

TESE DE MESTRADO

MOVIMENTO DE MICROORGANISMOS: TEORIA E APLICAÇÃO
AO CASO DE BACTÉRIAS MAGNETOTÁCTICAS

POR

FLAVIO DE SOUZA NÓGUEIRA

CENTRO BRASILEIRO DE PESQUISAS FÍSICAS - CBPF

RIO DE JANEIRO - BRASIL

1993.

MOVIMENTO DE MICROORGANISMOS:
TEORIA E APLICACAO AO CASO DE



1993/15

N778

021165

AGRADECIMENTOS

Desejo agradecer àqueles que contribuíram para este trabalho.

A meu orientador, Henrique Lins de Barros pelo competente trabalho de orientação desde os tempos de iniciação científica.

A meu co-orientador Paulo Bisch, pelo apoio e incentivo dado em direção a outros trabalhos em biofísica diferentes do tratado desta tese.

A Darci Motta de Souza Esquivel, por várias e proveitosas discussões que ajudaram a encaminhar este trabalho.

A Marcos Farina, pelas excelentes fotografias em microscopia eletrônica cedidas.

A minha esposa Ruth, por ter desenhado várias das figuras.

A Elizabeth Lima Moreira por revelar as fotografias em microscopia ótica.

A Fernando Magalhães Vieira, pelas excelentes discussões sobre diversos temas em biofísica, e pelo incentivo.

Ao CNPq pelo suporte financeiro mantido durante o período de iniciação científica e de trabalho nesta dissertação.

A Miriam Coutinho, da secretaria do CFC, pela paciência e prestatividade.

RESUMO

Esta dissertação de mestrado discute sobre o ponto de vista teórico o movimento de bactérias magnetotáticas. Para este fim utiliza-se o formalismo da mecânica clássica junto com a hidrodinâmica em baixo número de Reynolds. Deste modo as equações do movimento são estabelecidas e diversos casos limites que podem ser tratados analiticamente são discutidos. Várias generalizações são abordadas. O modelo considerado permite tratar uma bactéria não-magnetotática como um caso particular no sentido que uma bactéria não-magnetotática é uma magnetotática com momento de dipolo magnético igual à zero.

Diversos resultados numéricos são obtidos e alguns resultados são comparados com dados experimentais. Mostra-se como o modelo pode ajudar a obter parâmetros experimentais que não são acessíveis diretamente da experiência.

Finalmente, argumenta-se com base nos resultados obtidos que é vantajoso biologicamente uma bactéria magnetotática ter um flagelo altamente assimétrico.

SUMÁRIO

Agradecimentos.....	i
Resumo.....	ii
Lista de Figuras.....	v
Capítulo 1 - Introdução	
1.1 - Movimento de microorganismos.....	1
1.2 - Mecanismos de movimento.....	2
1.3 - Orientação de microorganismos.....	7
1.4 - Magnetotaxia.....	9
1.5 - Plano da tese.....	16
Capítulo 2 - Modelo Matemático	
2.1 - Introdução matemática.....	18
2.2 - Modelo matemático.....	22
2.3 - Generalizações.....	37
Capítulo 3 - Resultados	
3.1 - Dados experimentais.....	51
3.2 - Cálculos numéricos.....	61
3.3 - Resultados numéricos para o campo rotativo.....	69
3.4 - Resultados numéricos para o campo oscilante.....	78
3.5 - Inclusão de um campo residual.....	100
Capítulo 4 - Conclusão.....	102

Apêndice A - Elementos de hidrodinâmica em baixo número de Reynolds.....	108
Apêndice B - Resultados básicos sobre a cinemática dos corpos rígidos.....	122
Apêndice C - O modelo de C. Bean.....	127
Apêndice D - Teoria de perturbação para equações diferenciais ordinárias.....	131
Referências.....	133

LISTA DE FIGURAS

Figura 1.1 - Visão em corte da estrutura do motor flagelar de uma bactéria típica.

Figura 1.2 - Bactéria movimentando-se para frente. Para isto a mesma faz com que todos os seus flagelos formem um fibrado coerente constituindo um único flagelo efetivo.

Figura 1.3 - O *tumble* que consiste no desfazer súbito do fibrado flagelar é usado para mudar a direção do movimento.

Figura 1.4 - (A) Movimento aleatório de uma bactéria quimiotáctica na ausência de gradiente químico; (B) Na presença de um gradiente químico (no caso um "atratante") o movimento aleatório converge para a região de maior concentração.

Figura 1.5 - Fotografia em microscopia eletrônica de transmissão (corte ultrafino) mostrando uma cadeia de cristais magnéticos no interior de um microorganismo magnetotático. A cadeia possui um momento de dipolo magnético permanente. Barra = 1 μm (Foto: Marcos Farina, Instituto de Biofísica da UFRJ).

Figura 1.6 - Esboço das linhas de campo geomagnético. As linhas de campo são praticamente paralelas à superfície da Terra no equador geomagnético. Apontam (por convenção) para baixo no hemisfério norte magnético e para cima no hemisfério sul magnético.

Figura 1.7 - Os três tipos de bactérias magnetotáticas

encontrados: (a) Bactérias tipo norte, no hemisfério norte; (b) tipos norte e sul no equador geomagnético; (c) tipo sul no hemisfério sul.

Figura 1.8 - Fotografia em microscopia eletrônica de transmissão com perda de energia de uma bactéria magnetotática típica. Na fotografia vemos além da cadeia de cristais magnéticos, o fibrado flagelar. Note o comprimento de cada um dos flagelos em relação ao comprimento do corpo celular. Estes flagelos são muito curtos quando comparados com flagelos da *E. Coli*. Barra = 1 μm (Foto: Marcos Farina, Instituto de Biofísica da UFRJ).

Figura 2.1 - Um comprimento de onda do flagelo de uma bactéria. Elementos de flagelo simétricos ao eixo l são mostrados junto com as componentes das forças e velocidades que atuam sobre cada elemento.

Figura 2.2 - Modelo de bactéria magnetotática considerado. Os eixos x_1 , x_2 e x_3 estão fixos na bactéria e executam uma rotação em relação aos eixos x , y e z fixos no laboratório.

Figura 3.1 - Esquema da montagem experimental utilizada.

Figura 3.2 - Uma das fotografias em microscopia ótica de campo escuro utilizada nas medidas. Note o forte padrão helicoidal da trajetória. O campo externo é de 2.5 G e o tempo de exposição é de 1.6 segundos. Barra = 30 μm .

Figura 3.3 - Ângulo do passo da hélice, θ_p , na trajetória da fotografia da Fig. 3.2. Diversos ângulos foram medidos ao longo da trajetória em diversas fotografias.

Figura 3.4 - Esta figura mostra como a diagonal de um retângulo pode ser deformada a fim de se obter um passo de uma hélice cilíndrica.

Figura 3.5 - Três planos da trajetória tridimensional obtida a partir da integração numérica das equações do movimento. Os parâmetros utilizados foram medidos em laboratório. A curva tracejada no plano yz corresponde à trajetória associada no modelo de C. Bean. O plano yz não está, propositalmente, na mesma escala que os planos xz e xy. O campo aplicado é de 2.5 G. As escalas são medidas em μm . Os parâmetros são aqueles apresentados na seção 3.1.

Figura 3.6 - (a) Comportamento do ângulo θ em função do tempo. A curva tracejada corresponde ao comportamento no modelo de C. Bean associado. (b) Comportamento com o tempo do ângulo ϕ . (c) Comportamento com o tempo do ângulo ψ .

Figura 3.7 - Três planos relativos à trajetória tridimensional obtida integrando-se numericamente as equações do movimento usando-se os parâmetros obtidos experimentalmente. A diferença é que agora o momento magnético é feito igual a zero. Escala em μm .

Figura 3.8 - Dois planos de trajetória obtidos integrando-se numericamente as equações do movimento usando-se um momento magnético nulo e um torque transversal cerca de dez vezes menor do que aquele que foi medido. Os planos não estão na mesma escala propositalmente a fim de se evidenciar o caráter helicoidal da trajetória que, no presente caso, é muito fraco. Escala em μm .

Figura 3.9 - Três planos de trajetória obtidos integrando-se numericamente as equações do movimento. Usou-se os parâmetros medidos experimentalmente com um campo aplicado de 0.25 G, que é o campo geomagnético no Rio de Janeiro. Neste caso não ocorre volta em U. Escala em μm .

Figura 3.10 - Plano yz da trajetória tridimensional obtida integrando-se numericamente as equações do movimento. Usou-se um torque transversal cerca de dez vezes menor que o valor medido. O campo aplicado usado é de 0.25 G. O tempo de integração é o mesmo que o utilizado na Fig. 3.9. Nesse caso a bactéria começa a executar uma volta em U. Escala em μm .

Figura 3.11 - Trajetória plana de uma bactéria magnetotáctica com torque transversal zero na presença de um campo rotativo. A intensidade do momento magnético é a mesma do valor utilizado nos casos anteriores (e medido experimentalmente). A intensidade do campo rotativo aplicado é de 2.5 G. A frequência angular de rotação do campo é de 20 rad/s. Escala em μm .

Figura 3.12 - Comportamento com o tempo do ângulo θ associado à trajetória da Fig. 3.11.

Figura 3.13 - Trajetória plana de uma bactéria magnetotáctica na presença de um campo rotativo. Os parâmetros usados na integração numérica são os mesmos que os utilizados na Fig. 3.11 com a diferença que a frequência do campo rotativo é de 10 rad/s. Escala em μm .

Figura 3.14 - Comportamento do ângulo θ em função do tempo associado à Fig. 3.13.

Figura 3.15 - Trajetória plana de uma bactéria magnetotáctica em um campo rotativo. Os parâmetros usados são os mesmos que os das figuras anteriores com a exceção de que a frequência do campo rotativo é agora 5 rad/s. Escala em μm .

Figura 3.16 - Comportamento do ângulo θ em função do tempo associado à Fig. 3.15.

Figura 3.17 - Trajetória plana de uma bactéria

magnetotáctica na presença de um campo oscilante. Os parâmetros usados na integração numérica são os mesmos que os usados na integração numérica para o campo rotativo. A diferença é que agora o campo oscila no eixo z com uma frequência de 15 rad/s. Escala em μm .

Figura 3.18 - Comportamento do ângulo θ em função do tempo associado à Fig. 3.17.

Figura 3.19a, b e c - Projeção nos planos ortogonais yz , xz e xy , do referencial do laboratório de uma trajetória tridimensional obtida integrando-se numericamente as equações do movimento. A bactéria magnetotáctica encontra-se na presença de um campo oscilante exatamente da mesma forma que na Fig. 3.17 com a diferença de que agora existe um torque transversal não nulo e igual ao valor medido experimentalmente. Escala em μm .

Figura 3.20 - Comportamento do ângulo θ em função do tempo associado às Figs. 3.19.

Figura 3.21 - Trajetória plana de uma bactéria magnetotáctica na presença de um campo oscilante. O torque transversal é zero e a amplitude máxima do campo é de 2.5 G. A frequência de oscilação é de 5 rad/s. Escala em μm .

Figura 3.22 - Comportamento do ângulo θ em função do tempo associado à Fig. 3.21.

Figura 3.23a, b e c - Planos relativos à trajetória tridimensional obtida com os mesmos parâmetros usados na Fig. 3.21 com a diferença que agora temos um torque transversal igual ao valor medido experimentalmente. Escala em μm .

Figura 3.24 - Comportamento do ângulo θ em função do tempo associado às Figs. 3.23.

Figura 3.25 - Trajetória plana de uma bactéria magnetotática na presença de um campo oscilante. O torque transversal é zero e a amplitude máxima do campo é de 2.5 G. Aqui a frequência do campo oscilante é de 2.5 rad/s. Escala em μm .

Figura 3.26 - Comportamento do ângulo θ em função do tempo associado à Fig. 3.25.

Figura 3.27a, b e c - Planos de trajetória com os mesmos parâmetros usados na Fig. 3.25 com a diferença que o torque transversal é igual ao valor medido experimentalmente. Escala em μm .

Figura 3.28 - Comportamento com o tempo do ângulo θ associado às Figs. 3.27.

Figura 3.29 - Regime de campo oscilante onde a trajetória colapsa na trajetória do modelo de C. Bean. A frequência de campo oscilante é de 1 rad/s. Escala em μm .

Figura 3.30 - Comportamento com o tempo do ângulo θ associado à Fig. 3.29.

Figura 3.31 - Planos de trajetória associados à trajetória tridimensional obtida usando-se os mesmos parâmetros que foram usados na Fig. 3.29 com a diferença que o torque transversal utilizado é igual ao valor medido experimentalmente. Escala em μm .

Figura 3.32 - Comportamento do ângulo θ em função do tempo associado à Fig. 3.31.

Figura 3.33 - Planos de trajetória em campo oscilante onde os parâmetros são os mesmos que os da Fig. 3.31 com a diferença que a frequência de campo oscilante é de 50.69 rad/s. Escala em μm .

Figura 3.34 - Planos de trajetória em campo oscilante. Os parâmetros são os mesmos que os utilizados na Fig. 3.33 com a

diferença que a frequência de campo oscilante é de 100 rad/s.
Escala em μm .

Figura 3.35 - Planos de trajetória obtidos levando-se em conta a existência de campos residuais. Aqui todos os parâmetros usados foram obtidos experimentalmente. Usou-se um campo residual na direção y de 0.1 G. Escala em μm .

Figura B-1a, b e c - Rotações de um sistema de coordenadas que definem os ângulos de Euler.

"A vida tem uma gama de magnitudes de fato estreita, em comparação com aquilo de que trata a ciência física; mas é suficientemente ampla para incluir três condições tão discrepantes como aquelas em que um homem, um inseto e um bacilo vivem e desempenham seus vários papéis. O homem é governado pela gravidade e repousa na mãe Terra. Um besouro d'água acha a superfície de um lago um caso de vida ou morte, um perigoso emaranhado ou um suporte indispensável. Num terceiro mundo, onde vive o bacilo, a gravidade é esquecida e a viscosidade do líquido, a resistência definida pela lei de Stokes, os choques moleculares do movimento browniano e, sem dúvida, também as cargas elétricas dos meios ionizados constroem o ambiente físico e têm forte e imediata influência sobre o organismo. Os fatores predominantes já não são aqueles da nossa escala; chegamos ao limiar de um mundo do qual não temos experiência e onde as nossas pré-concepções precisam ser descartadas".

D'Arcy Thompson.

(Citado no livro *O Polegar do Panda* de Stephen Jay Gould, pág. 281).

Capítulo 1: Introdução.

1.1) Movimento de microorganismos.

Diversos microorganismos flagelados nadam em um meio viscoso, isto é, em um meio que oferece resistência ao movimento. Porém, devido às dimensões reduzidas dos microorganismos (na escala de μm) e baixas velocidades de movimento, estes nadam em um regime físico muito especial onde a inércia não é capaz de desempenhar nenhum papel. Isto significa que o movimento dos diversos microorganismos encontrados na natureza é determinado sempre pelo seu estado presente e o que ocorreu no passado não é importante, ou seja, a visão Newtoniana de que devemos fornecer duas condições iniciais para determinar o movimento de um objeto não é válida no mundo das bactérias, algas, espermatozóides, etc (Purcell, 1977). A única condição inicial que se precisa é a localização inicial. Este regime particular faz com que a física que descreve o movimento dos microorganismos se assemelhe àquela apresentada nos trabalhos de Aristóteles ou na idade média (Franklin, 1976).

Tecnicamente falando, este padrão de movimento ocorre precisamente devido ao forte papel desempenhado pelas forças viscosas na escala dos microorganismos. Podemos dizer que os microorganismos se movimentam em um regime em que as forças viscosas dominam. Em hidrodinâmica este regime é caracterizado por uma quantidade denominada número de Reynolds. O número de Reynolds

é um parâmetro adimensional dado pela razão entre as forças inerciais e as forças viscosas. No caso de microorganismos nadando em água, o número de Reynolds é da ordem de 10^{-5} . Mostra-se em hidrodinâmica que neste regime a força de atrito viscoso que age sobre os corpos é proporcional à velocidade dos mesmos. Além disso, na escala considerada, a aceleração torna-se irrelevante no sentido que os microorganismos atingem regimes estacionários muito rapidamente (para maiores detalhes, ver apêndice A).

Outra questão importante no que diz respeito ao movimento de microorganismos é a propulsão dos mesmos. Existem diversos meios de propulsão, sendo o mais comumente utilizado o flagelo. Os meios de propulsão constituem um passo importante na evolução das células uma vez que uma célula isolada que não é capaz de se movimentar por si mesma está claramente em desvantagem biológica. Microorganismos flagelados são capazes de migrar de uma região para outra. Assim, se uma região torna-se, por alguma razão, desfavorável ao organismo, este simplesmente pode, pela ação flagelar, migrar para outra onde o meio fornece condições melhores para sua adaptabilidade e sobrevivência.

1.2) Mecanismos de movimento.

O estudo do movimento de microorganismos não é recente e pode-se citar trabalhos que datem do início do século (ver referências citadas no trabalho de Crenshaw (1990)). Porém, poucos trabalhos teóricos foram feitos. O grande problema de muitos trabalhos teóricos sobre o assunto foi não se conseguir abordar o mesmo de maneira simples, porém, eficiente. Um dos primeiros a

discutir o problema teoricamente foi Sir Geoffrey Taylor. Partindo da hipótese de que o número de Reynolds é baixo e que, portanto, é legítimo desprezar os efeitos inerciais, Taylor (1951) considera um modelo extremamente artificial, reduzindo o movimento flagelar de um espermatozóide a um problema bidimensional em que ondas de deslocamento lateral se propagam através de uma faixa inestensível. Em 1952 Taylor (1952) considera um modelo mais realístico em que ondas de deslocamento lateral se propagam por um filamento infinito de seção circular, onde todas as oscilações são consideradas em um plano. Assim, nestes dois trabalhos, Taylor discute como uma cauda pode gerar a propulsão de um espermatozóide, simplesmente propagando ondas senoidais pela cauda.

Taylor propôs um modelo mecânico a fim de demonstrar na prática seus resultados. Sua teoria, entretanto, era muito aproximada pois considerava baixas amplitudes de oscilação. De fato, os resultados de Taylor são válidos somente quando a amplitude da onda senoidal é da ordem do diâmetro do filamento. Com esta limitação qualquer comparação com dados experimentais fica comprometida. Hancock (1953), além de introduzir correções à teoria de Taylor, considerou também perturbações tridimensionais propagando-se através de um filamento infinito de seção circular (Hancock considera ondas espirais propagando-se através de um filamento cilíndrico infinito e maiores amplitudes). Atualmente existe forte evidência de que este é realmente o caso, isto é, que as perturbações que se propagam pelo flagelo do espermatozóide são mesmos tridimensionais (uma das maiores evidências em favor desta hipótese é que o corpo do espermatozóide rola sobre seu eixo

longitudinal durante o movimento embora exista a possibilidade disto ser causado pela forma assimétrica da cabeça (Ishijima et al., 1992)).

Normalmente assume-se, com base na evidência experimental, que flagelos, sejam eles pertencentes à espermatozóides, possuem uma forma aproximadamente helicoidal. Flagelos helicoidais são excelentes agentes propulsores não importando se eles ondulam ou giram. Chwang e Wu (1971) consideram um modelo em que a propulsão é uma combinação de ambos os efeitos, ou seja, rotação e ondulação do flagelo. Chwang e Wu, a partir de primeiros princípios da mecânica, estudam o problema da auto-propulsão de um espermatozóide através de duas equações que devem ser resolvidas para duas quantidades desconhecidas, a saber, a velocidade de migração, U , e a velocidade angular induzida sobre a cabeça, Ω . Este trabalho tenta responder questões interessantes como aquela levantada por Lord Rothschild (1961): "Pode um espermatozóide rolar ao redor de seu eixo longitudinal quando sua cauda não exhibe ondulações"? Chwang e Wu sugerem que a resposta é sim, mesmo parecendo tratar-se de uma situação paradoxical. Este rolamento não aconteceria na forma de uma torção, mas sim com o flagelo curvando-se simultaneamente em dois planos perpendiculares. Isto corresponde a uma situação em que a velocidade angular relativa aparente da cauda em relação ao corpo é zero (para maiores detalhes, ver o trabalho original). Outra questão interessante levantada no trabalho de Chwang e Wu diz respeito ao valor ótimo da razão cabeça-cauda (por exemplo, a razão entre o raio da cabeça e o raio da seção do flagelo, ou ainda, a razão do raio da cabeça e a amplitude de ondulação) onde tenta se estabelecer limites nos

quais a propulsão gerada pelo flagelo é eficiente e onde ela deixa de ser eficiente.

Outro trabalho interessante considerando flagelos de forma helicoidal é o trabalho de Schreiner (1971). Neste trabalho considera-se um microorganismo esférico, que pode ser uma bactéria ou um espermatozóide, com n flagelos. Considera-se que cada flagelo gira apenas. Um dos resultados mais importantes do trabalho de Schreiner é que um microorganismo esférico com n flagelos em um lado de seu corpo (existem microorganismos com flagelos em ambos os lados do corpo como, por exemplo, o *Acqua Spirillum Magnetotacticum*) não pode nadar se estes flagelos giram independentemente e a cabeça também gira. Assim, para haver propulsão, os flagelos devem se entrelaçar em um único flagelo.

Em 1973 Berg e Anderson apresentaram um artigo no qual argumenta-se, baseado nas evidências disponíveis na época, que a bactéria *E. Coli* deve nadar girando seus flagelos e não ondulando-os. No ano seguinte, Silverman e Simon (1974) executaram um experimento demonstrando que isto era, de fato, verdadeiro.

Os flagelos das bactérias consistem de finos filamentos helicoidais que emergem de vários pontos na superfície do corpo celular. Cada filamento está acoplado a um gancho flexível ligado a uma barra que passa pelo centro de um anel embebido na parede celular e na membrana citoplasmática (Fig. 1.1). Se existem vários flagelos na célula, os filamentos formam um fibrado a fim de compor um único flagelo efetivo que será responsável pelo movimento (Fig. 1.2).

Os flagelos das bactérias e os flagelos de células eucariotas são organelas completamente diferentes. O flagelo de uma célula

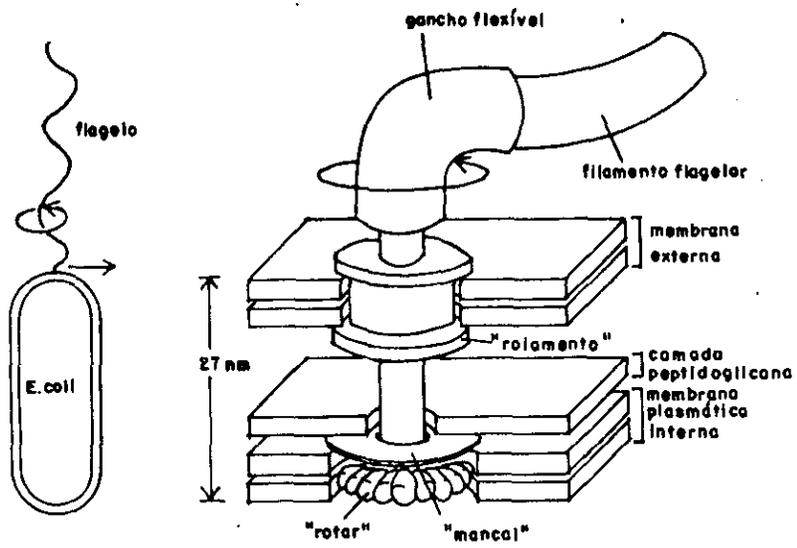


FIGURA 1.1



FIGURA 1.2

eucariota como, por exemplo, o espermatozóide, é uma estrutura que possui um mecanismo sofisticado capaz de curvar seus elementos constituintes de maneira tal a produzir ondulações no mesmo. Assim, o flagelo de um espermatozóide deve possuir grande elasticidade a fim de que seu complexo mecanismo possa funcionar eficientemente. Além do mais, o flagelo de uma célula eucariota emerge continuamente do corpo celular, isto é, a membrana celular se estende pelo flagelo não existndo o acoplamento tipo "junta", semelhante a um motor convencional, como no caso das bactérias.

O flagelo de um bactéria é um filamento proteico rígido, incapaz de promover ondulações, movido por um mecanismo semelhante a um motor. O flagelo é um polímero composto por uma única proteína, a flagelina, que não exibe nenhuma atividade enzimática, pelo que se sabe até o presente. Acredita-se, com base em dados experimentais, que todo o mecanismo do motor flagelar é posto a funcionar pela ação de um fluxo de prótons de fora para dentro da célula devido a um gradiente de potencial eletroquímico produzido pela célula (Manson *et al.*, 1977; Oosawa & Masai, 1982; Läuger, 1988).

3) Orientação dos microorganismos.

Como dissemos, o desenvolvimento de meios de propulsão foi um passo importante na evolução das células. Outro passo de grande importância no processo evolutivo foi o desenvolvimento dos mecanismos de orientação. Os diversos tipos de orientação em microorganismos são denominados genericamente por taxia, que é uma

palavra derivada do grego que pode significar orientação. Assim, por exemplo, fototaxia é a capacidade de se orientar a favor (fototaxia positiva) de uma fonte luminosa ou contra ela (fototaxia negativa). Um microorganismo que se orienta por fototaxia é dito fototático.

Um dos mecanismos de orientação mais amplamente estudados é a quimiotaxia. Quimiotaxia é a capacidade de se orientar em direção ou em oposição a um gradiente de concentração química. Assim, se no meio onde se encontram os microorganismos, existir uma região com uma certa concentração de nutrientes como, por exemplo, glicose, o microorganismo quimiotático detectará a presença da substância e nadará em direção à referida concentração química. Por outro lado, se na vizinhança de um microorganismo quimiotático existir uma concentração de algum tipo de repelente químico, os sensores do microorganismo detectarão e este nadará para longe desta concentração. Um exemplo típico de microorganismo quimiotático é a bactéria *E. Coli*.

O mecanismo envolvido na quimiotaxia foi elucidado em tempos relativamente recentes. Em 1969 Adler (Adler, 1969) provou que as bactérias (pelo menos as que ele estudou) possuem receptores químicos específicos. A partir do trabalho de Adler seguiram-se muitos outros, dentre os quais talvez os mais interessantes (pelo menos em conexão com esta dissertação) sejam a série de trabalhos produzidos por Berg e colaboradores (para um review ver Berg (1975) e Berg (1983) nas referências). Berg adota um ponto de vista biofísico. Ele estuda a recepção química relacionada com o efeito que esta produz sobre o movimento das bactérias (Berg & Brown, 1972; Berg & Purcell, 1977; Berg, 1983). Contudo, estes

autores não estavam interessados na mecânica real do movimento e sim em saber porque as bactérias nadam.

Bactérias quimiotáticas, como a *E. Coli*, são capazes de mudar a direção do movimento conforme o estímulo. Todavia isto não é feito de uma forma ordenada e sim através da execução de um caminho aleatório. Em geral estas bactérias possuem vários flagelos de tal modo que, dado uma concentração química de nutrientes, os flagelos formam um fibrado coerente onde os mesmos giram cooperativamente formando uma única unidade propulsora efetiva, permitindo assim que a bactéria nade adiante em direção ao gradiente. Por outro lado, se a bactéria estiver em uma direção tal que a resposta dos sensores vai se tornando fraca, esta deve ser capaz de mudar sua direção de movimento e tentar uma nova direção. Isto é conseguido invertendo-se o sentido de rotação e desfazendo-se o fibrado coerente de flagelos de forma tal que estes girem independentemente em direções arbitrárias e a seguir refazendo o fibrado e tomando uma nova direção de movimento. A mudança de direção, entretanto, não é controlada pelo organismo mas pelo gradiente (Fig. 1.3). Este "desfazer" do fibrado flagelar em função da resposta dos sensores químicos é denominado *tumble*. Os sucessivos *tumbles* produzem um padrão de movimento que constitui um caminho aleatório (Fig. 1.4) (Berg, 1983).

4) Magnetotaxia.

Magnetotaxia é, como o nome indica, orientação segundo um estímulo magnético, isto é, campos magnéticos.

A primeira observação de um microorganismo que se orienta em

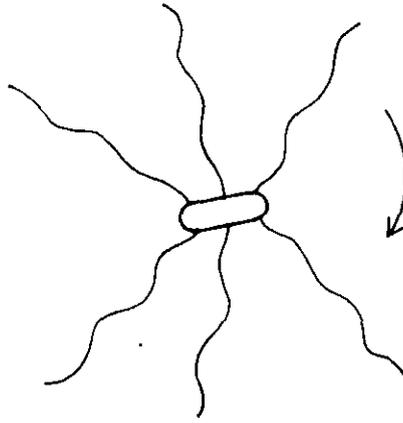
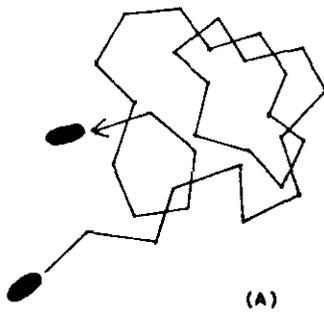
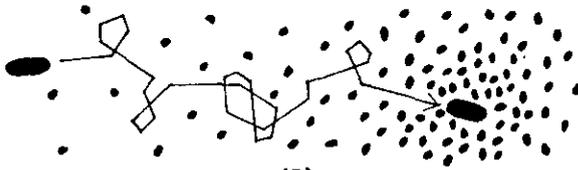


FIGURA 1.3



(A)



(B)

FIGURA 1.4

um campo magnético foi feita por Richard P. Blakemore (1975). Ele encontrou bactérias que eram capazes de se orientar na direção de um campo magnético fornecido externamente. Para se certificar que essas bactérias realmente se orientavam com o campo, Blakemore fez a experiência primeiro com os microorganismos vivos e depois os observou mortos. Os microorganismos mortos orientam-se com o campo mas não são capazes de migrar: se comportam como diminutos dipolos magnéticos submetidos à ação de um torque magnético.

É interessante notar a diferença entre a magnetotaxia e outros tipos de orientação como a quimiotaxia e a fototaxia. No caso desses últimos, o microorganismo compara a resposta a um estímulo em momentos diferentes de localização e de tempo, enquanto que um microorganismo magnetotático interage diretamente com o campo local. No caso de um microorganismo quimiotático, a resposta ao estímulo depende das condições do meio, ou seja, da concentração química de atratantes (por exemplo, glicose ou aminoácidos) ou repelentes, enquanto que no caso de microorganismos magnetotáticos, o campo está sempre interagindo uma vez que em condições naturais existe o campo geomagnético que está sempre presente.

A origem da resposta magnética está no fato de que existem no interior da célula cristais de material magnético (Frankel *et al.*, 1979; Towe & Moench, 1981; Matsuda *et al.*, 1983; Lins de Barros & Esquivel, 1985; Esquivel *et al.*, 1990). Este material é biomineralizado pela célula e é encontrado em seu interior envolto por uma membrana, formando assim, uma organela especializada, o magnetossoma. Estes cristais são normalmente encontrados na forma de cadeias e dão à célula um momento de dipolo magnético

permanente (Fig. 1.5).

Os cristais magnéticos mais usualmente encontrados em microorganismos magnetotáticos são os de magnetita (Fe_3O_4). Magnetita é um óxido de ferro altamente magnético encontrado em abundância na superfície da Terra. O processo pelo qual esses cristais são biomineralizados ainda é matéria de discussão. Contudo, o processo que se sugere para a biomineralização de magnetita no interior da célula começa com a entrada de Fe^{3+} fornecido pelo meio externo. Posteriormente ocorre redução para Fe^{2+} que é então reoxidado como um óxido de ferro hidratado de baixa densidade. A desidratação subsequente do óxido de ferro completaria o processo (Frankel, 1984).

Contudo, outros tipos de materiais magnéticos podem ser biomineralizados. Farina e Mann e seus colaboradores respectivos (Farina *et al.*, 1990; Mann *et al.*, 1990), em trabalhos independentes, descobriram um agregado multicelular capaz de biomineralizar sulfeto de ferro magnético. Este organismo é composto por cerca de vinte células procariotas e possui uma forma aproximadamente esférica com um diâmetro de cerca de 5 μm .

Em seu habitat natural, um microorganismo magnetotático está sujeito à ação do campo geomagnético. As linhas de campo geomagnético podem ser descritas, em primeira aproximação, pelas linhas de dipolo magnético. Na Fig. 1.6 vemos um esboço das linhas de campo geomagnético. A inclinação das linhas de campo influenciam na migração de microorganismos magnetotáticos no hemisfério norte e sul. Dois tipos de microorganismos são encontrados com respeito a orientação relativa de seus dipolos magnéticos (Frankel, 1984; Lins de Barros *et al.*, 1990).



Figura 1.5

Microorganismos tipo sul, encontrados normalmente no hemisfério sul magnético, são microorganismos em que o dipolo magnético é anti-paralelo à direção de movimento. Estes organismos se orientam à linha de campo local e nadam para baixo no hemisfério sul magnético. Microorganismos tipo norte são semelhantes aos tipo sul com a diferença que o dipolo magnético está em direção oposta. Estes nadam para baixo no hemisfério norte magnético. No equador geomagnético o campo é paralelo à superfície da Terra e ambos os tipos de microorganismos magnetotáticos são encontrados aproximadamente na mesma proporção (Frankel *et al.*, 1981). A Fig. 1.7 ilustra os três tipos de microorganismos.

Magnetotaxia constitui, portanto, uma vantagem biológica, no sentido de que a orientação ao campo geomagnético permite uma rápida migração para regiões menos oxigenadas e mais ricas em nutrientes. Assim, o campo geomagnético age como fator seletivo.

O estudo do movimento das bactérias magnetotáticas pode elucidar questões relacionadas com o movimento de microorganismos flagelados em geral. A observação do movimento de microorganismos magnetotáticos é razoavelmente simples. Um par de bobinas de Helmholtz acopladas à base de um microscópio ótico é capaz de fornecer um campo uniforme com o propósito de confinar o movimento, permitindo assim, que o mesmo seja estudado. A inversão do sentido da corrente nas bobinas inverte o campo magnético e os organismos se orientam e migram fazendo uma trajetória em forma de "U" (volta em U). Esta volta em U é consequência da interação do campo com o momento magnético intracelular que gera um torque sobre o corpo celular. Uma vez que o flagelo está girando, um movimento de translação é superposto à rotação gerada pelo torque

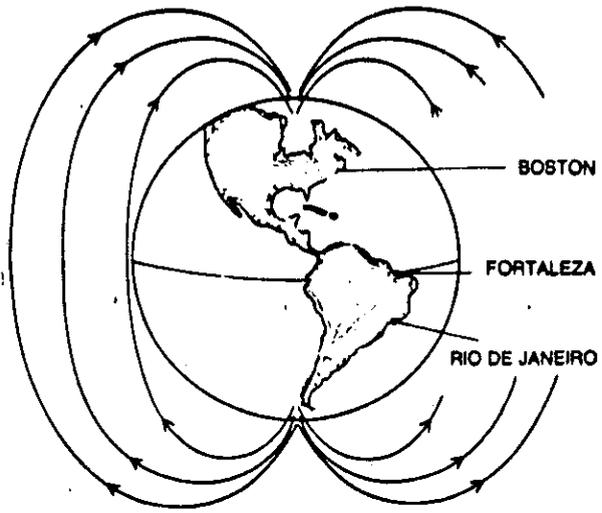


Figura 1.6

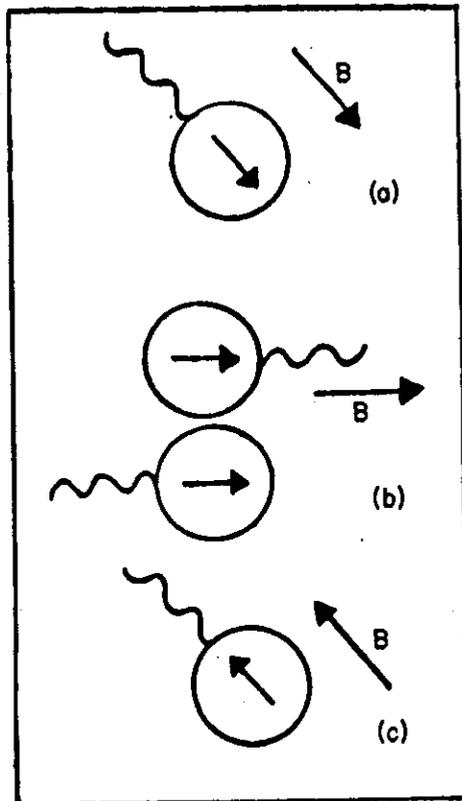


Figura 1.7

magnético resultando, portanto, na volta em U.

Uma característica importante do movimento executado por microorganismos magnetotáticos, em particular as bactérias, é o forte padrão helicoidal da trajetória. Este padrão de movimento é devido ao tipo de flagelo desenvolvido. Os flagelos de bactérias magnetotáticas são incrivelmente curtos quando comparados com flagelos tipicamente observados em bactérias quimiotáticas como a *E. Coli* (Fig. 1.8).

5) Plano da tese.

Esta tese tratará do estudo teórico do movimento de microorganismos magnetotáticos. Os microorganismos magnetotáticos são, sob o ponto de vista adotado neste trabalho, um caso geral, uma vez que os demais microorganismos são microorganismos magnetotáticos com momento de dipolo nulo.

Assim, no capítulo 2, formularemos o problema em termos matemáticos e será proposto um modelo para o movimento das bactérias magnetotáticas. Casos limites do modelo, bem como possíveis generalizações serão discutidos.

No capítulo 3 parâmetros do modelo teórico serão estimados com base em dados experimentais. Usando os dados disponíveis, resultados numéricos serão analisados resolvendo-se numericamente as equações diferenciais.

No capítulo 4 os resultados obtidos nos capítulos 2 e 3 serão discutidos. É feita uma análise crítica da vantagem biológica da magnetotaxia em função dos resultados obtidos. Sugere-se que é

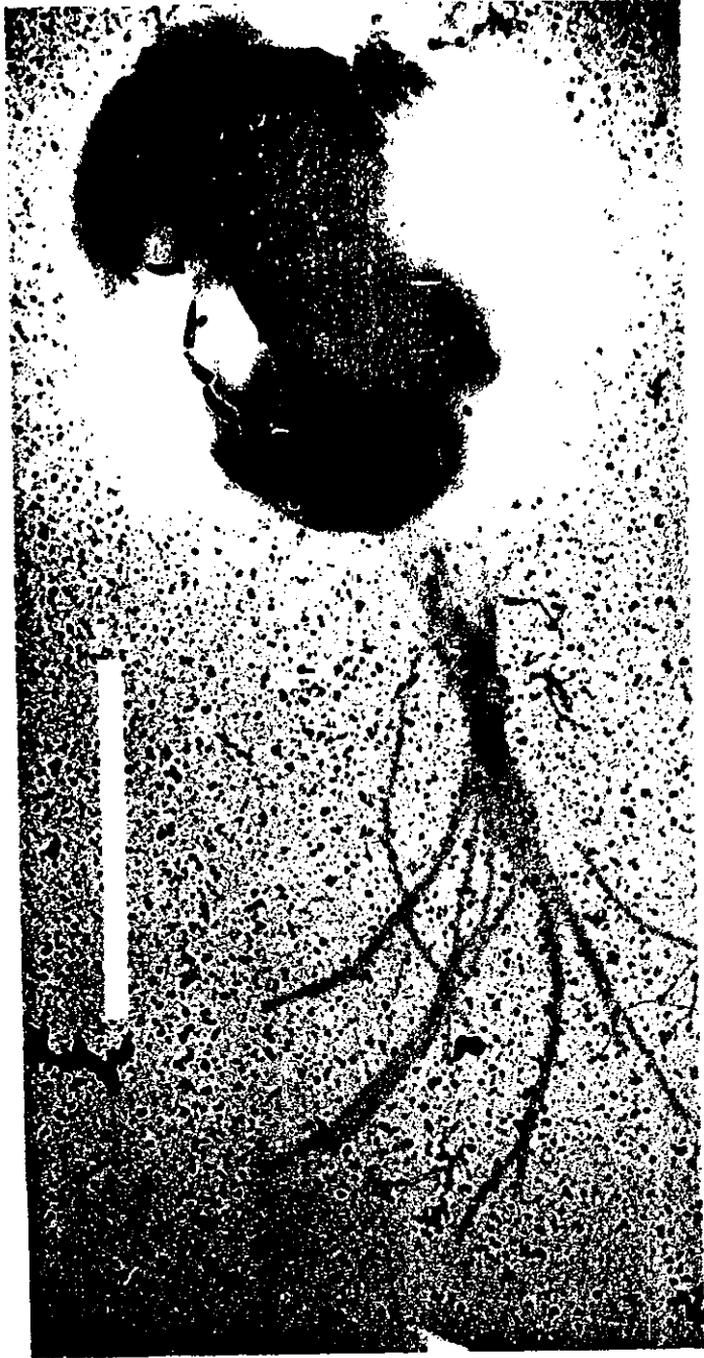


Figura 1.8

Capítulo 2: Modelo Matemático.

