

Movimiento de microorganismos

por

Jair Koiller

¿Por qué estudiar el movimiento de los microorganismos? El Prof. Howard Berg, de la Universidad de Harvard, quién dedicó la mayor parte de su carrera científica al tema, nos dice que lo hace por pura fascinación; así como sucedió con Anton van Leeuwenhoek, el inventor del microscopio¹. Pero hoy en día es importante mencionar posibles aplicaciones de la ciencia básica, incluso aún cuando estén todavía en el estado de ficción (Ver Apéndice 1).

En bacterias y protozoos, el medio hidrodinámico externo es un mundo de número de Reynolds cero (Apéndice 2). Curiosamente, hasta los años 30 no fue percibida su importancia para el movimiento de los microorganismos. Estamos habituados a Reynolds grandes, y todavía en los años 70 la intuición de algunos biólogos ¡era equivocada! (Apéndice 3).

En la década de los 70 hubo una explosión de trabajos, sobre el movimiento biológico en todos los números de Reynolds. En Caltech, por ejemplo, se hizo un gran esfuerzo interdisciplinar, liderado por el Professor T.Y. Wu. En Cambridge, Sir James Lighthill, desarrolló una intensa colaboración con el Departamento de Zoología.

En el final de los años 80, Frank Wilczek, un físico teórico de renombre, y su alumno de doctorado, Alfred Shapere, mostraron que las ideas de las "teorías gauge" ¡permiten formular mejor la locomoción con Reynolds cero!²

Edward Purcell, premio Nobel de Física, fallecido en 1997, escribió en 1977 el lindo artículo *Life at low Reynolds number*³, mostrando como la vida de los microorganismos es dominada por el arrastre viscoso. Las ideas de la teoría gauge ya estaban claras para Purcell, aunque ajeno a la jerga moderna.

Para un micronadador, la inercia no tiene importancia. "En punto muerto" (es decir, si deja de mover sus flagelos), una bacteria como *E. Coli* recorrería

¹En Scientific American, abril 1998, hay un interesante artículo sobre el microscopio usado por Leeuwenhoek. En sus primeras observaciones (1676): "De mi parte, debo decir que ninguna visión más agradable apareció delante de mis ojos, que esta miriada de criaturas, vistas llenas de vida en una pequeña gota de agua, moviéndose conjuntamente, cada una con su propio movimiento."

²Nuestro interés por el tema comenzó cuando asistimos a una conferencia del Prof. Wilczek, en 1989. En 1992 comenzamos a estudiar el asunto, al visitar al Prof. Manuel de León, en Madrid. Continuamos en 1994, en una visita a Richard Montgomery, y Kurt Ehlers, en la Universidad de California, Santa Cruz; en 1995 tuvimos el privilegio de recibir en Río de Janeiro, la visita científica del Prof. Howard Berg, de Harvard, el más destacado biofísico trabajando en la motilidad de microorganismos. Colaboramos también con Joaquín Delgado, de la Universidad Autónoma Metropolitana, México, y Marco Antônio Raupp, del Laboratório Nacional de Computação Científica. En etapas de su formación científica, participaron Cassio Neri, Alexandre Cherman y Fernando Duda.

³American J. Physics, **45**, 3-11, 1977.

una distancia menor que el diámetro de un átomo de hidrógeno. En realidad, *E. Coli* nunca podría pararse, debido al movimiento browniano del líquido, tal como un barquito en un mar picado. Ella sería sacudida aleatoriamente, en la media de un largo corporal por segundo. *E. Coli* no puede perseguir sus nutrientes; puede apenas esperar que la difusión del medio los traiga hasta ella (Apéndice 4). Ya un protozoo como el *Paramecium*, 100 veces mayor que *E. Coli*, se mueve como un comfortable trasatlántico: el movimiento browniano deja de ser un factor. El arrastre viscoso continua dominante hasta el tamaño de los copepodos, con cerca de un milímetro de tamaño.

