{a^2}{h^2}}{2c \left(1 + \frac{1}{4} \frac{a^2}{g^2}\right)} \tag{5.38} \\
&\stackrel{Taylor}{\approx} -\frac{h}{4g} \frac{a^2}{h^2} \left(1 - \frac{1}{4} \frac{a^2}{g^2}\right) \\
&\approx -\frac{h}{4g} \frac{a^2}{h^2} \\
&\approx -\frac{x-c}{4(x+b)} \left(\frac{a}{x-c}\right)^2 \\
&\approx -\frac{1}{4} \frac{a^2}{(x+b)(x-c)}
\end{aligned}$$

Finalmente la velocidad tangencial (5.34), la podemos reexpresar de acuerdo con las ecuaciones (5.36), (5.37) y (5.38)

$$\mathbf{u}_t = \frac{1}{4\pi\mu} \left[ \ln \left( \frac{4bc}{a^2} \right) - 1 \right] \mathbf{f}_t + \mathcal{O} \tag{5.39}$$

Nos falta calcular la velocidad normal, para ello consideremos el efecto de puntos de fuerza o stokeslets apuntando en la dirección "x" y distribuidos a lo largo del filamento que esta sobre el eje "z" en un intervalo  $(-b, c)$ , con una intensidad  $(fdz, 0, 0)$  como se muestra en la figura (5.6)

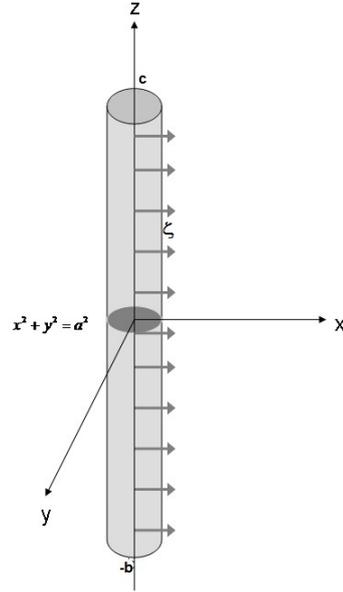


Figura 5.6: Movimiento del cilindro en dirección perpendicular al eje x.

la función de Green o Stokeslets (5.14) en este caso es

$$\mathbf{u}_n = \frac{f_x}{8\pi\mu} \left( \frac{x^2}{r^3} + \frac{1}{r}, \frac{xy}{r^3}, \frac{x(z-\zeta)}{r^3} \right) \quad (5.40)$$

entonces

$$\mathbf{u}_n = \frac{f_x}{8\pi\mu} \int_{-b}^c \left[ \underbrace{\frac{x^2 d\zeta}{r^3}}_A + \underbrace{\frac{d\zeta}{r}}_B, \underbrace{\frac{xy}{r^3}}_A, \underbrace{\frac{x(z-\zeta)d\zeta}{r^3}}_C \right] \quad (5.41)$$

Veamos la primera integral, el valor de  $r^2 = \zeta^2 + a^2$  en  $z=0$ :

$$\begin{aligned} A &= \int \frac{x^2 d\zeta}{r^3} d\zeta \\ &= x^2 \int \frac{d\zeta}{(\zeta^2 + a^2)^{3/2}} \\ &\stackrel{\zeta = a \sinh \theta}{=} x^2 \int \frac{a \cosh \theta d\theta}{a^3 (\sinh^2 \theta + 1)^{3/2}} \\ &= \frac{x^2}{a^2} \int \operatorname{sech}^2 \theta d\theta \\ &= \frac{x^2}{a^2} \tanh \theta \end{aligned}$$

usando que  $\cosh^2 \theta = 1 + \sinh^2 \theta = 1 - \frac{\zeta}{a}$ , tendríamos

$$\begin{aligned} A &= \frac{x^2}{a^2} \int_{-b}^c \frac{\zeta}{\sqrt{a^2 + \zeta^2}} d\zeta \\ &= \frac{x^2}{a^2} \frac{c}{\sqrt{a^2 + c^2}} + \frac{x^2}{a^2} \frac{c}{\sqrt{a^2 + b^2}} \\ &= \frac{2x^2}{a^2} \end{aligned} \quad (5.42)$$

ya que  $a \ll c$  y  $a \ll b$ . Veamos que pasa con la tercera integral en  $z = 0$

$$C = x \int \frac{\zeta d\zeta}{r^3} = 0 \quad (5.43)$$

es cero ya es impar. Finalmente calculemos la segunda integral

$$\begin{aligned} B &= \int \frac{d\zeta}{r} \\ &= \int \frac{d\zeta}{(\zeta^2 + a^2)^{1/2}} \\ &\stackrel{\zeta = a \sinh \theta}{=} \int \frac{a \cosh \theta d\theta}{a(\sinh^2 \theta + 1)^{1/2}} \\ &= \int d\theta = \theta \end{aligned}$$

regresando a las variables originales y evaluando

$$B = \theta = \operatorname{arcsenh} \left( \frac{\zeta}{a} \right) \Big|_{-b}^c = \operatorname{arcsenh} \frac{c}{a} + \operatorname{arcsenh} \frac{b}{a}$$

Aproximemos ahora el  $\operatorname{arcsenh}(y)$ , si

$$y = \operatorname{senh}(t) = \frac{e^t - e^{-t}}{2} \quad \text{y} \quad t = \operatorname{arcsenh}(y)$$

llamando

$$u = e^t \quad \text{entonces} \quad e^{-t} = \frac{1}{u}$$

con esto

$$y = \frac{u - \frac{1}{u}}{2} \quad \text{entonces} \quad u^2 - 2yu - 1 = 0$$

resolviendo la cuadrática

$$u = \frac{2y \pm \sqrt{4y^2 + 4}}{2}$$

como  $u$  es creciente tomamos el signo positivo

$$u = y + \sqrt{y^2 + 1} \Rightarrow t = \operatorname{arcsenh}(y) = \log(y + \sqrt{y^2 + 1})$$

En nuestro caso  $y = \frac{b}{a}$  entonces

$$\operatorname{arcsenh}(b/a) = \log \left( \frac{b}{a} + \sqrt{\left(\frac{b}{a}\right)^2 + 1} \right)$$

como  $b \gg a$  al hacer serie de Taylor y quedarnos a primer orden tendríamos que

$$\operatorname{arcsenh}(b/a) = \log \left( 2\frac{b}{a} \right)$$

si tomamos  $y = c/a$ , entonces

$$B = \log \left( 2\frac{b}{a} \right) + \log \left( 2\frac{c}{a} \right) = \log \left( \frac{4bc}{a^2} \right) \quad (5.44)$$

Finalmente el campo de velocidad normal (5.41) sobre el círculo  $x^2 + y^2 = a^2$  de acuerdo a las ecuaciones (5.42), (5.43) y (5.44)

$$\mathbf{u}_n = \frac{f_x}{8\pi\mu} \left( \frac{2x^2}{a^2} + \log \left( \frac{4bc}{a^2} \right), \frac{2xy}{a^2}, 0 \right) \quad (5.45)$$