2.1) Introdução matemática

O movimento de microorganismos magnetotáticos, assim como microorganismos em geral, é caracterizado pela condição de baixo número de Reynolds (apêndice A).

A trajetória helicoidal observada no movimento das bactérias é uma consequência da força resultante aplicada sobre o corpo celular devido a ação do flagelo. O torque gerado pela rotação do flagelo produz um torque de reação sobre o corpo celular. Assim, se o flagelo gira com uma frequência ω no sentido anti-horário, então o corpo celular deverá girar com uma frequência $\gamma < \omega$ no sentido horário. Como as forças viscosas dominam, o torque sobre o corpo celular é proporcional à velocidade angular do mesmo. Do mesmo modo, a ação flagelar imprime uma velocidade v ao centro de massa do corpo celular e, portanto, a força que impulsiona a bactéria é proporcional à velocidade de translação da mesma.

Um flagelo completamente simétrico não é consistente com as trajetórias helicoidais observadas (Schreiner, 1971; Berg, 1983). Se tivéssemos um flagelo totalmente simétrico não haveria como mudar a direção da força resultante que age sobre o corpo celular a fim de se obter uma trajetória helicoidal. Na verdade, para se obter tal trajetória é necessário que a força resultante precesse

em torno do centro de massa. Isto só é possível se dentre as forças que contribuem para o movimento resultante existirem forças que, além de transladar o corpo celular, produzam também um torque. Citemos um exemplo: considere-se o flagelo como uma organela que possua o formato de uma hélice cilíndrica composta por um número inteiro de voltas e com seu eixo passando pelo centro de massa. A ação deste tipo de flagelo gera uma força responsável apenas pela translação e, evidentemente, a trajetória é uma linha reta (assumindo que não existem outros fatores presentes).

A figura 2.1 mostra um comprimento de onda do flagelo com seu eixo de simetria l . Assinalado na figura estão dois elementos infinitesimais do flagelo em posições simétricas com respeito ao eixo l . Consideremos as velocidades \vec{u} e \vec{u}' dos elementos respectivos. Estas velocidades possuem direções opostas uma vez que o flagelo está girando. Façamos uma decomposição destas velocidades em componentes normais e tangenciais aos respectivos elementos. Estas componentes serão denotadas por \vec{u}_n e \vec{u}_t . Uma vez que o flagelo está girando em um meio viscoso, devemos ter forças de atrito viscoso agindo em direção oposta às componentes em questão. Estas forças serão denotadas por \vec{F}_n e \vec{F}_t . Para elucidar a maneira pela qual estas forças irão contribuir para a translação do corpo celular devemos formar a força resultante, \vec{F} , e considerar a decomposição desta força em componentes normais e tangenciais ao eixo l , \vec{F}'_n e \vec{F}'_t , onde as linhas são para indicar que estas componentes estão sendo tomadas em relação ao eixo l . Somando as contribuições dos dois elementos simétricos vemos que as componentes normais se cancelam uma vez que possuem sentidos

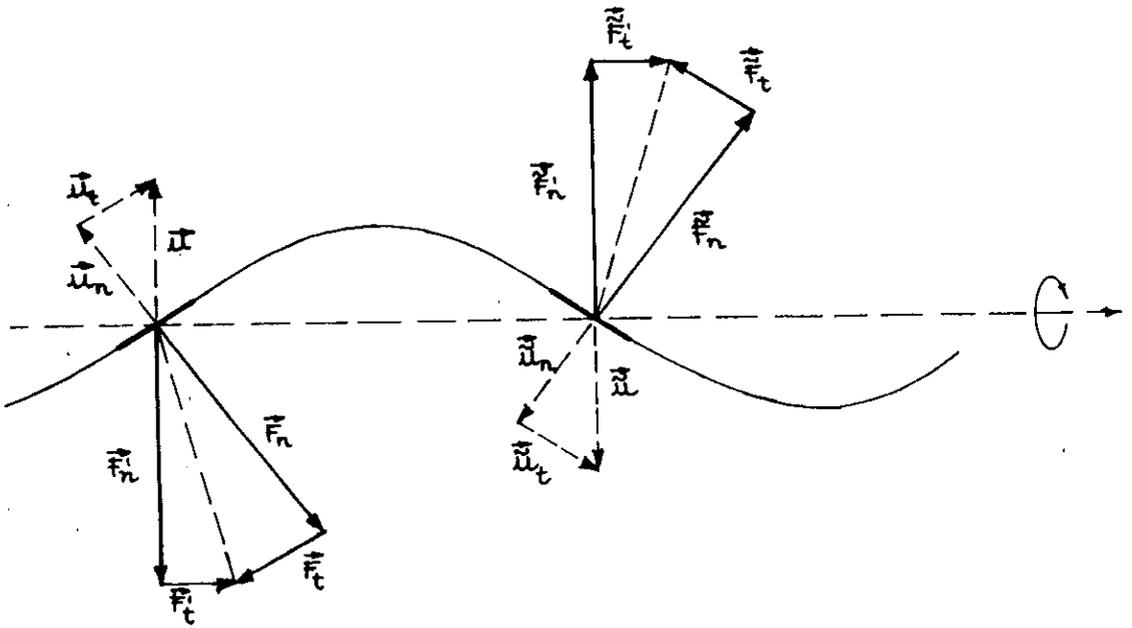


Figura 2.1

opostos. Assim, a única contribuição das componentes normais é para o torque viscoso sobre o flagelo. Como em baixo número de Reynolds forças e torques se balançam gerando um regime estacionário (ver Apendice A), este torque está diretamente ligado ao valor da frequência angular do flagelo. Já as componentes tangenciais possuem a mesma direção, de modo que, ao somarmos todas as contribuições obteremos uma força que contribui para a translação do corpo celular. Logo, se o flagelo é constituído por um número inteiro de comprimentos de onda, podemos repetir o mesmo argumento para cada comprimento de onda do flagelo e obteremos como resultado uma bactéria que executa um movimento retilíneo. Este argumento de caráter qualitativo é expresso em termos quantitativos no trabalho de Schreiner (1971).

Para se obter a partir de um modelo teórico trajetórias helicoidais consistentes com as que são observadas em laboratório é necessário considerar que o flagelo possui algum tipo de assimetria e que seu comprimento não exceda muito o do corpo celular de maneira a mascarar o efeito da assimetria. Um tipo de assimetria consistente com o que discutimos e com os dados fornecidos pela microscopia eletrônica se resume ao caso de uma bactéria cujo flagelo não possua um número inteiro de comprimentos de onda. De fato, em tal flagelo as forças normais ao eixo de simetria do mesmo não cancelam completamente e, como consequência, aparece uma força residual que perturba o movimento da bactéria produzindo a trajetória helicoidal. Assim, será proposto um modelo em que a força resultante que age sobre o centro de massa precesse de maneira a produzir tal trajetória. Deste modo, podemos separar esta força em duas componentes: uma que produz apenas a translação

do centro de massa e outra que, além da translação, produz também um torque. A componente que produz o torque é a força residual proveniente da assimetria do flagelo que mencionamos. Esta maneira de formular o problema permite um tratamento bastante geral sem nos preocuparmos explicitamente com a geometria do flagelo.

Construiremos o modelo utilizando a teoria dinâmica dos corpos rígidos (Goldstein, 1980; ver também o apêndice B para uma breve revisão e notação), isto é, trataremos o corpo celular como sendo um corpo rígido. A legitimidade deste tipo de tratamento deve-se à constatação experimental de que a membrana fornece a rigidez do corpo celular impedindo-o de se deformar muito, ao mesmo tempo que não prejudica a permeabilidade necessária para a passagem de nutrientes. Assim, a elasticidade da membrana será desprezada nesse tratamento.

Perturbações térmicas não serão consideradas apesar do movimento Browniano ser importante na escala da bactéria. Contudo, a energia térmica é muito menor que a interação magnética ou que a energia flagelar.

2.2) Modelo matemático

Considere-se uma bactéria esférica com raio R propulsionada por uma força \vec{F} (devido à rotação flagelar) que age em um ponto fixo P sobre a membrana celular. De modo a levar em conta as assimetrias do flagelo de maneira apropriada, vamos decompor a força resultante em duas componentes. A componente longitudinal, \vec{F}_L , tem direção ao longo daquela que a bactéria seguiria caso não houvesse assimetria. Esta direção é definida como sendo a mesma do

segmento OP onde O é o centro da esfera. A outra componente, \vec{F}_T , surge das assimetrias do flagelo e é perpendicular ao segmento OP e age no ponto P . Por esta razão esta componente é chamada de transversal. Como a força transversal deve-se ao fato de que o flagelo não é simétrico, devemos ter que, ao flagelo girar com frequência angular ω , \vec{F}_T gira com a mesma frequência. O momento magnético da célula, \vec{m} , é considerado, por simplicidade, paralelo a OP passando por O . O caso em que o momento magnético está em uma direção arbitrária será considerado mais adiante. Contudo, esta simplificação não altera os resultados essenciais deste trabalho. A geometria flagelar não é considerada explicitamente. A única contribuição devido a rotação flagelar é descrita pela força \vec{F} (Fig. 2.2) e um binário associado ao motor flagelar. Bactéria não-magnetotáctica é, neste tratamento, um caso particular de uma bactéria magnetotáctica no sentido de que uma bactéria não-magnetotáctica é uma bactéria magnetotáctica com momento magnético igual a zero. Finalmente, considera-se que a bactéria nada em um meio de viscosidade η .

Como é usual, usaremos seis coordenadas para descrever o movimento mais geral da bactéria. Três destas coordenadas descreverão a rotação do corpo celular em um referencial em que o centro de massa O está em repouso. As outras três coordenadas descreverão a translação do centro de massa com respeito a um referencial inercial.

a) Rotação do corpo celular.

Desprezando efeitos inerciais, as equações do movimento no

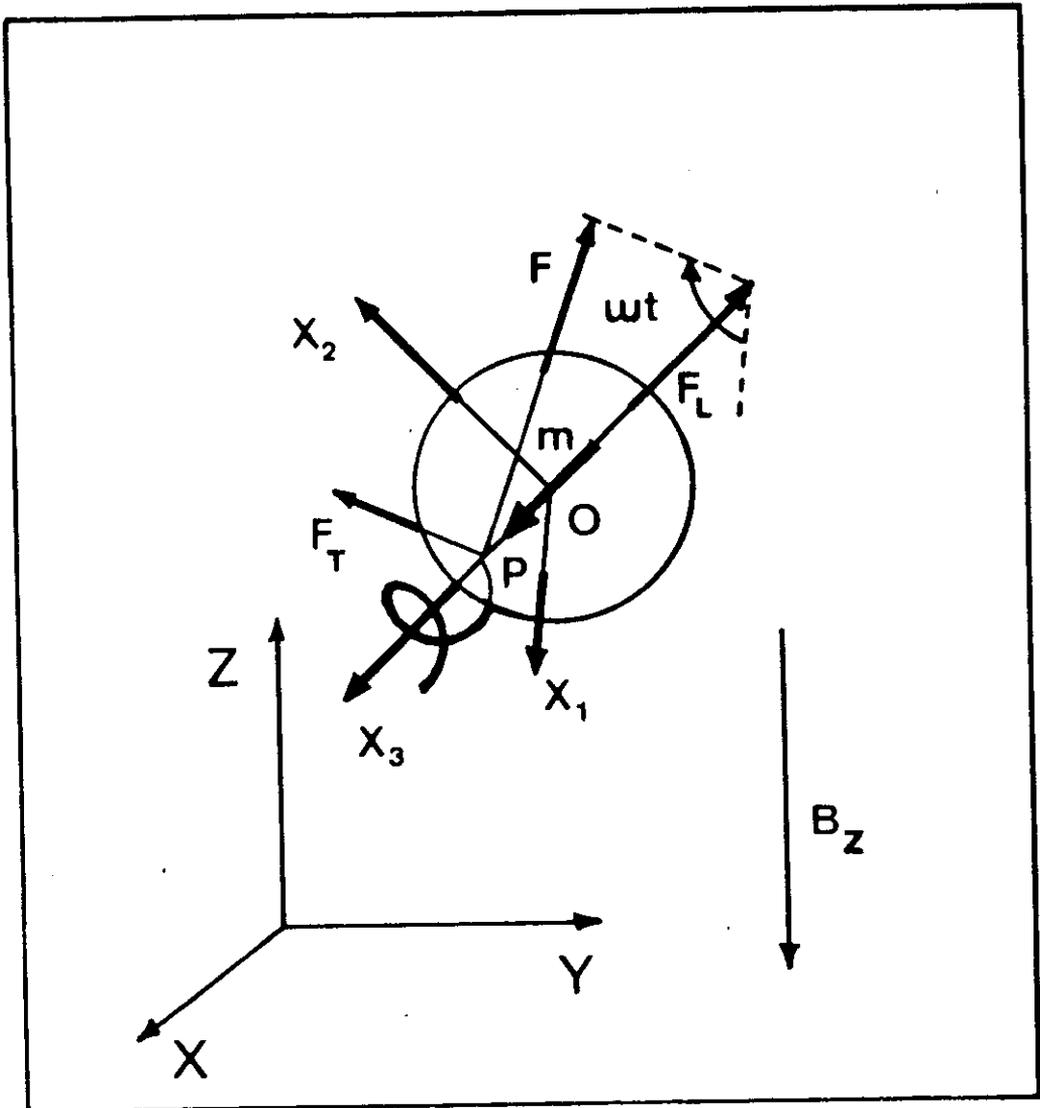


Figura 2.2

referencial do centro de massa são dadas em forma vetorial por

$$\vec{N}_c + \vec{N}_T + \vec{N}_U + \vec{N}_m = \vec{0} \quad (2.2.1)$$

Nas equações acima \vec{N}_c denota o binário de reação sobre o corpo celular devido ao binário que gera a rotação flagelar com frequência angular ω . \vec{N}_T denota o torque produzido pela força transversal, \vec{N}_U é o torque viscoso e \vec{N}_m é o torque magnético.

Como o flagelo gira com uma frequência angular constante ω , o binário de reação tem módulo constante:

$$\vec{N}_c = - |\vec{N}_c| \vec{e}_3 \quad (2.2.2)$$

onde $(\vec{e}_1, \vec{e}_2, \vec{e}_3)$ é um conjunto de vetores unitários associados com um conjunto de eixos ortogonais, (x_1, x_2, x_3) , fixos no corpo celular, cuja origem está no centro de massa O . \vec{e}_3 é escolhido colinear com OP .

\vec{F}_T gira com frequência angular ω em um plano perpendicular a OP . Assim, assumindo que as assimetrias do flagelo não mudam quando o sistema evolui (isto significa que o flagelo permanece rígido durante a rotação), a força transversal deve ter um módulo constante e é dada por

$$\vec{F}_T = |\vec{F}_T| (\cos \omega t \vec{e}_1 + \sin \omega t \vec{e}_2) \quad (2.2.3)$$

\vec{F}_T é aplicada no ponto P , definido pelo vetor $\vec{R} = R \vec{e}_3$. Então,

$$\vec{N}_T = \vec{R} \times \vec{F}_T$$

$$= |\vec{F}_T| (-\sin \omega t \vec{e}_1 + \cos \omega t \vec{e}_2) \quad (2.2.4)$$

onde $|\vec{N}_T| = R |\vec{F}_T| = \text{const.}$

O torque viscoso, \vec{N}_V , é devido ao atrito viscoso rotacional sobre o corpo celular esférico rodando de uma maneira geral em um fluido viscoso. Em regime de baixo número de Reynolds temos que, para uma esfera (Landau & Lifshitz, 1959), este é dado por

$$\begin{aligned} \vec{N}_V &= -8 \pi \eta R^3 \vec{\Omega} \\ &= -8 \pi \eta R^3 (\omega_1 \vec{e}_1 + \omega_2 \vec{e}_2 + \omega_3 \vec{e}_3) \end{aligned} \quad (2.2.5)$$

onde $\vec{\Omega}$ é o vetor velocidade angular do corpo celular, cujas componentes são escritas, em termos dos ângulos de Euler como (Goldstein, 1980)

$$\omega_1 = \dot{\phi} \sin \theta \sin \psi + \dot{\theta} \cos \psi \quad (2.2.6a)$$

$$\omega_2 = \dot{\phi} \sin \theta \cos \psi - \dot{\theta} \sin \psi \quad (2.2.6b)$$

$$\omega_3 = \dot{\phi} \cos \theta + \dot{\psi} \quad (2.2.6c)$$

Finalmente, para calcular \vec{N}_m é necessário assumir um campo magnético externo aplicado, \vec{B} . Se $\{x, y, z\}$ é um conjunto de eixos ortogonais representando um referencial inercial onde a translação do centro de massa é especificada, não existe perda de generalidade assumir \vec{B} alinhado na direção z . O momento magnético, \vec{m} , é considerado colinear com \vec{e}_3 . Então,

$$\vec{m} = |\vec{m}| \vec{e}_3 \quad (2.2.7)$$

$$\vec{B} = |\vec{B}| \vec{e}_z \quad (2.2.8)$$

o que nos dá o torque magnético:

$$\vec{N}_m = \vec{m} \times \vec{B} = |\vec{m}| |\vec{B}| \text{sen } \theta \vec{e}_n \quad (2.2.9)$$

onde \vec{e}_n é um vetor unitário cuja direção é ao longo da linha de nós:

$$\vec{e}_n = \cos \psi \vec{e}_1 - \text{sen } \psi \vec{e}_2 \quad (2.2.10)$$

Substituindo todos os torques calculados acima na Eq. (2.2.1) e resolvendo para ω_1 , ω_2 e ω_3 , obtemos em componentes

$$\omega_1 = -\alpha \text{sen } \omega t + \beta \text{sen } \theta \cos \psi \quad (2.2.11a)$$

$$\omega_2 = \alpha \cos \omega t - \beta \text{sen } \theta \text{sen } \psi \quad (2.2.11b)$$

$$\omega_3 = -\gamma \quad (2.2.11c)$$

onde $\alpha = |\vec{N}_T|/\mathcal{B}\pi\eta R^3$, $\beta = |\vec{m}| |\vec{B}|/\mathcal{B}\pi\eta R^3$ e $\gamma = |\vec{N}_c|/\mathcal{B}\pi\eta R^3$. Resolvendo as Eqs. (2.2.11) para as velocidades angulares $\dot{\phi}$, $\dot{\theta}$ e $\dot{\psi}$, obtemos

$$\dot{\phi} = \alpha \csc \theta \cos(\omega t + \psi) \quad (2.2.12a)$$

$$\dot{\theta} = \beta \text{sen } \theta - \alpha \text{sen}(\omega t + \psi) \quad (2.2.12b)$$

$$\dot{\psi} = -\gamma - \alpha \cot \theta \cos(\omega t + \psi) \quad (2.2.12c)$$

Assim, neste modelo, levando em conta a rotação do flagelo, o vetor velocidade angular resultante que age sobre o corpo celular é

$$\vec{\Omega}' = \vec{\Omega} + \omega \vec{e}_3 \quad (2.2.13)$$

Quando $\beta=0$, o módulo do vetor acima é

$$\Omega' = [(\omega - \gamma)^2 + \alpha^2]^{1/2} \quad (2.2.14)$$

Assim, quando o flagelo executa uma rotação no sentido anti-horário com frequência angular ω , o corpo celular gira no sentido horário com frequência angular γ ao redor do eixo x_3 . A frequência angular α dá a taxa de precessão do eixo x_3 . Esta precessão produz a trajetória helicoidal observada nos traços obtidos por chapas fotográficas.

Por outro lado, quando $\beta \neq 0$, Ω' tem a forma

$$\Omega' = [(\omega - \gamma)^2 + \alpha^2 + \beta^2 \text{sen}^2 \theta - 2 \alpha \beta \text{sen}(\omega t + \psi)]^{1/2} \quad (2.2.15)$$

b) Translação do centro de massa.

As Eqs. (2.2.12) descrevem a rotação do corpo celular em um referencial em que o centro de massa está em repouso. O traço observado na emulsão do filme fotográfico, ou em uma imagem digitalizada obtida de um microscópio ótico de alta resolução, está associado com a translação do centro de massa. As coordenadas do centro de massa O são especificadas pelo vetor posição $\vec{x} = x \vec{e}_x + y \vec{e}_y + z \vec{e}_z$.

Desprezando efeitos inerciais, a equação de Newton do

movimento é

$$\vec{F}_L + \vec{F}_T + \vec{F}_V = \vec{0} \quad (2.2.16)$$

onde \vec{F}_V é a força viscosa a qual, para uma esfera, é dada pela lei de Stokes (Landau & Lifshitz, 1959):

$$\vec{F}_V = - 6 \pi \eta R^3 \vec{v} \quad (2.2.17)$$

onde \vec{v} é o vetor velocidade cujas componentes são \dot{x} , \dot{y} e \dot{z} . A Eq. (2.2.16) pode ser reescrita na forma seguinte:

$$\begin{aligned} \vec{v} &= v_T (\cos \omega t \vec{e}_1 + \sin \omega t \vec{e}_2) + v_L \vec{e}_3 \\ &= \dot{x} \vec{e}_x + \dot{y} \vec{e}_y + \dot{z} \vec{e}_z \end{aligned} \quad (2.2.18)$$

onde $v_T = |\vec{F}_T|/6\pi\eta R$ e $v_L = |\vec{F}_L|/6\pi\eta R$.

Para obtermos as equações do movimento no referencial do laboratório em forma de componentes, precisamos agora transformar os vetores unitários $\{\vec{e}_1, \vec{e}_2, \vec{e}_3\}$ fixos no corpo celular para os vetores $\{\vec{e}_x, \vec{e}_y, \vec{e}_z\}$ fixos no referencial do laboratório e a seguir igualar as componentes correspondentes. A transformação é dada por (Goldstein, 1980)

$$\begin{aligned} \vec{e}_1 &= (\cos \psi \cos \phi - \cos \theta \sin \phi \sin \psi) \vec{e}_x \\ &+ (\cos \psi \sin \phi + \cos \theta \cos \phi \sin \psi) \vec{e}_y \\ &+ \sin \psi \sin \theta \vec{e}_z \end{aligned} \quad (2.2.19a)$$

$$\vec{e}_2 = (- \sin \psi \cos \phi - \cos \theta \sin \phi \cos \psi) \vec{e}_x$$

$$\begin{aligned}
& + (-\operatorname{sen} \psi \operatorname{sen} \phi + \cos \theta \cos \phi \cos \psi) \vec{e}_y \\
& + \cos \psi \operatorname{sen} \theta \vec{e}_z
\end{aligned} \tag{2.2.19b}$$

$$\vec{e}_3 = \operatorname{sen} \theta \operatorname{sen} \phi \vec{e}_x - \operatorname{sen} \theta \cos \phi \vec{e}_y + \cos \theta \vec{e}_z \tag{2.2.19c}$$

Assim, substituindo as Eqs. (2.2.19) na primeira linha da Eq. (2.2.18) e fazendo algumas manipulações algébricas, obtemos

$$\begin{aligned}
\dot{x} &= \frac{4}{3} \alpha R [\cos \phi \cos(\omega t + \psi) - \operatorname{sen} \phi \cos \theta \operatorname{sen}(\omega t + \psi)] \\
&+ [v^2 - (16/9) \alpha^2 R^2]^{1/2}
\end{aligned} \tag{2.2.20a}$$

$$\begin{aligned}
\dot{y} &= \frac{4}{3} \alpha R [\operatorname{sen} \phi \cos(\omega t + \psi) + \cos \phi \cos \theta \operatorname{sen}(\omega t + \psi)] \\
&- [v^2 - (16/9) \alpha^2 R^2]^{1/2}
\end{aligned} \tag{2.2.20b}$$

$$\begin{aligned}
\dot{z} &= \frac{4}{3} \alpha R \operatorname{sen} \theta \operatorname{sen}(\omega t + \psi) \\
&+ [v^2 - (16/9) \alpha^2 R^2]^{1/2}
\end{aligned} \tag{2.2.20c}$$

onde $v^2 = v_T^2 + v_L^2$, com $v_T = (4/3)\alpha R$. As equações acima descrevem a translação do centro de massa.

As Eqs. (2.2.12) junto com as Eqs. (2.2.20) determinam completamente o movimento de uma bactéria magnetotáctica. Nota-se, porém, a ausência das frequências angulares β e γ nas Eqs. (2.2.20). Estas frequências não estão presentes explicitamente nas equações acima devido ao fato de que as forças que produzem os torques associados com β e γ não contribuem para a translação do centro de massa, isto é, estes torques são produzidos por binários de forças.

No próximo item dessa seção vamos discutir os casos limites

do modelo proposto de modo a mostrar sua coerência e propósito.

c) Casos Limites

(i) $\alpha = 0$.

Este caso corresponde a uma bactéria magnetotáctica que nada com um flagelo simétrico. As equações do movimento (2.2.12) e (2.2.20) reduzem-se ao seguinte conjunto de equações:

$$\dot{\phi} = 0 \quad (2.2.21a)$$

$$\dot{\theta} = \beta \operatorname{sen} \theta \quad (2.2.21b)$$

$$\dot{\psi} = -\gamma \quad (2.2.21c)$$

$$\dot{x} = v \operatorname{sen} \phi \operatorname{sen} \theta \quad (2.2.21d)$$

$$\dot{y} = -v \operatorname{sen} \theta \cos \phi \quad (2.2.21e)$$

$$\dot{z} = v \cos \theta \quad (2.2.21f)$$

As equações acima podem ser integradas analiticamente e dão como resultado uma trajetória plana. Este caso limite corresponde a um modelo proposto por C. Bean (Esquivel & Lins de Barros, 1986). Este modelo prevê o tempo necessário para que a bactéria magnetotáctica alinhe o momento magnético ao campo e o diâmetro da volta em U. Estas quantidades são obtidas após integração das Eqs. (2.2.21) e levando em conta perturbações térmicas na condição inicial $\theta(0) = \theta_0$. O resultado é

$$t_u = \frac{8\pi\eta R^3}{mB} \ln\left(\frac{2mB}{kT}\right) \quad (2.2.22)$$

$$L = \frac{8\pi^2 \eta R^3 v}{m B}$$

(2.2.23)

onde t_u e L são o tempo e o diâmetro de volta em U , respectivamente, k é a constante de Boltzmann e T a temperatura absoluta. Estas fórmulas são obtidas explicitamente no apêndice B. Contudo, um pouco de intuição pode nos ajudar a entender a procedência das fórmulas acima mesmo sem fazer um cálculo sequer. Sabemos que o tempo de uma revolução qualquer é proporcional ao inverso da frequência da mesma. Assim, como a frequência β está associada ao alinhamento do momento magnético com o campo, ou seja, com o torque magnético, devemos ter que o tempo de volta em U deve ser proporcional a $\beta^{-1} = 8\pi\eta R^3 / mB$. O fator de proporcionalidade acima vem do fato de que inicialmente o momento magnético não pode estar totalmente alinhado com o eixo z (o que corresponde a $\theta(0)=0$) pois nesse caso já estaria alinhado com o campo magnético e não haveria torque sobre o corpo celular. O argumento desenvolvido por C. Bean (ver apêndice B) advoga que o movimento Browniano fornece um pequeno desalinhamento do momento magnético de modo que, inicialmente, a bactéria nunca estaria completamente alinhada com o campo. Assim, usando-se a teoria clássica do paramagnetismo em temperaturas finitas, podemos estimar que $\theta_0 \approx (2kT/mB)^{1/2}$ e vemos, portanto, que a dependência com a temperatura deve-se à influência do movimento Browniano na condição inicial θ_0 . A presença do termo logarítmico é explicada se lembrarmos que no sistema de coordenadas utilizado no referencial do centro de massa a coordenada θ possui polos singulares em 0 e π : ao integrarmos a Eq. (2.2.21b) em θ de modo a obtermos o tempo de volta em U , devemos integrar entre os limites

$\theta_0 \neq 0$ e π , que é um polo da coordenada θ . Quanto ao diâmetro de volta em U, basta lembrarmos que em um movimento curvilíneo a velocidade é dada pelo produto da velocidade angular pelo raio. A discussão completa do modelo de C. Bean é dada no apêndice B.

O tempo de volta em U dado pela Eq. (2.2.22) pode ser considerado como sendo o tempo de volta em U mesmo no caso em que $\alpha \neq 0$. Isto porque a trajetória em forma de U dada pelo modelo de C. Bean é uma trajetória média ao redor da qual a trajetória real oscila. Assim sendo, usaremos t_U como um tempo de referência para o seguinte argumento assintótico que nos será útil na análise dos dados experimentais no próximo capítulo: quando $t \geq t_U$, θ pertence a um pequeno intervalo que tem π como um limite inferior ou superior, dependendo do caso. A solução da Eq. (2.2.21b) é

$$\theta(t) = 2 \arctan \left[\exp(\beta t) \tan \left[\frac{\theta_0}{2} \right] \right] \quad (2.2.24)$$

Quando $t \gg t_U$, θ tende a π assintoticamente. Este comportamento é devido a presença da função exponencial no argumento da função arcotangente. Portanto, se β não é pequeno comparado com α , a contribuição oscilatória das assimetrias de flagelo é amortecida pela solução não perturbada e Ω' é dada pela mesma expressão que no caso em que $\beta = 0$, isto é, Eq. (2.2.14). No caso do modelo de C. Bean, onde $\alpha = 0$ e $\beta \neq 0$, temos $\Omega' = [(\omega - \gamma)^2 + \beta^2 \sin^2 \theta]^{1/2}$ para todo t , de modo que para $t \geq t_U$, $\theta = \pi$ e, portanto, $\Omega' = \omega - \gamma$.

(ii) $\alpha = \beta = 0$.

As equações do movimento são as mesmas que as Eqs. (2.2.21)

exceto pela Eq. (2.2.21b) que agora é simplesmente $\dot{\theta} = 0$. A solução é uma linha reta. Esta solução simples mostra que uma bactéria não-magnetotática com flagelo simétrico nada em linha reta, como era de se esperar. Neste caso temos que $\Omega' = \omega - \gamma$ para todo t .

$$(iii) \alpha \ll \omega - \gamma, \beta = 0.$$

Este caso corresponde a um limite em que as equações do movimento podem ser integradas aproximadamente usando as assimetrias do flagelo como uma pequena perturbação, isto é, consideramos o caso limite de uma bactéria não-magnetotática com um flagelo quasi-simétrico. Usando uma técnica perturbativa para equações diferenciais ordinárias (Arnold, 1973 e apêndice C), obtemos uma solução aproximada que é uma expansão em primeira ordem no parâmetro $\alpha/(\omega - \gamma)$ em torno de seu valor nulo (isto é, em torno da solução não perturbada). As soluções aproximadas no referencial do centro de massa são

$$\phi(t) \simeq \frac{\alpha \csc \theta_0}{\omega - \gamma} \text{sen}[(\omega - \gamma)t] \quad (2.2.25a)$$

$$\theta(t) \simeq \theta_0 + \frac{\alpha}{\omega - \gamma} (\cos[(\omega - \gamma)t] - 1) \quad (2.2.25b)$$

$$\psi(t) \simeq -\gamma t - \frac{\alpha \cot \theta_0}{\omega - \gamma} \text{sen}[(\omega - \gamma)t] \quad (2.2.25c)$$

com condições iniciais $\phi(0) = \psi(0) = 0$ e $\theta(0) = \theta_0 \neq 0$.

Substituindo as soluções acima nas Eqs. (2.2.20), fazendo a mesma aproximação e integrando, obtemos

$$x(t) \approx \frac{v \alpha}{(\omega - \gamma)^2} - \frac{v \alpha}{(\omega - \gamma)^2} \cos[(\omega - \gamma)t] + \frac{4}{3} \frac{\alpha R}{\omega - \gamma} \text{sen}[(\omega - \gamma)t] \quad (2.2.26a)$$

$$y(t) \approx \frac{4}{3} \frac{\alpha R}{\omega - \gamma} - \frac{4}{3} \frac{\alpha R}{\omega - \gamma} \cos[(\omega - \gamma)t] - \frac{v \alpha \csc \theta_0}{(\omega - \gamma)^2} \text{sen}[(\omega - \gamma)t] + \left[\frac{\alpha \csc \theta_0}{\omega - \gamma} - \text{sen} \theta_0 \right] v t \quad (2.2.26b)$$

$$z(t) \approx \frac{4}{3} \frac{\alpha R \text{sen} \theta_0}{\omega - \gamma} - \frac{4}{3} \frac{\alpha R \text{sen} \theta_0}{\omega - \gamma} \cos[(\omega - \gamma)t] - \frac{\alpha R \text{sen} \theta_0}{(\omega - \gamma)^2} \text{sen}[(\omega - \gamma)t] + \left[\cos \theta_0 + \frac{\alpha \text{sen} \theta_0}{\omega - \gamma} \right] v t \quad (2.2.26c)$$

com as condições iniciais $x(0)=y(0)=z(0)=0$.

A solução dada pelas Eqs. (2.2.26) corresponde ao movimento helicoidal observado experimentalmente em uma bactéria não-magnetotáctica com um flagelo quasi-simétrico. Deve ser notado que somente a coordenada θ não foi tomada como sendo nula em $t=0$. O motivo para isto é que no sistema de coordenadas utilizado a coordenada θ possui singularidade do tipo polo em 0 e π , conforme já foi comentado na discussão do caso limite (i). Na aproximação que utilizamos no presente item, a contribuição de α para Ω' é

desprezível e obtemos que $\Omega' \simeq \omega - \gamma$.

(iv) $\beta \ll \alpha$.

Procederemos de maneira semelhante ao caso limite precedente. Assim, consideremos a velocidade angular $\dot{\theta}$ como uma função de β e façamos uma expansão em primeira ordem em β (conforme o apresentado no apêndice C):

$$\dot{\theta} \simeq \dot{\theta}(\beta=0) + \beta \left. \frac{\partial \dot{\theta}}{\partial \beta} \right|_{\beta=0} \quad (2.2.27)$$

De (2.2.21) obtemos que

$$\begin{aligned} \dot{\theta} \simeq \beta \operatorname{sen} \left[\theta_0 - \alpha \int_0^t dt' \operatorname{sen}(\omega t' + \psi(t'; \beta=0)) \right] \\ - \alpha \operatorname{sen}(\omega t + \psi) \end{aligned} \quad (2.2.28)$$

O primeiro termo na Eq. (2.2.28) age como um pequeno fator perturbativo dependente do tempo porque o seno é limitado e $\beta \ll \alpha$. Neste caso a bactéria não executa a volta em U, apesar de estar sob influência do campo. Isto ocorre porque o argumento da função seno no primeiro termo da equação acima não corresponde ao mesmo ângulo o qual a diferenciação no tempo determina a equação diferencial. Este caso corresponde a uma bactéria magnetotáctica com um flagelo muito curto com uma interação magnética fraca.

(v) $\alpha \ll \omega - \gamma$, $\beta \neq 0$.

Neste caso temos uma bactéria magnetotáctica com um flagelo

quasi-simétrico. Assim, usaremos como solução não perturbada a solução das Eqs. (2.2.21a-c), a saber, $\phi(t) = 0$, $\psi(t) = -\gamma t$ e $\theta(t) = \theta_{CB}(t)$, onde $\theta_{CB}(t)$ é a solução de C. Bean dada pela Eq. (2.2.24). Substituindo esta solução não perturbada na equação (2.2.12b) e integrando, obtemos a seguinte solução aproximada:

$$\theta(t) \simeq \theta_{CB}(t) + \frac{\alpha}{\omega - \gamma} (\cos[(\omega - \gamma)t] - 1) \quad (2.2.29)$$

Observamos que θ oscila em torno de $\theta_{CB}(t)$ com uma amplitude $\alpha/\omega - \gamma$. Experimentalmente é possível com base na Eq. (2.2.29) obter uma estimativa desta amplitude. Pela Eq. (2.2.29) vemos que este caso limite confirma as considerações feitas no caso limite (i) a respeito do comportamento assintótico de $\theta(t)$ (pelo menos no caso limite presente). De fato, quando $t \geq t_u$, Eq. (2.2.29) se reduz a

$$\theta(t) \simeq \pi + \frac{\alpha}{\omega - \gamma} (\cos[(\omega - \gamma)t] - 1) \quad (2.2.30)$$

uma vez que $\theta_{CB}(t) = \pi$ para $t \geq t_u$. Assim, vemos que podemos usar t_u dado pela Eq. (2.2.22) como sendo o tempo de volta em U mesmo quando $\alpha \neq 0$. Temos também que, para $t \geq t_u$, $\Omega' \simeq \omega - \gamma$.

3) Generalizações.

O objetivo desta seção é generalizar os resultados da última seção. Os casos a serem considerados são: uma bactéria magnetotáctica em um campo oscilante, em um campo rotativo e o caso em que o momento magnético está em uma direção arbitrária no

interior do corpo celular mas, ainda, passando pelo centro de massa.

Também discutiremos como a teoria apresentada neste trabalho pode ser generalizada para células possuindo outras geometrias que não a esférica. Contudo, as formas geométricas alternativas devem ainda possuir uma simetria axial de maneira que se possa calcular a força, bem como o torque viscoso associados à geometria em questão. Comentários a respeito de geometrias mais complicadas serão feitos.

Nesta seção também discutiremos como deve ser corrigido o valor de β a fim de se levar em conta uma distribuição assimétrica de massa na bactéria. Se a bactéria é considerada esférica, tal distribuição assimétrica de massa faz com que o centro de massa não coincida com o centro de simetria da esfera.

Finalmente, exibiremos equações do movimento em que um campo residual na direção y é incluído. Esta generalização é importante para melhorar a comparação com os dados experimentais uma vez que é muito comum a presença de campos residuais na direção y . Estes campos são originários do próprio microscópio (campos induzidos) e da própria Terra (campo geomagnético). Não precisamos nos preocupar com campos residuais na direção z pois estes são usualmente bem menores do que o campo aplicado nesta direção.

(i) Campo Oscilante.

Considere-se uma bactéria magnetotática em um campo externo da forma

$$\vec{B}(t) = -B_0 \cos vt \vec{e}_z \quad (2.3.1)$$

A única equação que se altera é a Eq. (2.2.12b) que torna-se

$$\dot{\theta} = \beta \cos \nu t \sin \theta - \alpha \sin(\omega t + \psi) \quad (2.3.2)$$

onde $\beta = m B_{\omega} / 8\pi\eta R^3$.

Consideremos o caso particular, exatamente solúvel, em que $\alpha = 0$. Nesse caso, temos que a solução é

$$\theta(t) = 2 \arctan \left[\exp \left(\frac{\beta}{\nu} \sin \nu t \right) \tan \frac{\theta_0}{2} \right] \quad (2.3.3)$$

Estudemos a solução acima. Primeiramente, devemos notar que quando $t \rightarrow \infty$, $\theta(t)$ não tende a nenhum limite devido a presença da fase oscilatória no argumento da função arcotangente. Contudo, existem casos limites que podem ser considerados. Por exemplo, a periodicidade de $\theta(t)$ pode ser quebrada dependendo do valor que se atribua a ν . Para valores de ν em uma certa vizinhança de β (entenda-se por "certa vizinhança" uma vizinhança tal que não quebre a periodicidade de $\theta(t)$) temos que $\theta(t) = \theta_0$ para $t = n\pi/\nu$ onde n é um inteiro. Assim, sendo ν comparável a β , a trajetória no plano yz é senoidal.

Seja t_u o tempo de volta em U para uma bactéria com $\nu = 0$. Se $t_u < 1/\nu$, a bactéria quase faz uma volta em U mas, ao chegar a valores de θ próximo a π , esta começa a executar o mesmo movimento partindo de uma condição inicial $\pi - \theta_0$, ou seja, o sistema executa voltas em U sucessivas, uma após a outra, em sentidos opostos.

Por outro lado, consideremos agora que $t_u \ll 1/\nu$. Nesse caso a

trajetória colapsa na trajetória dada pelo modelo de C. Bean. Para se verificar isto devemos notar que quando $t \ll 1/\nu$, temos que $\sin \nu t \simeq \nu t$ e a solução dada pela Eq. (2.3.3) coincide com a solução de C. Bean dada pela Eq. (2.2.24). Assim, se o tempo de volta em U t_u é muito menor que o tempo de relaxação $\tau = 1/\nu$, o momento magnético se alinha com o eixo z antes de $t \simeq \tau$, isto é, antes do tempo necessário para que a solução dada pela Eq. (2.3.3) recupere seu caráter oscilatório, longe da solução de C. Bean. Assim, com o momento alinhado com o eixo z , nenhum torque magnético é possível uma vez que o campo magnético oscila paralelamente ao eixo z .