A pesar de vivir en un mundo superviscoso, los microorganismos son muy rápidos. Hagamos una competición virtual entre un nadador de 100m como el campeón brasileño Gustavo Borges, y una simple bacteria, la *E. Coli*. *E. Coli* hace 30 largos por segundo. Para conseguir el mismo resultado, Gustavo debería ser capaz de atravesar una piscina olímpica ¡en menos de dos segundos! Además de eso, ¡la piscina estaría llena de melaza, en vez de agua!

INFORMACIONES BIOLÓGICAS

Bacterias y protozoos, las primeras formas de vida, tuvieron bastante tiempo para optimizar sus resultados, pues existen desde hace 3.600 millones de años. Los primeros invertebrados surgieron 1.600 millones de años atrás. El hombre apareció hace solo un millón de años. Las primeras civilizaciones aparecieron hace apenas 10.000 años.

Tanto para los músculos, como para cilios y flagelos, el movimiento expresa un proceso mecánico-químico envolviendo sistemas termodinámicos internos, mecanismos de regulación y control intracelular, y trueques de energía. Desde el punto de vista fisiológico y de comportamiento, los protozoos nada tienen de "simples", poseyendo, en un contexto restringido, todas las funciones atribuidas a los seres multicelulares. Poseen receptores mecánicos, químicos y ópticos (incluyendo, en algunas especies, estructuras parecidas a las lentes). Muchas especies "se comunican" a través de señales químicas⁴. La célula puede ser comparada a un enorme computador en escala molecular, con un programa muy general y complicado. Este programa está siendo continuamente modificado por realimentación ("feedback") llegando a un alto grado de complejidad.

Las bacterias no encuentran dificultad en generar la energía necesaria para la locomoción. El motor rotatorio es movido directamente por flujo protónico. Para el movimiento flagelar de los protozoos, la fuente de energía consiste en hidrólisis de adenosina trifosfato. Para los eucariotas posiblemente existe una ventaja biológica en la economía de energía disipada en la locomoción. Sin embargo, la disipación metabólica interna es muy grande. En protozoarios, apenas el 10% de la energía disipada durante el movimiento flagelar es aprovechada hidrodinámicamente (*es decir*, para la propulsión). El restante 90% es necesario para generar el movimiento ondulatorio del propio flagelo.

⁴El sexo en bajo número de Reynolds es una actividad extremadamente complicada; los microorganismos son sofisticados en éste (y muchos otros) aspectos.

Aparentemente, la Naturaleza no encontró solución más eficiente.

La complejidad de la propulsión en número de Reynolds cero puede ser ejemplificada con dos protozoos multiflagelados, estudiados por el Prof. Luiz Henrique Monteiro Leal, de la Universidade do Estado do Rio de Janeiro (UERJ), en su tesis de doctorado en el Instituto de Biofísica de la Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ). *Tritrichomonas foetus* y *Giardia duodenalis* fueron observados por video-microscopía y procesamiento digital de las imágenes. En *T. foetus*, los flagelos anteriores presentan un patrón cilíar típico (acción y recuperación), mientras que el flagelo recurrente presenta un patrón tipo flagelar. Uno de los flagelos anteriores, durante la acción, sigue una trayectoria rectilínea, y no un movimiento en arco. Existe una razón de frecuencias fija entre los flagelos anteriores y el recurrente. Las estructuras del citoesqueleto estable de la célula (costilla y axóstilo) no presentan movimiento propio. La observación del patrón natatorio de *T. foetus* reveló que la célula no presenta un desplazamiento uniforme hacia adelante. La posterior digitalización y análisis de las secuencias de imágenes mostraron que, durante un ciclo de pulsación de los flagelos anteriores, las células se desplazan también para atrás (menos que para adelante).