Ahora necesitamos de alguna forma arreglar las condiciones de frontera ya que queremos que las fuerzas aplicadas apunten hacia  $x$ , para ello sumamos el campo de velocidades del dipolo de intensidad  $(gd\xi, 0, 0)$  (5.24) en el intervalo  $(z, z + dZ)$

$$\mathbf{u} = \frac{g_x}{4\pi} \left( \frac{1}{r^3} - \frac{3x^2}{r^5}, -\frac{3xy}{r^5}, -\frac{3xz}{r^5} \right)$$

donde  $\mathbf{u} = \nabla\phi$  entonces nuevamente tomaremos la aproximación de  $z=0$  en donde  $r = z^2 + a^2$

$$\mathbf{u}_n = \frac{g_x}{4\pi} \int_{-b}^c \left( \underbrace{\frac{1}{r^3}}_D + \underbrace{\frac{3x^2}{r^5}}_E - \underbrace{\frac{3xy}{r^5}}_E - \underbrace{\frac{3x(z-\xi)}{r^5}}_F \right) d\xi \quad (5.46)$$

Vemos que la integral D es la misma que A, por lo que

$$D = \frac{2}{a^2}$$

La última integral F, es impar por lo que es cero, finalmente calculemos la integral E:

$$\begin{aligned} E &= \int \frac{3x^2}{r^5} d\xi \\ &= \int \frac{3x^2}{(\xi^2 + a^2)^{5/2}} d\xi \end{aligned}$$

haciendo el mismo cambio de variable es decir  $\xi = a \tan \theta$

$$\begin{aligned} &= 3x^2 \int \frac{1}{a^4} \frac{\sec^2 \theta}{(\tan^2 \theta + 1)} d\theta \\ &= \frac{3x^2}{a^4} \int \cos^2 \theta \cos \theta d\theta \\ &\stackrel{\cos^2 \theta = 1 - \sin^2 \theta}{=} \frac{3x^2}{a^4} \int \cos \theta d\theta - \sin^2 \theta \cos \theta d\theta \\ &= \frac{3x^2}{a^4} \left( \sin \theta - \frac{\sin^3 \theta}{3} \right) \\ &= \frac{3x^2}{a^4} \frac{\xi}{\sqrt{\xi^2 + a^2}} - \frac{\xi^3}{3(\xi^2 + a^2)^{3/2}} \end{aligned}$$

Lo que resta es evaluar en los límites

$$E = \frac{3x^2}{a^4} \left[ \frac{c}{\sqrt{c^2 + a^2}} + \frac{b}{\sqrt{b^2 + a^2}} - \frac{c^3}{3(c^2 + a^2)^{3/2}} - \frac{b^3}{3(b^2 + a^2)^{3/2}} \right]$$

Reescribamos la ecuación anterior

$$\begin{aligned} E &= \frac{3x^2}{a^4} \left[ \frac{c}{c} \left( 1 + \frac{a^2}{c^2} \right)^{-1/2} + \frac{b}{b} \left( 1 + \frac{a^2}{b^2} \right)^{-1/2} \right. \\ &\quad \left. - \frac{c^3}{c^3} \frac{\left( 1 + \frac{a^2}{c^2} \right)^{-3/2}}{3} - \frac{b^3}{b^3} \frac{\left( 1 + \frac{a^2}{b^2} \right)^{-3/2}}{3} \right] \end{aligned}$$

De acuerdo con (5.35) hacemos Taylor a cada uno de los denominadores, esto es

$$E \approx \frac{3x^2}{a^4} \left[ \left( 1 - \frac{1}{2} \frac{a^2}{c^2} \right) + \left( 1 - \frac{1}{2} \frac{a^2}{b^2} \right) - \frac{1}{3} \left( 1 - \frac{3}{2} \frac{a^2}{c^2} \right) - \frac{1}{3} \left( 1 - \frac{3}{2} \frac{a^2}{b^2} \right) \right]$$

nos quedamos a primer orden, entonces:

$$E \approx 3x^2 \frac{4}{3a^2} \quad (5.47)$$

Con los resultados anteriores de las integrales D, E, y F tendríamos que una aproximación al campo de velocidades (5.46) para el flujo de un dipolo en la dirección  $x$

$$\mathbf{u}_n = \frac{g}{4\pi} \left( \frac{2}{a^2} - \frac{4x^2}{a^4}, -\frac{4xy}{a^4}, 0 \right) \quad (5.48)$$

observemos que es independiente de los extremos del cilindro es decir (b,c), Lighthill [15] propuso que si

$$g = \frac{a^2}{4\mu}$$

entonces el campo de velocidades normal, tendría la forma

$$\begin{aligned} \mathbf{u}_n &= \frac{f_x a^2}{8\pi\mu} \left( \frac{2}{a^2} - \frac{4x^2}{a^4}, -\frac{4xy}{a^4}, 0 \right) \\ &= \frac{f_x}{8\pi\mu} \left( 1 - \frac{2x^2}{a^2}, -\frac{2xy}{a^2}, 0 \right) \mathbf{f}_n + \mathcal{O}(a/\sqrt{bc}) \end{aligned} \quad (5.49)$$

si sumamos el campo del stokeslets (5.45) y el del dipolo (5.49) tenemos una velocidad unidireccional uniforme a lo largo del cilindro

$$\mathbf{u}_n = \frac{f}{8\pi\mu} \left( 1 + \ln \frac{4cb}{a^2}, 0, 0 \right) \quad (5.50)$$

Las ecuaciones (5.39) y (5.50) las podemos reescribir como:

$$\begin{pmatrix} \mathbf{u}_n \\ \mathbf{u}_t \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{1}{8\pi\mu} \left( \ln \frac{4cb}{a^2} + 1 \right) & 0 \\ 0 & \frac{1}{4\pi\mu} \left( \ln \frac{4cb}{a^2} - 1 \right) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} f_n \\ f_t \end{pmatrix} \quad (5.51)$$

Esta matriz es llamada matriz de movilidad [27], ya que si damos las fuerzas conocemos la velocidad. Generalmente lo que conocemos es la velocidad, entonces tenemos que invertir la matriz de movilidad (5.51), es decir

$$\begin{pmatrix} f_n \\ f_t \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 8\pi\mu \left( \ln \frac{a^2}{4bc} + 1 \right) & 0 \\ 0 & 4\pi\mu \left( \ln \frac{a^2}{4bc} + 1 \right) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u_n \\ u_t \end{pmatrix} \quad (5.52)$$

Los coeficientes juegan un papel muy importante en la propulsión a Reynolds bajo, el que no sean iguales permiten que el flagelo pueda nadar. Lo que nos hace recordar el cálculo hecho para el arrastre de la esfera, ya que el resultado es análogo. La fuerza es proporcional a la velocidad y está dada por una matriz que involucra la geometría del cuerpo. En el caso de la esfera era una matriz de uno por uno debido a la simetría que presenta.