Podemos obter uma solução aproximada da Eq. (2.3.2) no caso em que $\alpha \ll \omega - \gamma$. O procedimento é similar àquele usado no caso limite (ν) da seção precedente. O solução é dada pela soma da solução (2.3.3) com o segundo termo do lado direito da Eq. (2.2.29).

Devemos observar que apesar da solução (2.3.3) colapsar na solução de C. Bean se $t_u \ll 1/\nu$, isto não implica necessariamente que quando $\alpha \neq 0$ e arbitrário tenha-se, cumprindo-se a mesma condição, que o colapso na trajetória perturbada dada pela solução das Eqs. (2.2.12) e (2.2.20) ocorra.

(ii) Campo Rotativo.

Este tipo de generalização é interessante pois já foi abordado experimentalmente (Petermann *et al.*, 1989). Teoricamente devemos considerar uma bactéria magnetotática na presença de um campo magnético dado por

$$\vec{B} = -B (\sin \nu t \vec{e}_y + \cos \nu t \vec{e}_z) \quad (2.3.4)$$

Como $\vec{m} = m \vec{e}_3$, podemos calcular o torque magnético após reescrevermos a Eq. (2.3.4) em termos dos vetores unitários no referencial do centro de massa. Para tanto, basta usarmos as leis de transformação entre o referencial do centro de massa e o do laboratório (ou seja, a transformação inversa daquela dada pelas Eqs. (2.2.19)). Assim, após a transformação, Eq. (2.3.4) torna-se

$$\begin{aligned}
 \vec{B} = & - B [\text{sen } \nu t (\cos \psi \text{ sen } \phi + \cos \theta \cos \phi \text{ sen } \psi) \\
 & + \cos \nu t \text{ sen } \psi \text{ sen } \theta] \vec{e}_1 \\
 & - B [\text{sen } \nu t (-\text{sen } \psi \text{ sen } \phi + \cos \theta \cos \phi \text{ sen } \psi) \\
 & + \cos \nu t \cos \psi \text{ sen } \theta] \vec{e}_2 \\
 & - B (\cos \theta - \text{sen } \theta \cos \phi) \vec{e}_3
 \end{aligned} \tag{2.3.4'}$$

Assim, o torque magnético é dado pela fórmula

$$\begin{aligned}
 \vec{N}_m = & \vec{m} \times \vec{B} \\
 = & m B [\text{sen } \nu t (-\text{sen } \psi \text{ sen } \phi + \cos \theta \cos \phi \cos \psi) \\
 & + \cos \nu t \cos \psi \text{ sen } \theta] \vec{e}_1 \\
 & - m B [\text{sen } \nu t (\cos \psi \text{ sen } \phi + \cos \theta \cos \phi \text{ sen } \psi) \\
 & + \cos \nu t \text{ sen } \psi \text{ sen } \theta] \vec{e}_2
 \end{aligned} \tag{2.3.5}$$

As equações de Euler para este sistema são

$$\begin{aligned}\omega_1 = & -\alpha \operatorname{sen} \omega t - \beta \operatorname{sen} \nu t \operatorname{sen} \psi \operatorname{sen} \phi \\ & + \beta \operatorname{sen} \nu t \cos \theta \cos \phi \cos \psi \\ & + \beta \cos \nu t \cos \psi \operatorname{sen} \theta\end{aligned}\quad (2.3.6a)$$

$$\begin{aligned}\omega_2 = & \alpha \cos \omega t - \beta \operatorname{sen} \nu t \cos \psi \operatorname{sen} \phi \\ & - \beta \operatorname{sen} \nu t \cos \theta \cos \phi \operatorname{sen} \psi \\ & - \beta \cos \nu t \operatorname{sen} \psi \operatorname{sen} \theta\end{aligned}\quad (2.3.6b)$$

$$\omega_3 = -\gamma \quad (2.3.6c)$$

onde ω_1 , ω_2 e ω_3 são dados pelas Eqs. (2.2.6). Resolvendo as Eqs. (2.3.6) para $\dot{\phi}$, $\dot{\theta}$ e $\dot{\psi}$, obtemos as seguintes equações:

$$\dot{\phi} = \operatorname{csc} \theta [\alpha \cos(\omega t + \psi) - \beta \operatorname{sen} \nu t \operatorname{sen} \phi] \quad (2.3.7a)$$

$$\begin{aligned}\dot{\theta} = & \beta (\cos \nu t \operatorname{sen} \theta + \operatorname{sen} \nu t \cos \theta \cos \phi) \\ & - \alpha \operatorname{sen}(\omega t + \psi)\end{aligned}\quad (2.3.7b)$$

$$\dot{\psi} = -\gamma + \cot \theta [\beta \operatorname{sen} \nu t \operatorname{sen} \phi - \alpha \cos(\omega t + \psi)] \quad (2.3.7c)$$

Uma vez que a ação do torque magnético é produzida por um binário de forças, as equações do movimento no referencial do laboratório permanecem as mesmas, ou seja, Eqs. (2.2.20). O estudo analítico das Eqs. (2.3.7) é muito difícil pois, ao contrário do modelo estudado na seção 2, o presente modelo não possui solução analítica exata nem mesmo no caso em que $\alpha = 0$. Devemos notar que

da maneira em que formulamos o problema, as Eqs. (2.2.12) são um caso particular das Eqs. (2.3.7) pois se fizermos $\nu = 0$ nas Eqs. (2.3.7) recuperamos as Eqs. (2.2.12).

Apesar de não ser possível obter uma solução exata quando $\alpha = 0$, como nos casos do campo uniforme e campo oscilante, podemos obter uma solução aproximada, solução esta válida quando $\beta \ll \nu$. A maneira de se obter a solução é exatamente a mesma que no caso limite (iii) da seção anterior. O resultado é

$$\phi = 0 \tag{2.3.8a}$$

$$\theta = \theta_0 + \frac{\beta}{\nu} \cos \theta_0 - \frac{\beta}{\nu} \cos(\nu t + \theta_0) \tag{2.3.8b}$$

$$\psi = -\gamma t \tag{2.3.8c}$$

$$x = 0 \tag{2.3.8d}$$

$$y = -\nu t \operatorname{sen} \theta_0 - (\nu \cos \theta_0 \beta / \nu^2) [\operatorname{sen} \theta_0 + \nu t \cos \theta_0 - \operatorname{sen}(\nu t + \theta_0)] \tag{2.3.8e}$$

$$z = -(\nu \beta \operatorname{sen} \theta_0 / \nu^2) [\operatorname{sen} \theta_0 + \nu t \cos \theta_0 - \operatorname{sen}(\nu t + \theta_0)] \tag{2.3.8f}$$

Note que a trajetória é plana. Contudo, neste limite a trajetória resultante não é circular. No limite oposto, isto é, quando $\beta \gg \nu$, devemos ter um ciclo limite circular no plano yz. A demonstração deste fato é mais complicada pois envolve o uso da teoria qualitativa das equações diferenciais ordinárias. Este comportamento será exibido numericamente no capítulo seguinte. Podemos, porém, tentar justificar isto de forma intuitiva: quando a frequência do campo rotativo, ν , é alta, o momento magnético fica praticamente coincidente com o campo magnético rotativo e, portanto, devemos ter uma trajetória circular no plano yz.

Um detalhe interessante sobre a solução acima é que as Eqs. (2.3.8e-f) podem ser escritas na forma

$$y = A + B t + C \operatorname{sen}(\nu t + \theta_0) \quad (2.3.9a)$$

$$z = A' + B' t + C' \operatorname{sen}(\nu t + \theta_0) \quad (2.3.9b)$$

Podemos, em princípio, obter uma solução $y = z$ simplesmente escolhendo os parâmetros de modo tal a ter $A = A'$, $B = B'$ e $C = C'$. Isto implicaria na possibilidade de se ter uma situação completamente absurda sob o ponto de vista físico, em que para um certo conjunto de parâmetros uma bactéria magnetotáctica em um campo rotativo nada em linha reta. Contudo, com uma pequena álgebra é possível mostrar que tal situação corresponderia a $\nu = 0$ e $\theta_0 = \pi/4$, ou seja, $y = z$ com a bactéria em repouso em relação ao referencial do laboratório.

(iii) Momento magnético em direção arbitrária.

Consideraremos, finalmente, o modelo mais geral para o movimento de uma bactéria magnetotáctica em um campo externo constante (o modelo mais geral considerado nesta tese, uma vez que podemos, em princípio, considerar não somente o momento magnético em direção arbitrária com respeito ao eixo x_3 , bem como podemos considerar que o momento magnético está em uma posição arbitrária no interior do corpo celular, como já foi comentado no início desta seção). Neste modelo admitiremos que o momento magnético é dado em termos dos seus cossenos diretores no referencial do centro de massa por

$$\vec{m} = m (\cos u_1 \vec{e}_1 + \cos u_2 \vec{e}_2 + \cos u_3 \vec{e}_3) \quad (2.3.10)$$

enquanto que o campo magnético é assumido paralelo ao eixo z , como nos casos estudados na seção 2 deste capítulo, ou seja,

$$\begin{aligned} \vec{B} &= -B \vec{e}_z \\ &= -B (\sin \theta \sin \psi \vec{e}_1 + \sin \theta \cos \psi \vec{e}_2 + \cos \theta \vec{e}_3) \end{aligned} \quad (2.3.11)$$

Da maneira que o campo magnético está escrito na segunda linha da Eq. (2.3.10), isto é, em termos dos vetores unitários do referencial do centro de massa, podemos facilmente calcular o torque magnético. Este é dado por

$$\begin{aligned} \vec{N}_m &= \vec{m} \times \vec{B} \\ &= -mB (\cos u_2 \cos \theta - \cos u_3 \sin \theta \cos \psi) \vec{e}_1 \\ &\quad + mB (\cos u_1 \cos \theta - \cos u_3 \sin \theta \sin \psi) \vec{e}_2 \\ &\quad - mB (\cos u_1 \sin \theta \cos \psi - \cos u_2 \sin \theta \sin \psi) \vec{e}_3 \end{aligned} \quad (2.3.12)$$

Com este torque magnético, as equações de Euler são:

$$\omega_1 = -\alpha \sin \omega t - \beta \cos u_2 \cos \theta + \beta \cos u_3 \sin \theta \cos \psi \quad (2.3.13a)$$

$$\omega_2 = \alpha \cos \omega t + \beta \cos u_1 \cos \theta - \beta \cos u_3 \sin \theta \sin \psi \quad (2.3.13b)$$

$$\omega_3 = -\gamma - \beta \cos u_1 \sin \theta \cos \psi + \beta \cos u_2 \sin \theta \sin \psi \quad (2.3.13c)$$

Resolvendo as equações acima para $\dot{\theta}$, $\dot{\phi}$ e $\dot{\psi}$, obtemos

$$\begin{aligned} \dot{\phi} = & \beta \cot \theta (\cos u_1 \cos \psi - \cos u_2 \operatorname{sen} \psi) \\ & + \alpha \operatorname{csc} \theta \cos(\omega t + \psi) \end{aligned} \quad (2.3.14a)$$

$$\begin{aligned} \dot{\theta} = & \beta \cos u_3 \operatorname{sen} \theta - \beta \cos \theta (\cos u_1 \operatorname{sen} \psi + \cos u_2 \cos \psi) \\ & - \alpha \operatorname{sen}(\omega t + \psi) \end{aligned} \quad (2.3.14b)$$

$$\begin{aligned} \dot{\psi} = & -\gamma + \beta \operatorname{sen} \theta (\cos u_2 \operatorname{sen} \psi - \cos u_1 \cos \psi) \\ & - \beta \cos \theta \cot \theta (\cos u_1 \cos \psi - \cos u_2 \operatorname{sen} \psi) \\ & - \alpha \cot \theta \cos(\omega t + \psi) \end{aligned} \quad (2.3.14c)$$

Nas equações acima temos que quando $u_3 = 0$, $u_1 = u_2 = \pi/2$, recuperamos as Eqs. (2.2.12).

(iv) Microorganismos com outras geometrias.

Em princípio podemos considerar geometrias bem complexas para os microorganismos. Tudo o que se precisa fazer é calcular as componentes da taxa de variação no tempo do tensor de deformação, $\dot{\epsilon}_{ij}$ (Capêndice A). Contudo, na prática isto representa um árduo trabalho mesmo para as geometrias mais simples. Por exemplo, consideremos o caso de uma bactéria com a forma de um elipsóide de revolução com semi-eixo maior, a , e semi-eixo menor, b . Se o eixo maior é colinear com x_3 , o torque viscoso é dado por

$$\vec{N}_v = -(A \omega_1 \vec{e}_1 + A \omega_2 \vec{e}_2 + B \omega_3 \vec{e}_3) \quad (2.3.15)$$

onde ω_i ($i = 1, 2, 3$) são dados como antes pelas Eqs. (2.2.6) e os coeficientes de viscosidade A e B são dados por (Berg, 1983)

$$A = (8/3) \pi \eta a^3 \left[\ln \frac{2a}{b} - \frac{1}{2} \right]^{-1} \quad (2.3.16a)$$

$$B = (16/3) \pi \eta a b^2 \quad (2.3.16b)$$

As fórmulas acima são válidas no limite em que $a^2 \gg b^2$.

As equações do movimento Eqs. (2.2.12) e (2.2.20) permanecem essencialmente as mesmas com a diferença de que agora $\alpha = N_{\perp} / A$, $\beta = m B / A$ e $\gamma = N_{\parallel} / B$. Modificações semelhantes devem ser feitas para as generalizações propostas nesta seção. Nas equações em que se descreve a translação do centro de massa, Eqs. (2.2.20), devemos modificar também o coeficiente de viscosidade associado à translação. No caso de um elipsóide o coeficiente de viscosidade é essencialmente o mesmo que o de uma esfera de raio R' dado por (Lamb, 1932)

$$R' = \frac{8}{3} \frac{a b c}{\chi_{\circ} + \alpha_{\circ} a^2} \quad (2.3.17)$$

com χ_{\circ} e α_{\circ} dados por

$$\alpha_{\circ} = a b c \int_0^{\infty} \frac{d\lambda}{(a^2 + \lambda)\Delta(\lambda)} \quad (2.3.18)$$

$$\chi_{\circ} = a b c \int_0^{\infty} \frac{d\lambda}{\Delta(\lambda)} \quad (2.3.19)$$

$$\Delta(\lambda) = [(\alpha^2 + \lambda)(b^2 + \lambda)(c^2 + \lambda)]^{1/2} \quad (2.3.20)$$

O resultado dado pelas fórmulas (2.3.17-19) é válido para qualquer elipsóide. Para o caso de um elipsóide de revolução devemos ter $c = b$ nas Eqs. (2.3.17-19).

Podemos ainda considerar geometrias tais que os coeficientes de viscosidade sejam todos diferentes, ou seja, um coeficiente de viscosidade para cada grau de liberdade. Apesar disto poder ser facilmente introduzido sob o ponto de vista formal, o cálculo dos respectivos coeficientes é impraticável nesta situação.

(v) Correção devido à não-homogeneidade na distribuição de massa.

Devido à presença de cristais de magnetita no interior da célula, a distribuição de massa na célula esférica não é homogênea. Isto faz com que o centro de massa não esteja no centro da esfera mas à uma certa distância L do centro. Quando isto ocorre o microorganismo fica sujeito a um torque gravitacional. Até agora não incluímos a força gravitacional na nossa abordagem porque esta possui efeitos desprezíveis em comparação às outras forças envolvidas no problema. Mostraremos que um torque originário desta força também é desprezível quando comparado aos outros torques envolvidos no problema. A razão para se considerar o efeito do torque gravitacional sobre microorganismos magnetotáticos nesta tese se deve ao interesse que este desperta como um possível mecanismo de seleção em certas populações de

microorganismos ditos girotáticos (Kessler, 1984; 1986). Girotaxia é um tipo de orientação produzida por uma compensação entre o torque viscoso e o gravitacional.

O torque gravitacional é dado por

$$\vec{N}_g = \mu \vec{L} \times \vec{g} \quad (2.3.21)$$

onde μ é a massa do microorganismo, \vec{L} é um vetor que liga o centro da esfera a um ponto no interior da mesma (o centro de massa) e \vec{g} é o vetor aceleração da gravidade. Podemos assumir sem perda de generalidade que \vec{L} é colinear com \vec{e}_3 , ou seja, $\vec{L} = L \vec{e}_3$ (não existe perda de generalidade se considerarmos o caso de momento magnético em direção arbitrária no interior da célula. Assuma que \vec{L} é não colinear com \vec{e}_3 enquanto que \vec{m} é colinear com \vec{e}_3 . Podemos então fazer uma rotação de todo o sistema a fim de colocar \vec{L} colinear com \vec{e}_3 e, conseqüentemente, \vec{m} passa a estar em uma direção não colinear com \vec{e}_3 , caso este tratado em (iii)). \vec{g} é dado por $\vec{g} = -g \vec{e}_z$, de modo que

$$\begin{aligned} \vec{N}_g &= -\mu g L \vec{e}_3 \times \vec{e}_z \\ &= \mu g L \sin \theta \vec{e}_n \end{aligned} \quad (2.3.22)$$

onde \vec{e}_n é um vetor direcionado ao longo da linha de nós dado pela Eq. (2.2.10). O torque acima orienta o microorganismo e é formalmente idêntico ao torque magnético Eq. (2.2.9). Contudo, sua contribuição é desprezível face aos outros torques. Pode-se mostrar com base em dados experimentais que este torque contribui com algo da faixa de 10^{-5} rad/s em uma velocidade

angular definida por $\beta' = \mu g L / 8 \pi \eta R^3$ enquanto que β contribui com algo em torno de 10 rad/s.

(vi) Inclusão de campos residuais.

Assuma que além do campo magnético aplicado na direção z exista também um campo residual na direção y :

$$\vec{B} = -B \vec{e}_z + B' \vec{e}_y \quad (2.3.23)$$

Escrevendo o vetor \vec{e}_y em termos dos vetores unitários do referencial do centro de massa podemos facilmente calcular o torque magnético (estamos assumindo que \vec{m} é colinear com \vec{e}_3 , como na seção 2):

$$\begin{aligned} \vec{N}_m = m B \operatorname{sen} \theta \vec{e}_n + m B' [(\cos \psi \operatorname{sen} \phi + \cos \theta \cos \phi \operatorname{sen} \psi) \vec{e}_1 \\ - (\cos \theta \cos \phi \cos \psi - \operatorname{sen} \psi \operatorname{sen} \phi) \vec{e}_2 \end{aligned} \quad (2.3.24)$$

Substituindo a expressão acima na equação de Euler Eq. (2.2.1) e fazendo algumas manipulações algébricas semelhantes àsquelas da seção 2, obtemos as seguintes equações:

$$\dot{\phi} = \operatorname{csc} \theta [\beta' \operatorname{sen} \phi + \alpha \cos(\omega t + \psi)] \quad (2.3.25a)$$

$$\dot{\theta} = \beta \operatorname{sen} \theta - \beta' \cos \theta \cos \phi - \alpha \operatorname{sen}(\omega t + \psi) \quad (2.3.25b)$$

$$\dot{\psi} = -\gamma - \cot \theta [\beta' \operatorname{sen} \phi + \alpha \cos(\omega t + \psi)] \quad (2.3.25c)$$

As equações no referencial do laboratório permanecem as mesmas. Note que se nas equações acima fizermos $\beta' = 0$ recuperamos as Eqs. (2.2.12).

Capítulo 3: Resultados.

3.1) Dados Experimentais.

Por tratar-se de um assunto altamente interdisciplinar e pelo fato de uma das disciplinas envolvidas ser a biologia, faz-se necessário comparar e relacionar parâmetros do modelo teórico com parâmetros experimentais. Por não ser uma tese experimental, este capítulo não terá muitos dados experimentais, apenas quantidade suficiente para complementar a análise teórica do capítulo precedente e os resultados numéricos do capítulo presente.

Amostras de bactérias magnetotáticas foram coletadas na interface água-sedimento em uma lagoa de água salgada (no caso, a lagoa Rodrigo de Freitas, Rio de Janeiro, Brasil). As amostras foram mantidas por aproximadamente duas semanas em laboratório sem uso de nenhum enriquecimento químico.

As bactérias magnetotáticas foram observadas com um microscópio óptico de alta resolução com iluminação de campo escuro. Para se observar a resposta das bactérias ao campo magnético foi usado um par de bobinas de Helmholtz adaptado ao microscópio. Estas bobinas fornecem um campo uniforme calibrado. Campos residuais, como o campo geomagnético ou campos induzidos no microscópio, não foram compensados pois isto não altera os resultados essenciais do trabalho se as bobinas são bem

construídas e bem adaptadas. Fig. 3.1 mostra esquematicamente a montagem experimental.

Os traços experimentais que revelam a trajetória da bactéria foram obtidos através de microfotografia óptica de baixa exposição em campo escuro. Esta técnica fornece a trajetória da bactéria no plano de emulsão do filme, que é, por sua vez, associado com os planos yz e xz . A Fig. 3.2 mostra uma das fotografias em campo escuro utilizadas nas medidas.

Os parâmetros teóricos estão conectados com a observação experimental. Por exemplo, microscopia eletrônica de varredura, ou de transmissão, atuando em conjunto com a microscopia óptica de alta resolução, fornece uma boa estimativa do raio da bactéria (é conveniente usar técnicas combinadas neste caso pois em microscopia eletrônica os microorganismos precisam estar fixados para que a observação possa ser feita e as técnicas de preparação das amostras são muito elaboradas. Algumas vezes, isto pode causar sensíveis alterações nas dimensões do microorganismo. Assim, a microscopia óptica, apesar de ter resolução bem inferior, é capaz de observar o microorganismo vivo em seu ambiente natural e pode, nesse caso, funcionar como uma técnica auxiliar). Infelizmente neste trabalho não foi feito uso de microscopia eletrônica e o raio teve de ser determinado com o auxílio da microscopia óptica apenas. Contudo, por esta razão, cuidado redobrado foi tomado para se dar uma estimativa razoável do raio uma vez que as equações do movimento são muito sensíveis a este parâmetro. Felizmente fomos capazes de confirmar que a estimativa do raio estava boa pois esta bactéria já havia sido estudada em um trabalho anterior onde, não só o raio, como também o momento magnético, foram estimados via

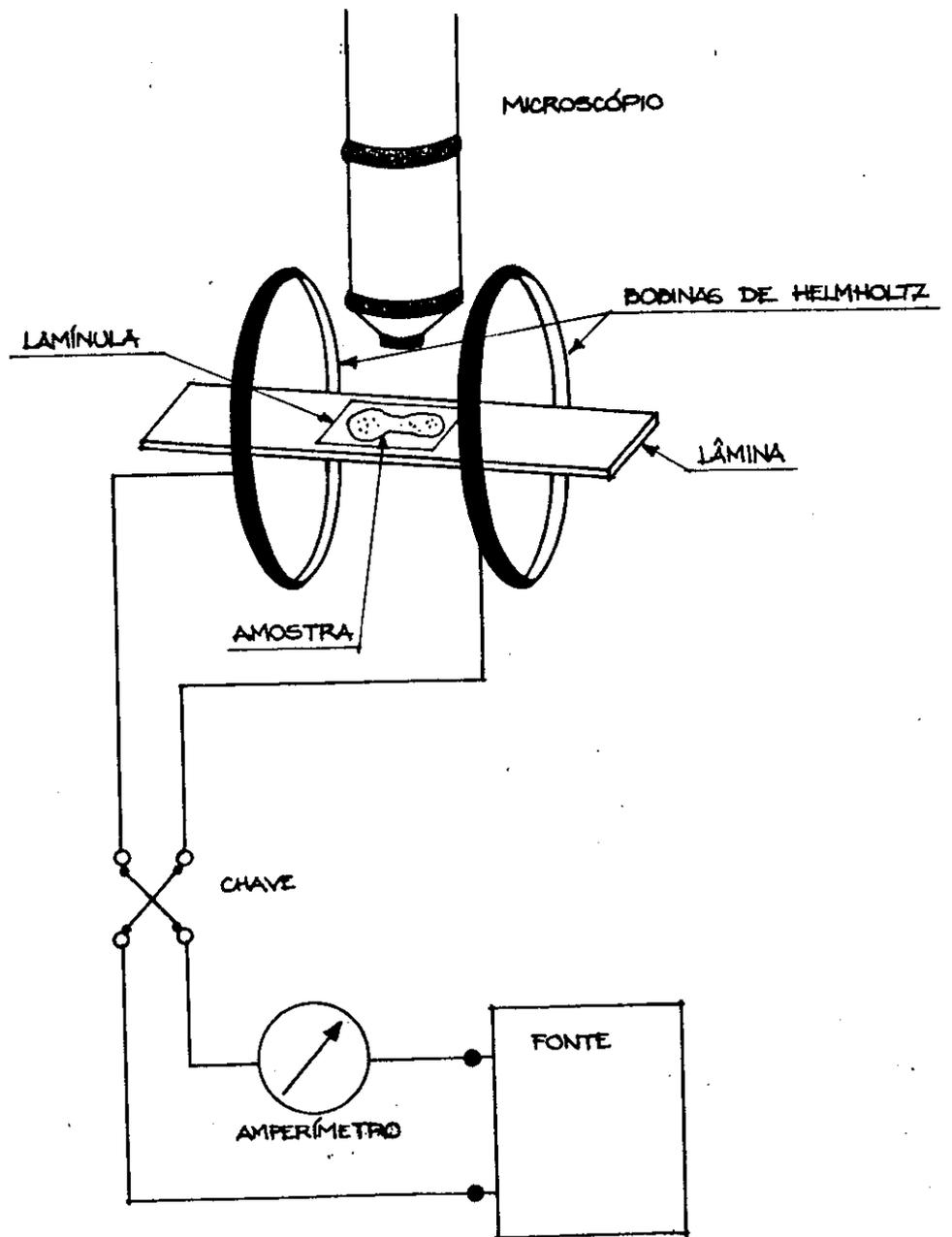
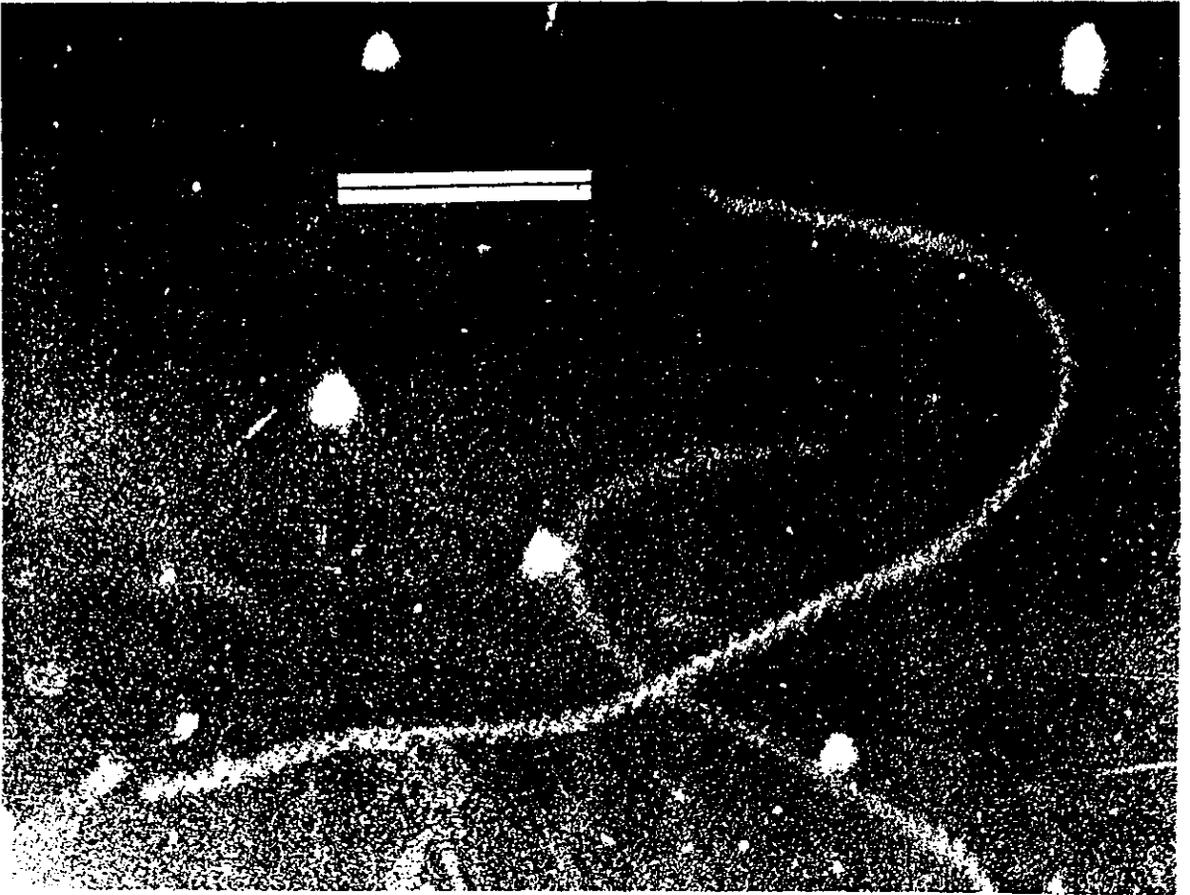


Figura 3.1



microscopia eletrônica (Lins de Barros & Esquivel, 1985). Assim sendo, podemos ficar razoavelmente seguros quanto a estimativa do raio da bactéria.

A análise da volta em U nos permite obter um valor médio do momento magnético da célula. Isto é conseguido por intermédio da Eq. (2.2.23) para o diâmetro da volta em U. Além do raio, são necessários mais dois parâmetros nesta fórmula, a saber, o campo aplicado e a velocidade de migração (a viscosidade η é a da água, ou seja, $\eta = 0.01$ Poise). O campo é dado pois é calibrado diretamente pelo pesquisador. A velocidade de migração que entra na fórmula (2.2.23) é a projeção da velocidade instantânea ao longo da trajetória não perturbada, isto é, aquela dada pelo modelo de C. Bean (ver capítulo anterior, caso limite (i)), que no caso é precisamente v_L . Esta velocidade é medida diretamente das fotografias e através de imagens de vídeo gravadas.

Outro parâmetro importante de se obter experimentalmente é α . Este está conectado com a forte oscilação observada na trajetória de uma bactéria magnetotática. Podemos obter um valor médio deste parâmetro considerando porções diversas das trajetórias como tendo uma forma aproximada de uma hélice cilíndrica. Assim, consideramos os passos helicoidais da trajetória e medimos o ângulo do passo da hélice θ_p . Isto é ilustrado para a trajetória mostrada na fotografia da Fig. 3.2 na Fig. 3.3. Podemos relacionar a medida de θ_p com o parâmetro α através da seguinte fórmula:

$$\frac{v_T}{v_L} = \tan \bar{\theta}_p \quad (3.1.1)$$

onde a barra sobre o ângulo indica um valor médio sobre os ângulos

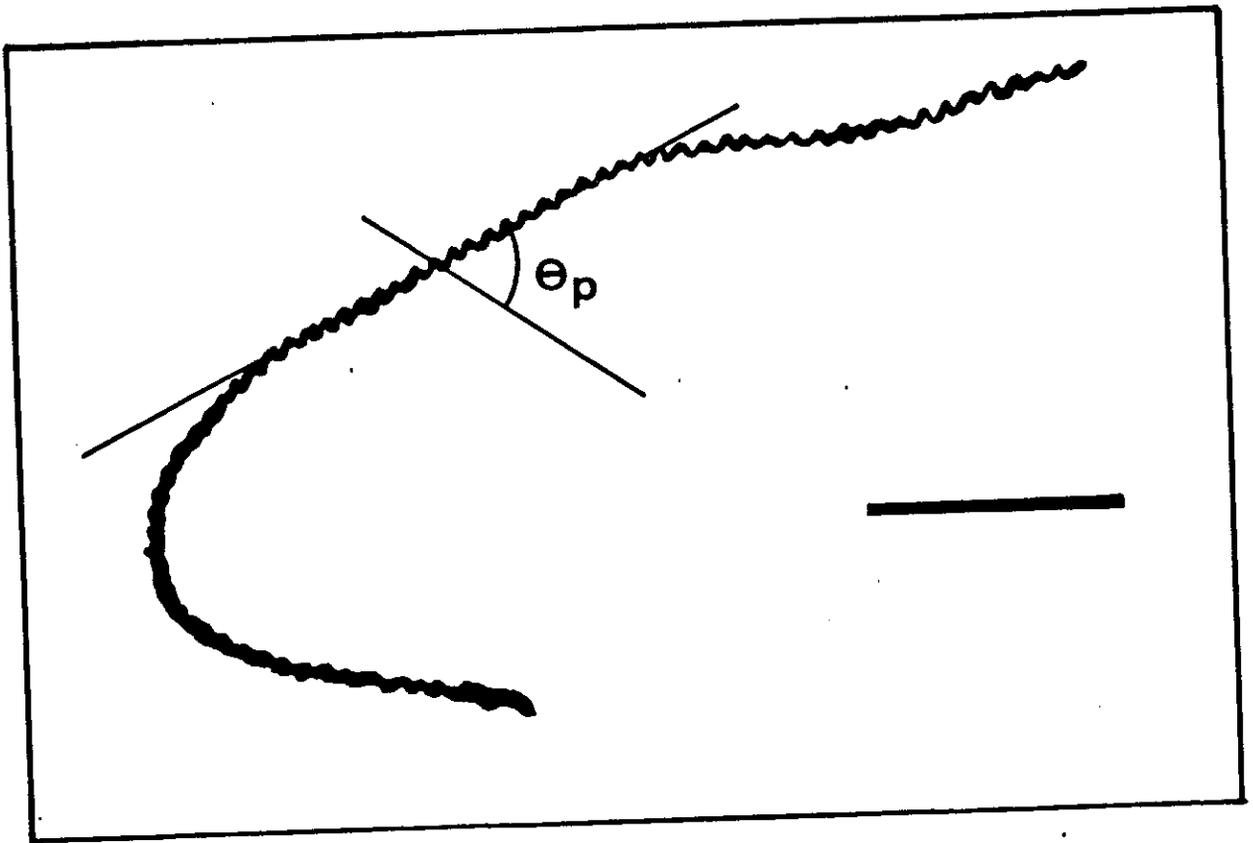


Figura 3.3

medidos. Como v_T é relacionado a α por $v_T = (4/3) \alpha R$, obtemos imediatamente que

$$\alpha = \frac{3 v_L \tan \bar{\theta}_p}{4 R} \quad (3.1.2)$$

Devemos agora justificar as fórmulas acima. v_L e v_T são componentes de uma velocidade que precessa no espaço e as equações acima referem-se a medidas feitas em um plano. Para se mostrar a legitimidade da Eq. (3.1.1), vamos ver como podemos construir um passo de uma hélice através de um retângulo. Considere-se um retângulo cujo comprimento da base é ρ e de altura $2\pi r$. Tracemos a diagonal deste retângulo e chamemos o ângulo entre a diagonal e a base de θ_p . Agora deformemos este retângulo de maneira a podermos colar uma base na outra formando um cilindro (ou como diriam os topologistas: indentifiquemos os lados opostos do retângulo com a mesma orientação). A diagonal do retângulo faz um caminho sobre a superfície do cilindro que é justamente a trajetória de um passo de uma hélice circular de raio r , passo ρ e ângulo do passo θ_p (Fig. 3.4). A projeção deste passo de hélice no plano dá uma senóide medindo um comprimento de onda. Assim, no caso de termos N passos de hélice, temos que a projeção desta hélice no plano dá uma senóide contendo N comprimentos de onda. Devemos então mostrar que o ângulo entre a reta tangente à senóide no ponto em que a função seno é nula e o eixo horizontal da mesma é θ_p , isto é, o ângulo do passo da hélice. Para tanto, escrevamos a equação paramétrica de uma hélice cilíndrica circular:

$$x = r \cos u \quad (3.1.3a)$$

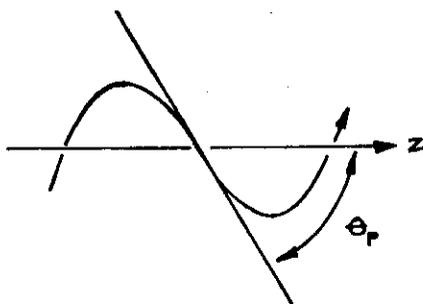
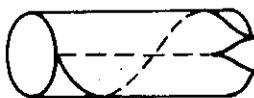
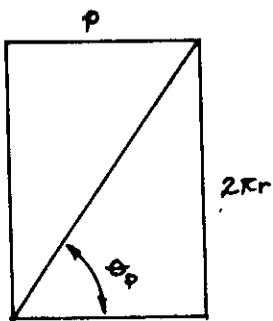


Figura 3.4

$$y = r \operatorname{sen} u \quad (3.1.3b)$$

$$z = \rho u / 2 \pi \quad (3.1.3c)$$

Do retângulo da Fig. 3.4 obtemos que

$$\tan \theta_p = \frac{2 \pi r}{\rho} \quad (3.1.4)$$

A projeção da hélice no plano yz é dada em forma paramétrica pelas Eqs. (3.1.3b-c). Eliminando o parâmetro u destas duas equações, obtemos

$$y = r \operatorname{sen} \left(\frac{2 \pi z}{\rho} \right) \quad (3.1.5)$$

que é a equação de uma senóide. Para encontrarmos a equação para a tangente nos pontos onde a Eq. (3.1.5) se anula (basta considerar as tangentes de inclinação positiva) devemos calcular a derivada de y com respeito a z nos pontos $z = n \rho$. Então,

$$\begin{aligned} \left. \frac{dy}{dz} \right|_{z=n\rho} &= \left. \frac{2 \pi r}{\rho} \cos \left(\frac{2 \pi z}{\rho} \right) \right|_{z=n\rho} \\ &= \frac{2 \pi r}{\rho} \end{aligned} \quad (3.1.6)$$

Mas, pela Eq. (3.1.4), o resultado acima é precisamente $\tan \theta_p$, como queríamos demonstrar.

Para obtermos α , estamos aproximando cada meio comprimento de onda da trajetória complexa observada pela projeção no plano da fotografia de uma hélice cilíndrica. Assim, podemos assumir que na porção de trajetória considerada, o vetor velocidade angular está

alinhado ao longo da diagonal do retângulo da Fig. 3.4. Isto justifica as Eqs. (3.1.1-2). Estas fórmulas fornecem um método razoavelmente preciso para se determinar α a partir de algumas fotografias de campo escuro.

No capítulo anterior, mostramos que quando $t \gg t_u$, a frequência angular é igual a frequência em regime de campo nulo. Este fato nos permite estimar Ω' . Esta frequência está associada com o número de comprimentos de onda contidos na trajetória helicoidal. O método de cálculo desta quantidade resume-se ao seguinte: isola-se a porção da trajetória posterior a volta em U. O tempo de exposição desta porção da trajetória é aproximadamente $\tau = t_{tot} - t_u$, onde t_{tot} é o tempo total de exposição da fotografia. A seguir, contamos o número de comprimentos de onda desta porção, dividimos por τ e multiplicamos o resultado por 2π . Isto nos dá um cálculo aproximado do Ω' dado pela Eq. (2.2.14).

Assim, se medimos α e Ω' , podemos usar a Eq. (2.2.14) para calcular a frequência de rotação do flagelo em relação ao corpo celular, isto é, $\omega - \gamma$:

$$\omega - \gamma = (\Omega'^2 - \alpha^2)^{1/2} \quad (3.1.7)$$

Os parâmetros ω e γ não podem ser obtidos separadamente pois, para tanto, necessitaríamos de uma técnica extremamente sofisticada que nos permitisse "ver" o corpo celular girando, ou seja, uma técnica que faça algo equivalente a sentar o pesquisador no corpo celular com um cronômetro na mão. Entretanto, qualquer valor pode ser atribuído a ω e a γ desde que se mantenha $\omega - \gamma$ fixo e $\gamma < \omega$. O

caso em que $\omega = \gamma$ é instável e não corresponde a uma bactéria real.

Os valores médios dos parâmetros relevantes ao modelo teórico são:

$$\begin{aligned}t_u &= 0.4 \text{ seg.} \\L &= 25 \mu\text{m} \\R &= 1.2 \mu\text{m} \\m &= 2.2 \times 10^{-12} \text{ emu} \\B &= 2.5 \text{ G} \\ \left. \begin{array}{l} \\ \\ \\ \\ \end{array} \right\} &\Rightarrow \beta = 12.8 \text{ rad/seg} \\ \alpha &= 133.64 \text{ rad/seg} \\ \omega - \gamma &= 175 \text{ rad/seg} \\ v_L &= 125 \mu\text{m/seg}\end{aligned} \tag{3.1.8}$$

2) Cálculos numéricos.

As equações do movimento foram integradas em um microcomputador usando o método de Runge-Kutta de quarta ordem. Os parâmetros utilizados foram todos obtidos experimentalmente da maneira descrita na seção anterior. Nesta seção obteremos resultados numéricos que dizem respeito ao modelo descrito na seção 2 do capítulo 2. Os resultados numéricos referentes às generalizações propostas na seção 3 do capítulo 2 vão ser feitos na seção seguinte deste capítulo.

A Fig. 3.5 mostra a projeção da trajetória tridimensional nos planos xy , yz e xz . Note que a trajetória obtida é mais fechada do que a trajetória obtida no laboratório. Isto deve-se ao fato de

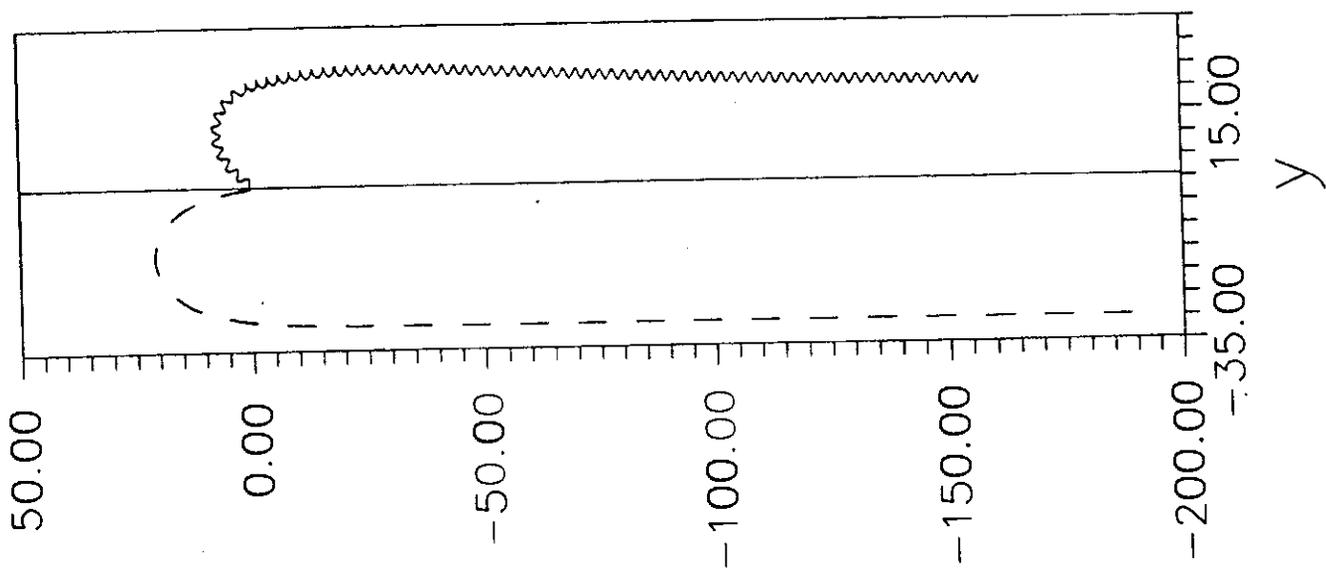
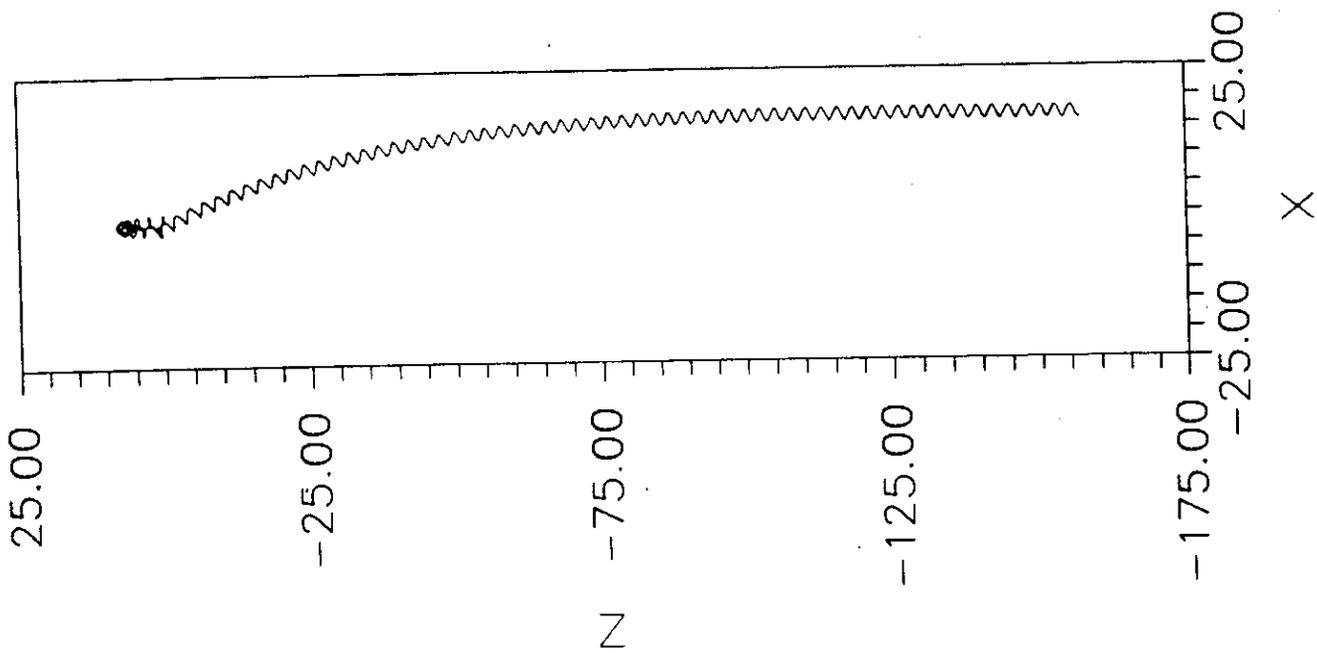
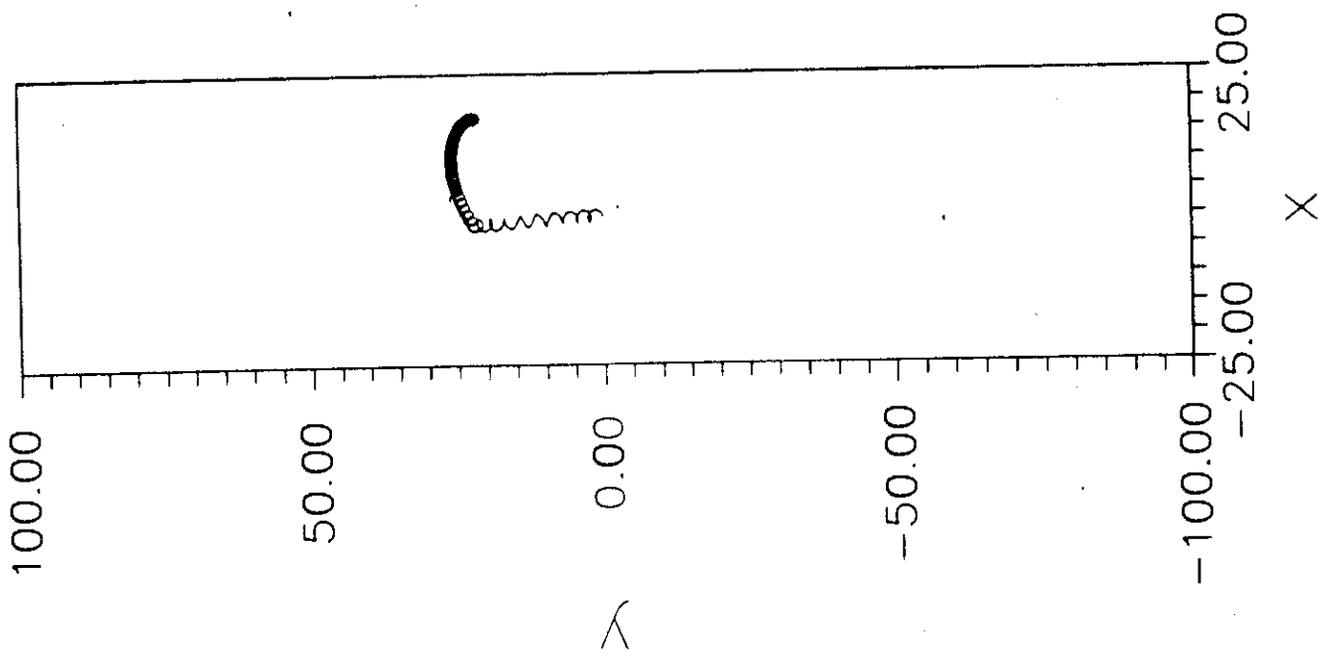


Figura 3.5

não estarmos levando em conta os campos residuais e, assim, o momento magnético apresenta um alinhamento melhor. Devemos notar que aproximadamente o mesmo diâmetro de volta em U é obtido aqui e que a frequência Ω' é a mesma também. No plano yz aparece tracejado a imagem da trajetória da mesma bactéria despida de assimetrias flagelares, isto é, a trajetória do modelo de C. Bean correspondente. Vemos que a ausência dos campos residuais induzidos não produz alterações sensíveis.

Fig. 3.6 mostra o comportamento com o tempo dos três ângulos de Euler (θ , ϕ , ψ). A Fig. 3.6a está associada diretamente com a maneira pela qual o momento magnético celular se alinha com o campo e podemos identificar explicitamente o tempo de volta em U. Como antes, a curva tracejada representa o resultado dado pelo modelo de C. Bean. Este gráfico mostra que em média os tempos de volta em U são praticamente os mesmos. Note que a curva tracejada corresponde justamente à solução analítica dada pela Eq. (2.2.24).

Fig. 3.7 mostra a trajetória da mesma bactéria em campo zero. O movimento helicoidal do centro de massa obtido é modulado por um outro caminho helicoidal com maior comprimento de onda. Um campo magnético consideravelmente maior que o campo geomagnético quebra esta modulação como evidencia-se na Fig. 3.5. Esta forte modulação reflete o alto grau de assimetria do flagelo da bactéria estudada. Este comportamento é típico em todas as bactérias magnetotáticas observadas. Quando α torna-se pequeno comparado com $\omega - \gamma$, a modulação decresce até que a trajetória atinge a forma aproximada de uma hélice cilíndrica (Fig. 3.8). Este comportamento foi previsto no capítulo anterior (caso limite (iii)).

Fig. 3.9 mostra a trajetória da mesma bactéria na presença do

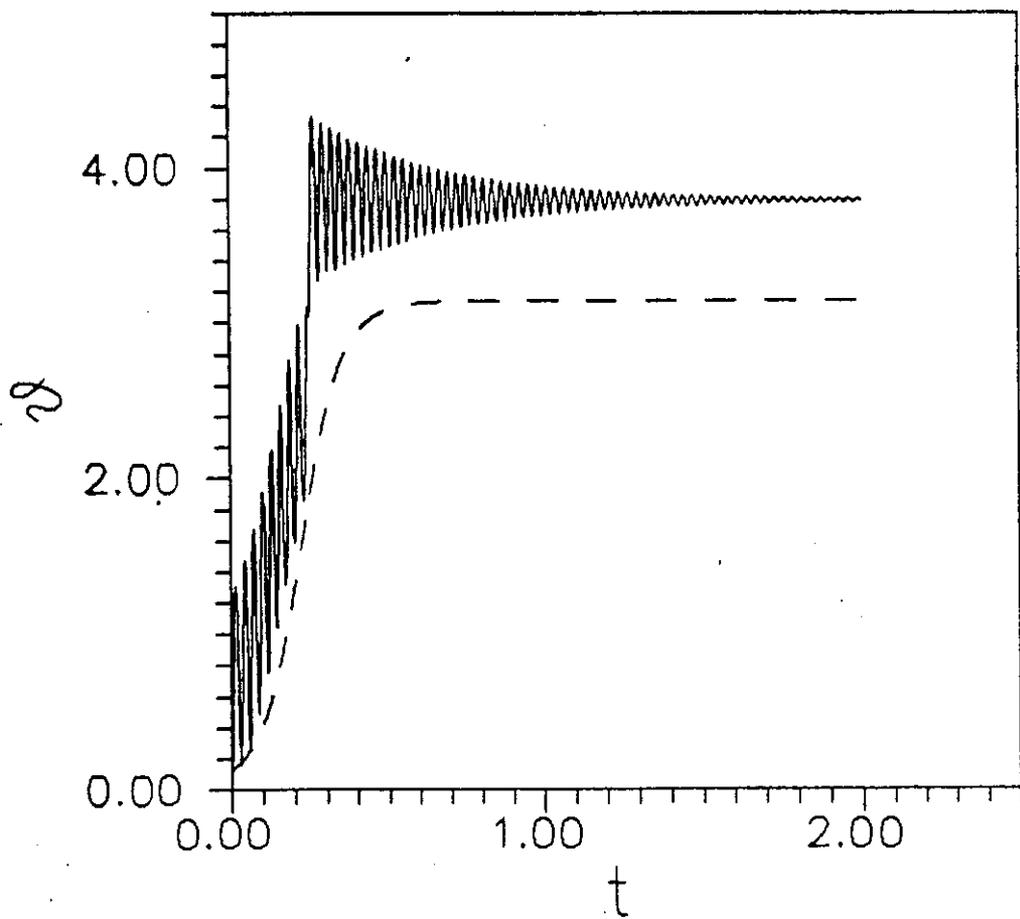


Figura 3.6a

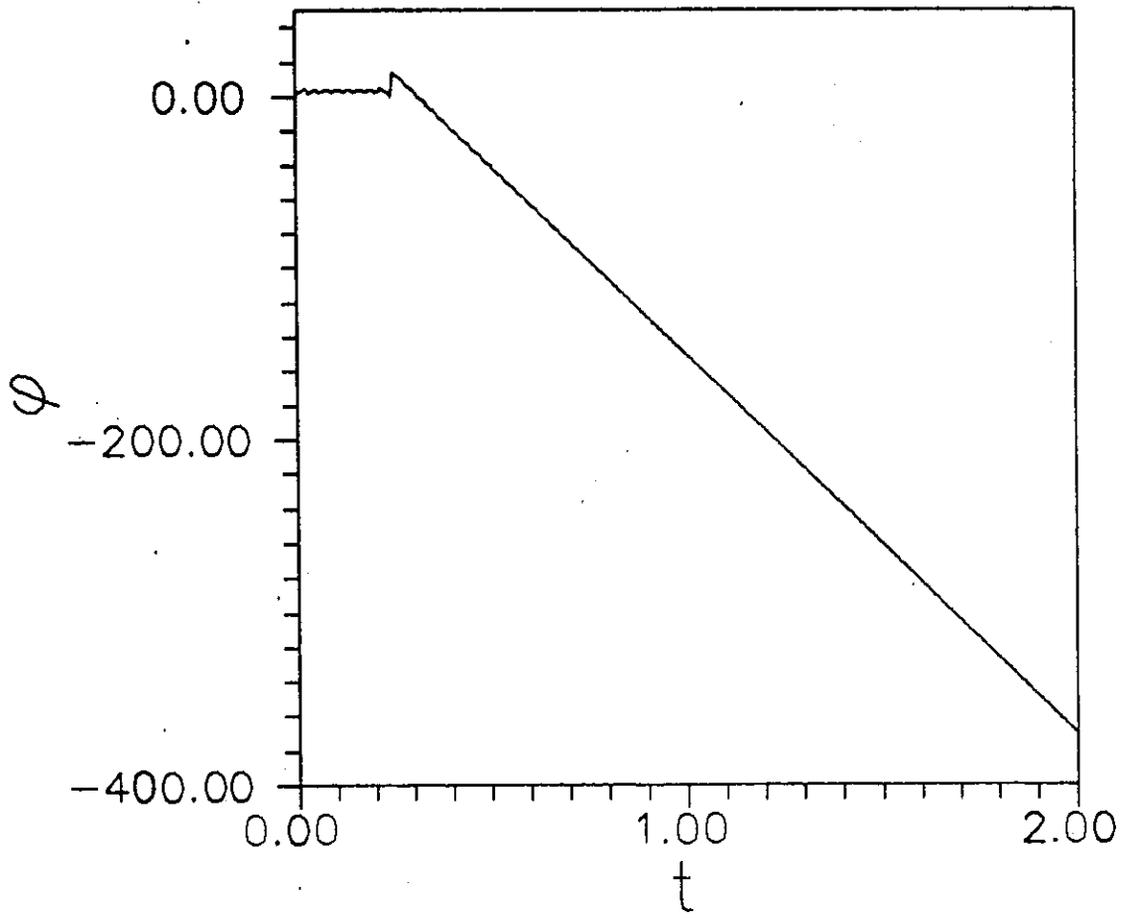


Figura 3.6b

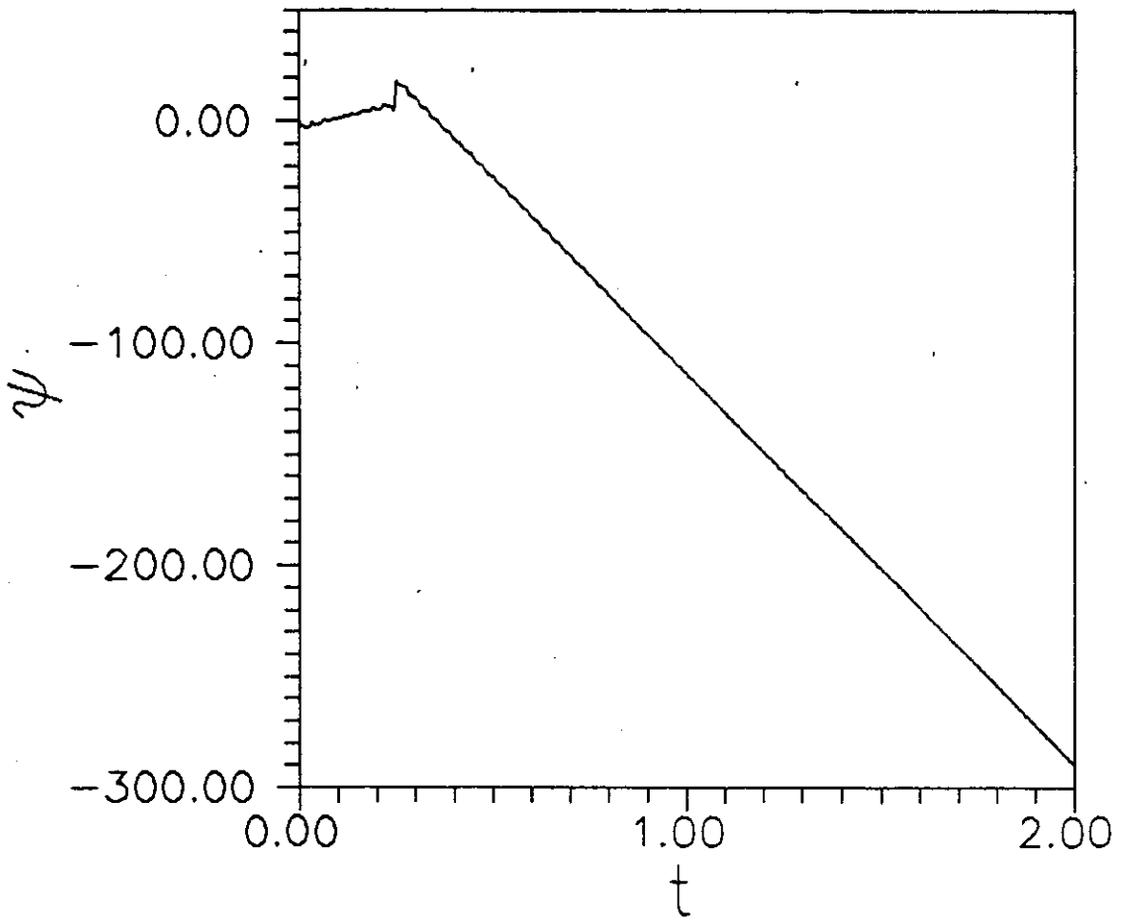


Figura 3.6c

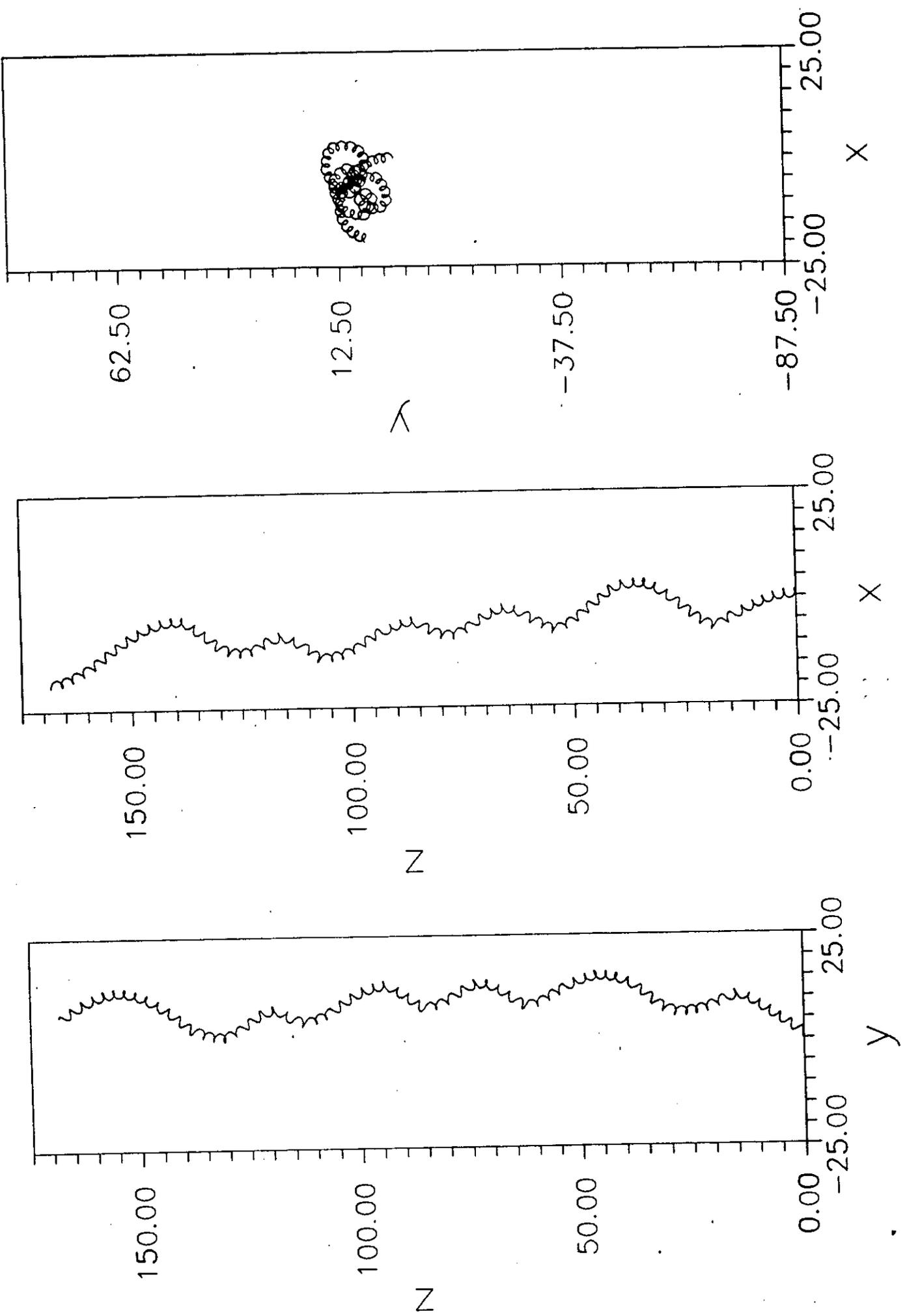


Figura 3.7

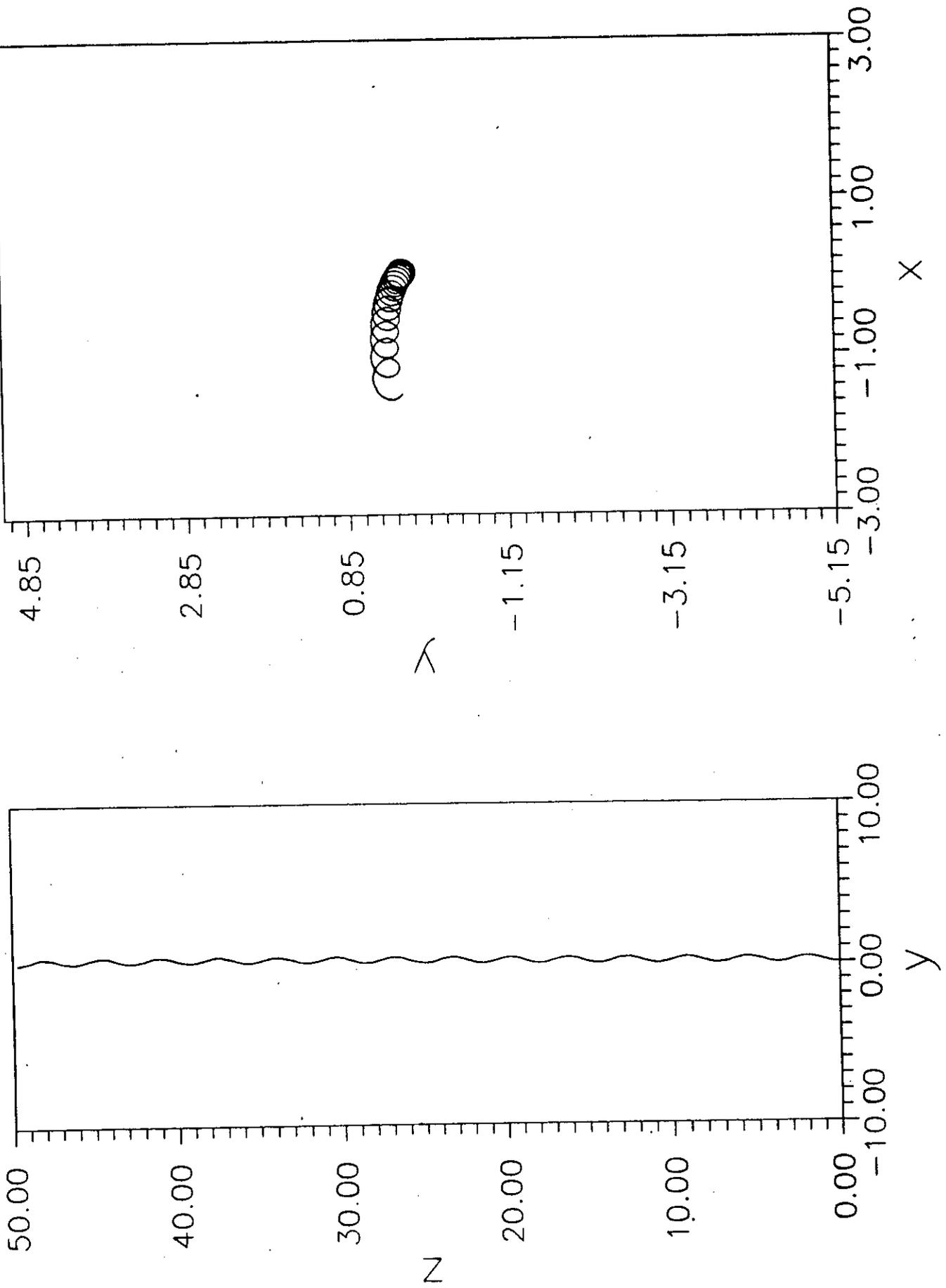


Figura 3.8

campo geomagnético. Neste caso a bactéria não executa volta em U e a modulação é distorcida pelo campo. Este comportamento corresponde a aquele previsto no caso limite (iv) do capítulo anterior. De fato, neste caso $\beta/\alpha \approx 0.01$ que é uma quantidade pequena para ser considerada em ordens maiores que a primeira. Isto mostra que nesse caso as assimetrias do flagelo dominam. Por outro lado, se considerarmos um torque transversal de cerca de um décimo do torque medido, obtemos que, no mesmo intervalo de tempo considerado na Fig. 3.9, a bactéria começa a executar uma volta em U (Fig. 3.10).

3) Resultados numéricos para o campo rotativo.

O problema de uma bactéria magnetotática movimentando-se em um campo magnético rotativo foi abordado sob o ponto de vista experimental por Petermann e colaboradores (1990). Esta técnica experimental visa a obtenção da velocidade e do momento magnético da bactéria. Uma bactéria magnetotática na presença de um campo rotativo executa movimentos circulares (na verdade aproximadamente circular. A trajetória seria exatamente circular somente no caso em que $\alpha = 0$ e mesmo assim para certos valores da frequência do campo rotativo) e uma medida do diâmetro médio da trajetória circular resultante permite uma estimativa da velocidade de migração neste regime. A medida do momento magnético é feita com o microorganismo em questão morto, na presença do campo rotativo. A célula, entretanto, possui um momento magnético permanente que produz a orientação magnética observada permitindo, portanto, que

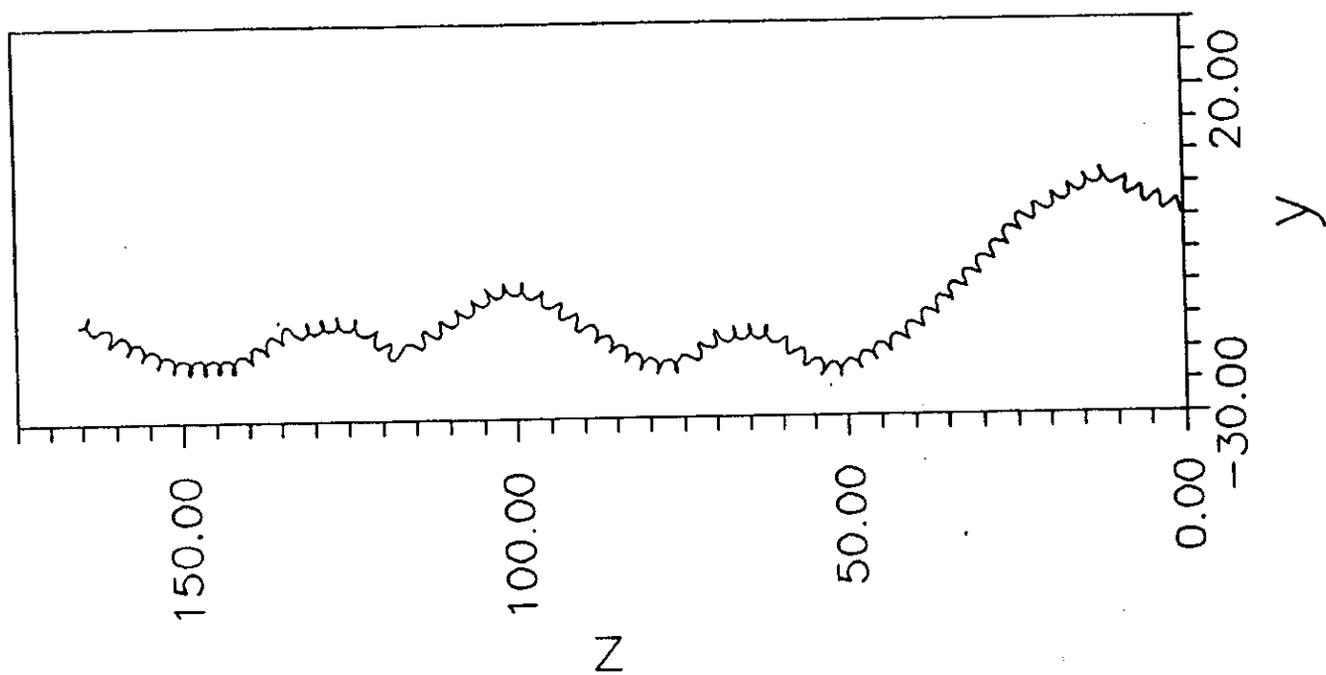
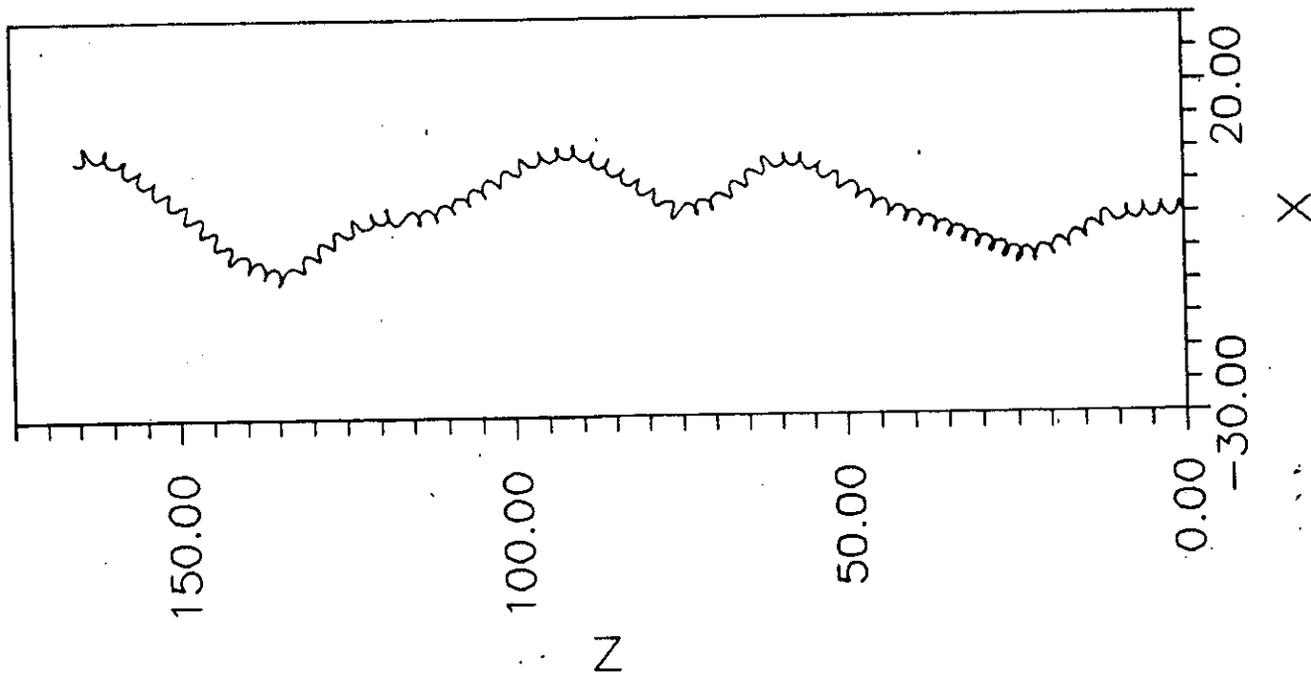
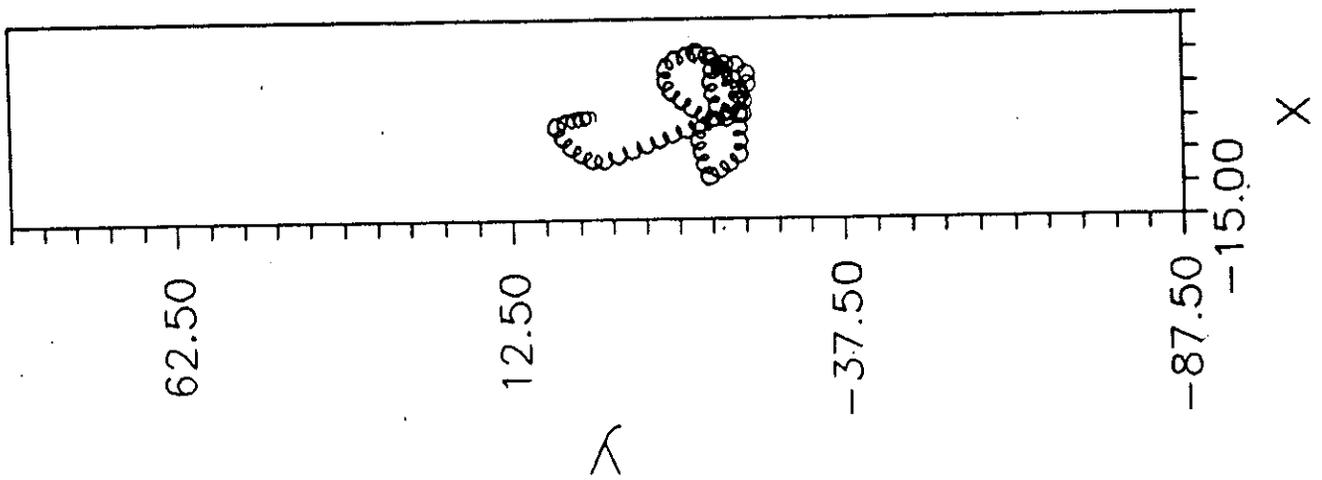


Figura 3.9

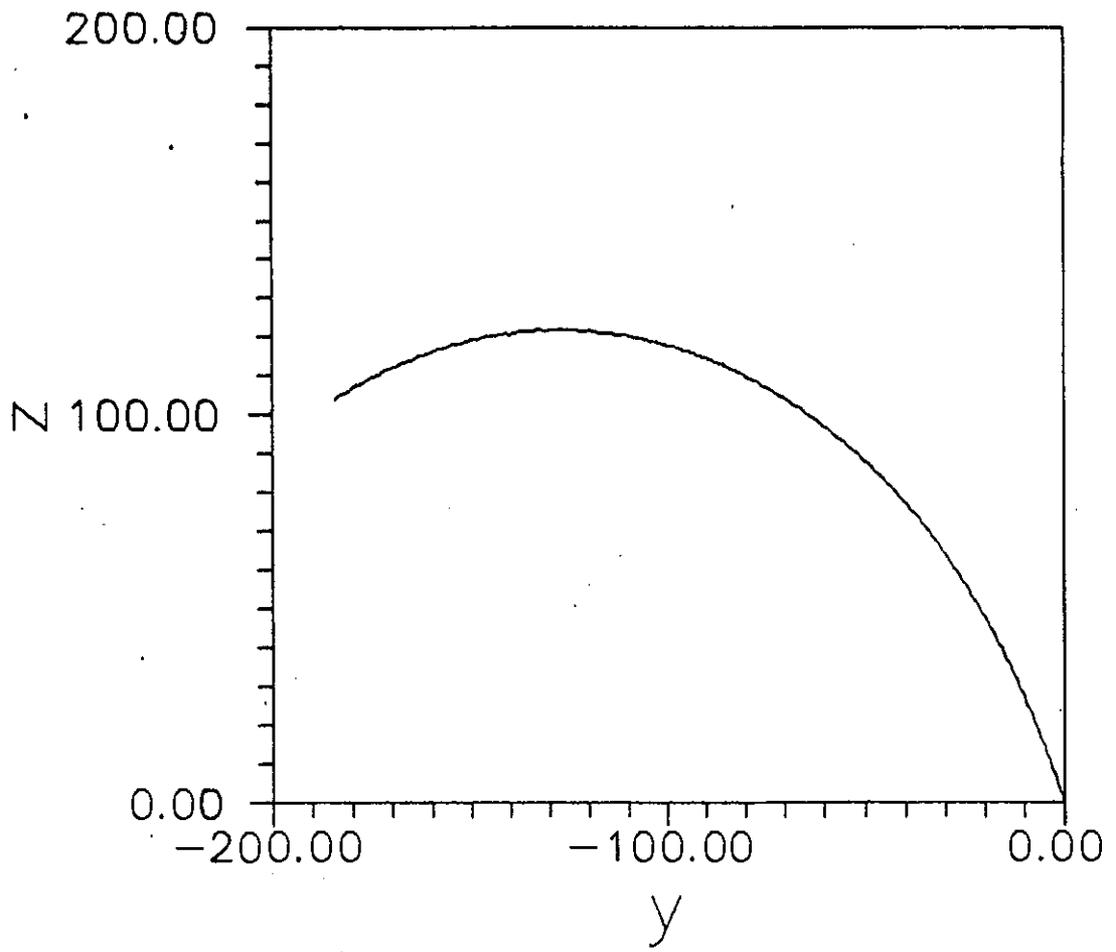


Figura 3.10

o momento magnético seja medido. Como mostram Petermann e seus colaboradores, ajustando-se os valores críticos do campo e da frequência de maneira a ficarem mutuamente perpendiculares obtemos a seguinte fórmula para o momento magnético:

$$m = 8 \pi \eta R^3 \omega / B \quad (3.3.1)$$

Passemos agora à integração numérica das equações do movimento Eqs. (2.2.20) e (2.3.7).