Hemos obtenido que un cilindro finito <sup>2</sup> sujeto a una fuerza externa  $\mathbf{F} = f_n + f_t$  se mueve con una velocidad  $\mathbf{u}$ , y la matriz (5.52) es la matriz de *resistencia* del cuerpo. Como consideramos que las únicas fuerzas actuando son las hidrodinámicas no las fuerzas internas, entonces la fuerza de arrastre es  $\mathbf{f} = \mathbf{f}_{\text{ext}}$  esto es

$$f_{\parallel} = -K_T u_t, \quad f_n = -K_N u_n \quad (5.53)$$

donde

$$u_t = \mathbf{u} \cdot \hat{\mathbf{t}}, \quad \mathbf{u}_n = \mathbf{u} \cdot \hat{\mathbf{n}}$$

mientras que  $K_T, K_N$  son las componentes de la matriz de resistencia, es decir

$$k_t = \frac{4\pi\mu}{\ln\frac{4bc}{a^2} - 1}, \quad k_n = \frac{8\pi\mu}{\ln\frac{4bc}{a^2} + 1} \quad (5.54)$$

En la literatura se le suele llamar coeficientes de resistencia [15] expresan el radio de la fuerza respecto a la velocidad a la mitad del cilindro. Notemos que la resistencia disminuye cuando incrementamos la longitud del cilindro. Por otro lado el  $\ln(4cb/a^2) > 1$  ya que  $a < c$  y  $a < b$  entonces  $K_N \approx 2K_T$ . Esto nos dice que la fuerza de fricción es mayor para un cilindro que se mueve perpendicularmente a su eje que para un cilindro que se mueve paralelamente a su eje. Como habíamos dicho el sean diferentes los coeficientes de resistencia es la clave para entender la propulsión flagelar por movimientos ondulatorios. La componente transversal de la fuerza sobre el fluido es más grande que la componente tangencial, entonces la componente normal logra propulsar al flagelo.

Con los coeficientes de resistencia (5.54) y (5.53) podemos descomponer la fuerza que ejerce el flagelo sobre el fluido como

$$\mathbf{F} = \int_0^\lambda [(K_N v_n) \cdot \hat{\mathbf{n}} + (K_T v_t) \cdot \hat{\mathbf{t}}] dS \quad (5.55)$$

Gray & Hancock [25], Lighthill [15] hicieron un análisis usando este tipo de aproximaciones para analizar la propulsión de organismos pequeños como los falgelos, y es lo que trataremos en la siguiente sección.

<sup>2</sup>La solución es válida para un cilindro de longitud  $b + c > a$  pero finito, ya que la integrales no convergen cuando  $b, c$  tienden a  $\infty$ . Está es un ejemplo de la llamada Paradoja de Stokes [10], es decir las ecuaciones (5.2) y (5.1) no poseen solución que satisfagan las condiciones de frontera de un movimiento uniforme para un cilindro infinito.

### 5.3. Resolución del problema

En este capítulo hablaremos sobre el modelo de un microorganismo idealizado como una curva en el espacio se utiliza el balance de fuerzas para obtener la velocidad del flagelo. Gray & Hancock [25] en 1955 desarrollaron la Teoría de Fuerzas Resistivas (RTF), para analizar la hidrodinámica de los flagelos. Este método separa las fuerzas actuando sobre el flagelo en sus componentes normal y tangencial, de la resistencia viscosa. Childress en 1981 [14] propone un método un poco diferente pero la idea física es prácticamente la misma.

#### 5.3.1. Modelo de Gray & Hancock

En esta sección cambiaremos un poco la idea, en el modelo de Taylor lo que hicimos fue resolver todo en términos de las velocidades buscando la función de corriente que cumpliera con las condiciones de frontera. Ahora lo que haremos será fijarnos en las fuerzas sobre el flagelo.

Sabemos que el movimiento del flagelo está determinado por la velocidad en ese instante <sup>3</sup> y de la geometría del flagelo (en este caso, idealizada como una curva). Entonces discretizaremos al flagelo y nos fijaremos en la velocidad de ese diferencial en su componente normal y tangencial que a su vez generan una fuerza normal y tangencial.

Para ello descomponemos la fuerza en sus componentes tangencial y normal, como se muestra en la figura (5.7)

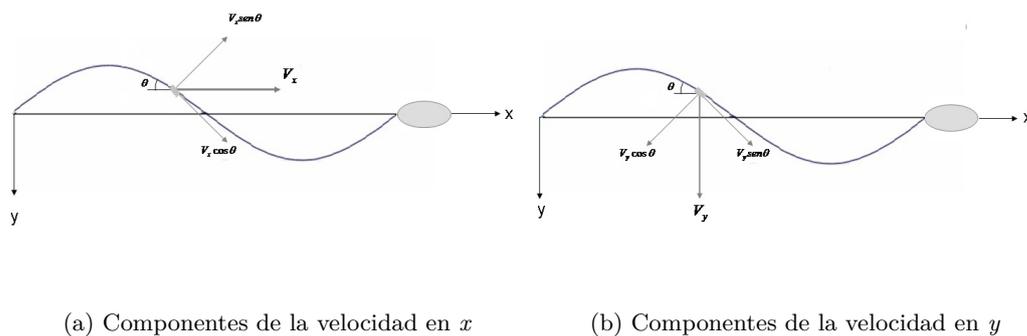


Figura 5.7: Componentes de la velocidad

de acuerdo con (5.55)

---

<sup>3</sup>Pues recordemos que las ecuaciones de Stokes no tienen dependencia temporal.

$$\mathbf{F} = \int_0^\lambda [(K_N v_n) \cdot \hat{\mathbf{n}} + (K_T v_t) \cdot \hat{\mathbf{t}}] dS$$

en donde

$$\mathbf{v} = (v_x, v_y), \quad \hat{\mathbf{n}} = (-\sin \theta, \cos \theta), \quad \hat{\mathbf{t}} = (\cos \theta, \sin \theta)$$

entonces

$$\mathbf{F} = \int_0^\lambda \left\{ -K_N [v_x \sin \theta + v_y \cos \theta] \hat{\mathbf{n}} + K_T [v_x \cos \theta + v_y \sin \theta] \hat{\mathbf{t}} \right\} dS \quad (5.56)$$

Hasta aquí hemos calculado la fuerza total que ejerce el fluido sobre un diferencial del flagelo, ahora queremos sólo la componente  $x$ , ya que el empuje es hacia adelante <sup>4</sup>

$$\mathbf{F}_x = \int_0^\lambda \left\{ (K_N - k_T) V_y \sin \theta \cos \theta - V_x (k_N \sin^2 \theta + k_T \cos^2 \theta) \right\} dS \quad (5.57)$$

Ahora, multiplicamos por  $\cos^2 \theta$  y lo sustituimos por  $1/1 + \tan^2 \theta$ , pues con ello podemos ponerlo en términos de la tangente a la curva (forma del flagelo) que es conocida.

$$\mathbf{F}_x = \int_0^\lambda \frac{1}{1 + \tan^2 \theta} \left\{ (K_N - k_T) V_y \tan \theta - v_x (k_T + k_N \tan^2 \theta) \right\} dS$$