A Fig. (3.11) mostra a trajetória resultante de uma bactéria ideal com $\alpha = 0$ e o restante dos parâmetros com valores idênticos àqueles utilizados na seção 2. A diferença é que agora o campo magnético de 2.5 G gira no plano yz com uma frequência de 20 rads/s. Note que uma vez que $\alpha = 0$ a trajetória deve ser plana de maneira que basta apresentarmos o plano yz . A trajetória assim obtida exhibe um padrão quasi-periódico sendo exatamente periódico caso sejam satisfeitas condições para que a órbita seja fechada. Estas condições podem ser rudemente estabelecidas usando uma analogia do movimento em questão com a teoria do movimento em um campo central conservativo (Arnold, 1987). Podemos mapear este tipo de problema no problema de um corpo na presença de um campo central. Podemos considerar o centro da órbita exibida na Fig. 3.11 como referência e notar que a órbita oscila entre pontos de maior aproximação do centro (pericentro) e de menor aproximação (apocentro) especificados pelos raios orbitais r_{\min} e r_{\max} , respectivamente. Podemos então, em princípio, calcular o ângulo Φ entre r_{\min} e r_{\max} desde que façamos o mapeamento entre os dois sistemas mecânicos corretamente. A condição para que a órbita seja

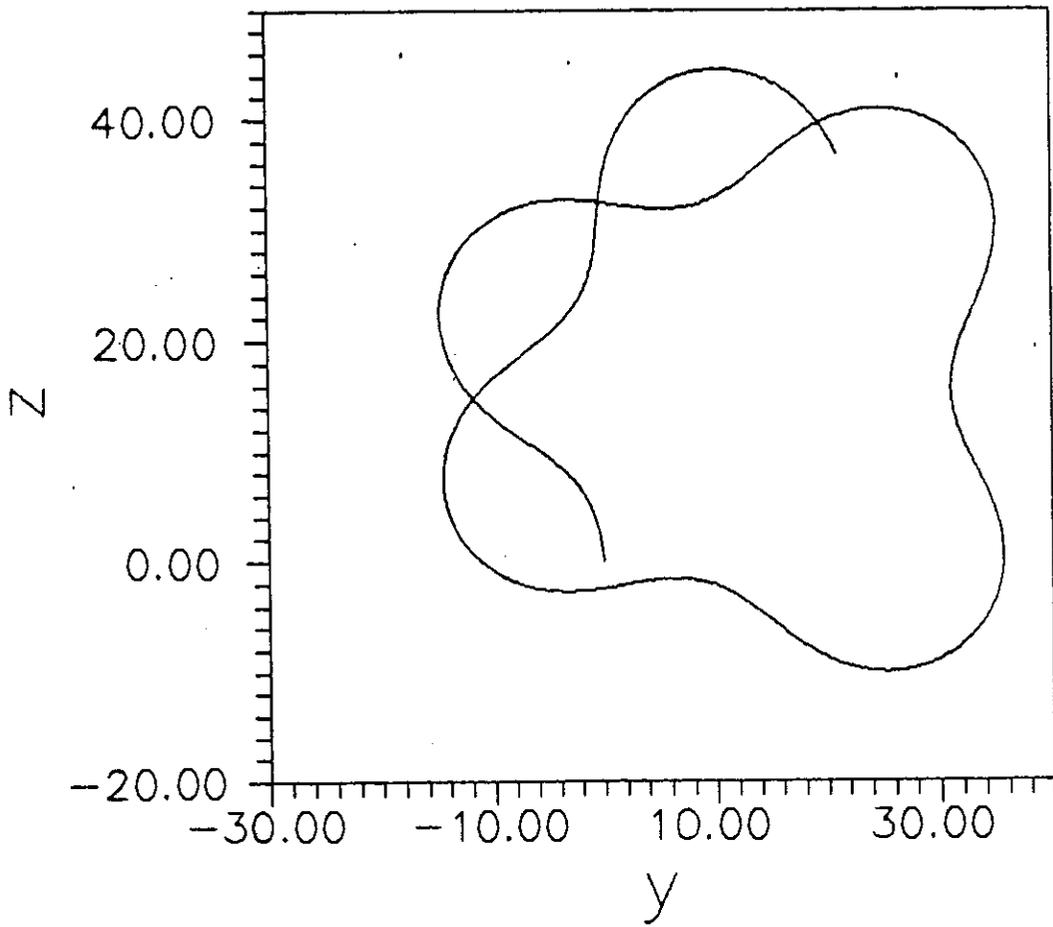


Figura 3.11

fechada é dada por $\Phi = 2 \pi m/n$ onde m e n são inteiros (Arnold, 1987). Note que o fato de termos mapeado o problema de uma bactéria se movimentando em um fluido viscoso, que é um problema que parte de hipóteses não-conservativas (lembre-se: temos força proporcional à velocidade), em um problema conservativo não implica em contradição das hipóteses da teoria. O mapeamento é feito considerando-se apenas o tipo de trajetória que resulta da integração das equações do movimento e concerne somente ao tipo de comportamento da curva. Finalmente, a Fig. 3.12 mostra o comportamento com o tempo do ângulo de Euler θ .

A Fig. 3.13 mostra a trajetória de uma bactéria com os mesmos parâmetros usados anteriormente com a diferença que a frequência do campo rotativo é agora reduzido à metade, ou seja, 10 rad/s. Note que esta trajetória é fechada e circular após um certo tempo limite. A Fig. 3.14 mostra o comportamento de θ em função do tempo. Após aproximadamente 0.4 segs. a curva tem um comportamento linear. A interface entre comportamento linear e o não-linear desta curva indica a transição para a órbita circular e, conseqüentemente, fechada.

Reduzindo mais ainda a frequência do campo rotativo, por exemplo para 5 rad/s, observamos que a trajetória circular é atingida mais rapidamente e o comportamento é altamente regular (Fig. 3.15). A Fig. 3.16 mostra o comportamento de θ em função do tempo que é muito semelhante àquele exibido na Fig. 3.14.

As trajetórias circulares obtidas nas Figs. 3.13 e 3.15 estão associadas à porção linear dos gráficos de $\theta \times t$ respectivos. As tangentes das partes lineares dos gráficos nas Figs. 3.14 e 3.16 fornecem as frequências dos movimentos circulares uniforme

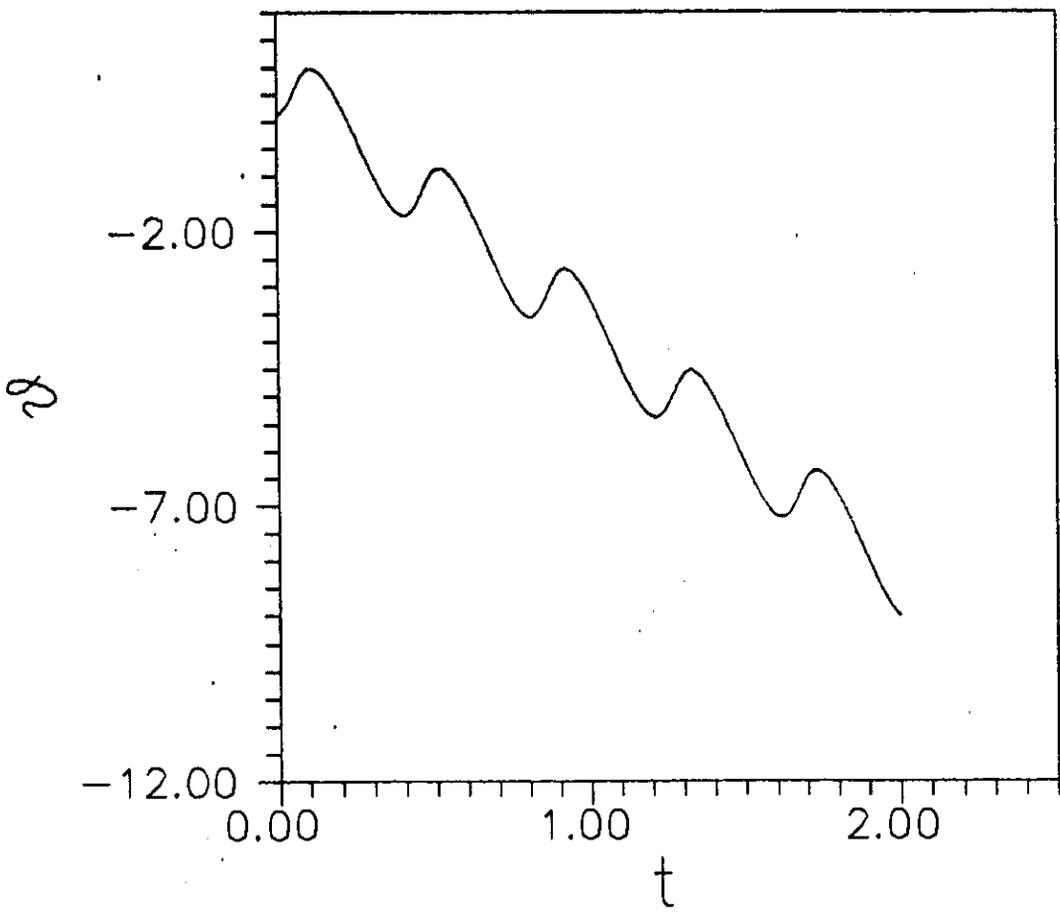


Figura 3.12

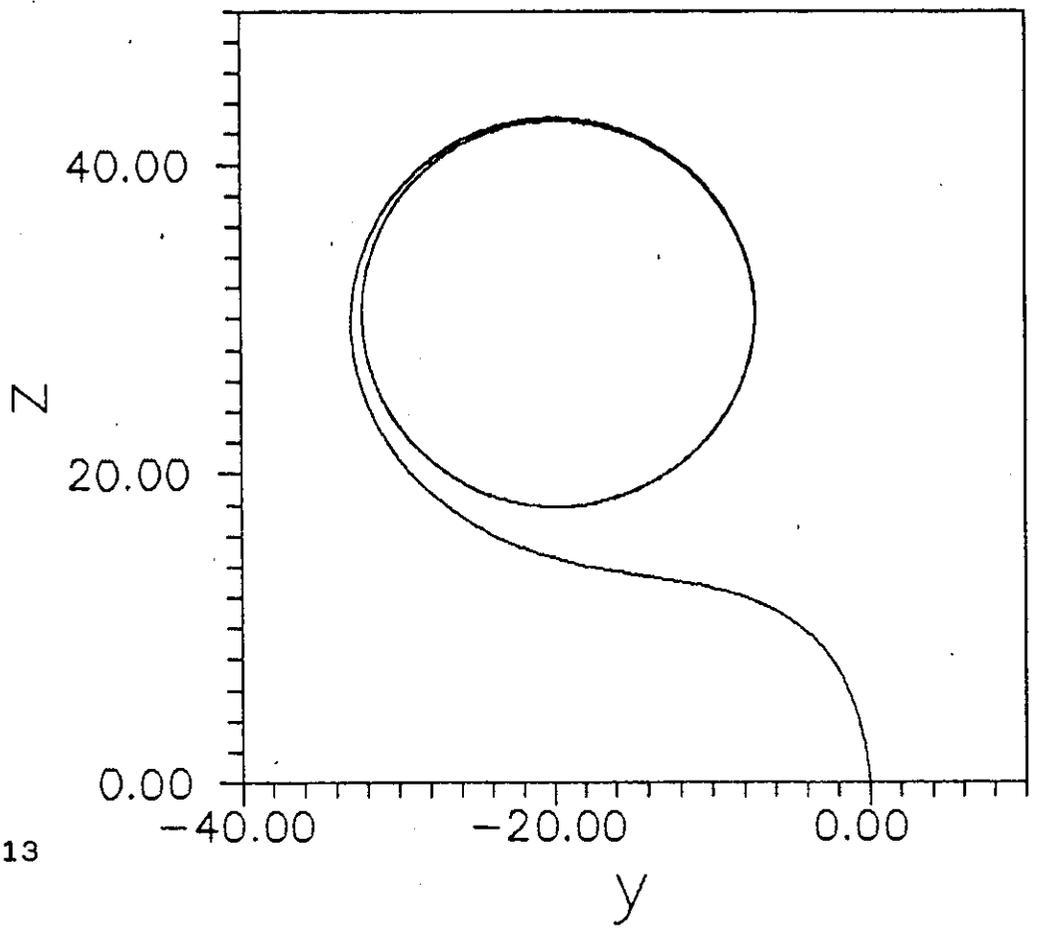


Figura 3.13

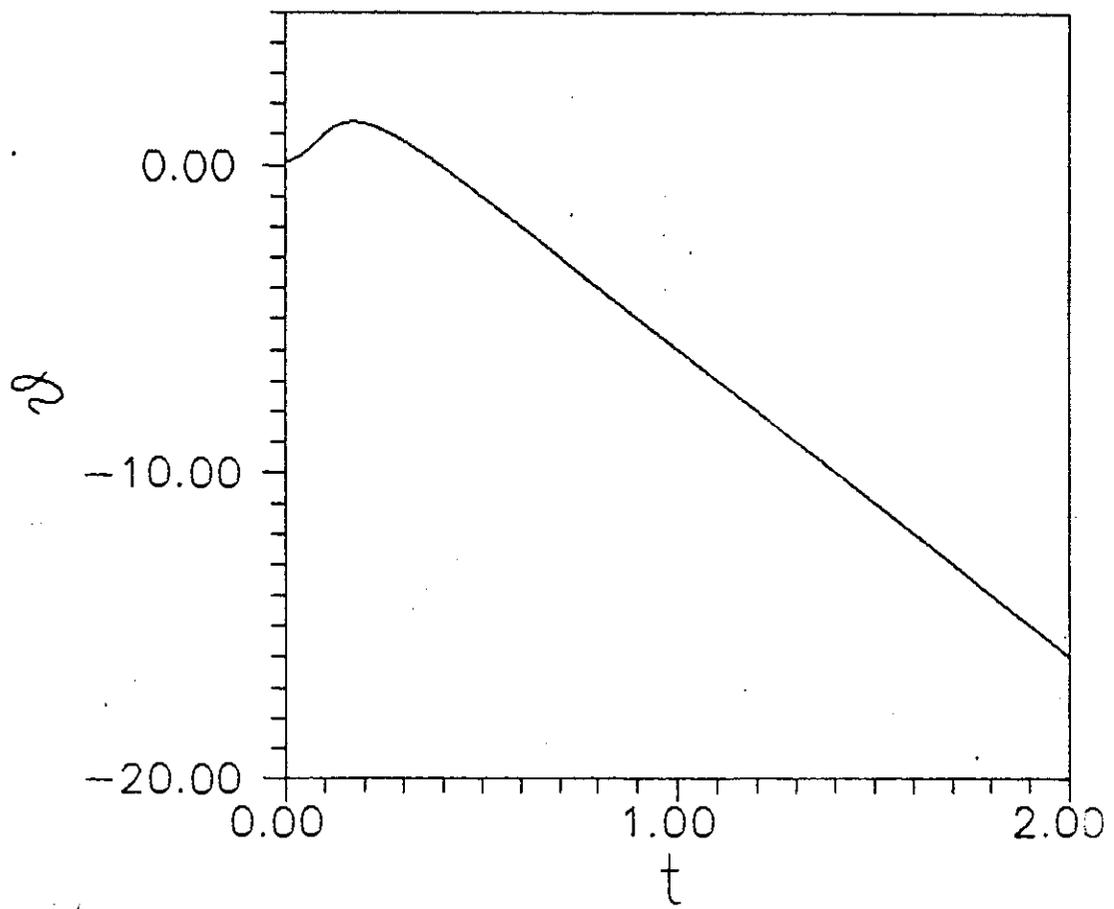


Figura 3.14

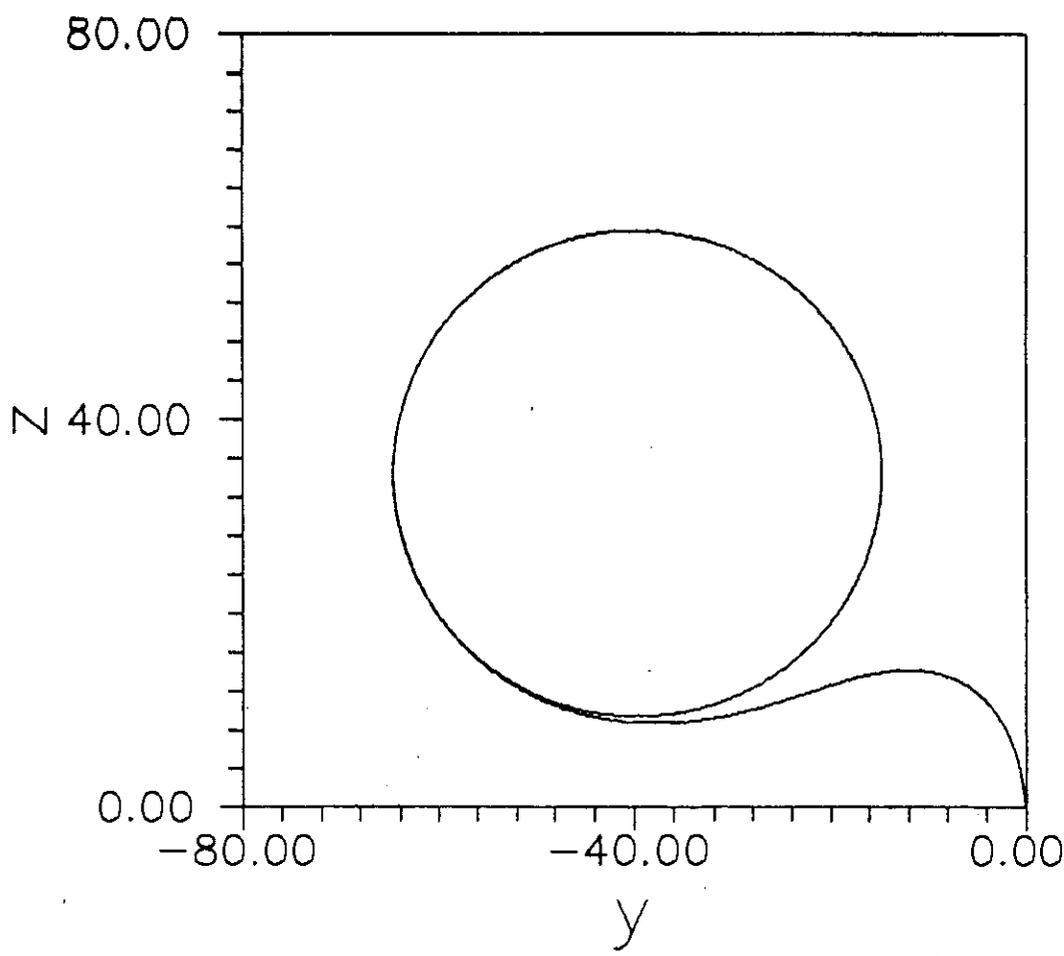


Figura 3.15

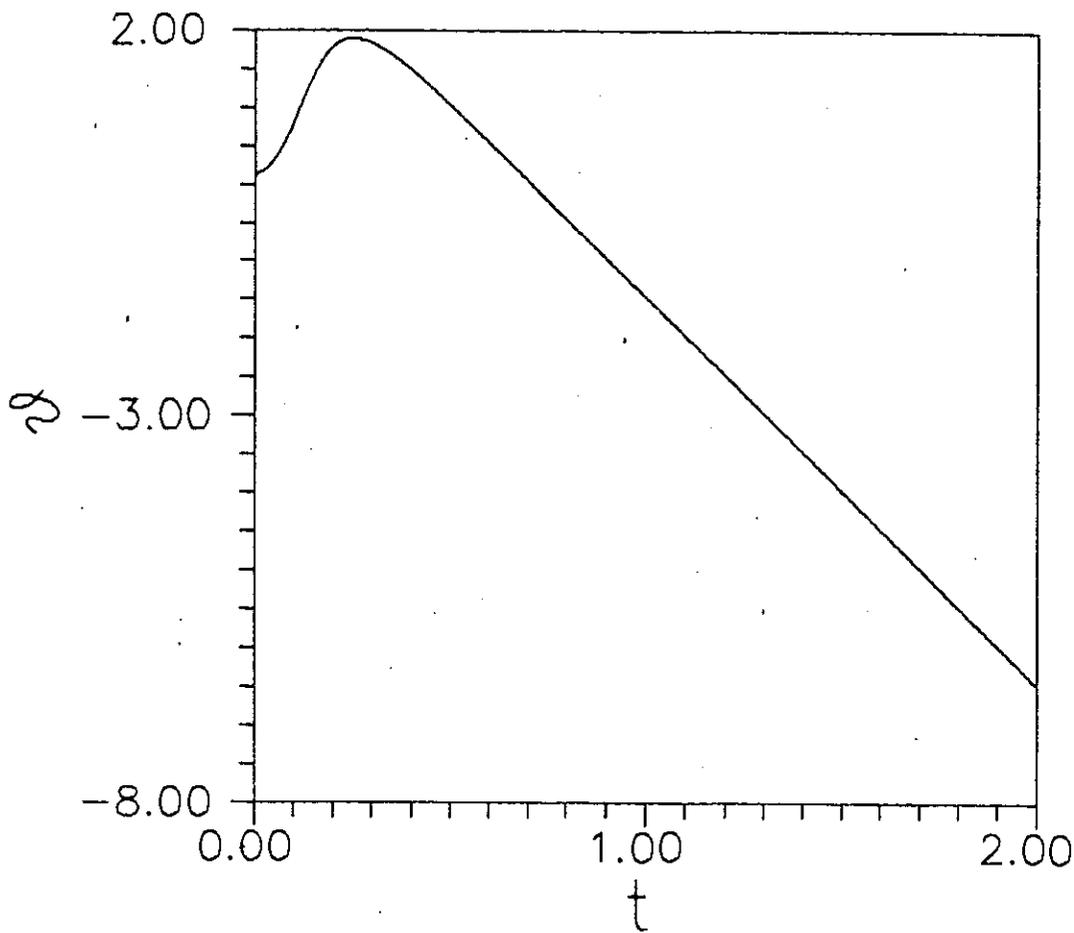


Figura 3.16

exibidos nas Figs. 3.13 e 3.15. Denotando esta frequência por ω_c , temos $\omega_c \approx 10.7$ rad/s para a trajetória da Fig. 3.13 enquanto que para a trajetória da Fig. 3.15 temos $\omega_c \approx 5.6$ rad/s. Estas frequências praticamente coincidem com as respectivas frequências de campo rotativo de cada trajetória. Isto significa que no regime que estamos discutindo, o momento magnético torna-se praticamente alinhado com o campo rotativo após um certo tempo limite, t_{lim} , de modo que este praticamente roda em sincronia com o campo. Este tipo de regime só acontece se a frequência do campo rotativo for da mesma ordem ou menor que a frequência β associada à amplitude do torque magnético.

4) Resultados numéricos para o campo oscilante.

Consideremos primeiramente um regime de campo oscilante onde a frequência do mesmo é ligeiramente maior do que a frequência angular β . Sendo $\beta = 12.67$ rad/s, vejamos como se comporta uma bactéria magnetotáctica para frequência de campo oscilante $\nu = 15$ rad/s. Quando $\alpha = 0$ rad/s a trajetória se dá no plano yz e é mostrada na Fig. 3.17. Note que apesar de termos $\alpha = 0$ rad/s a trajetória exhibe um leve padrão oscilatório. A Fig. 3.18 mostra o comportamento do ângulo de Euler θ em função do tempo. Usando o valor medido de α , isto é, $\alpha = 133.64$ rad/s, obtemos a trajetória mostrada nas Figs. 3.19a, b e c. A Fig. 3.20 mostra o comportamento de θ em função do tempo associado às Figs. 3.19.

Considerando agora uma frequência de campo oscilante $\nu = 5$ rad/s com $\alpha = 0$ rad/s, obtemos a trajetória no plano yz mostrada

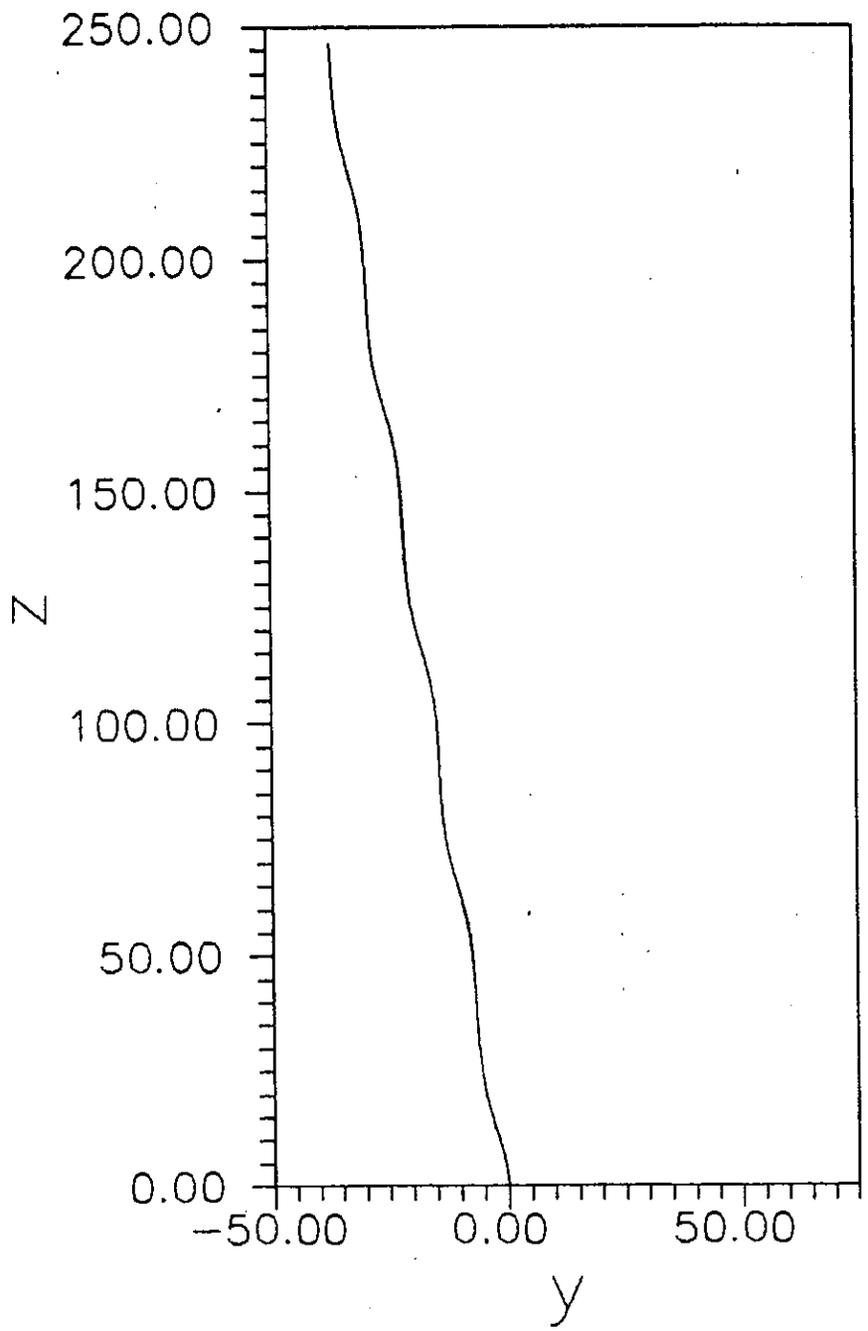


Figura 3.17

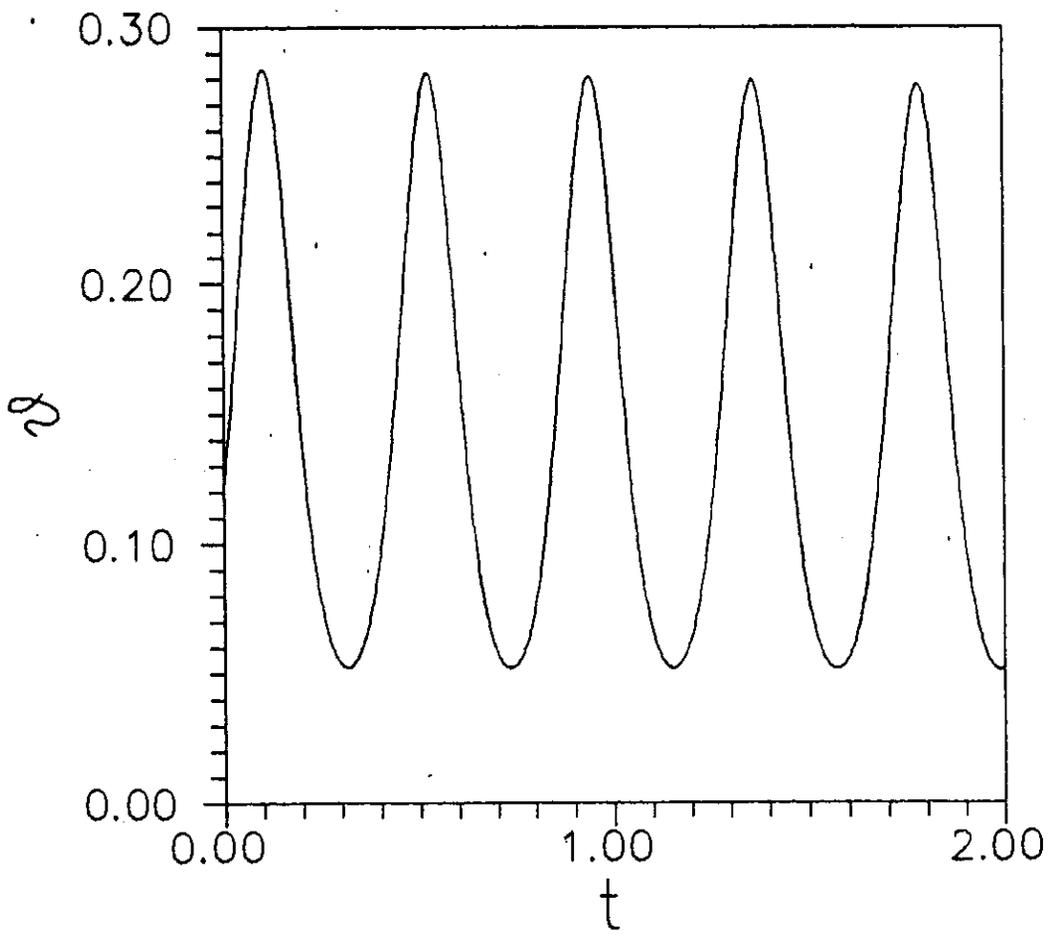


Figura 3.18

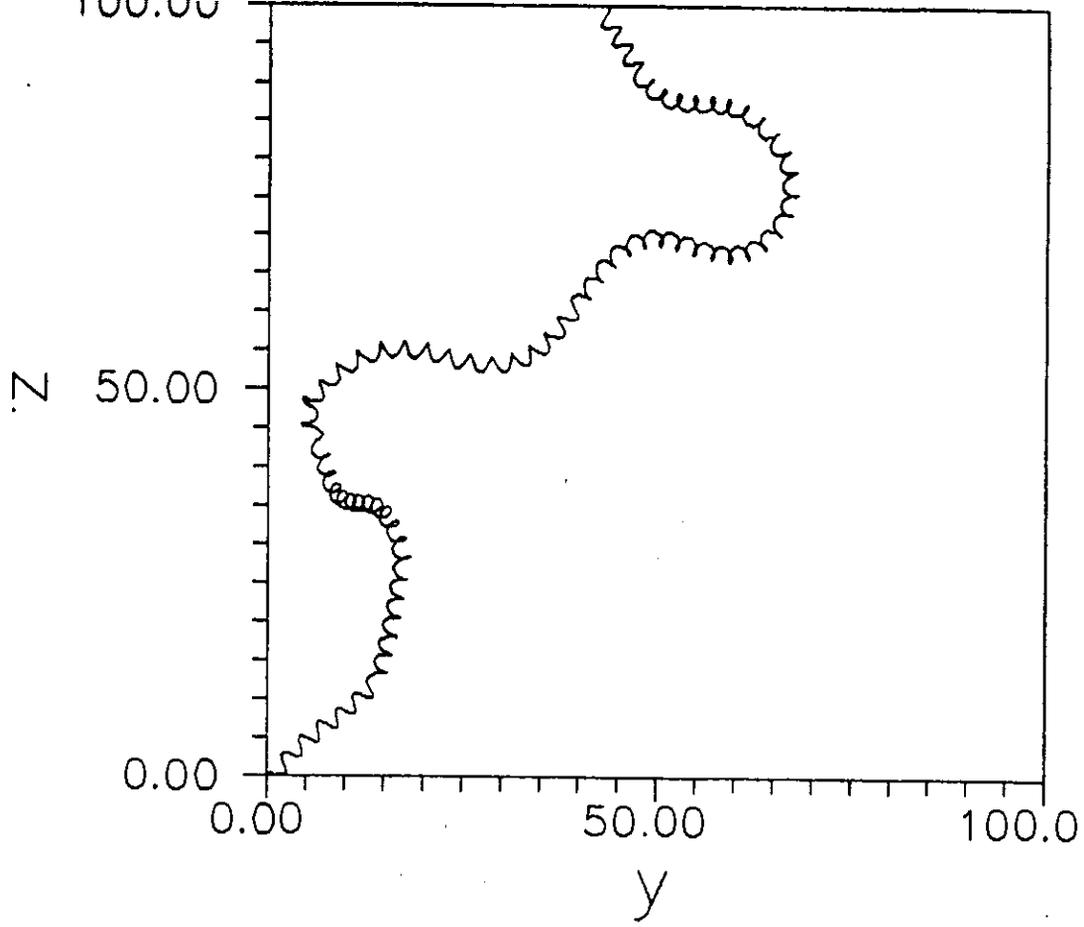


Figura 3.19a

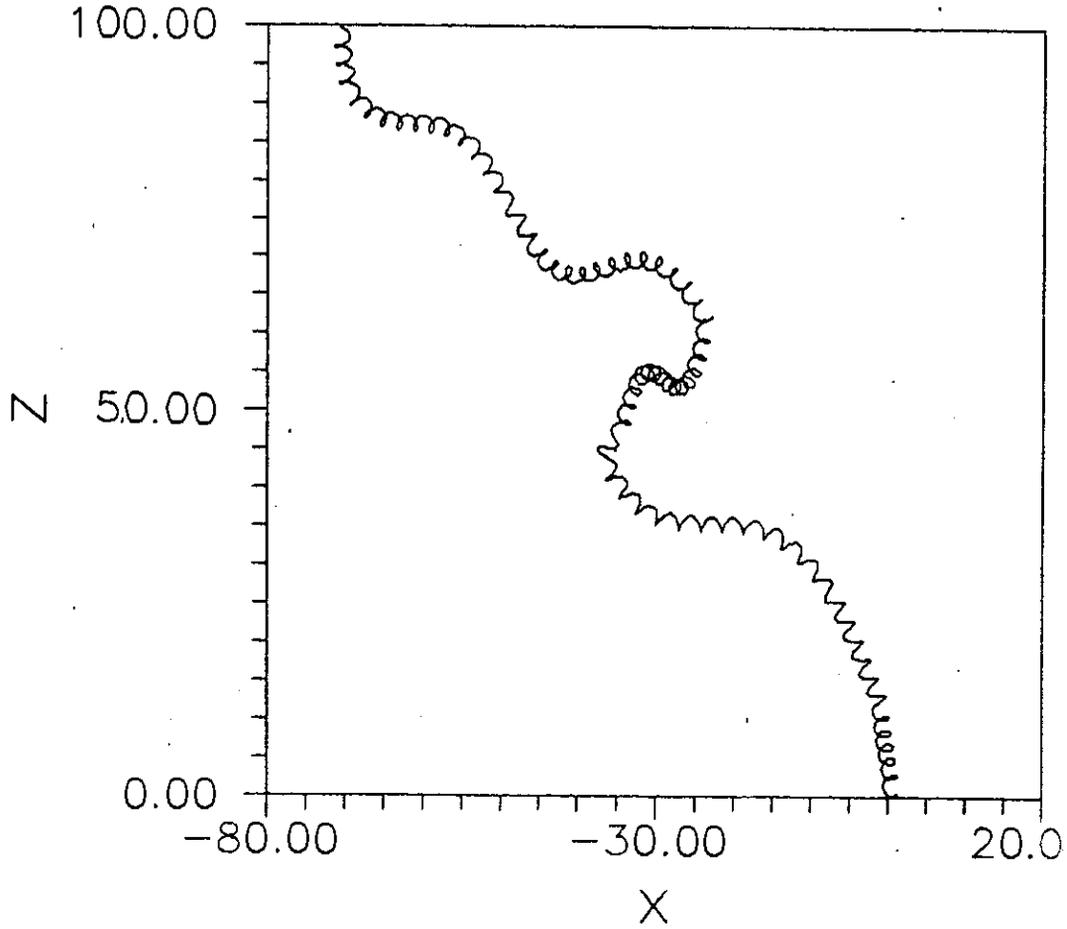


Figura 3.19b

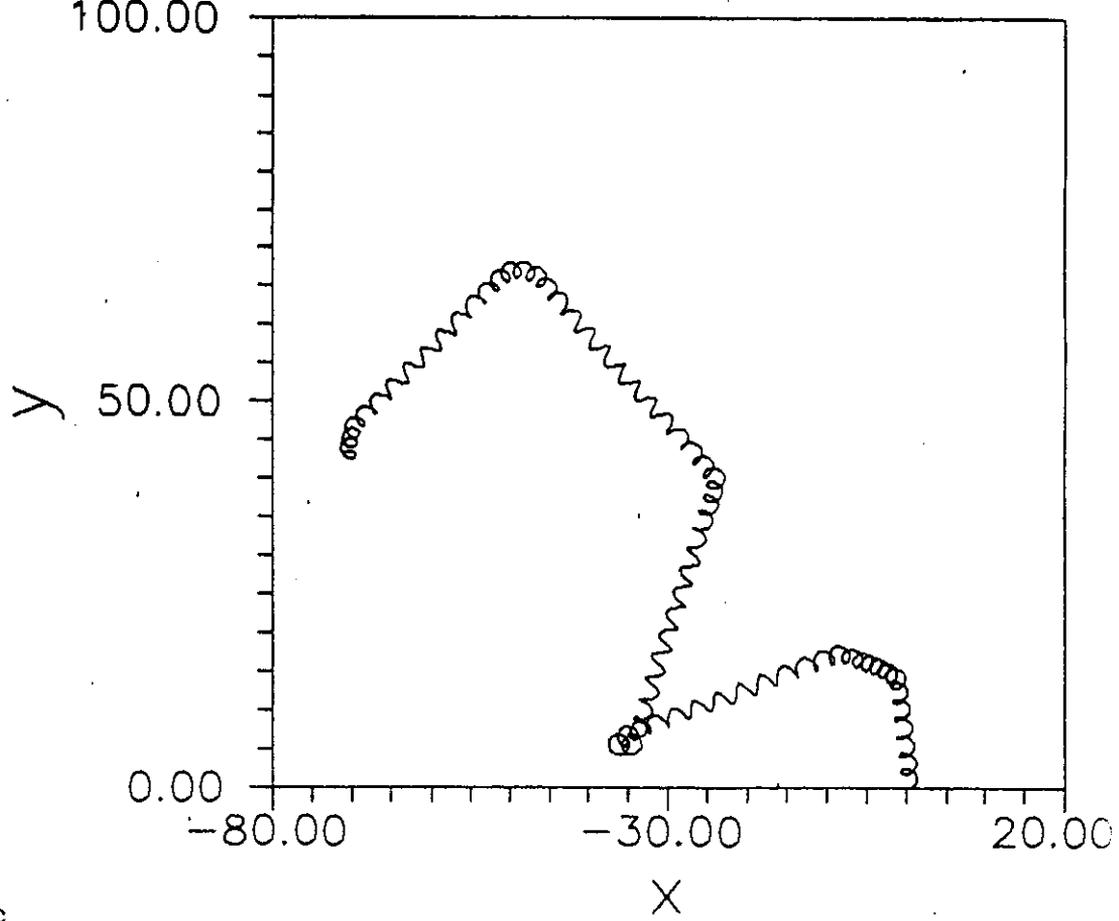


Figura 3.19c

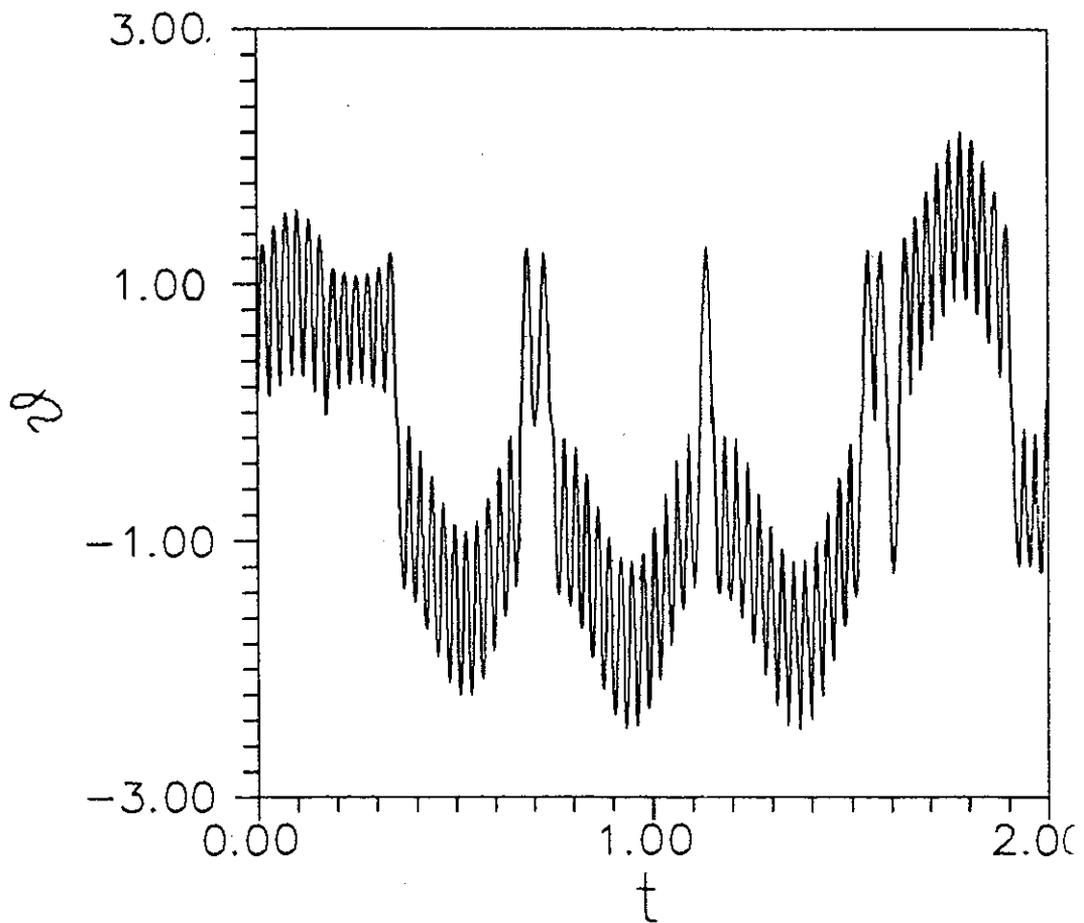


Figura 3.20

na Fig. 3.21. Note que para este valor da frequência ν a bactéria começa a executar uma volta em U mas na metade do caminho o campo já se encontra completamente invertido e ela começa a migrar na direção oposta. Este tipo de comportamento ocorre periodicamente como mostra a figura. Este resultado é coerente uma vez que $1/\nu = 0.2$ s é justamente metade do tempo de volta em U. A Fig. 3.22 mostra o comportamento de θ em função do tempo para este caso. Para $\alpha = 133.4$ rad/s obtemos a trajetória mostrada nas Figs. 3.23a, b e c. A Fig. 3.24 mostra o comportamento de θ em função do tempo.