Sabemos que

$$\tan \theta = \frac{dy}{dx}, \quad v_y = \frac{dy}{dt}$$

entonces

$$\mathbf{F}_x = \int_0^\lambda \frac{1}{1 + \left(\frac{dy}{dx}\right)^2} \left\{ (K_N - k_T) \frac{dy}{dt} \tan \theta - v_x \left[ k_T + k_N \left(\frac{dy}{dx}\right)^2 \right] \right\} dS$$

considerando que es una curva la longitud de está es:

$$dS^2 = dx^2 + dy^2 \Rightarrow dS = \sqrt{1 + \left(\frac{dy}{dx}\right)^2} dx$$

∴

$$\mathbf{F}_x = \int_0^\lambda \frac{1}{\sqrt{1 + \left(\frac{dy}{dx}\right)^2}} \left\{ (K_N - K_T) \frac{dy}{dt} \frac{dy}{dx} - V_x \left[ K_T + K_N \left(\frac{dy}{dx}\right)^2 \right] \right\} dx \quad (5.58)$$

<sup>4</sup>Notemos que de la ecuación (5.57) las fuerzas normales:

$$(K_N - K_T) V_y \sin \theta \cos \theta > 0$$

deben ser mayor a cero para que exista la propulsión

### 5.3.2. Efectos de propulsión considerando ondas con amplitud pequeña

En esta sección trataremos la ecuación (5.58) en los casos en que el ángulo de inclinación de un elemento es suficientemente pequeño para eliminar los términos que contienen  $(dy/dx)^2$ , es decir la longitud de onda es aproximadamente igual a la longitud de arco, con esta consideración tendríamos

$$\mathbf{F}_x = \int_0^\lambda \left[ (K_N - K_T) \frac{dy}{dt} \frac{dy}{dx} - K_T v_x \right] dx \quad (5.59)$$

Si la forma del flagelo la suponemos como

$$y = b \operatorname{sen} k(x + ct) \quad (5.60)$$

donde  $c$  es la velocidad de la onda que se propaga a lo largo del flagelo, la velocidad transversal al elemento es

$$\frac{dy}{dt} = bkc \cos \frac{2\pi}{\lambda}(x + ct)$$

y la tangente o el ángulo de inclinación

$$\frac{dy}{dx} = kb \cos \frac{2\pi}{\lambda}(x + ct)$$

de la ecuación (5.59) tendríamos

$$\mathbf{F}_x = \int_0^\lambda \left\{ ck^2 b^2 (K_N - K_T) \cos^2 k(x + ct) - K_T v_x \right\} dx$$

fácilmente podemos calcular

$$\int_0^\lambda \cos^2 k(x + ct) dx = \frac{\lambda}{2}$$

entonces

$$F_x = \frac{\lambda}{2} k^2 b^2 c (K_N - K_T) - K_T v_x \lambda \quad (5.61)$$

Hemos obtenido la empuje hacia adelante ejercida por una onda completa. La velocidad  $v_x$  es encontrada necesariamente fijando el empuje según (5.61), esto define la velocidad de nado  $v_{x0}$  cuando el empuje es cero.

$$\Rightarrow \frac{v_x}{c} = \left( \frac{K_N - K_T}{2K_T} \right) k^2 b^2$$

¿Cómo esperamos que sea este cociente? esperamos que sea menor a 1, ya que el flagelo no puede avanzar mas de lo que es propulsado. Es decir,

$$\frac{K_N - K_T}{K_T} < 1 \Rightarrow K_N < 2K_T$$

por su parte Gray & Hancock [25] proponen, que  $K_N = 2K_T$  para filamentos muy delgados, por lo que

$$\frac{v_x}{c} = \frac{k^2 b^2}{2} \quad (5.62)$$

El cociente entre la velocidad de nado y la velocidad de propulsión depende la longitud de onda y lo más importante del cuadro de la amplitud de la onda, este resultado es el mismo que el deducido por Taylor [24] en 1952 para ondas con amplitud pequeña. Entonces lo que hace que nade un microorganismo es que los coeficientes de resistencia sean diferentes, para que la resultante de las proyecciones no sea nula.

Para que nuestro modelo sea más apegado a la realidad, incluiremos las fuerzas de arrastre debidas a la cabeza. Supongamos que la cabeza se propaga por sí misma en el eje  $x$  sin oscilaciones en  $y$ , nuevamente el empuje de propulsión del cuerpo es balanceado con el arrastre de la cabeza esta a lo largo del eje  $x$  y lo consideraremos como:  $haK_T v_x$  donde  $a$  es la dimensión de la cabeza y  $h$  es un coeficiente que depende de la forma de la cabeza [25]. Consideramos sólo el coeficiente de arrastre tangencial ya que no tenemos movimiento en  $y$ . De la ecuación (5.61)

$$\frac{ck^2 b^2 n \lambda (K_N - K_T)}{2} - K_T v_x (n \lambda - a) = 0$$

$$\frac{v_x}{c} = \frac{ck^2 b^2}{2} \left( \frac{k_N - k_T}{k_T} \frac{1}{1 - \frac{a}{n \lambda}} \right)$$

si consideramos la frecuencia de las ondas es decir  $c = f \lambda$ , tendríamos

$$v_x = \frac{f \lambda d^2 b^2}{\left( \frac{k_N - k_T}{2k_T} \frac{1}{1 - \frac{a}{n \lambda}} \right)} \quad (5.63)$$

Observamos que la velocidad del bicho cuando tomamos en cuenta la cabeza decrece ya que el último término es menor a uno, como esperábamos. Esto indica que el número de ondas viajando a través del filamento tiene un efecto sobre la velocidad; un número grande completo de ondas hace que el microorganismo pueda viajar mas rápido con las mismas condiciones iniciales.

A continuación hacemos una comparación gráfica entre el modelo con cabeza y el modelo sin cabeza podemos ver lo que hemos obtenido analíticamente, el microorganismo nada más rápido sin cabeza que sin ella, pero otro punto importante es que la velocidad con cabeza crece indefinidamente pues entre mayor amplitud mayor velocidad. Mientras que si consideramos

al microorganismo con cabeza la velocidad tiene un límite aunque hagamos crecer la amplitud la velocidad ya no crece.

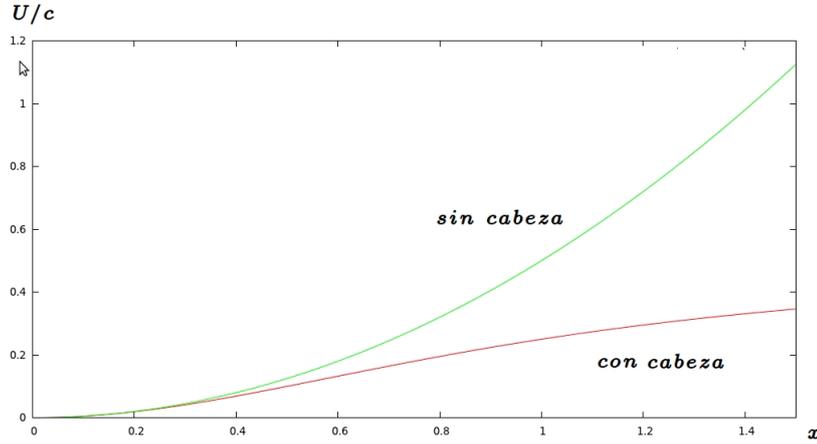


Figura 5.8: Se observa el comportamiento de la velocidad de nado cuando tiene cabeza y sin ella.

En este modelo la velocidad del flagelo depende de: la frecuencia de las ondas, del cuadrado de la amplitud, la longitud de onda, de los coeficientes de arrastre de la cabeza y del cuerpo, y de la longitud del cuerpo del flagelo. Pero la viscosidad explícitamente no aparece, esto es porque esta contemplada en los coeficientes de arrastre, es decir  $k_N = \alpha\mu$ .

### 5.3.3. Efectos de propulsión considerando longitud de onda grande

En esta parte, consideraremos al filamento deformado como un seno pero con amplitudes de onda relativamente grandes, por lo que la longitud de arco "s" es considerablemente grande respecto a la longitud de onda  $\lambda$ .

Retomando la ecuación (5.58), considerando que  $K_N = 2K_T$  :

$$\mathbf{F}_x = \int_0^\lambda K_T \frac{\frac{dy}{dt} \frac{dy}{dx} - v_x \left[ 1 + 2 \left( \frac{dy}{dx} \right)^2 \right]}{\left[ 1 + \left( \frac{dy}{dx} \right)^2 \right]^{1/2}} dx$$

Para una onda sinusoidal como (5.60), tendríamos

$$\mathbf{F}_x = \int_0^\lambda k_T \frac{cA^2 - v_x(1 + 2A^2)}{(1 + A^2)^{1/2}} dx \quad (5.64)$$

En donde  $A = kb \cos k(x + ct)$ . Lo que resta es integrar sobre una longitud de onda:

$$F = K_T \left[ c \int_0^\lambda \frac{A^2}{(1 + A^2)^{1/2}} dx - v_x \int_0^\lambda \frac{1 + 2A^2}{(1 + A^2)^{1/2}} dx \right] \quad (5.65)$$

Lo que resta es calcular las integrales;

$$I = \int_0^\lambda \frac{A^2}{(1 + A^2)^{1/2}} dx = \int_0^\lambda \frac{\xi \cos^2 k(x + ct)}{(1 + \xi \cos^2 k(x + ct))^{1/2}} dx$$

$$J = \int_0^\lambda \frac{1 + 2A^2}{(1 + A^2)^{1/2}} dx = \int_0^\lambda \frac{2\xi \cos^2 k(x + ct)}{(1 + \xi \cos^2 k(x + ct))^{1/2}} dx$$

donde  $\xi = k^2 b^2$ . Las integrales anteriores no se pueden calcular con funciones elementales ya que son elípticas, pero podemos usar la identidad trigonométrica

$$\cos^2 k(x + ct) = \frac{1}{2} (1 + \cos 2k(x + ct))$$

con ello las integrales I, J se verían como:

$$I = \int_0^\lambda \frac{\frac{\xi}{2} (1 + \cos 2k(x + ct))}{\left[ 1 + \frac{\xi}{2} (1 + \cos 2k(x + ct)) \right]^{1/2}} dx$$

$$J = \int_0^\lambda \frac{\xi (1 + \cos 2k(x + ct))}{\left[ 1 + \frac{\xi}{2} (1 + \cos 2k(x + ct)) \right]^{1/2}} dx$$

La parte que incluye el doble ángulo es pequeña comparada con  $\xi/2$  ya que la longitud de onda es grande. Mientras que en el denominador si hacemos serie de Taylor el promedio de  $\cos 2\theta$  es cero. Considerando que estamos trabajando con flujo de Stokes la fuerza es cero, entonces

$$\frac{v_x}{c} = \frac{k^2 b^2}{2} \frac{1}{1 + k^2 b^2} \quad (5.66)$$

Comparando el resultado para ondas pequeñas (5.62) y para longitudes grandes (5.66), nos damos cuenta que se diferencian en el término  $1/1 + k^2 b^2 < 1$  lo cual nos dice que la velocidad que tiene un flagelo es mayor, a longitudes de onda pequeñas.

## 5.4. Movimiento helicoidal de microorganismos

Hasta el momento sólo hemos hablado de ondas planas, pero es momento de introducir movimiento de helicoidales las cuales nos conducen a que el equilibrio del cuerpo se deba a las fuerzas y a las torcas. La teoría de la sección anterior, es decir el balance de fuerzas, puede ser adaptada para microorganismos que nadan moviendose de forma helicoidal como la *E. Coli*. Esta parte está basada en el artículo de A.T. Chwang and T.Y. Wu [31] y Harriet Jones [35].

Supongamos que el eje de la hélice estará en el eje  $x$ , esto puede ser posible si existen momentos en  $y$  y  $z$  necesariamente respecto a ese eje. En términos de coordenadas cilíndricas polares  $(r, \theta, x)$  podemos parametrizar a la hélice

$$\mathbf{r} = b [\cos(\theta), \text{sen}(\theta), x] \quad (5.67)$$

donde llamamos  $\theta = k(x + ct) = (kx - \omega t)$ ,  $k = 2\pi/\lambda$  es el número de onda y  $c = \omega/k$  es la velocidad de fase. Mientras que  $b$  el radio de la hélice. Nótese que  $\theta$  lo hemos escogido de tal manera que cuando el flagelo complete un período en desplazamiento también complete un período en rotación.

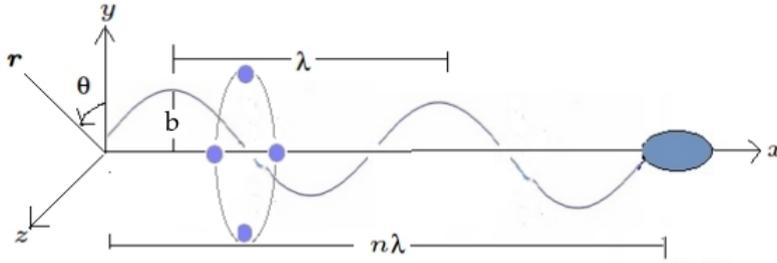


Figura 5.9: Se muestra en la figura que cada elemento del flagelo rota alrededor del eje  $x$ , de manera que cuando el flagelo complete un período de rotación también se complete un período de desplazamiento.

Cada elemento de la figura 5.9 rota alrededor del eje  $x$  con una frecuencia  $f = \omega/2\pi$  ciclos por segundo en dirección  $\theta$ , y se mueve paralelo al eje  $x$  con velocidad  $U_0$ .