Quando a frequência do campo oscilante é $\nu = 2.5$ rad/s com $\alpha = 0$ rad/s, a trajetória plana obtida é a da Fig. 3.25. Nesse caso a bactéria quase chega a executar uma volta em U quando, devido à oscilação do campo, passa a migrar em direção oposta. Note que agora temos $1/\nu = 0.4$ s que é justamente o tempo de volta em U indicando que faltou pouco para que o alinhamento total com a direção de oscilação do campo se concretizasse. A Fig. 3.26 mostra o comportamento de θ em função do tempo. O comportamento associado com $\alpha = 133.64$ rad/s é mostrado nas Figs. 3.27a, b, c e 3.28.

Finalmente consideremos uma situação em que o colapso na solução de C. Bean ocorre. Este é justamente o caso quando $\nu = 1$ rad/s com $\alpha = 0$ rad/s. Note que $1/\nu = 1$ s que é mais do que o dobro do tempo de volta em U. A Fig. 3.29 mostra a trajetória enquanto que a Fig. 3.30 mostra o comportamento de θ em função do tempo. As curvas mostradas nessas figuras correspondem justamente àquelas obtidas na integração numérica do modelo de C. Bean. Contudo, quando $\alpha = 133.64$ rad/s, que é o valor medido de α , não reproduzimos exatamente a trajetória mostrada na Fig. 3.5. A Fig.