Entonces para calcular la torca respecto al eje de la hélice en la dirección  $x$

$$\begin{aligned} \mathbf{M} \cdot \hat{\mathbf{e}}_x &= M_x \\ &= (b\hat{\mathbf{e}}_r) \times (F_\theta \hat{\mathbf{e}}_\theta) \\ M_x \hat{\mathbf{e}}_x &= bF_\theta \hat{\mathbf{e}}_x \end{aligned} \quad (5.68)$$

Recordemos que dada una curva parametrizada por un parámetro  $\theta$  se define el vector tangente, normal y binormal, estos tres vectores son

unitarios y perpendiculares entre sí. Para una partícula física desplazándose en el espacio, el vector tangente es paralelo a la velocidad, mientras que el vector normal da el cambio de la dirección por unidad de tiempo de la velocidad ó aceleración normal. La torsión es una medida del cambio de dirección del vector binormal, es decir cuanto más rápido cambia, más rápido gira el vector binormal alrededor del vector tangente y más retorcida parece la curva.

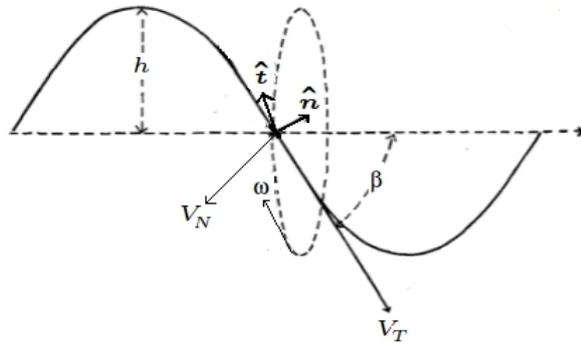


Figura 5.10: Plano tangente a un elemento del flagelo, muestra las fuerzas tangenciales y binormales

Ahora las fuerza de propulsi3n en la direcci3n  $x$  de acuerdo a la figura (5.10), en donde nos fijamos en el plano tangente del elemento  $ds$  y descomponemos la fuerza de manera similar a la secci3n anterior:

$$\begin{aligned} \mathbf{F} &= (F_n \hat{\mathbf{n}} + F_t \hat{\mathbf{t}}) \\ \mathbf{F}_x &= (F_n \hat{\mathbf{n}} \cdot \hat{\mathbf{i}} + F_t \hat{\mathbf{t}} \cdot \hat{\mathbf{i}}) \\ \mathbf{F}_x &= (d\mathbf{F}_N \sin \beta - d\mathbf{F}_T \cos \beta) \end{aligned} \quad (5.69)$$

donde  $dF_T, dF_N$  son las componentes tangenciales y normales de un diferencial de la helice, que de acuerdo al dibujo<sup>5</sup>

$$\begin{aligned} \mathbf{F}_N &= \int_0^{n\lambda} K_N (V_\theta \cos \beta - U \sin \beta) \sec \beta dx \\ \mathbf{F}_T &= \int_0^{n\lambda} K_T (V_\theta \sin \beta + U \cos \beta) \sec \beta dx \end{aligned} \quad (5.70)$$

Mientras que  $\beta$  es el ángulo entre el flagelo y el eje  $x$  que lo hemos de suponer pequeño para amplitude pequeñas, es decir que el radio  $b$  de la hélice es muy

<sup>5</sup>Son las que dedujimos en la teoría de fuerzas resistivas de Gray&Hanckok

pequeño comparado con la inclinación de la hélice. Este ángulo está dado por:

$$\tan \beta = \frac{2\pi}{\lambda} b = kb \quad (5.71)$$

La fuerza de propulsión en la dirección  $\theta$  de acuerdo a la figura es

$$\mathbf{F}_\theta = - \int (\mathbf{F}_\mathbf{N} \cos \beta + \mathbf{F}_\mathbf{T} \sin \beta) \quad (5.72)$$

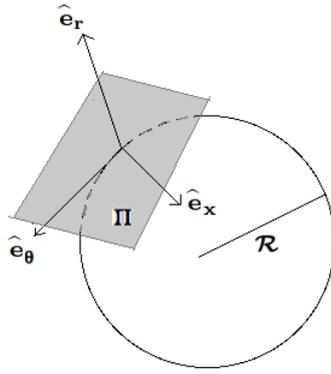


Figura 5.11: La figura muestra que en el plano tangente está contenido el vector  $\hat{e}_\theta, \hat{e}_x$

la cual se puede ver fácilmente, pues como hemos dicho en el plano  $\Pi$  está  $\hat{e}_x, \hat{e}_\theta$  que son el vector tangencial y normal. Entonces como hemos calculado  $\mathbf{F}_x$  lo que sobra es  $\mathbf{F}_\theta$ . El signo menos es debido a que hemos propuesta a que el cuerpo rota en la dirección  $-\theta$ .

Calculemos la torca del cuerpo en el eje  $x$ :

$$\begin{aligned} \mathbf{M}_x &= b\mathbf{F}_\theta \\ &= -b(\mathbf{F}_\mathbf{N} \cos \beta + \mathbf{F}_\mathbf{T} \sin \beta) \end{aligned} \quad (5.73)$$

Ahora viene una parte importante de este modelo, hay que notar es imposible el balance de fuerzas de empuje y de torcas si el organismo no tiene cabeza. Ya que la rotación de la cabeza, puede restaurar las torcas debidas a la cola. Apelando esta idea, Chwang y Wu [31] usaron la rotación del propio flagelo para balancear la torca.

Hasta ahora nosotros hemos planteado que todo el organismo (cabeza y cola) rota como un todo en la dirección  $x$  en la dirección  $-\theta$ , la contribución de Chwang y Wu para poner condiciones de equilibrio en la torca fue plantear que cada sección rota alrededor del eje  $x$  con una velocidad angular aparente  $\omega_{ap} = \omega - \Omega$  en dirección  $\theta$  en el marco de referencia de laboratorio, donde  $\omega$  es propia del flagelo (es con la que parametrizamos a la hélice) y  $\Omega$  es la

velocidad angular inducida de la cabeza en la dirección  $-\theta$ . Esto significa que cada sección transversal girará alrededor de su centro ya que sigue la rotación de la cabeza (alrededor de una línea paralela al eje  $x$ ).<sup>6</sup>:

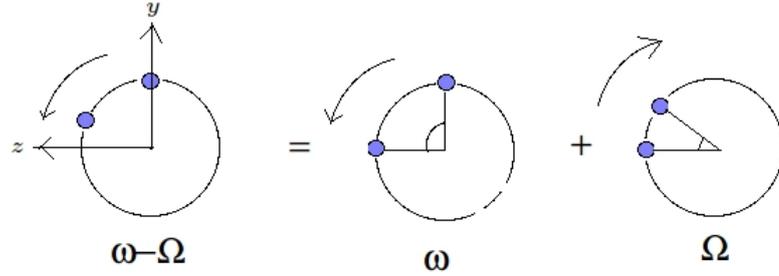


Figura 5.12: Posiciones relativas de una sección de la cola.

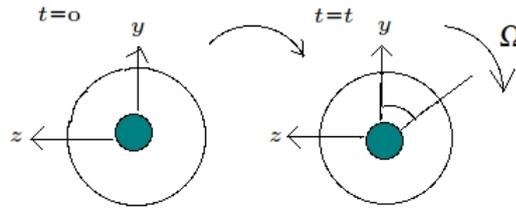


Figura 5.13: Posiciones relativas de una sección de la cabeza.

Entonces el movimiento de la cola puede ser descrito como

$$r = b, \quad \theta = kx + (\omega - \Omega)t \quad (5.74)$$

Las condiciones de equilibrio de fuerzas y de torcas

$$\begin{aligned} \mathbf{F}_T &= \mathbf{F}_x + \mathbf{F}_{\text{cabeza}} = \mathbf{0} \\ \mathbf{M}_T &= \mathbf{M}_x + \mathbf{M}_{\text{cola}} + \mathbf{M}_{\text{cabeza}} = \mathbf{0} \end{aligned} \quad (5.75)$$

Casi todo lo conocemos excepto  $\mathbf{M}_{\text{cabeza}}$ ,  $\mathbf{M}_{\text{cola}}$  estos datos los tomaremos del artículo de Chwang&Wu [31]

$$M_{\text{cabeza}} = 8\pi\mu a^3\Omega, \quad M_{\text{cola}} = 4\pi c^2\Omega \cos\beta \quad (5.76)$$

donde  $a$  es el radio de la cabeza, mientras que  $c$  es el radio del flagelo. Con esto es posible resolver para  $U$  y para  $\Omega$  en términos de las demás

<sup>6</sup>Lo que Chwang y Wu es una manera de plantearlo, pero hoy en día creo que lo entenderíamos mejor si decimos simplemente que en el sistema de referencia del laboratorio la hélice rota en la dirección  $\theta$  con velocidad  $\omega_{\text{app}}$  y el cuerpo debe rotar en  $-\theta$  con velocidad  $-\Omega$  para asegurar que la torca total a lo largo del eje  $x$  de todo el organismo sea cero. Estas velocidades angulares están relacionadas por  $\omega_{\text{app}} + \Omega = \omega$

términos que en principio conocemos. Primero sustituimos las ecuaciones (5.69), (5.76), (5.70) en (5.75)

$$\begin{aligned}
0 &= F_x - F_{cabeza} \\
&= \int_0^{n\lambda} (F_N \sen \beta - F_T \cos \beta) dx - F_{cabeza} \\
&= \int_0^{n\lambda} [K_N(V_\theta \cos \beta - U \sen \beta) \tan \beta - K_T(V_\theta \sen \beta + U \cos \beta)] dx - F_{cabeza} \\
&= n\lambda[K_N(V_\theta \cos \beta - U \sen \beta) \tan \beta - K_T(V_\theta \sen \beta + U \cos \beta)] - 6\pi\mu aU
\end{aligned} \tag{5.77}$$

Y para el balance de torca

$$\begin{aligned}
0 &= M_x + M_{cola} + M_{cabeza} \\
&= \int_0^{n\lambda} [-b(dF_N \cos \beta + dF_T \sen \beta) + 4\pi\mu c^2\Omega \cos \beta] dx + M_{cabeza} \\
&= n\lambda[-b(K_N(V_\theta \cos \beta - U \sen \beta) - K_T(V_\theta \sen \beta + U \cos \beta) \tan \beta \\
&\quad + 4\pi\mu c^2\Omega \cos \beta) + 8\pi\mu a^3\Omega
\end{aligned} \tag{5.78}$$

entonces tenemos dos ecuaciones simulataneas para  $U$  y  $\Omega$  que resueltas

$$U = \frac{n\lambda V_\theta \sen \beta \cos \beta (K_N - K_T)}{K_N n\lambda \sen^2 \beta + K_T n\lambda \cos^2 \beta + 6\pi\mu a \cos \beta} \tag{5.79}$$

como hemos visto  $K_N \approx 2k_T$  entonces  $U > 0$  y

$$U = \frac{V_\theta \sen \beta \cos \beta}{2 \sen^2 \beta + \cos^2 \beta + \frac{6\pi\mu a \cos \beta}{k_T n\lambda}} \tag{5.80}$$

Lo que nos dice esta ecuación es que entre más velocidad angular tenga el flagelo mayor velocidad lineal tendrá el microorganismo. Si consideramos que  $a$  el radio de la cabeza es muy pequeño y tomando en cuenta (5.71) y (5.74):

$$\begin{aligned}
U &\approx \frac{kbV_\theta}{1 + 2k^2b^2} \\
U &\approx \frac{kb^2(w - \Omega)}{1 + 2k^2b^2} \\
U &\approx \frac{k^2b^2c}{1 + 2k^2b^2} \\
\frac{U}{c} &= \frac{k^2b^2}{1 + 2k^2b^2}
\end{aligned} \tag{5.81}$$

Lo primero que se observa es que nuevamente entre mas velocidad angular tenga el flagelo mayor velocidad lineal tendrá el moicroorganismo. Pero un punto importante es que básicamente va como la amplitud de la onda al

cuadrado igual que en el modelo de Gray & Hancock más una contribución de primer orden en la amplitud. Graficando ambas

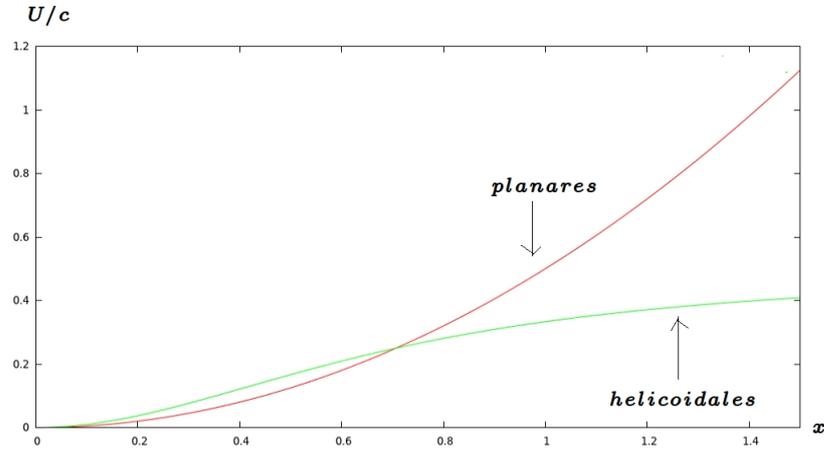


Figura 5.14: Se hace una comparación de la velocidad obtenida con movimientos helicoidales y planares.

lo que salta a la vista es que el modelo de ondas planares de Gray & Hancock la velocidad que crece indefinidamente mientras que en el modelo de ondas helicoidal la velocidad es finita lo cual resulta más razonable y más apegado a la realidad. Para la torca:

$$\begin{aligned} \Omega &= \frac{1}{4} \frac{bn\lambda V_\theta [\cos^3 \beta K_T K_N + 6 \cos^2 \beta K_T \pi \mu a + 2 \cos \beta K_T \sin^2 \beta K_T]}{\cos \beta \pi \mu (2a^3 + c^2 \cos \beta n \lambda) (\cos \beta K_T + \sin \beta \tan \beta K_N + 6 \pi \mu a)} \\ &+ \frac{1}{4} \frac{bn\lambda V_\theta [\sin^3 \beta \tan \beta K_T K_N + 6 \sin^2 \beta K_T \pi \mu a]}{\cos \beta \pi \mu (2a^3 + c^2 \cos \beta n \lambda) (\cos \beta K_T K_N + \sin \beta \tan \beta K_N + 6 \pi \mu a)} \end{aligned} \quad (5.82)$$