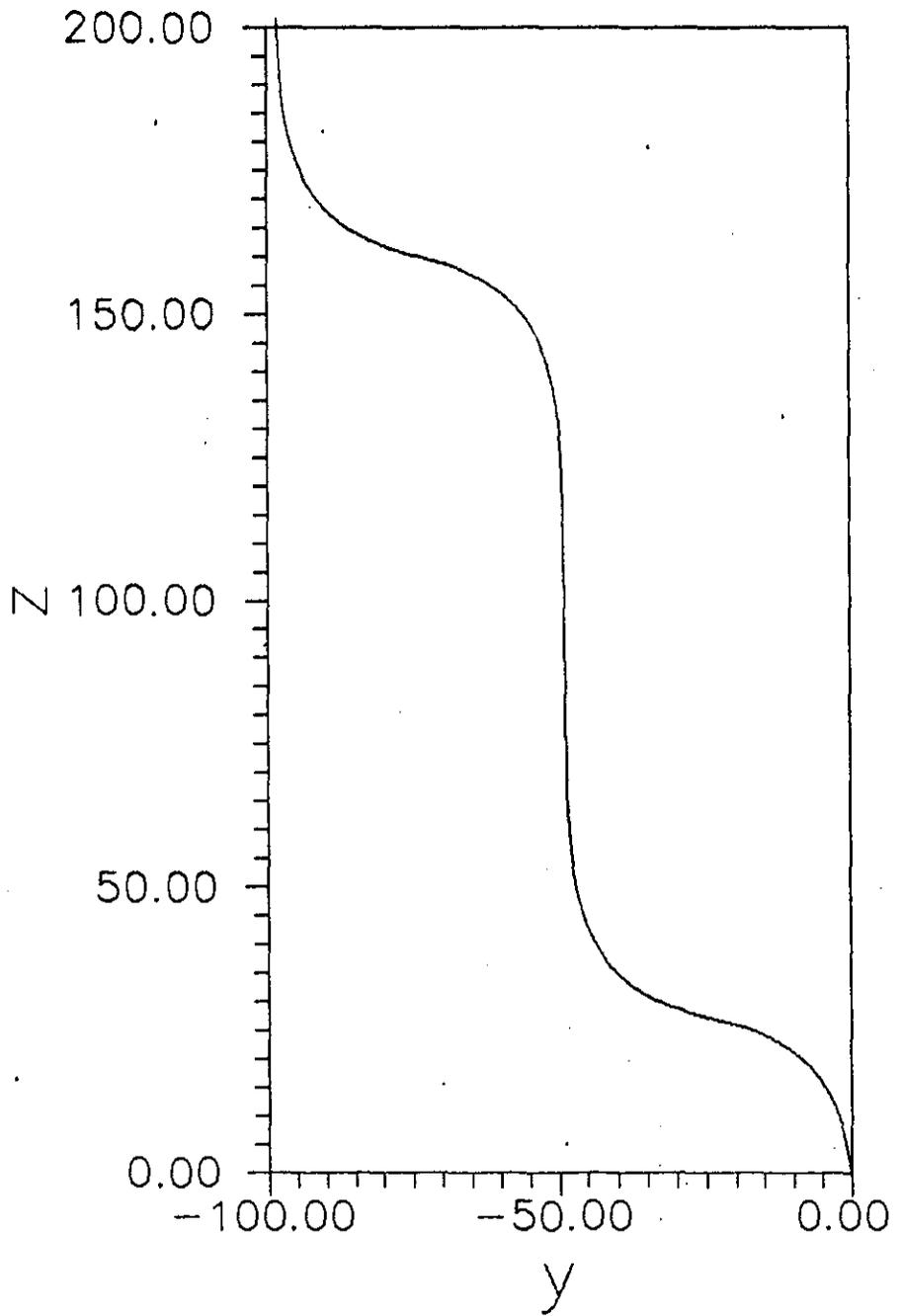


Figura 3.21

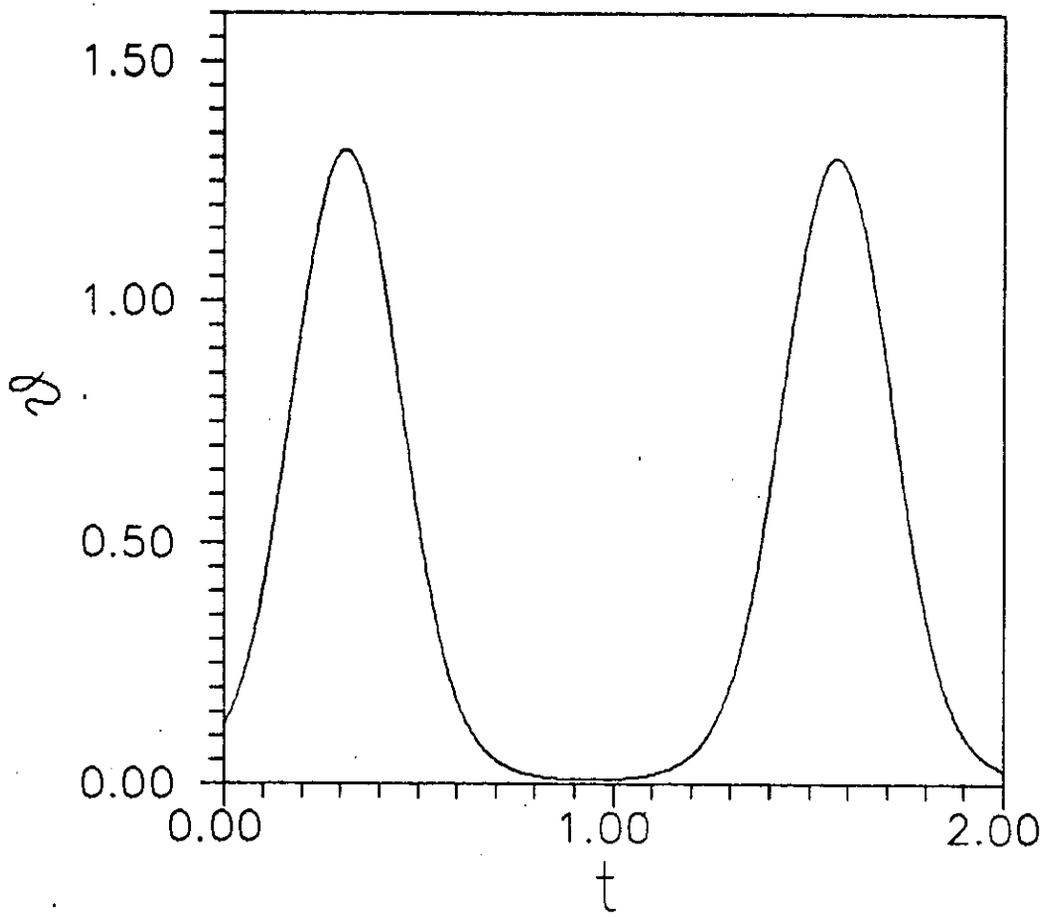


Figura 3.22

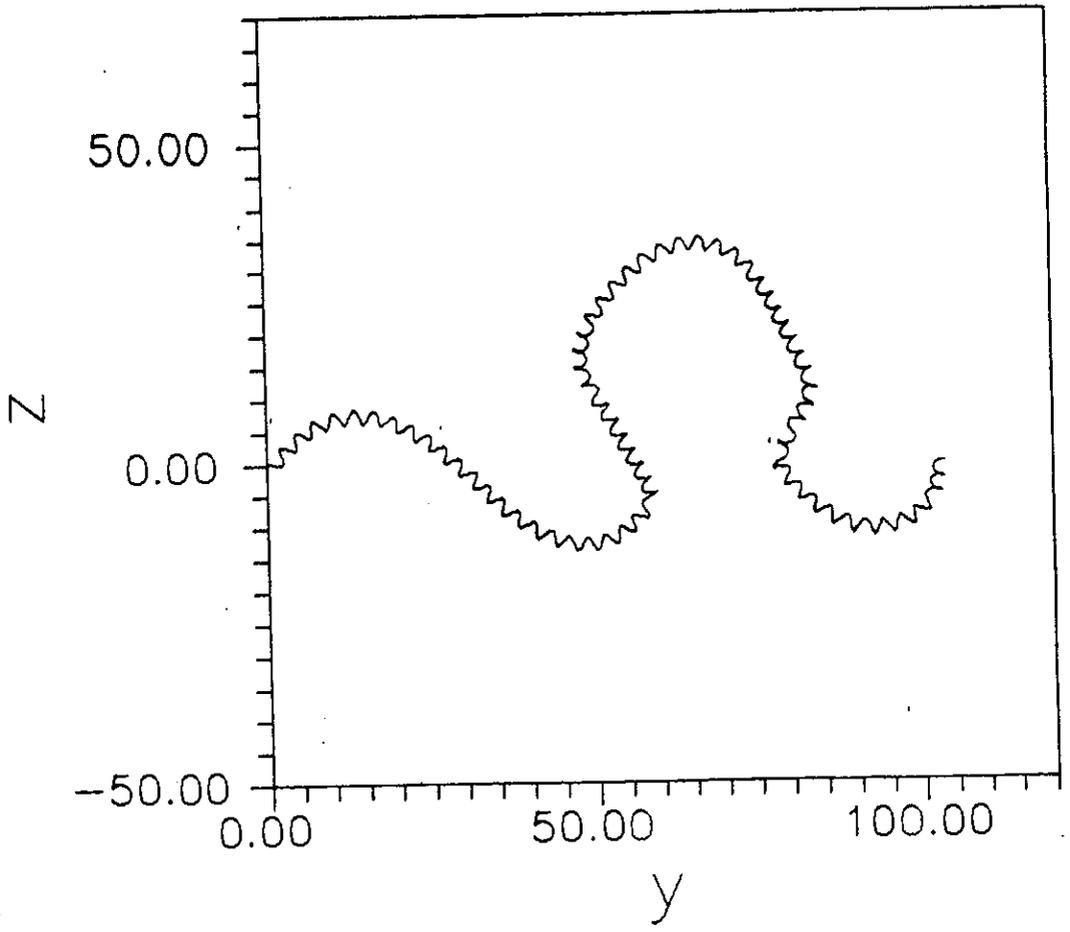


Figura 3.23a

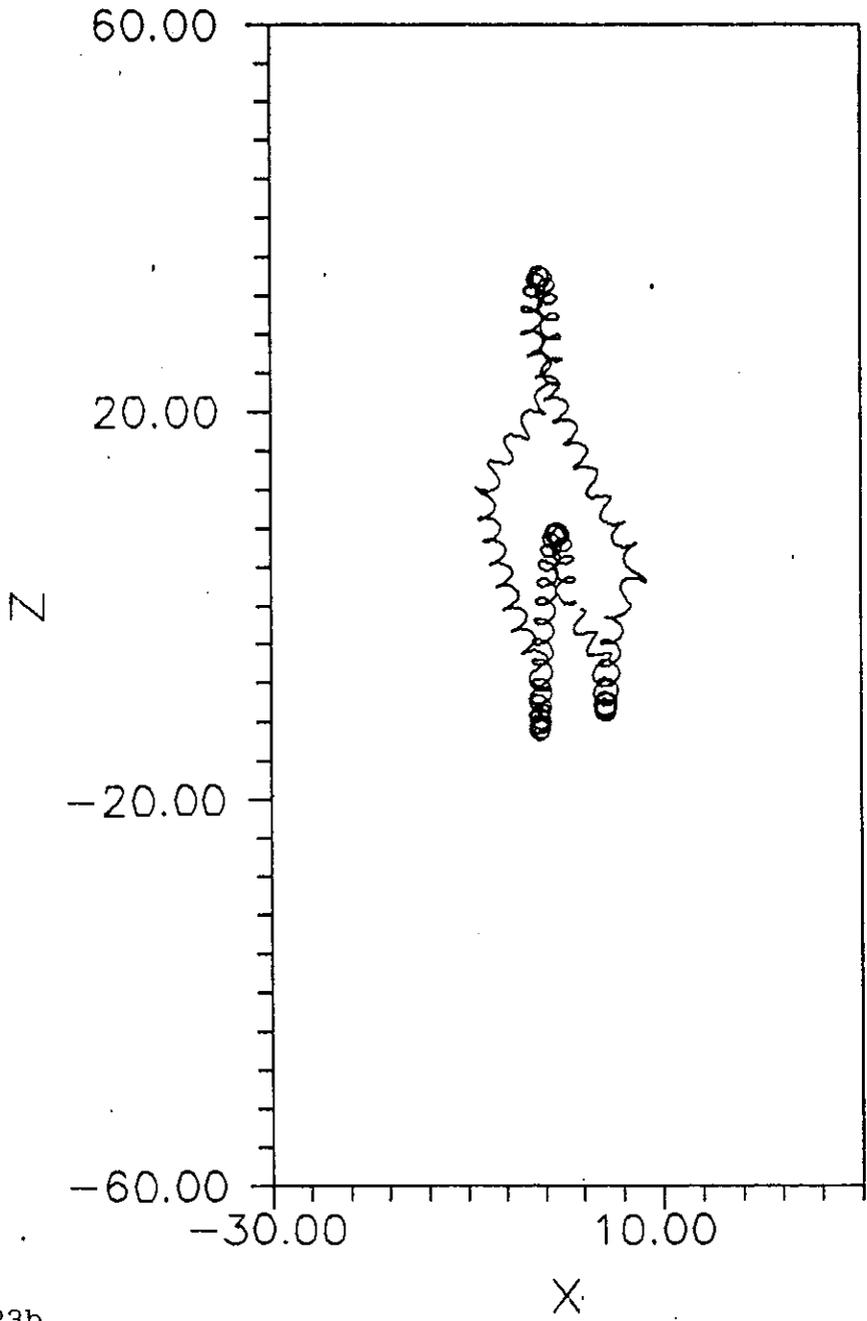


Figura 3.23b

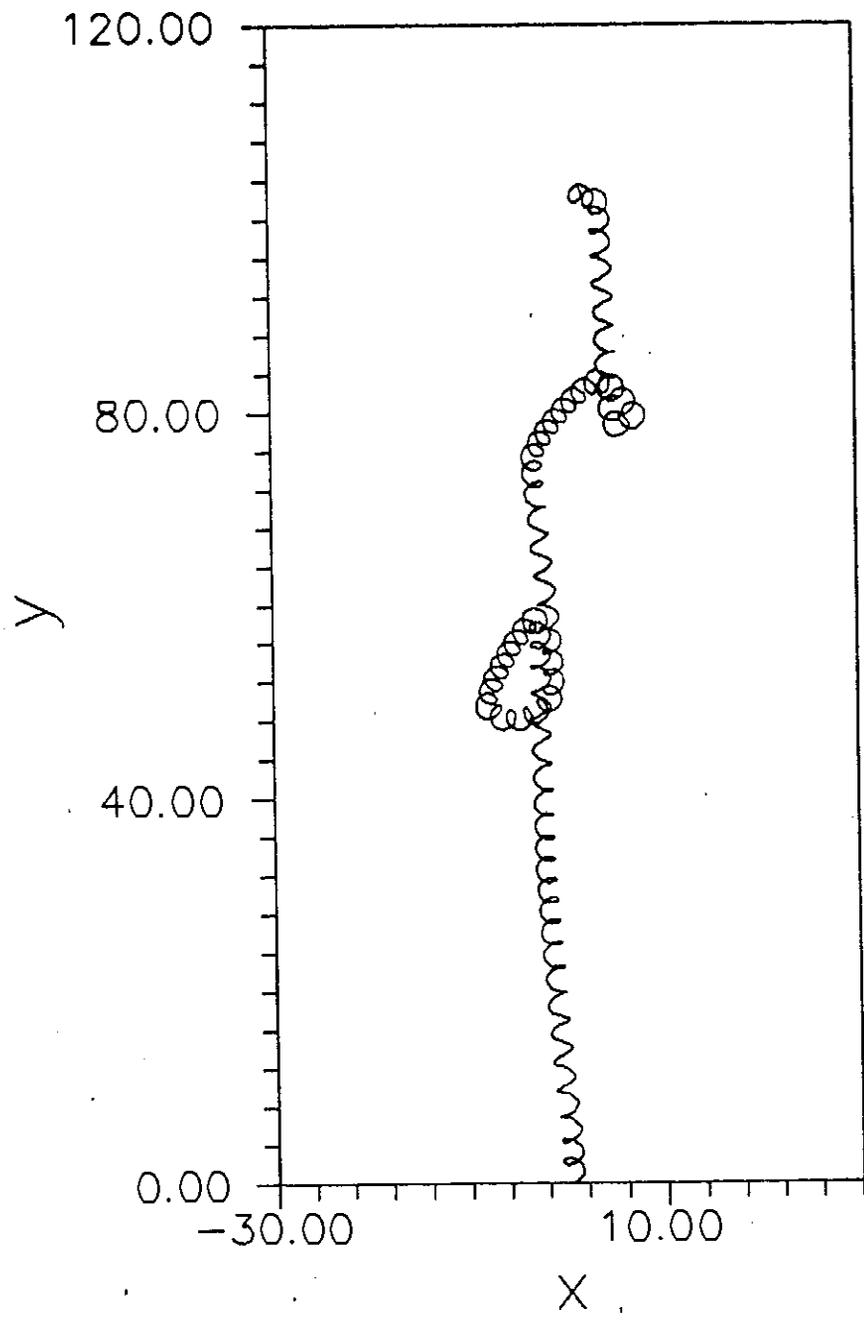


Figura 3.23c

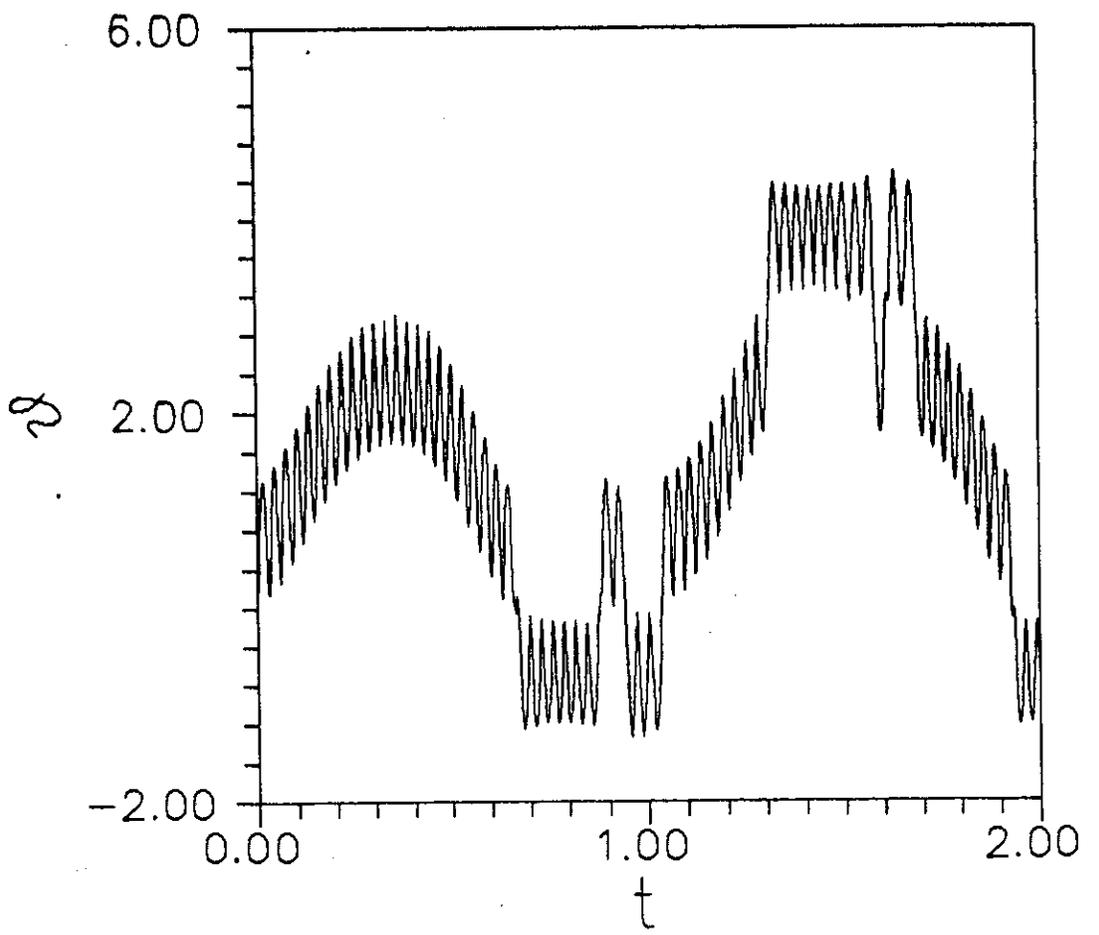


Figura 3.24

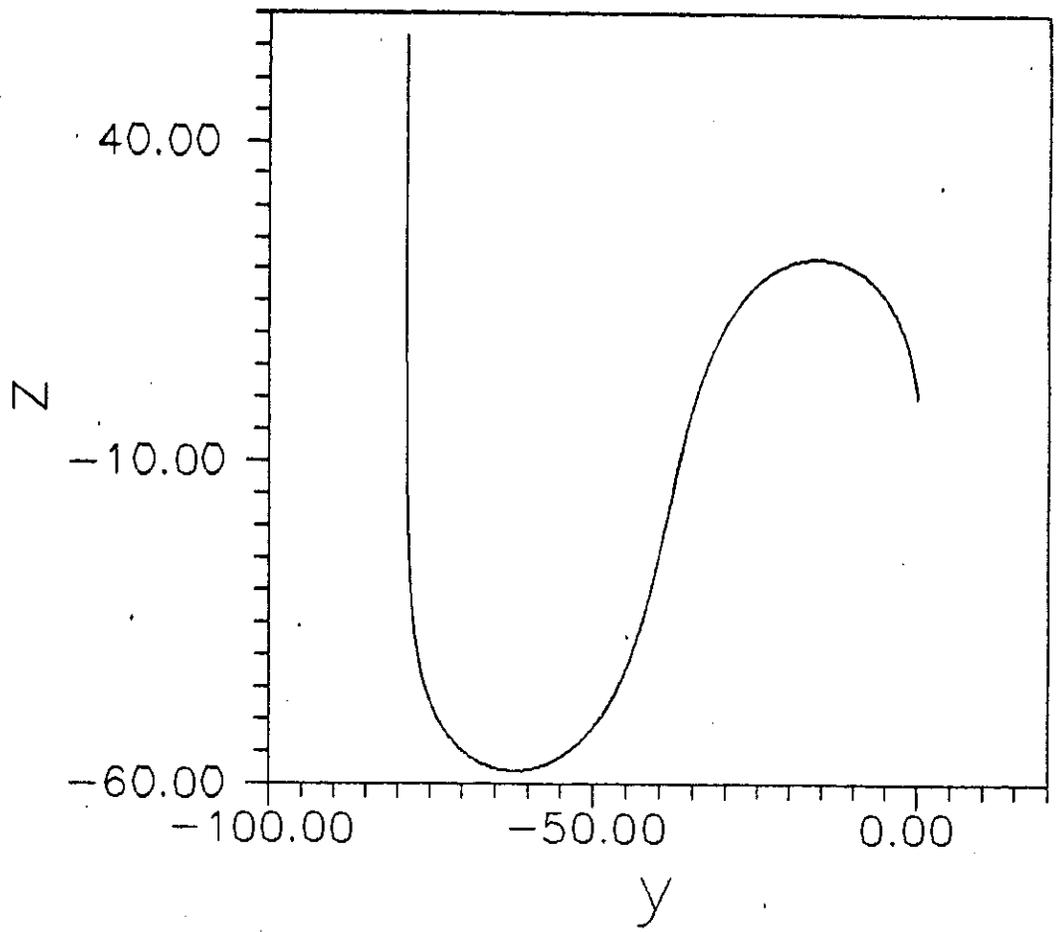


Figura 3.25

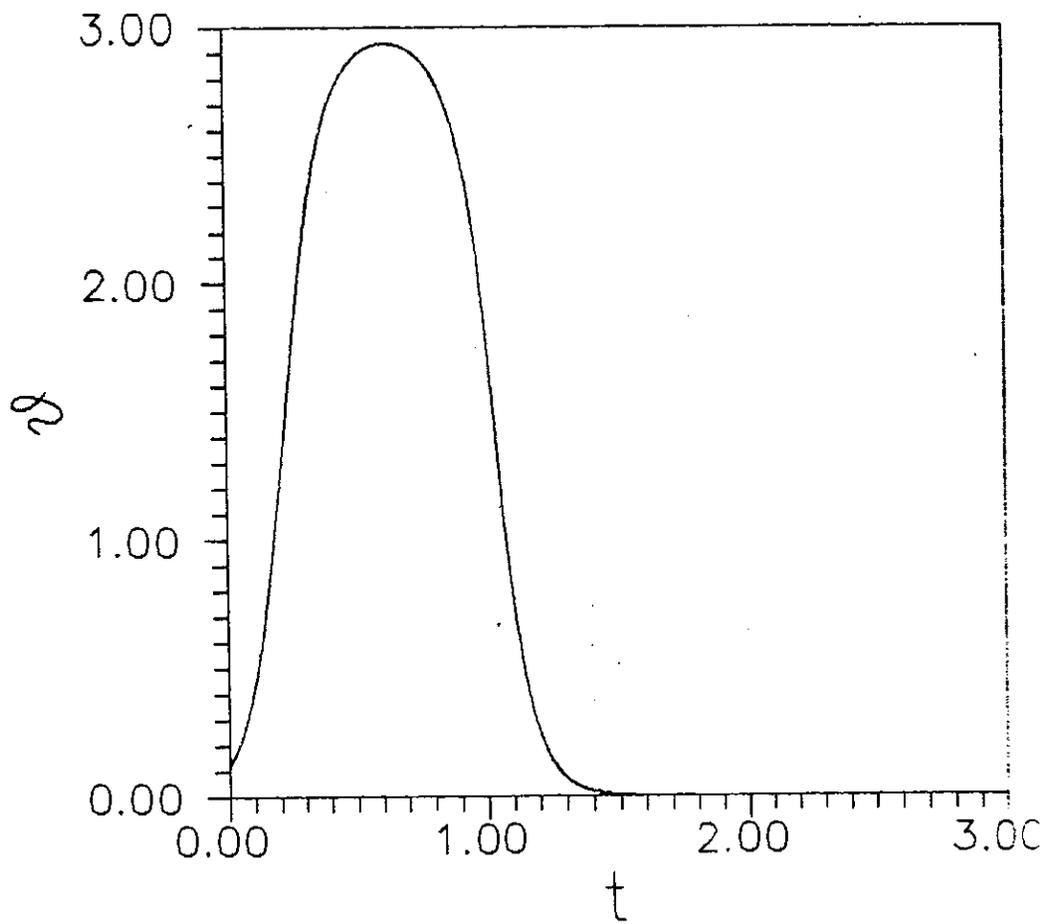


Figura 3.26

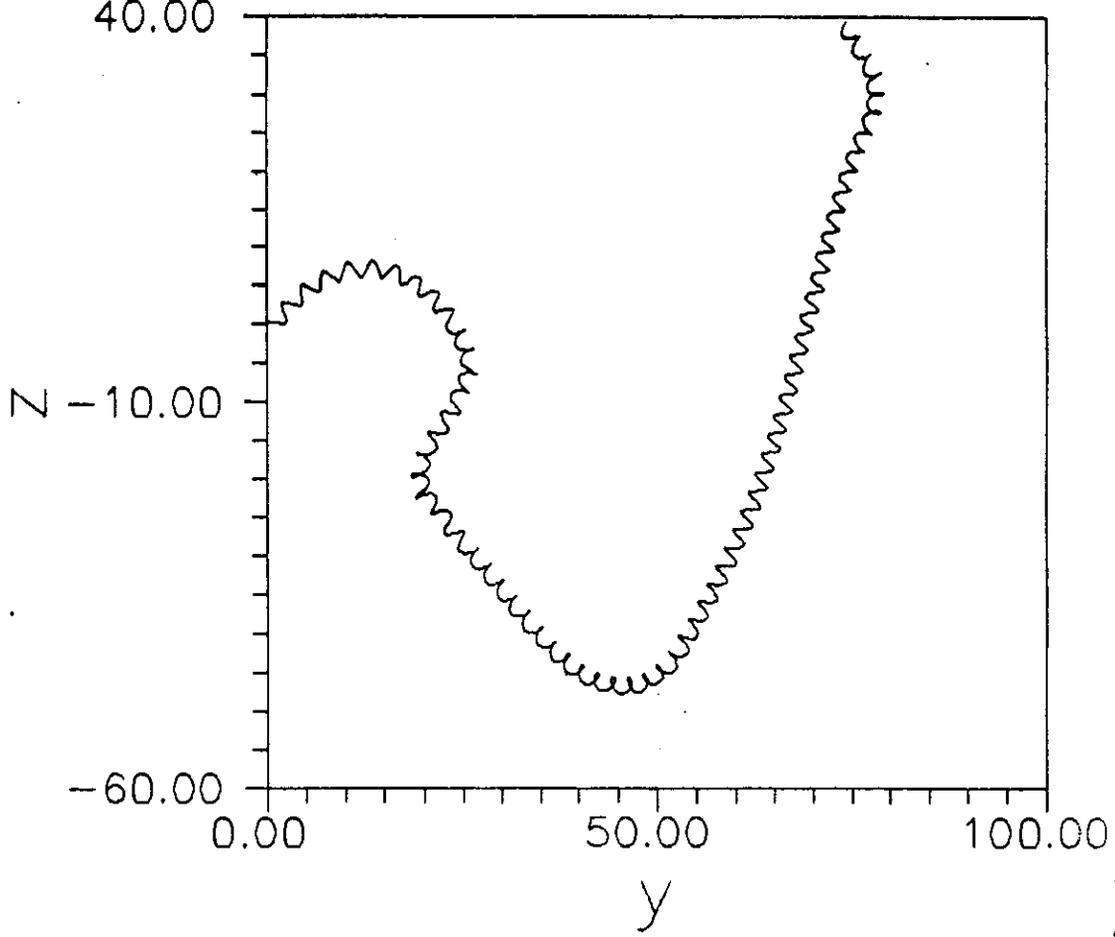


Figura 3.27a

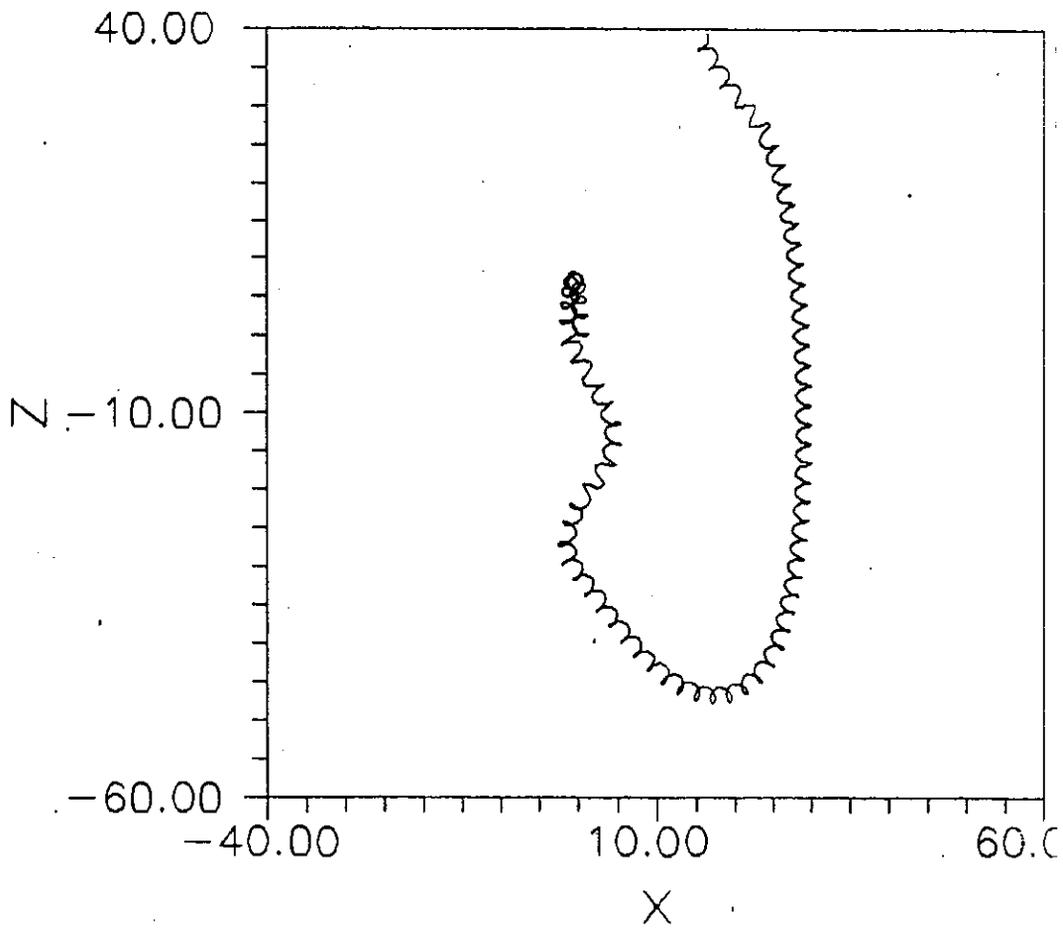


Figura 3.27b

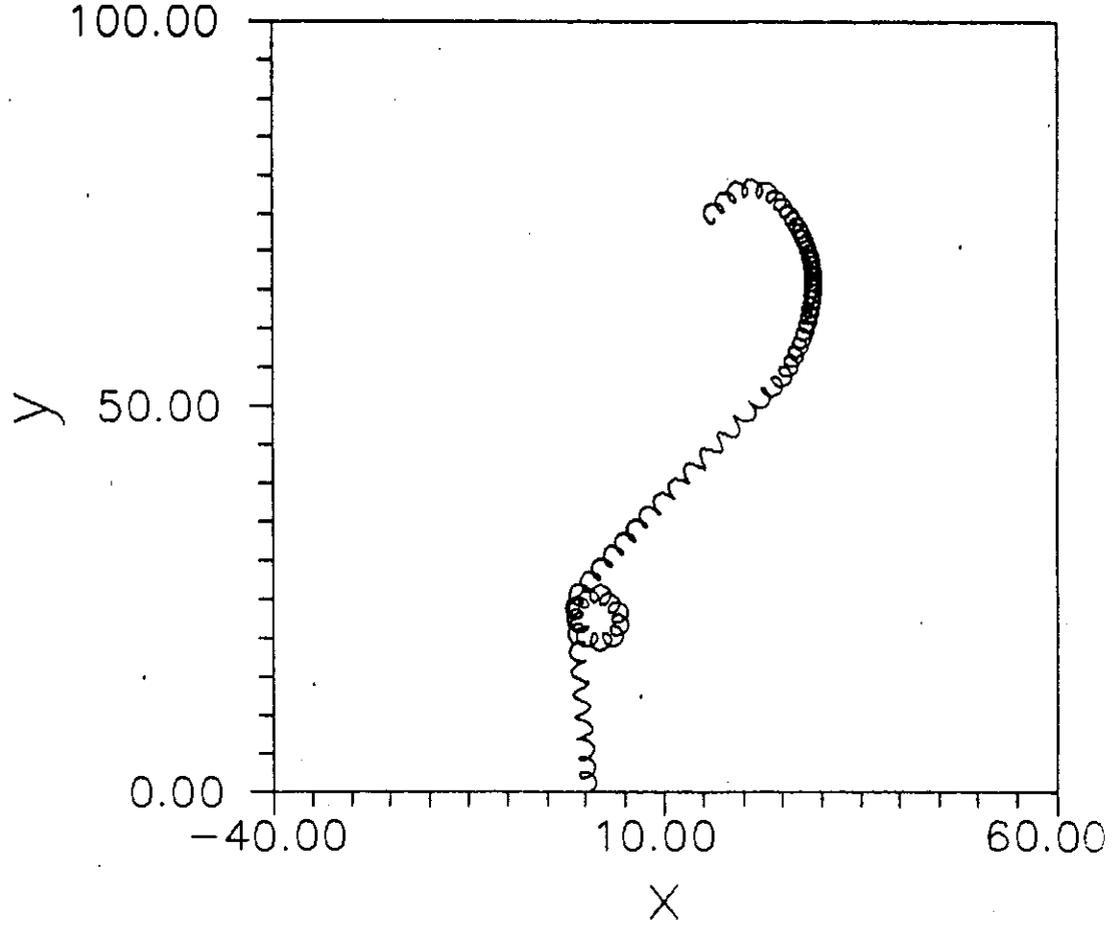


Figura 3.27c

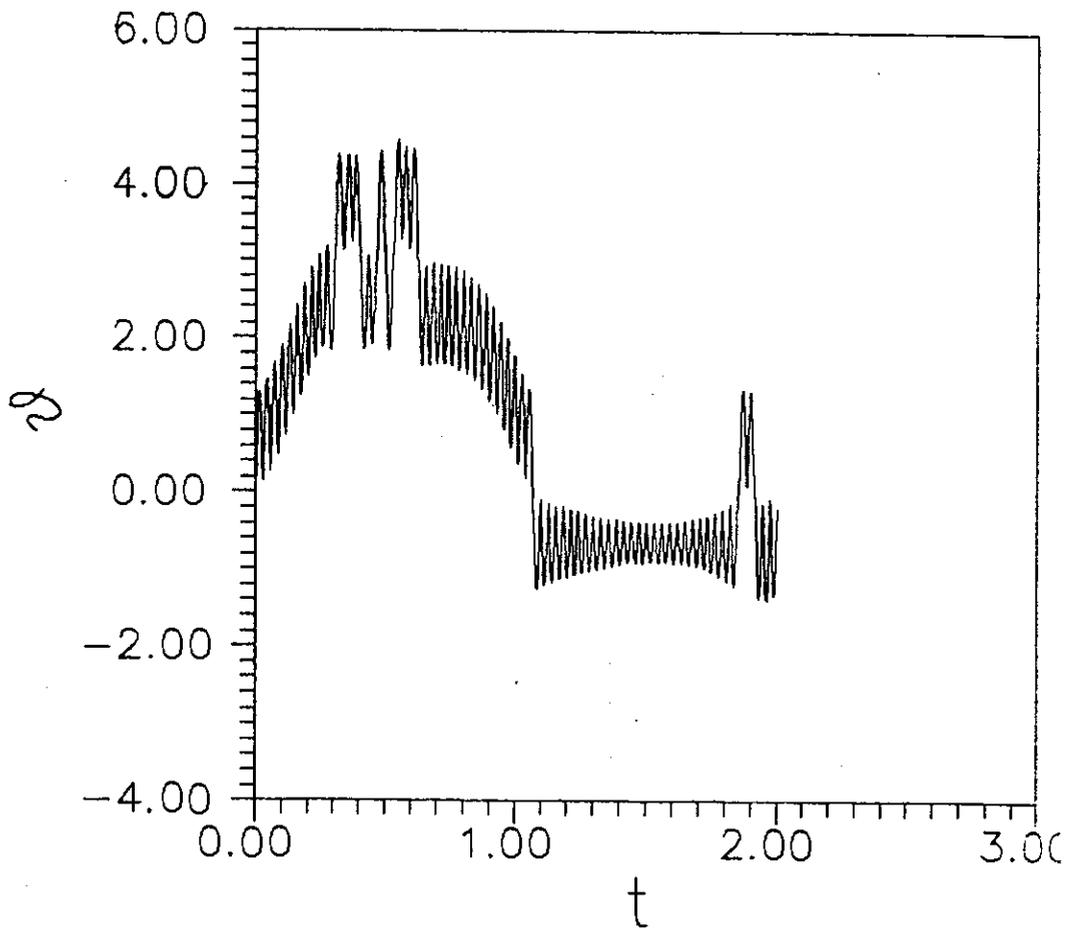


Figura 3.28

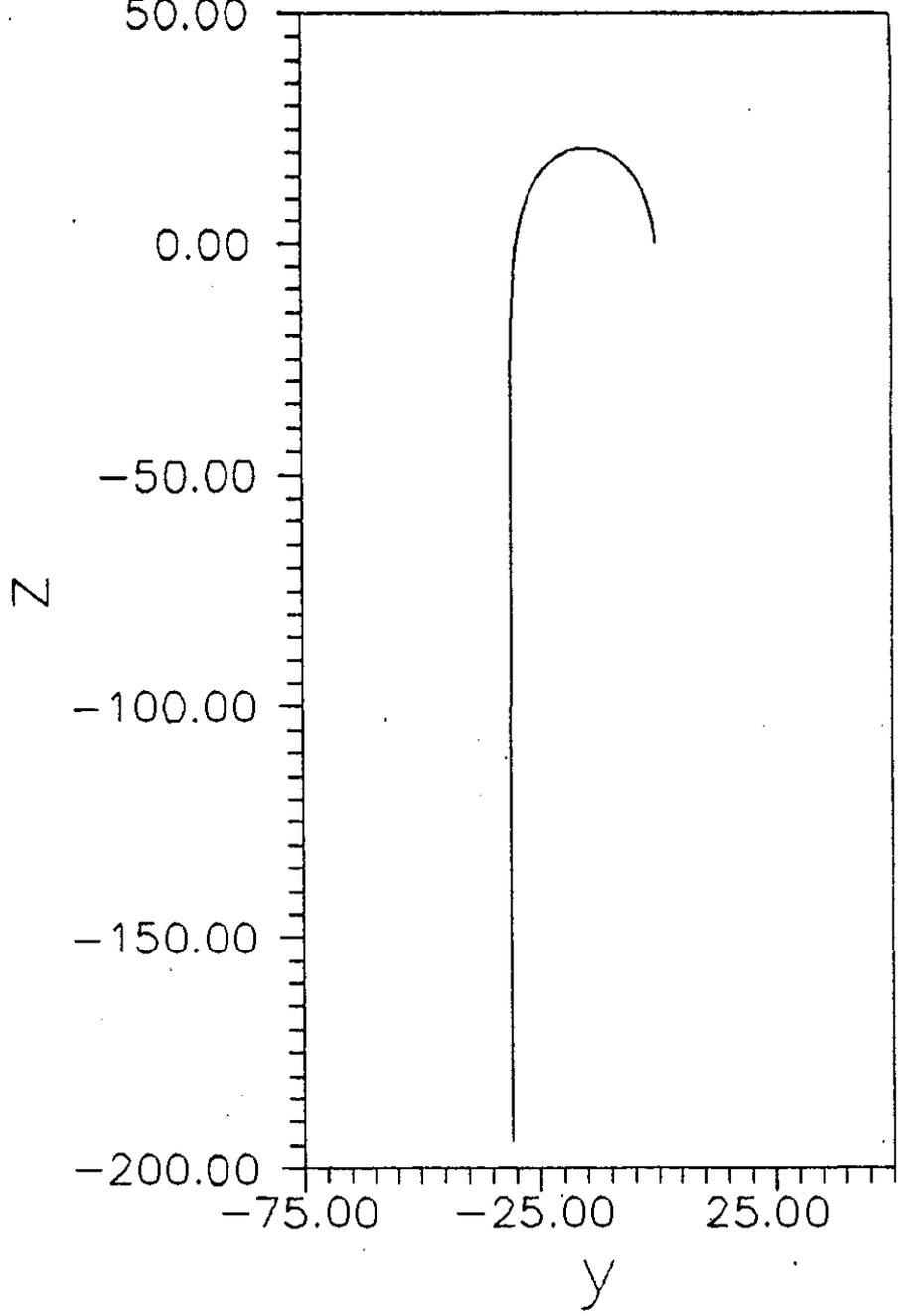


Figura 3.29

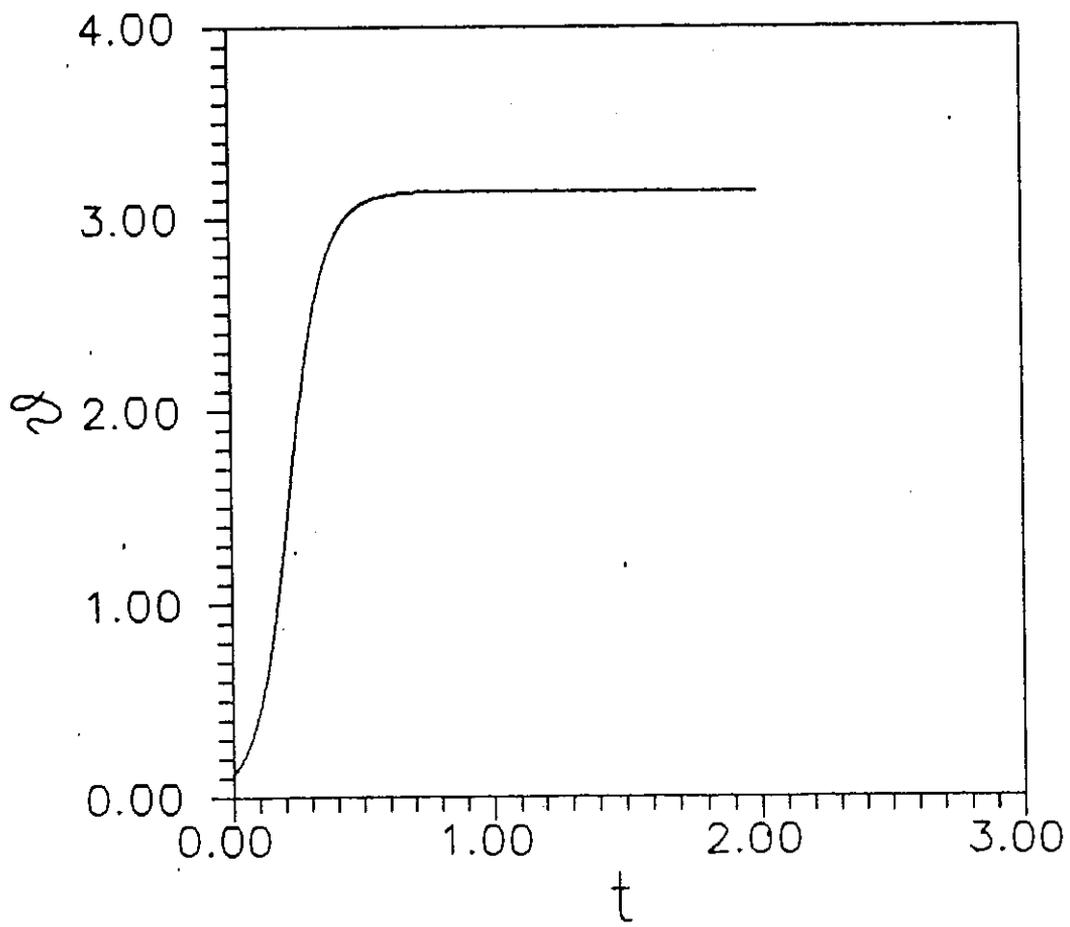


Figura 3.30

3.31 mostra a projeção nos planos yz , xz e xy da trajetória tridimensional. A Fig. 3.32 mostra o comportamento de θ em função do tempo. Note que para $t \approx 1/\nu = 1$ s, começa a ocorrer uma forte modulação oscilatória da trajetória. O colapso na solução de C. Bean foi previsto no capítulo 2.

Vamos explorar agora o que ocorre no limite oposto, isto é, vejamos como se comporta uma bactéria magnetotáctica em regimes em que $\nu \gg \beta$. Os casos de interesse são aqueles em que $\alpha \neq 0$ rad/s. A Fig. 3.33 mostra a projeção nos planos yz , xz e xy da trajetória tridimensional obtida quando $\alpha = 133.64$ rad/s e $\nu = 50.69$ rad/s. A Fig. 3.34 mostra as projeções da trajetória para $\nu = 100$ rad/s. As trajetórias mostradas nas Figs. 3.33-34 são muito parecidas com a trajetória obtida para o movimento no campo geomagnético local, Fig. 3.9. Note que a forma das trajetórias obtidas são incrivelmente semelhantes à forma da trajetória exibida na Fig. 3.9. A diferença deve-se quase que exclusivamente a fatores de escala. Isto sugere que a menos de fatores escala, podemos possivelmente ajustar os parâmetros a fim de obtermos uma trajetória com uma forma praticamente idêntica à forma da trajetória da Fig. 3.9. Assim, pode ser possível utilizar o campo oscilante em laboratório para simular o efeito de um campo geomagnético local ou até mesmo compensá-lo em média junto com outros campos residuais. Tal procedimento experimental pode ser de grande valor pois a observação de microorganismos magnetotáticos no campo geomagnético local apresenta sérias dificuldades experimentais.

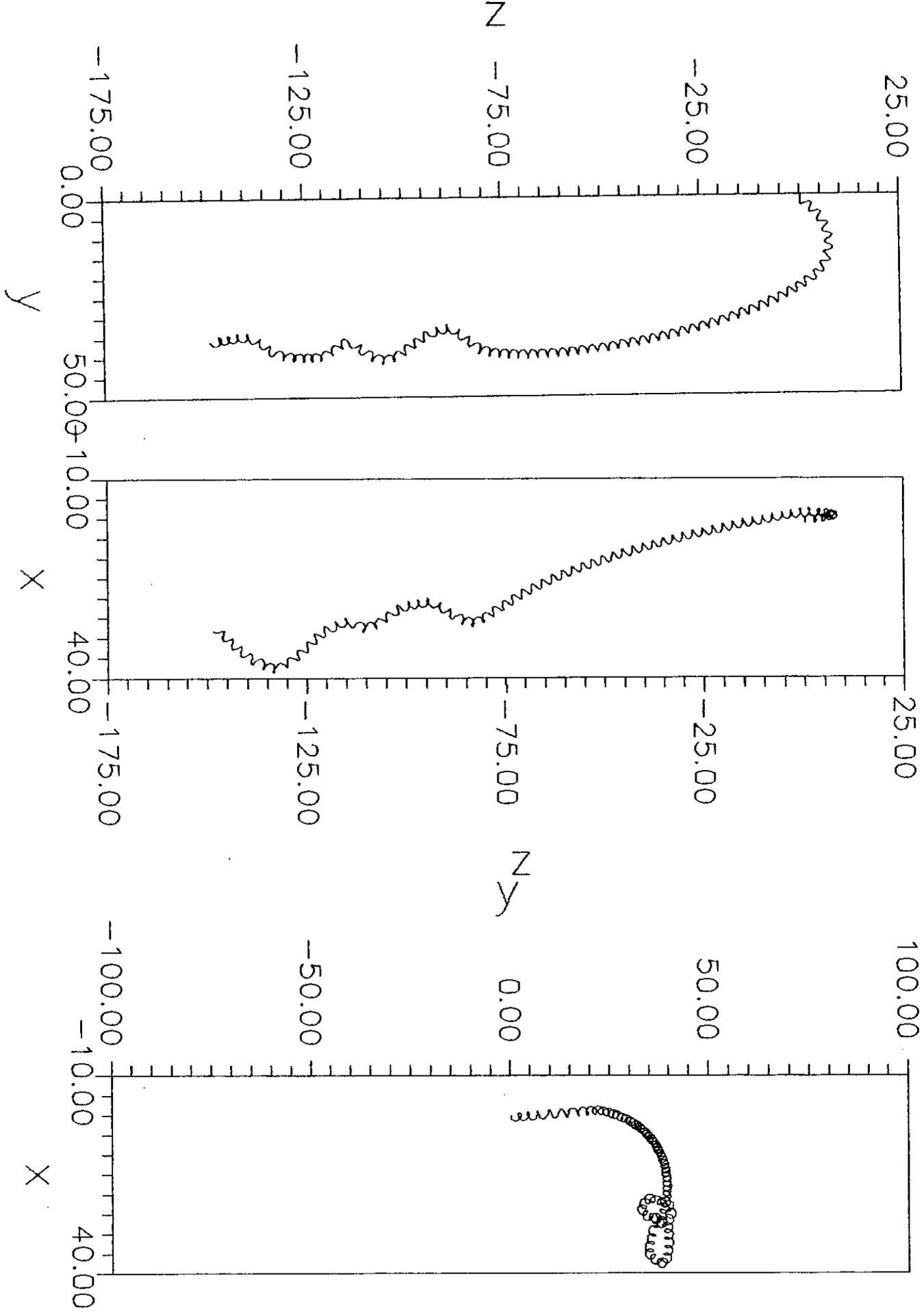


Figura 3.31

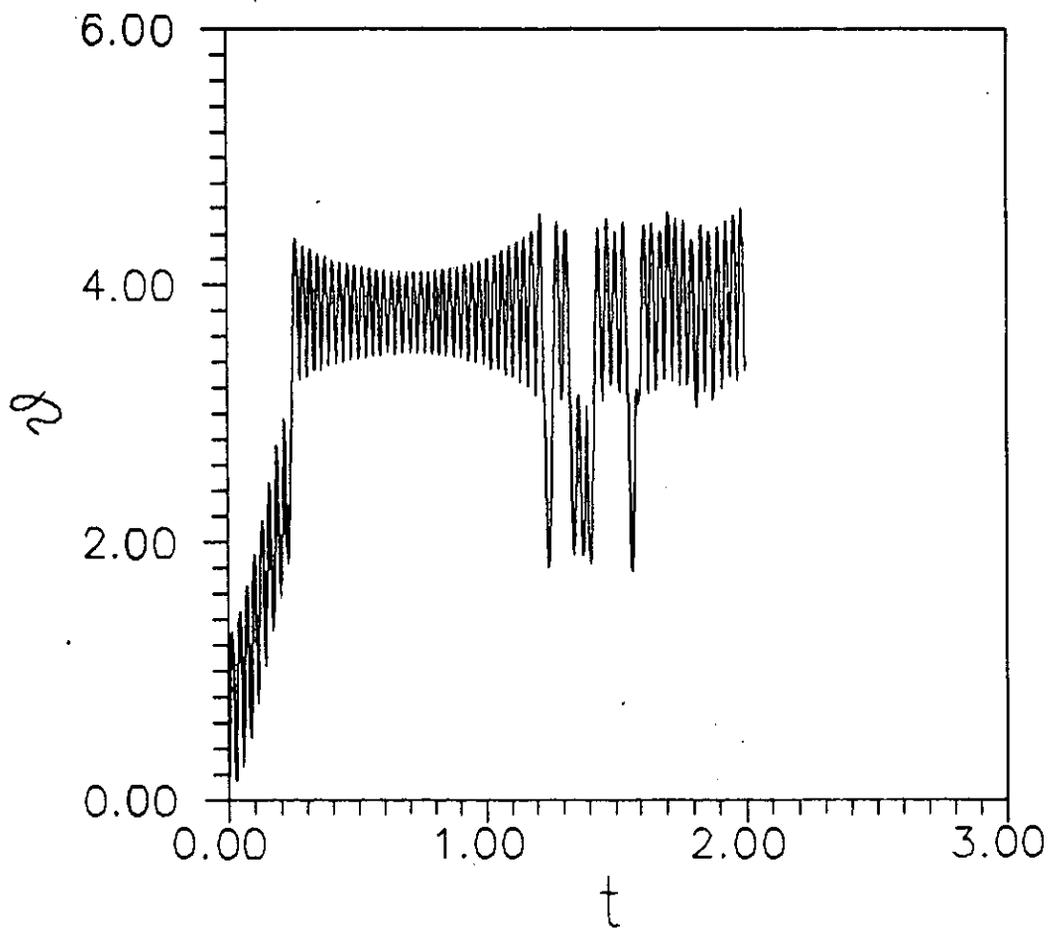


Figura 3.32

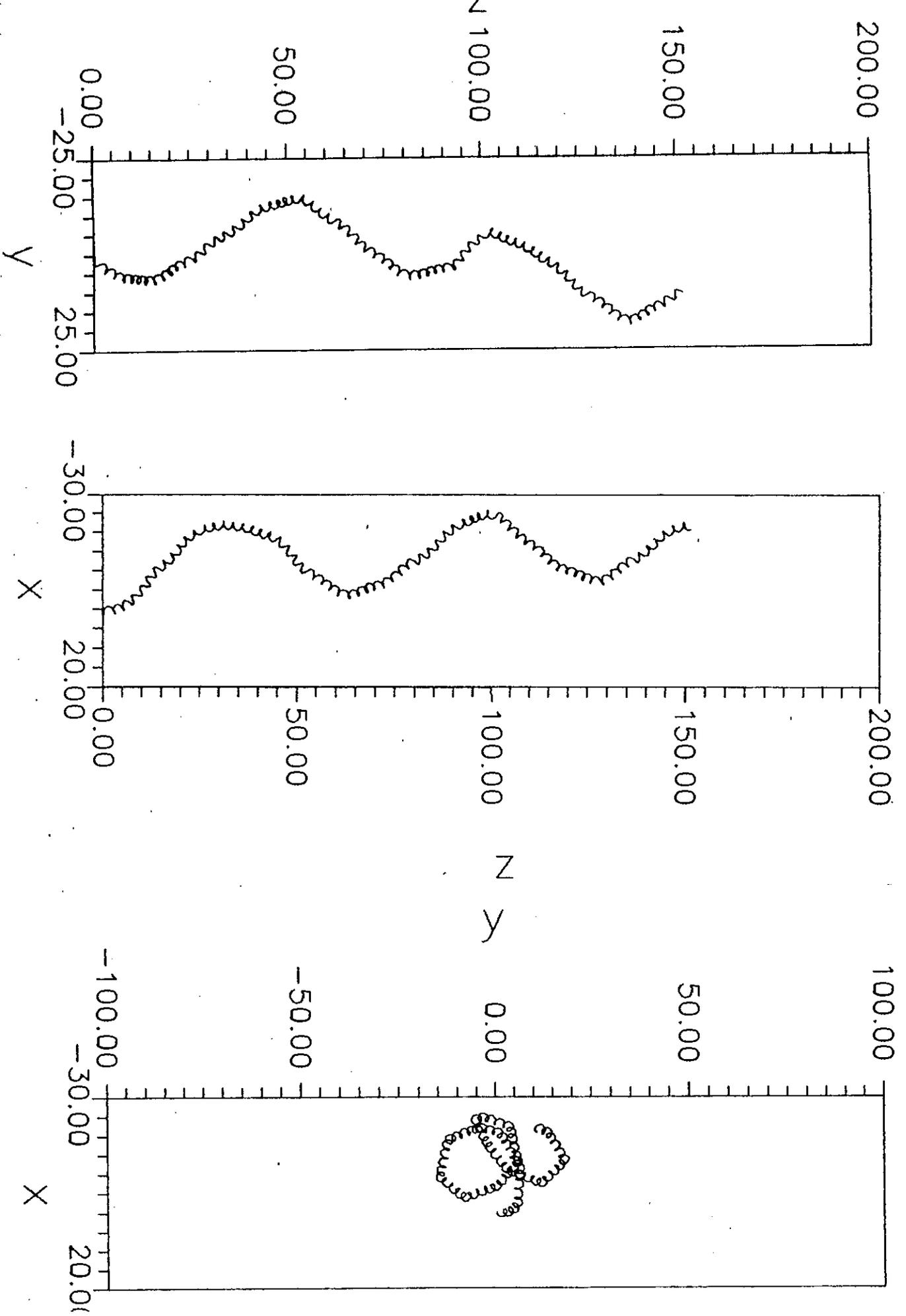


Figura 3.33

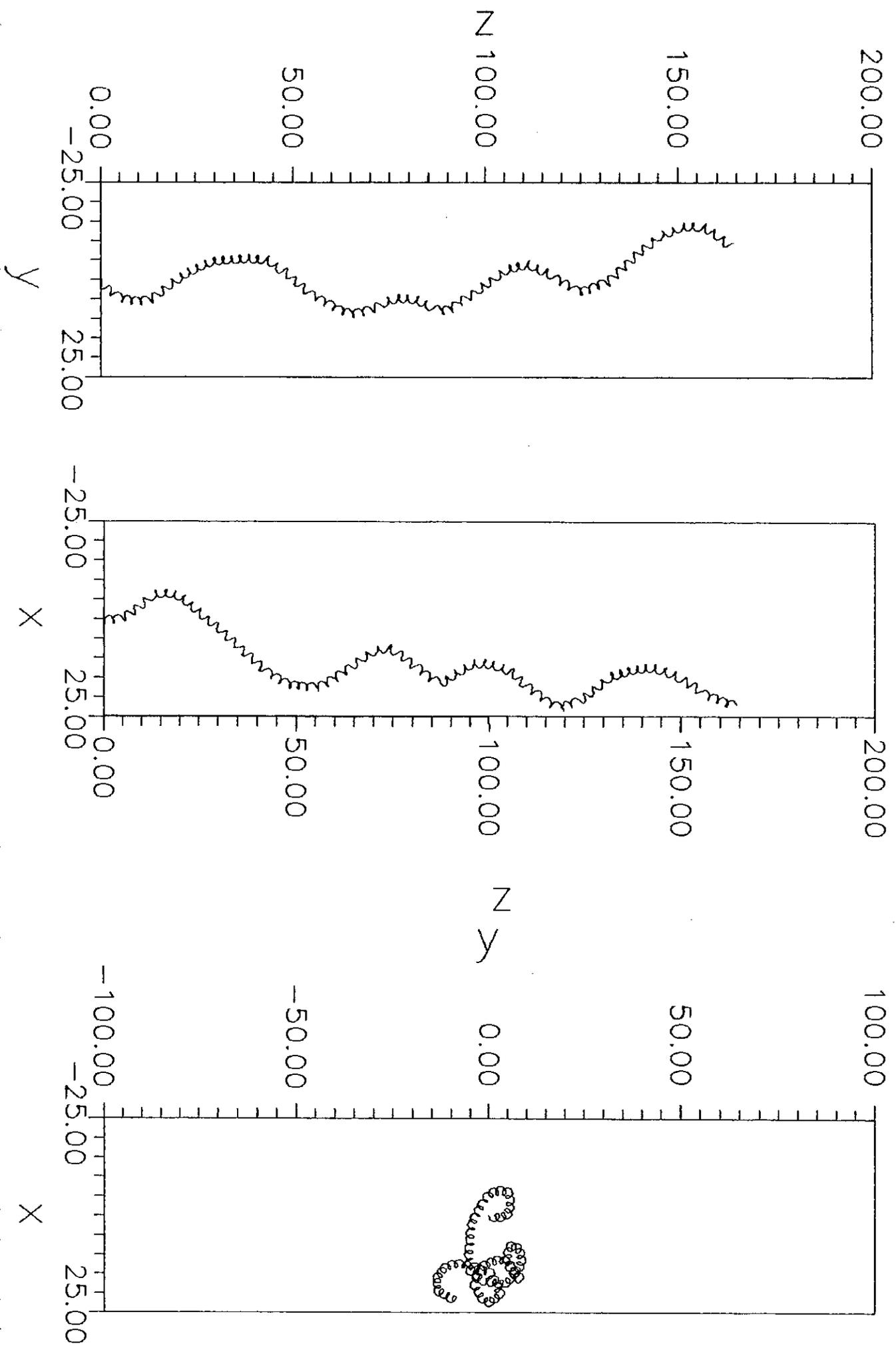


Figura 3.34

5) Inclusão de um campo residual.

No capítulo 2 obtivemos equações onde leva-se em conta a presença de um campo residual na direção y . Estas equações quando integradas numericamente permitem reproduzir melhor a situação experimental pois na obtenção dos dados experimentais os campos residuais não foram compensados. A Fig. 3.35 mostra a projeção da trajetória tridimensional nos planos yz , xz e xy onde os parâmetros medidos foram usados e considerou-se a presença de um campo residual na direção y de 0.1 G. Note que a trajetória projetada no plano yz se assemelha mais com a da fotografia na Fig. 3.2.

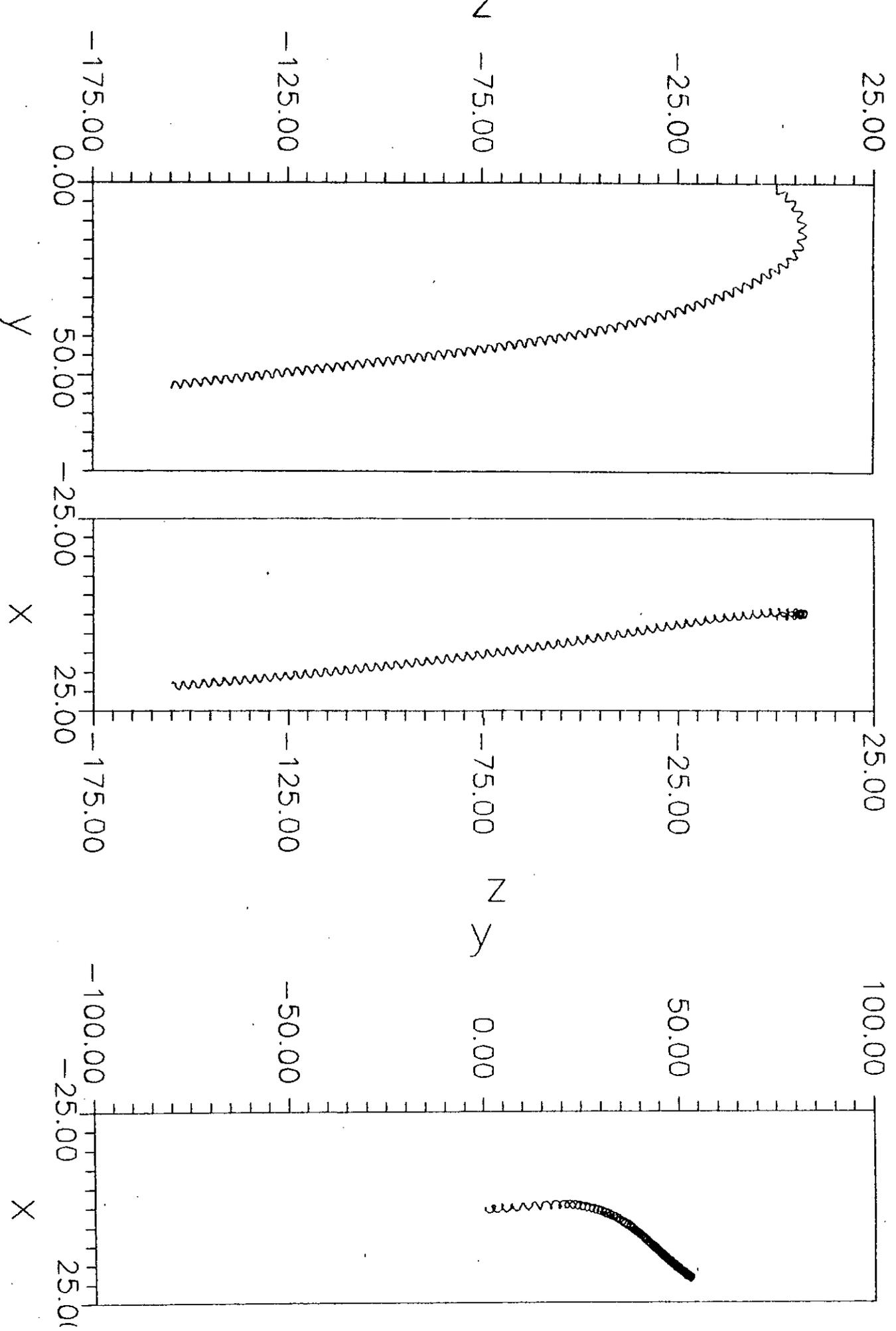


Figura 3.35

Capítulo 4: Conclusão.

Nos capítulos precedentes descrevemos um modelo *ab initio* para o movimento de uma bactéria magnetotáctica onde o movimento de uma bactéria não-magnetotáctica emerge como caso particular. O tipo de abordagem adotado permitiu a descrição de um movimento helicoidal com seis graus de liberdade. No que diz respeito ao estudo do movimento em si isto constitui um grande avanço. Muitos trabalhos anteriores, por intermédio de complicados cálculos hidrodinâmicos, só conseguiram tratar do movimento helicoidal de microorganismos com até quatro graus de liberdade e muitas vezes os cálculos estavam incorretos, como observa Crenshaw (1989) com respeito ao trabalho de Gray (1955). Crenshaw discute em seu trabalho o movimento helicoidal de microorganismos com quatro graus de liberdade usando para isto o aparato técnico da geometria diferencial. Adotando este ponto de vista ele foi capaz de demonstrar que as equações de Gray eram incorretas.

Posteriormente Crenshaw, usando a mesma abordagem apresentada em seu trabalho anterior, também foi capaz de descrever um movimento helicoidal com seis graus de liberdade (Crenshaw, 1992, a, b e c). A grande virtude da série de trabalhos de Crenshaw é que sua abordagem permitiu um tratamento simples do movimento dos microorganismos.

Nesta dissertação também conseguimos tratar do movimento de maneira simples usando um ponto de vista diferente do de Crenshaw. Usando o formalismo da mecânica clássica e um mínimo de resultados hidrodinâmicos foi possível dar uma descrição clara e precisa do movimento das bactérias. A maneira pela qual o problema foi formulado e discutido mostra a superioridade deste tipo de tratamento perante as técnicas utilizadas nos trabalhos anteriores. É bem verdade que muitos trabalhos anteriores propunham-se a descrever o movimento de microorganismos arbitrários. Entretanto, nenhum dos modelos propostos conseguiu relacionar tão bem parâmetros envolvidos na teoria com dados experimentais. Além do mais, o presente trabalho pode, em princípio, ser generalizado para descrever movimentos de outros organismos como, por exemplo, o espermatozóide. Voltaremos a este ponto mais adiante.

Como foi visto no capítulo precedente, este modelo permite extrair parâmetros que não são diretamente acessíveis na experiência, como por exemplo, a frequência angular relativa, $\omega - \gamma$, bem como calcular as forças e os torques envolvidos no movimento bacteriano. O modelo também permite obter informações sobre o comportamento das bactérias magnetotáticas em campos da ordem do campo geomagnético. Em laboratório é difícil controlar tais campos e o modelo pode elucidar questões relacionadas à eficiência biológica da resposta magnética em microorganismos (Lins de Barros & Esquivel, 1987).

No capítulo anterior mostramos que se o flagelo é suficientemente assimétrico, isto é, se o fibrado flagelar não possui um número inteiro de comprimentos de onda, a bactéria

magnetotática não executa a volta em U em campos magnéticos baixos. Por outro lado, se o grau de assimetria é baixo, a bactéria magnetotática executa a volta em U. Os parâmetros obtidos para as bactérias analisadas em condições de laboratório, mostra que estas bactérias, de fato, não executam a volta em U no campo geomagnético local. Isto pode estar associado com fatores adaptativos em magnetotaxia. O campo geomagnético orienta a célula mas não limita seu movimento, permitindo a bactéria nadar em qualquer direção. Magnetotaxia pode ser relacionada a uma redução de possibilidades da direção do movimento quando o campo está presente: se a interação magnética domina a ação flagelar, o movimento médio é aproximadamente vinculado a uma direção permitindo uma migração mais rápida. Porém, uma bactéria fortemente vinculada à linha de campo magnético nada em uma região mais estreita. Isto reduz as chances de se encontrar nutrientes ou mesmo de se afastar de substâncias nocivas. Por outro lado, um flagelo assimétrico introduz uma perturbação no movimento e permite a célula nadar em qualquer direção e procurar nutrientes mais eficientemente. Neste sentido, um flagelo com um alto grau de assimetria pode constituir uma vantagem biológica para a bactéria magnetotática. Este argumento possui forte apelo se considerarmos que não se sabe ao certo se existem outros mecanismos de orientação nas bactérias magnetotáticas. Também não se sabe se ocorre o *tumble* e este, mesmo ocorrendo, não é capaz de mudar eficientemente a direção uma vez que os flagelos tipicamente observados são demasiado curtos. Além do mais, mesmo que os flagelos fossem longos o suficiente a fim de proporcionar, via *tumble*, uma mudança eficiente de direção, o campo geomagnético

trataria de reorientá-la imediatamente, uma vez que flagelos longos possuem, em geral, maior simetria e assim, são capazes de produzir um padrão de movimento mais regular.

O modelo apresentado nesta dissertação mostrou-se facilmente generalizável a regimes mais complicados de movimento. No capítulo 2 fizemos uma generalização do modelo proposto na seção 2 daquele mesmo capítulo para regimes mais complicados de campos como o campo oscilante e o campo rotativo, sendo este último de especial interesse uma vez que já foi abordado do ponto de vista experimental (Petermann *et al.*, 1990). O campo oscilante será tratado experimentalmente em um trabalho futuro. Os resultados numéricos do capítulo 3 sugerem que este regime é muito rico em possibilidades de movimentos indicando que um estudo experimental detalhado possui grandes perspectivas.

Dentro da mesma abordagem utilizada no capítulo 2, podemos estudar o movimento de outros microorganismos. Por exemplo, podemos estudar o movimento do espermatozóide de forma razoavelmente simples. Se, do mesmo modo que fizemos com o flagelo da bactéria, desprezarmos a geometria detalhada bem como a hidrodinâmica do flagelo do espermatozóide e considerarmos apenas seu efeito propulsivo sobre o centro de massa além dos efeitos produzidos pela ondulação do flagelo, podemos considerar que no ponto da cabeça do espermatozóide onde o flagelo se liga continuamente (lembramos que o flagelo do espermatozóide é como se fosse uma cauda) age uma força, semelhante à força transversal no caso da bactéria magnetotática, que além de girar em um plano tangente ao ponto em questão, também oscila sua amplitude. Este efeito é devido à propagação de ondas espirais através do flagelo.

Note o contraste deste tipo de força transversal com aquele da bactéria magnetotáctica: no caso da bactéria magnetotáctica a força transversal origina-se de uma assimetria no flagelo, considerado uma estrutura rígida e helicoidal, enquanto que no caso do espermatozóide, a força transversal tem origem nas ondas de deslocamento tridimensionais que se propagam através de um flagelo flexível (daí origina-se a oscilação na amplitude da força).

Podemos, então, esboçar um modelo para o movimento de um espermatozóide que possui equações de movimento semelhantes às da bactéria magnetotáctica. Um possível conjunto de equações de movimento é obtido a partir das Eqs. (2.2.12) e (2.2.20) se substituirmos α por $\alpha \cos \omega_1 t$, por exemplo. A função oscilante multiplicando α leva em conta a oscilação da amplitude da força transversal. É claro que a proposta de um modelo simplificado como este deve ter por trás uma série de hipóteses, algumas das quais pouco triviais do ponto de vista matemático. Por exemplo, devemos assumir que o flagelo é longo quando comparado com as dimensões do corpo celular. Isto evita complicações como efeitos de borda devido ao comprimento finito do flagelo bem como efeitos devido à proximidade da cabeça.

Esta tese mostra que a teoria do movimento de microorganismos ainda tem muita coisa a ser explorada, principalmente no que concerne ao estudo do movimento de microorganismos magnetotácticos. Acreditamos que a análise teórica que foi feita pode ser estendida de maneira a se considerar outros efeitos. Uma cuidadosa análise experimental aliada aos resultados teóricos que foram obtidos e aqueles que ainda serão obtidos com o uso de

ferramentas matemáticas mais sofisticadas (estas ferramentas envolvem o uso da geometria simplética e da dinâmica dos corpos rígidos em grupos de Lie arbitrários) pode vir a elucidar questões que dizem respeito ao comportamento biológico dos diversos microorganismos que se auto-propulsionam.

Apêndice A: Elementos de hidrodinâmica em baixo número de Reynolds.

Este apêndice visa discutir alguns fatos elementares em hidrodinâmica relacionados com esta tese. Como na formação de um físico moderno esta matéria é pouco vista, este apêndice será um pouco mais detalhado que os outros.

Existe uma relação íntima entre a teoria da elasticidade e a mecânica dos fluidos no sentido que podemos considerar em um elemento infinitesimal de um fluido todas as suas deformações possíveis. Por esta razão é conveniente começarmos estabelecendo o teorema de Helmholtz (1858):

Teorema. O movimento mais geral de um elemento suficientemente pequeno de um corpo deformável (isto é, não rígido) pode ser representado como a soma de uma translação, uma rotação e uma extensão (ou uma contração) em três direções mutuamente perpendiculares.

Seja P um ponto de um elemento de volume infinitesimal e x , y e z suas coordenadas em um sistema retangular e ortogonal com a origem, O , contida dentro do elemento em questão. Em um movimento geral os pontos P e O experimentam variações de posição, as quais denotaremos por ξ , η , ζ e ξ_0 , η_0 , ζ_0 , respectivamente. Como o elemento de volume considerado é infinitesimal, temos que

$$\xi \simeq \xi_0 + \frac{\partial \xi}{\partial x} x + \frac{\partial \xi}{\partial y} y + \frac{\partial \xi}{\partial z} z \quad (\text{A1-a})$$

$$\eta \simeq \eta_0 + \frac{\partial \eta}{\partial x} x + \frac{\partial \eta}{\partial y} y + \frac{\partial \eta}{\partial z} z \quad (\text{A1-b})$$

$$\zeta \simeq \zeta_0 + \frac{\partial \zeta}{\partial x} x + \frac{\partial \zeta}{\partial y} y + \frac{\partial \zeta}{\partial z} z \quad (\text{A1-c})$$

Denotando por a_{ij} os elementos da matriz Jacobiana do campo vetorial $\vec{X}(x, y, z) = (\xi, \eta, \zeta)$, podemos escrever cada uma das quantidades a_{ij} como uma soma de uma parte simétrica, a_{ij}^s , e uma parte antisimétrica, a_{ij}^a , onde

$$a_{ij}^s = (a_{ij} + a_{ji})/2 \quad (\text{A2-a})$$

$$a_{ij}^a = (a_{ij} - a_{ji})/2 \quad (\text{A2-b})$$

Deste modo, podemos escrever a expansão do campo vetorial \vec{X} , dado em forma de componentes em (A1), como a soma de três campos vetoriais, ou seja,

$$\vec{X} = \vec{X}_0 + \vec{X}_1 + \vec{X}_2 \quad (\text{A3})$$

O deslocamento \vec{X}_0 , com componentes ξ_0 , η_0 e ζ_0 , é o mesmo para todos os pontos P do elemento de volume e é, portanto, uma translação.

Já o deslocamento \vec{X}_1 é uma rotação pois podemos definir um vetor ângulo $\vec{\phi}$, cujas componentes são dadas pelos três elementos independentes da parte antisimétrica da matriz Jacobiana de \vec{X} . Definindo $\vec{OP} \equiv \vec{x} = (x, y, z)$, obtemos simplesmente que

$$\vec{\chi}_1 = \vec{\phi} \times \vec{x} \quad (\text{A4})$$

Assim, os dois primeiros deslocamentos considerados correspondem ao movimento mais geral de um corpo rígido. É bom frisar que o ângulo $\vec{\phi}$ definido acima é na realidade uma quantidade infinitesimal (em geral, os textos de mecânica clássica utilizam outra notação como, por exemplo, $\delta\vec{\phi}$).

Podemos definir a velocidade do elemento de volume, \vec{v} , e o vetor de vórtice, $\vec{\omega}$, considerando-se os respectivos deslocamentos ocorrendo em um pequeno intervalo de tempo Δt , isto é,

$$\vec{\chi} = \vec{v} \Delta t, \quad \vec{\phi} = \vec{\omega} \Delta t \quad (\text{A5})$$

ou, em componentes,

$$\xi = u \Delta t, \quad \eta = v \Delta t, \quad \zeta = w \Delta t \quad (\text{A6-a})$$

$$\phi_x = \omega_x \Delta t, \quad \phi_y = \omega_y \Delta t, \quad \phi_z = \omega_z \Delta t \quad (\text{A6-b})$$

de onde obtemos imediatamente que o vetor de vórtice é dado por

$$\vec{\omega} = \frac{1}{2} \vec{\nabla} \times \vec{v} \quad (\text{A7})$$

Consideremos agora o terceiro movimento parcial, \vec{s}_2 . Este deslocamento é dado pela parte simétrica do Jacobiano de $\vec{\chi}$ que define a representação matricial do tensor de deformação, ϵ_{ij} . É este tensor que vai diferenciar um corpo rígido de um corpo deformável.

As considerações feitas até agora nos permitem discutir a viscosidade de um fluido. Usando argumentos fenomenológicos podemos definir a viscosidade η de um fluido através da fórmula:

$$p_{ij} = -2 \eta \dot{\epsilon}_{ij} \quad (A8)$$

onde no lado direito da equação acima, a derivada em relação ao tempo das componentes do tensor de deformação ϵ define as pressões viscosas do fluido, p_{ij} .

Adicionalmente às pressões viscosas e superpostas às mesmas, existe uma pressão uniforme da mesma natureza que a pressão no fluido quando este está em repouso. Denotaremos esta quantidade por p . Como p é uniforme e é um escalar, deve ser somada às componentes diagonais p_{ii} .

A discussão acima nos permite finalmente apresentar a equação do movimento do movimento de um fluido viscoso:

$$\rho \frac{\partial \vec{v}}{\partial t} + \rho (\vec{v} \cdot \nabla) \vec{v} = - \nabla p + \eta \nabla^2 \vec{v} \quad (A9)$$

A equação acima é conhecida como equação de Navier-Stokes. A maneira pela qual se pode estabelecer esta equação encontra-se em muitos livros texto de mecânica dos fluidos (ver por exemplo, Landau & Lifshitz (1959)). A Eq. (A9) com $\eta = 0$ torna-se a equação de Euler para fluidos ideais (isto é, não viscosos).

A Eq. (A9) está escrita em uma forma pseudo-vetorial uma vez que a definição formal dos operadores $\vec{v} \cdot \nabla$ e $\nabla^2 \equiv \nabla \cdot \nabla$ como produto escalar ordinário entre dois vetores só não é ambígua em coordenadas cartesianas. Por exemplo, em um sistema geral de

coordenadas não é geralmente verdade que, dado o operador $\vec{\nabla}$ no sistema de coordenadas em questão, podemos obter o Laplaciano ∇^2 no mesmo sistema de coordenadas simplesmente multiplicando escalarmente $\vec{\nabla}$ por ele mesmo. Assim, na solução de problemas práticos onde o uso de um sistema de coordenadas que não seja o cartesiano se mostra mais conveniente, devemos escrever (A9) em uma forma vetorial legítima. Isto é feito por intermédio das identidades:

$$(\vec{\nabla} \cdot \vec{\nabla}) \vec{v} = \text{grad } \frac{1}{2} v^2 - \vec{v} \times \text{rot } \vec{v} \quad (\text{A10-a})$$

$$\nabla^2 \vec{v} = \text{grad div } \vec{v} - \text{rot rot } \vec{v} \quad (\text{A10-b})$$

A Eq. (A9) é uma equação não linear que só é solúvel em alguns casos especiais onde considera-se um movimento com algum tipo de simetria que simplifique o problema em algum regime particular.

Um problema que pode ser resolvido é o de uma esfera transladando em um fluido viscoso em um regime de baixo número de Reynolds. O número de Reynolds é um parâmetro adimensional que dependendo do seu valor grande simplificação pode ser conseguida. Vejamos como esta quantidade aparece naturalmente a partir de uma análise dimensional da Eq. (A9). No membro direito de (A9) temos a densidade do fluido, ρ , multiplicando termos com dimensões de acelerações, a saber, $\partial \vec{v} / \partial t$ e $(\vec{\nabla} \cdot \vec{\nabla}) \vec{v}$. Se o fluxo de fluido é suficientemente lento ou, equivalentemente, se o corpo que se movimenta no fluido não possui uma velocidade muito alta, podemos considerar que \vec{v} é estacionário, isto é, não possui uma

dependência explícita no tempo e, portanto, $\partial \vec{v} / \partial t = 0$.

O outro termo de aceleração é dimensionalmente v^2/l , onde l é a dimensão linear de um corpo em movimento no fluido. Multiplicando por ρ temos que o termo inercial é dimensionalmente da ordem de $\rho v^2/l$. Do lado esquerdo temos que o termo de viscosidade $\eta \nabla^2 \vec{v}$ é dimensionalmente da ordem de $\eta v / l^2$. A razão dimensional entre esses dois termos dá a quantidade $\mathcal{R} = \rho v l / \eta$, que é o número de Reynolds. Se $\mathcal{R} \ll 1$, temos que as forças viscosas dominam as inerciais de maneira que podemos legitimamente desprezar o membro direito da equação de Navier-Stokes o que constitui uma simplificação considerável uma vez que procedendo-se dessa maneira, a Eq. (A9) torna-se uma equação linear.

Consideremos então o problema de uma esfera transladando em um fluido incompressível em regime de baixo número de Reynolds. Nesse caso a equação de Navier-Stokes é, em forma de componentes,

$$\frac{\partial p}{\partial x} = \eta \nabla^2 u \quad (\text{A11-a})$$

$$\frac{\partial p}{\partial y} = \eta \nabla^2 v \quad (\text{A11-b})$$

$$\frac{\partial p}{\partial z} = \eta \nabla^2 w \quad (\text{A11-c})$$

Um fluido satisfaz também a equação de continuidade:

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} + \text{div}(\rho \vec{v}) = 0 \quad (\text{A12})$$

Se a densidade do fluido é uniforme, temos que ρ pode ser posto para fora do divergente e que $\partial \rho / \partial t = 0$ implicando a condição de

incompressibilidade $\text{div } \vec{v} = 0$. Assim, como a equação de Navier-Stokes pressupõe uma densidade uniforme (caso contrário as Eqs. (A11) deveriam incluir derivadas da densidade), Eqs. (A11) devem ser resolvidas levando em conta a condição de incompressibilidade:

$$\frac{\partial u}{\partial x} + \frac{\partial v}{\partial y} + \frac{\partial w}{\partial z} = 0 \quad (\text{A13})$$

Devemos também levar em conta as condições de contorno do problema. Considere que a origem coincide com o centro da esfera com o eixo z apontando em direção oposta ao movimento da esfera (o fluido passa pela esfera na direção positiva do eixo z). Das Eqs. (A12) e (A13) obtemos imediatamente que

$$\nabla^2 \rho = 0 \quad (\text{A14})$$

Introduzindo coordenadas esféricas (r, θ, ϕ) da maneira usual, referindo-se ainda ao centro da esfera, temos que

$$\cos \theta = \frac{z}{r} \quad (\text{A15})$$

Se v denota a velocidade do fluido no infinito, temos que as condições de contorno são:

$$r = R : v_r = v_\theta = 0 \quad (\text{A16-a})$$

$$r = \infty : v_r = v \cos \theta, \quad v_\theta = -v \sin \theta \quad (\text{A16-b})$$

As solução mais geral de (A14) é uma superposição de harmônicos sólidos (isto é, funções da forma $r^l Y_{lm}$ ou $r^{-l-1} Y_{lm}$, onde Y_{lm} é um harmônico esférico). Contudo, as condições de contorno nos determinarão uma, e somente uma, solução, como veremos mais adiante. Que a solução de (A14) satisfazendo as condições de contorno (A16) é única decorre do teorema de existência e unicidade de soluções da equação de Laplace (Courant & Hilbert, 1962). A solução de (A14) que melhor satisfaz as condições (A16) é

$$\rho = - \frac{A}{r^2} \cos \theta \quad (A17)$$

onde A é uma constante que será determinada mais adiante.

Devido à simetria axial do problema, a componente v_ϕ da velocidade deve ser nula. Escrevendo (A12) em coordenadas esféricas, obtemos que a componente r da velocidade satisfaz a equação:

$$\frac{\eta}{r^2} \left[\frac{\partial^2 (r^2 v_r)}{\partial r^2} + \frac{1}{\sin \theta} \frac{\partial}{\partial \theta} \left[\sin \theta \frac{\partial v_r}{\partial \theta} \right] \right] = \frac{\partial \rho}{\partial r} \quad (A18)$$

Usando a separação de variáveis (sugerida pela forma da condição de contorno para v_r)

$$r v_r = F(r) \cos \theta \quad (A19)$$

na Eq. (A18), obtemos uma equação diferencial ordinária de segunda ordem para F cuja solução geral é

$$F(r) = - A/\eta + B r + C/r^2 \quad (A20)$$

onde a constante A vem da solução p que entra na Eq. (A18) e B e C são duas constantes a determinar que surgiram da solução da equação para F . Substituindo (A20) em (A19), obtemos

$$v_r = \left[- (A/\eta) r^{-1} + B + C r^{-3} \right] \cos \theta \quad (\text{A21})$$

Agora podemos achar v_θ usando a condição de incompressibilidade (A13) em coordenadas esféricas. A condição de contorno para esta componente da velocidade sugere a separação de variáveis $v_\theta = G(r) \sin \theta$. Obtemos deste modo uma equação para G cuja solução dá a solução para a componente v_θ :

$$v_\theta = \left[(A/2\eta) r^{-1} - B + (C/2) r^{-3} \right] \sin \theta \quad (\text{A22})$$

Usando as condições de contorno (A16) vemos que (A16-b) é cumprida se $B = v$. Então, (A16-a) pode ser resolvida para A e C e obtemos

$$A / \eta = (3/2) R v, \quad C = (1/2) R^3 v \quad (\text{A23})$$

e, portanto, obtemos finalmente

$$v_r = v \left[1 - (3R/2) r^{-1} + (R^3/2) r^{-3} \right] \cos \theta \quad (\text{A24-a})$$

$$v_\theta = v \left[-1 + (3R/4) r^{-1} + (R^3/4) r^{-3} \right] \sin \theta \quad (\text{A24-b})$$

e de acordo com (A23) temos que (A17) torna-se

$$p = - \frac{3}{2} \eta R v \frac{\cos \theta}{r^2} \quad (\text{A25})$$

A pressão hidrodinâmica age radialmente. De acordo com (A25) sua componente na direção de z positivo está na superfície da esfera. Para $r = R$, temos

$$- p \cos \theta = \frac{3}{2} \eta \frac{v}{R} \cos^2 \theta \quad (\text{A26})$$

Integrando sobre a esfera, cujo elemento de superfície é $2\pi R^2 \sin \theta d\theta$, obtemos

$$3 \pi \eta R v \int_0^\pi \cos^2 \theta \sin \theta d\theta = 2 \pi \eta R v \quad (\text{A27})$$

Para calcular as pressões viscosas, usamos a Eq. (A8) em coordenadas esféricas lembrando que a simetria axial do problema nos deixa apenas as coordenadas r e θ . Assim, devemos calcular apenas a derivada temporal das componentes ϵ_{rr} e $\epsilon_{r\theta}$ do tensor de deformação. Temos que, em coordenadas esféricas,

$$\dot{\epsilon}_{rr} = \frac{\partial v_r}{\partial r} \quad (\text{A28-a})$$

$$2 \dot{\epsilon}_{r\theta} = \frac{1}{r} \frac{\partial v_r}{\partial \theta} + \frac{\partial v_\theta}{\partial r} - \frac{1}{r} v_\theta \quad (\text{A28-b})$$

Substituindo Eqs. (A24) em (A28), obtemos

$$\dot{\epsilon}_{rr} = 0, \quad \dot{\epsilon}_{r\theta} = - \frac{3}{4} \frac{v}{R} \sin \theta \quad (\text{A29})$$

e, de acordo com (A8), as pressões viscosas são

$$p_{rr} = 0, \quad p_{r\theta} = \frac{3}{2} \frac{\eta v}{R} \text{sen } \theta \quad (A30)$$

A componente $p_{r\theta}$ na direção de z positivo é

$$p_{r\theta} \text{sen } \theta = \frac{3}{2} \frac{\eta v}{R} \text{sen}^2 \theta \quad (A31)$$

que integrado sobre a esfera:

$$3 \pi \eta R v \int_0^\pi \text{sen}^2 \theta \, d\theta = 4 \pi \eta R v \quad (A32)$$

Somando a contribuição acima com a dada por (A27), obtemos a fórmula de Stokes:

$$D = 6 \pi \eta R v \quad (A33)$$

A fórmula acima foi utilizada no capítulo 2, onde considerou-se uma bactéria com forma esférica nadando em uma direção \vec{v}/v . O fato de que a fórmula utilizada no capítulo 2 ter um sinal negativo é facilmente compreendido se notarmos que na demonstração da fórmula acima consideramos o movimento do fluido através da esfera mantendo-a em repouso. A direção considerada como positiva é a direção do fluxo.

Outra fórmula utilizada no capítulo 2 é a fórmula para o torque viscoso sobre uma esfera girando uniformemente em regime de baixo número de Reynolds. Devido à simetria do problema usamos coordenadas esféricas como antes mas, com uma diferença no que

diz respeito a configuração. Introduzimos coordenadas esféricas (r, θ, ϕ) , tal que $r = 0$ coincide com o centro da esfera e $\theta = 0$ com o eixo de rotação. A velocidade angular é constante e é dada por $\dot{\theta} = \omega$. Assuma que o fluido move-se em linhas de corrente circulares ao redor do eixo $\theta = 0$ no sentido de ϕ crescente. Então, $v_r = v_\theta = 0$ e $v_\phi = v$ e devido a condição de incompressibilidade, $\partial v / \partial \phi = 0$, enquanto $\partial v / \partial r$ e $\partial v / \partial \theta$ são diferentes de zero. Escrevendo a equação de Navier-Stokes em coordenadas esféricas e considerando a simetria do problema, podemos nos convencer após alguns pequenos cálculos que

$$\rho = \text{const.} \quad (\text{A34})$$

A equação diferencial para v é

$$\frac{\partial^2 v}{\partial r^2} + \frac{2}{r} \frac{\partial v}{\partial r} + \frac{1}{r^2} \left[\frac{\partial^2 v}{\partial \theta^2} + \cot \theta \frac{\partial v}{\partial \theta} - \frac{v}{\sin^2 \theta} \right] = 0 \quad (\text{A35})$$

Usando a separação de variáveis $v = C f(r) g(\theta)$, obtemos duas equações diferenciais ordinárias de segunda ordem cujas soluções satisfazem as condições de contorno: f deve se anular no infinito e g deve permanecer finito para todo $\theta \in (0, \pi)$. A solução é

$$f(r) = r^{-2}, \quad g(\theta) = \sin \theta \quad (\text{A36})$$

A velocidade é, portanto,

$$v = \omega R^3 r^{-2} \sin \theta$$

(A37)

onde o fator C foi escolhido de maneira a ter $v = \omega R \sin \theta$ na superfície da esfera.

A única componente não nula da derivada temporal do tensor de deformação é $\dot{\epsilon}_{r\phi}$. Este é dado por

$$\dot{\epsilon}_{r\phi} = -\frac{3}{2} R^3 \omega r^{-3} \sin \theta$$

(A38)

e, portanto, todas as componentes da pressão viscosa se anulam exceto uma:

$$p_{r\phi} = 3 \eta \omega R^3 r^{-3} \sin \theta$$

(A39)

Podemos agora calcular o torque viscoso sobre a esfera:

$$-N = 2\pi R^3 \int_0^\pi p_{r\phi}(r=R) \sin^2 \theta d\theta = 8\pi \eta R^3 \omega$$

(A40)

As fórmulas (A33) e (A40) foram usadas no capítulo 2 para o caso de um objeto que se autopropulsiona que, no caso, era uma bactéria esférica. No modelo proposto assumimos que em condição de baixo número de Reynolds forças e torques se balançam, isto é, que tem-se um regime estacionário. Verifiquemos esta hipótese no caso de uma esfera se movimentando em uma dimensão sob a ação de uma força F . Em regime de baixo número de Reynolds a força viscosa é dada pela Eq. (A33) com um sinal negativo. Assim, a equação do movimento é

$$F - 6 \pi \eta R v = m \dot{v} \quad (A41)$$

A solução com condição inicial $v(0) = 0$ cm/s é

$$v(t) = \frac{F}{K} (1 - e^{-t/\tau}) \quad (A42)$$

onde $K = 6 \pi \eta R$ e $\tau = m / K$. Estimemos o tempo necessário para este objeto atingir o estado estacionário. Usando $\eta = 0.01$ Poise (a viscosidade da água) e o raio como sendo $R \simeq 10^{-4}$ cm (que é tipicamente o raio de uma bactéria) e levando em conta que $m = (4/3) \pi R^3 \rho$ com $\rho \simeq 1$ g/cm³, obtemos que $\tau = 4.5 \times 10^{-6}$ s. Assim, um microorganismo esférico propulsionado por uma força F , com os parâmetros típicos acima levaria um tempo da ordem de 10^{-6} segundos para atingir a velocidade limite $v_{\text{lim}} = F / K$, ou seja, o limite estacionário é atingido muito rapidamente. Este fato nos permite desprezar legitimamente o termo $m \dot{v}$ na Eq. (A41).

Para concluir, é bom mencionar que os cálculos acima podem ser executados para outras geometrias desde que exista uma simetria. Para cálculos de fórmulas como as dadas acima só que para outras geometrias ver por exemplo o excelente tratado de hidrodinâmica de Sir Horace Lamb (1932).

Apêndice B: Resultados básicos sobre a cinemática dos corpos rígidos.

Neste apêndice estabelecemos algumas fórmulas importantes da cinemática do corpo rígido que são utilizadas neste trabalho.

Discutiremos em primeiro lugar como obter a representação matricial dos elementos do grupo $SO(3)$ que é o grupo das rotações no \mathbb{R}^3 . Os parâmetros que determinam os elementos deste grupo são os ângulos de Euler. Definiremos os ângulos de Euler através da composição de três rotações sucessivas do sistema de eixos ortogonais xyz . A Fig. B-1 ilustra as rotações. Denotando por X' o vetor coluna obtido pela ação da matriz de rotação R no vetor coluna X onde as componentes de X são x , y e z e as de X' são x_1 , x_2 e x_3 , temos que

$$X' = R X \quad (B1)$$

onde R é dado por

$$R = A B C \quad (B2)$$

com

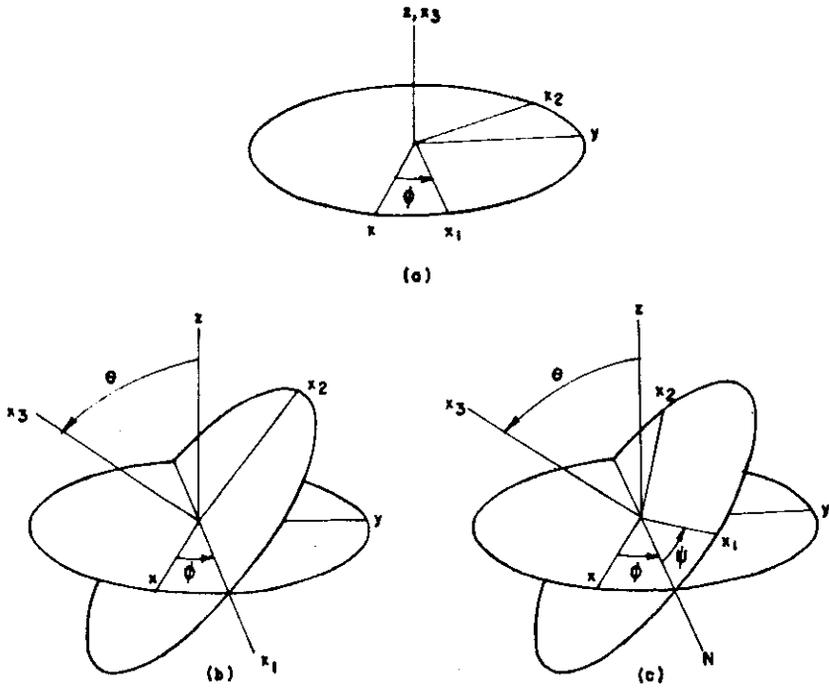


Figura B-1

$$B = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & \cos \theta & \text{sen } \theta \\ 0 & -\text{sen } \theta & \cos \theta \end{pmatrix} \quad (\text{B4})$$

$$C = \begin{pmatrix} \cos \psi & \text{sen } \psi & 0 \\ -\text{sen } \psi & \cos \psi & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{pmatrix} \quad (\text{B5})$$

Fazendo a multiplicação matricial, obtemos que os elementos de matriz de R são dados por

$$R_{11} = \cos \psi \cos \phi - \cos \theta \text{sen } \phi \text{sen } \psi \quad (\text{B6-a})$$

$$R_{12} = \cos \psi \text{sen } \phi + \cos \theta \cos \phi \text{sen } \psi \quad (\text{B6-b})$$

$$R_{13} = \text{sen } \psi \text{sen } \theta \quad (\text{B6-c})$$

$$R_{21} = -\text{sen } \psi \cos \phi - \cos \theta \text{sen } \phi \cos \psi \quad (\text{B6-d})$$

$$R_{22} = -\text{sen } \psi \text{sen } \phi + \cos \theta \cos \phi \cos \psi \quad (\text{B6-e})$$

$$R_{23} = \cos \psi \text{sen } \theta \quad (\text{B6-f})$$

$$R_{31} = \text{sen } \theta \text{sen } \phi \quad (\text{B6-g})$$

$$R_{32} = -\text{sen } \theta \cos \phi \quad (\text{B6-h})$$

$$R_{33} = \cos \theta$$

(B6-i)

Para obter a transformação inversa basta usar o resultado bem conhecido da álgebra linear de que a inversa de uma matriz ortogonal (que é o caso de uma matriz de rotação) é igual à matriz transposta da mesma (Apostol, 1969). Da transformação acima segue imediatamente a transformação dos vetores unitários associados aos dois sistemas de coordenadas.

De posse das matrizes de rotação acima podemos determinar as componentes da velocidade angular $\vec{\Omega} = \omega_1 \vec{e}_1 + \omega_2 \vec{e}_2 + \omega_3 \vec{e}_3$ ao longo dos eixos x_1 , x_2 e x_3 . Temos que

$$\vec{\omega}_\phi = \dot{\phi} \vec{e}_z \quad (\text{B7-a})$$

$$\vec{\omega}_\theta = \dot{\theta} \vec{e}_N \quad (\text{B7-b})$$

$$\vec{\omega}_\psi = \dot{\psi} \vec{e}_3 \quad (\text{B7-c})$$

onde \vec{e}_N é um vetor ao longo da linha de nós. Para escrevermos $\vec{\omega}_\phi$ em termos dos vetores unitários \vec{e}_1 , \vec{e}_2 e \vec{e}_3 devemos aplicar a matriz de rotação R. No caso de $\vec{\omega}_\theta$ devemos usar a matriz de rotação C enquanto nenhuma transformação é necessária para $\vec{\omega}_\psi$. Após transformar as Eqs. (B7) e somá-las obtemos, em forma de componentes, o vetor $\vec{\Omega}$:

$$\omega_1 = \dot{\phi} \sin \theta \sin \psi + \dot{\theta} \cos \psi \quad (\text{B8-a})$$

$$\omega_2 = \dot{\phi} \operatorname{sen} \theta \cos \psi - \dot{\theta} \operatorname{sen} \psi \quad (\text{B8-b})$$

$$\omega_3 = \dot{\phi} \cos \theta + \dot{\psi} \quad (\text{B8-c})$$

Apêndice C: O modelo de C. Bean.

Neste apêndice formularemos o modelo de Charles Bean. O modelo é obtido trabalhando-se as Eqs. (2.2.12b) e (2.2.12e) com $\alpha = 0$ rad/s. As equações que devemos resolver são:

$$\dot{\theta} = \beta \operatorname{sen} \theta \quad (\text{C1-a})$$

$$\dot{y} = -v \operatorname{sen} \theta \quad (\text{C1-b})$$

Começemos com a Eq. (B1-a). Esta equação é de variáveis separáveis e portanto a solução para o tempo é (a solução para θ foi obtida no capítulo 2)

$$t_u = \beta^{-1} \int_{\theta_0}^{\pi} \frac{d\theta}{\operatorname{sen} \theta} \quad (\text{C2})$$

A solução da integral acima é $\ln|\tan(\theta/2)|$ e, portanto, a integral diverge no limite de integração superior. No limite de integração inferior a integral diverge igualmente se $\theta_0 = 0$. Contudo, devemos ter $\theta_0 \neq 0$ para que ocorra o torque magnético uma vez que $\theta_0 = 0$ corresponde a um momento magnético na mesma direção que o campo aplicado dando um torque magnético nulo. Mais adiante mostraremos que, de fato, o ângulo inicial é sempre diferente de zero por causa da agitação térmica do líquido. Primeiro vamos resolver o problema de divergência mais imediato que é o limite de

integração superior. Esta divergência é facilmente resolvido se notarmos que a integral converge se o limite superior é $\pi/2$. Por simetria, o resultado obtido assumindo-se $\theta_0 \neq 0$ é metade do tempo de volta em U, t_u . Logo,

$$t_u/2 = - \frac{8\pi\eta R^3}{mB} \ln \tan \frac{\theta_0}{2} \quad (C3)$$

onde usamos a expressão explícita para β .

Vamos agora determinar estatisticamente o ângulo θ_0 . Para tanto devemos calcular o valor médio termodinâmico da energia magnética $E_m = - \vec{m} \cdot \vec{B} = m B \cos \theta$. A função partição é obtida integrando-se o fator de Boltzmann associado à energia magnética E_m em um ângulo sólido $d\Omega = 2\pi \sin \theta d\theta$:

$$Z(\beta) = \int_0^\pi 2\pi \exp(\beta m B \cos \theta) \sin \theta d\theta \quad (C4)$$

onde $\beta = 1/kT$ com k sendo a constante de Boltzmann e T a temperatura absoluta (não confundir este β com o β da equação do movimento!). Assim, a energia média $\langle E_m \rangle$ é dada por (Landau & Lifshitz, 1980)

$$\langle E_m \rangle = - \frac{\partial}{\partial \beta} \ln Z(\beta) \quad (C5)$$

A equação acima determina o valor médio de $\cos \theta$:

$$\langle \cos \theta \rangle = \coth \left[\frac{mB}{kT} \right] - \frac{kT}{mB} \quad (C6)$$

A fórmula acima é conhecida como fórmula de Langevin. Para estimar

θ_0 devemos usar a fórmula acima. Para temperaturas próximas da temperatura ambiente, isto é, $T \approx 300$ K, temos que para campos utilizados normalmente em laboratório a condição $m B \ll kT$ se verifica. Neste caso o valor de $\langle \cos \theta_0 \rangle$ é alto e igual a $1 - kT/mB$. Isto significa que θ_0 é pequeno e podemos aproximar $\cos \theta_0$ por $1 - \theta_0^2/2$ de modo que obtemos

$$\langle \theta_0^2 \rangle \approx \frac{2kT}{m B} \quad (C7)$$

Assim, o valor médio aproximado de θ_0 é dado por uma raiz quadrada média:

$$\bar{\theta}_0 = (\langle \theta_0^2 \rangle)^{1/2} \approx \left(\frac{2kT}{m B} \right)^{1/2} \quad (C8)$$

Agora, $\bar{\theta}_0/2 \approx (kT/2mB)^{1/2}$ e, uma vez que esta quantidade é pequena, temos que $\tan(\bar{\theta}_0/2) \approx \bar{\theta}_0/2$ que substituindo em (C3) dá

$$t_u = \frac{8\pi\eta R^3}{mB} \ln \frac{2mB}{k T} \quad (C9)$$

que é justamente a Eq. (2.2.22).

Para determinarmos o diâmetro de volta em U , L , devemos resolver a Eq. (C1-b). Usando a Eq. (C1-a) na Eq. (C1-b) e integrando obtemos

$$\int_0^{-L} dy = -v \beta^{-1} \int_0^\pi d\theta \quad (C10)$$

onde $L > 0$. A razão para a escolha de $-L$ no limite de integração

superior ao invés de L deve-se ao fato de que como $\phi = 0$, temos que $\sin \theta_0 < 0$ de maneira que a trajetória seguirá a direção y negativa. Executando a integração obtemos

$$L = \frac{8\pi^2 \eta R^3 v}{m B} \quad (C11)$$

que é a Eq. (2.2.23).

Apêndice D: Teoria de perturbação para equações diferenciais ordinárias.

Neste apêndice vamos discutir a técnica de variação de parâmetros usada nas discussões dos casos limites (iii), (iv) e (v) da seção 2.2 e também nos casos limites considerados na seção 2.3.

Esta técnica é legitimada pelo seguinte teorema (Arnold, 1973):

Teorema. Se $\vec{v} = \vec{v}(t, \vec{x}, \epsilon)$ é um campo vetorial que depende diferenciavelmente de um parâmetro ϵ (bem como de t e \vec{x}), então o valor $\vec{\xi}(t)$ da solução da equação

$$\dot{\vec{x}} = \vec{v}(t, \vec{x}, \epsilon) \quad (D1)$$

satisfazendo a condição inicial $\vec{\xi}(t_0) = \vec{x}_0$ depende diferenciavelmente de t_0 , \vec{x}_0 , t e ϵ .

Apliquemos o teorema acima tratando perturbativamente a Eq. (D1) com respeito ao parâmetro ϵ .

Se ϵ é pequeno, podemos escrever que

Pelo teorema acima, a solução com condição inicial fixa pode ser escrita da forma

$$\vec{x}(t) = \vec{x}_0 + \varepsilon \vec{y}(t) + O(\varepsilon^2) \quad (D3)$$

onde $\vec{x}_0(t)$ é a solução da equação não perturbada

$$\dot{\vec{x}} = \vec{v}(\vec{x}, 0) \quad (D4)$$

e $\vec{y}(t)$ é a derivada da solução com respeito ao parâmetro ε em $\varepsilon = 0$.

- Referências.

- Apostol, T. M. (1969). Calculus, vol. II - Second Edition. John Wiley & Sons, Inc.
- Arnold, V. I. (1973). Ordinary Differential Equations. M I T Press, Massachusetts.
- Arnold, V. I. (1987). Métodos Matemáticos da Mecânica Clássica. Editora Mir, Moscou.
- Berg, H. C. (1975). Bacterial behaviour. *Nature*, 254, 389-392.
- Berg, H. C. (1983). Random Walks in Biology. Princeton University Press, New Jersey.
- Berg, H. C. & Purcell, E. M. (1977). Physics of Chemoreception. *Biophys. J.*, 20, 193-219.
- Chwang, A. T. & Wu, T. Y. (1971). A note on the helical movement of micro-organisms. *Proc. Roy. Soc. Lond. B*, 178, 327-346.
- Courant, R. & Hilbert, D. (1962). Methods of Mathematical Physics. 2 vols. Wiley-Interscience, New York.
- Crenshaw, H. C. (1989). Kinematics of helical motion of microorganisms capable of motion with four degrees of freedom. *Biophys. J.*, 56, 1029-1035.
- Crenshaw, H. C. (1990). Helical orientation - A novel mechanism for the orientation of microorganisms. *Biological Motion* (Alt, W. & Hoffmann, G., eds.), *Lecture Notes in Biomathematics*, 89, 361-386, Springer-Verlag, Berlin.
- Crenshaw, H. C. (1992). Orientation by helical motion I:

Kinematics of the helical motion of organisms with up to six degrees of freedom. To be published.

Crenshaw, H. C. & Edelstein-Keshet, L. (1992). Orientation by helical motion II: Changing the direction of the axis motion. To be published.

Crenshaw, H. C. (1992). Orientation by helical motion III: Microorganisms can orient to stimuli by changing the direction of their rotational velocity. To be published.

Esquivel, D. M. S. & Lins de Barros, H. G. P. (1986). Motion of magnetotactic microorganisms. *J. exp. Biol.*, 121, 153-163.

Esquivel, D. M. S., Lins de Barros, H. G. P. & Farina, M. (1990). Diversity of magnetic crystals found in magnetotactic bacteria. In: *Iron Biominerals* (Frankel, R. B. & Blakemore, R. P., eds.), Plenum Press, New York.

Farina, M., Esquivel, D. M. S. & Lins de Barros, H. G. P. (1990). Magnetic iron-sulphur crystals from a magnetotactic microorganism. *Nature*, 343, 256-258.

Frankel, R. B. (1984). Magnetic guidance of organisms. *Ann. Rev. Biophys. Bioeng.*, 13, 85-103.

Frankel, R. B. & Blakemore, R. P. eds. (1990). *Iron Biominerals*. Plenum Publishing Corporation.

Frankel, R. B., Blakemore, R. P. & Wolfe, R. S. (1979). Magnetite in freshwater magnetotactic bacteria. *Science*, 203, 1355-1356.

Franklin, A. (1976). Principle of inertia in the Middle Ages. *Am. J. Phys.*, 44, 6, 529-545.

Gray, J. (1955). The movement of sea-urchin spermatozoa. *J. Exp. Biol.*, 32, 775-801.

- Goldstein, H. (1980). *Classical Mechanics*, 2nd edition. Addison-Wesley, Reading, Massachusetts.
- Hancock, G. Y. (1953). The self-propulsion of microscopic organisms through liquids. *Proc. Roy. Soc. Lond. A*, **217**, 96-121.
- Helmholtz, H. (1858). Über Integrale der hydrodynamischen Gleichungen welche den Wirbelbewegungen entsprechen. *Crelles J.*, **55**, 25.
- Ishijima, S., Hamaguchi, M. S., Naruse, M., Ishijima, S. A. & Hamaguchi, Y. (1992). Rotational movement of a spermatozoon around its long axis. *J. Exp. Biol.*, **163**, 15-31.
- Kessler, J. O. (1985). Hydrodynamics focusing of motile algal cells. *Nature*, **313**, 218-220.
- Kessler, J. O. (1986). Individual and collective fluid dynamics of swimming cells. *J. Fluid Mech.*, **173**, 191-205.
- Lamb, H. (1932). *Hydrodynamics*. Dover, New York.
- Landau, L. D. & Lifshitz, E. M. (1959). *Fluid Mechanics*. Pergamon Press, London.
- Landau, L. D. & Lifshitz, E. M. (1980). *Statistical Physics - Part 1*. Pergamon Press, London.
- Läuger, P. (1988). Torque and rotation rate of the bacterial flagellar motor. *Biophys. J.*, **53**, 53-65.
- Lins de Barros, H. G. P. & Esquivel, D. M. S. (1985). Magnetotactic microorganisms found in muds from Rio de Janeiro. A general view. *Biom mineralization and Magnetoreception in organisms*, eds.: Kirschvink, J. L., Jones, D. S. & Mootadden, B. J.. Plenum Publishing Corporation.
- Lins de Barros, H. G. P. & Esquivel, D. M. S. (1987). An upper size limit to magnetotactic microorganisms. *Studia*

Lins de Barros, H. G. P., Esquivel, D. M. S. & Farina, M. (1990). Magnetotaxis. *Sci. Progress Oxford*, 74, 347-359.

Mann, S., Sparks, N. H. C., Frankel, R. B., Bazylinski, D. A. & Jannasch, H. W. (1990). Biomineralization of ferrimagnetic greigite (Fe_3S_4) and iron pyrite (FeS_2) in a magnetotactic bacterium. *Nature*, 343, 258-261.

Manson, M. D., Tedesco, P., Berg, H. C., Harold, F. M. & van der Drift, C. (1977). A protonmotive force drives bacterial flagella. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 74, 7, 3060-3064.

Matsuda, T., Endo, J., Osakabe, N., Tonomura, A. & Arai, T. (1983). *Nature*, 302, 411-412.

Oosawa, F. & Masai, J. (1981). Mechanism of flagellar motor rotation in bacteria. *J. Phys. Soc. Jpn*, 51, 2, 631-641.

Petermann, H., Weiss, D. G., Bachmann, L. & Petersen, N. (1990). Motile behaviour and determination of the magnetic moment of magnetic bacteria in rotating magnetic fields. In: *Biological Motion* (ed. Alt, W. & Hoffmann, G.), *Lecture Notes in Biomathematics*, 89, 387-395, Springer-Verlag, Berlin.

Purcell, E. M. (1977). Life at low Reynolds number. *Am. J. Phys.*, 45, 1, 3-11.

Rothschild, Lord (1961). Sperm energetics. In: *The Cell and the Organism* (ed. Ramsey, J. E. & Wigglesworth, V. B.) pp. 13-29.

Schreiner, K. E. (1971). The helix as propeller of microorganisms. *J. Biomechanics*, 4, 73-83.

Taylor, G. I. (1951). Analysis of the swimming of microscopic organisms. *Proc. Roy. Soc. Lond. A*, 209, 447-461.

Taylor, G. I. (1952). The action of waving cylindrical tails

in propelling microscopic organisms. *Proc. Roy. Soc. Lond. A*, **211**, 225-239.

Towe, K. M. & Moench, T. T. (1981). Electron-optical characterization of bacterial magnetite. *Earth Planet. Sci. Lett.*, **52**, 213-220.