Ocupando la aproximación  $K_N \approx 2K_T$ :

$$\Omega = \frac{bV_\theta n \lambda (6k_T \pi \mu a + 2k_T^2 \sin^3 \beta \tan \beta + 2k_T^2 (\cos^2 \beta + \cos \beta \sin^2 \beta))}{\cos \beta \pi \mu (2a^3 + c^2 n \lambda \cos \beta) (k_T \cos \beta + 2k_T \sin \beta \tan \beta + 6 \pi \mu a)} \quad (5.83)$$

cuando  $a/c \rightarrow 0$ , es decir el radio de la cabeza es muy pequeño comparado con el radio del flagelo

$$\Omega = \frac{2bk_T V_\theta (1 + \sin^2 \beta \tan^2 \beta)}{\pi \mu c^2 (1 + \sin^2 \beta)} \quad (5.84)$$

lo primero que notamos es que entre más velocidad angular tiene mayor es la torca. Y que  $\Omega$  es proporcional a la amplitud de la onda, e inversamente proporcional al radio de del flagelo, es decir cuanto más delgado sea el flagelo será mayor la torca. Entonces podemos decir que el movimiento está determinado por el flagelo y no tanto por la cabeza.

## Capítulo 6

# Conclusiones

Pero de lo importante que se planteó en esta tesis es reconocer la manera de plantear el problema e identificar los puntos importantes para que un microorganismo pueda nadar. Empezamos por darnos cuenta que el movimiento puede ser posible de acuerdo con la forma del cuerpo y los grados de libertad involucrados. Esto, en el modelo de Gray&Hancock esta íntimamente relacionado con las fuerzas de cuerpo tangenciales y normales ya que como hemos visto estas son diferentes para una onda viajera lo cual permite que el flagelo nade. Este es un punto que hay que resaltar pues es el mecanismo, utilizado a número de Reynolds bajo, por los microorganismos que tienen flagelos. Por otro lado, también sabemos que necesitamos considerar amplitudes de segundo orden para que el promedio de la velocidad no sea cero.



# Bibliografía

- [1] G. K. Batchelor, 1967, *An introduction to Fluid Dynamics*, Cambridge.
- [2] I.G. Currie, 2003, *Fundamental Mechanics of Fluids*, Marcel 8Dekker, Ed. 3.
- [3] L.D. Landau 2001, *Mechanics of fluids*, Reverté, Ed 2.
- [4] Y.C. Fung 1977, *A first course in Continuos Mechanics*, Prentice Hall, Ed 3.
- [5] E. Guyon, 2001, *Physical hydrodynamics*, Oxford University
- [6] A.E. Hosoi. E. Lauga, 2010, *Mechanical aspects of Biological Locomotion*, Experimental Mechanics, 50:1259-1261.
- [7] R. P. Fabi, *Fluidos: apellido de líquidos y gases*, Fondo de cultura económica, 1993.
- [8] R. Feynman, Lectures on Physics, *Fondo educativo interamericano*, **Vol.2**, 1971.
- [9] W. E. Boyce 1977, *Ecuaciones Diferenciales y problemas con valores en la frontera*, Limusa, Ed 7.
- [10] Sir Horace Lamb, 1932, *Hydrodynamics*, Cambridge, Ed. 6.
- [11] C.Pozrikidis, 1992, *Boundary integral and singularity methods for linearized viscous flow*. Cambridge University Press.
- [12] H. Brenner, 1946, *The Stokes resistance of an arbitrary particle,IV. Arbitrary fields of flow*, Chem. Eng.Science **19**, 703-727.
- [13] H. Brenner, 1946, *Stokes resistance of an arbitrary particle*, Chem. Eng.Science **18**, 1-25.
- [14] S.Childress, 1981 *Mechanics of Swimming and Flying*. Cambridge.
- [15] J.Lighthill, 1975 *Mathematical Biofluidynamics*. Society for Industrial and Applied Mathematics, Philadelphia

- [16] Acheson, *Elementary Fluid Dynamics*, Oxford: Clarendon Press, 1990.
- [17] Y.C. Fung. 1984, *Biomechanics: Motion, Flow, Stress and Growth*, Springer-Verlag.
- [18] M. Murase, *The dynamics of cellular motility*, John Wiley & Sons, 1992.
- [19] A. Lubel, Ma. Antonieta, 2006, Principales clasificaciones de los protozoos.
- [20] A. Berk y H. Lodish, *Biología celular y molecular*.
- [21] 1962, M.A.Sleigh, *The Biology of Cilia and Flagella* chapter 2: The Structure of Cilia, Pergamon Press, Oxford, 11:75
- [22] A. Simone, Aline Lefebvre, 2008, biological Fluid Dynamics: Swimming at low Reynolds numbers. *Encyclopedia of complexity and System Science, Spring verlag*.
- [23] E.Purcel, 1997, Life at low Reynolds number. *Am. J. Phys.***45**:3-11.
- [24] G.I Taylor, 1951, Analysis of the swimming of microscopic organism, *Proc. Roy. Soc. London***A209**,447-461
- [25] Gray, J. Hancock, 1955 The propulsion of Sea-Urchin spermatozoa, *Journal experimental Biol.***32**:802,814.
- [26] J.Lighthill. 1976, Flagellar hydrodynamics - The John von neumann lecture, *SIAM Rev.*,18:161-230
- [27] A.E. Arthur, E. Lauga. 2010, Propulsion by passive filaments and active flagella near boundaries, *Physical Review E* **82**.
- [28] G.J Hancock. 1953 The self-propulsion of microscopic organism through liquids, *Proc. Roy Soc.***A 217**: 96-121
- [29] R.G. Cox, 1970. The motion of long slender bodies in a viscous fluid part 1, general theory *J. Fluid Mech.* **44**:791-810
- [30] G.K. Batchelor, 1970. *J.Fluid Mech.***44**: 419-440
- [31] A.TChwang, T.Y. Wu, 1971, A Note on the Helical Movement of Micro-Organism, *Proceedings of the Royal Society of London. series B*, **178**, 327-346.
- [32] C.J. Brokaw, 1990, *The sea-urchin spermatozoon*, *Bioessays*, **12**:449-452.
- [33] L.Rothschild, 1951, *Sea-urchin spermatozoa*, *Biol, Rev*,**26**:1

- [34] S. Childress, Junio 2010, Some notes on locomotion at low and intermediate Reynolds numbers.
- [35] H.Jones, Abril 2010, ¿How do the microorganism swim?