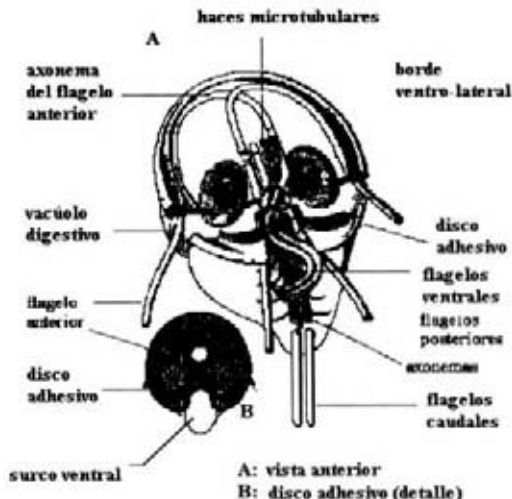


FIGURA 1. *Giardia duodenalis*: longitud 9-21 μm , anchura 5-15 μm . Nótese el disco adhesivo chupador en detalle (B). Hay ocho pares de flagelos: dos pares ventrales, par posterior lateral, par antero-lateral y el par caudal.

En *Giardia duodenalis*, de los ocho pares de flagelos de la célula, apenas dos pares presentan patrones ondulatorios definidos, siendo estos por lo tanto los responsables por el movimiento. Los flagelos caudales no presentan ninguna propagación de ondas, y lo mismo pasa con los flagelos posteriores,

ocurriendo que fueron observadas oscilaciones en este flagelo siempre asociadas al paso de la onda en los flagelos ventrales. *Giardia* presenta tanto movimiento de oscilación lateral como rotación durante su desplazamiento. Se observó aún movimiento en la porción caudal de la célula, tanto en el sentido latero-lateral, como ventro-dorsal, el cual es totalmente independiente de la pulsación flagelar. Todo el disco adhesivo es responsable de la adhesión de *Giardia duodenalis*.

Bacterias magnetostáticas han sido estudiadas por Henrique Lins de Barros, Darci Esquivel, del Centro Brasileiro de Pesquisas Físicas (CBPF), y Marcos Farina, de la UFRJ⁵. Un agregado magnetostático misterioso es descrito en la Apéndice 5.

ESTRUCTURA DE LOS CILIOS Y FLAGELOS

Cilios y flagelos poseen un haz central de microtúbulos, el axonema. En un corte transversal, se puede observar la presencia de nueve pares de microtúbulos periféricos (o nueve *doublets*) y un par central o un par de *singlets*.

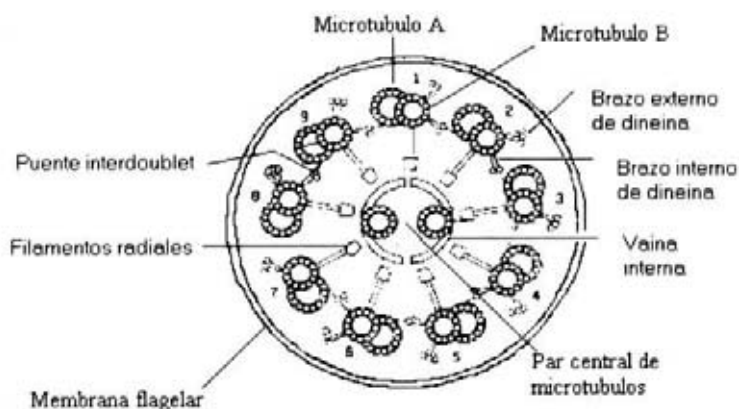


FIGURA 2. Estructura del axonema. La Naturaleza optó por nueve pares de microtúbulos periféricos y un par central.

Independientemente del organismo o de la célula, el axonema presenta aproximadamente $0.25 \mu\text{m}$ de diámetro, pero puede variar bastante en longitud pudiendo llegar a 2 mm. Permanentemente asociado al tubo A de cada *doublet* se encuentra una hilera interna y otra externa de brazos de dineína. Estos brazos alcanzan o se aproximan al tubo B del *doublet* vecino. La manutención de la unión entre los tubos A y B de un *doublet* se hace probablemente por una proteína conocida como tektina. El axonema se mantiene unido por tres grupos de proteínas. El par central de microtúbulos está conectado por puentes periódicamente espaciados y envuelto por una estructura fibrosa,

⁵Organismos magnetotáticos, *Investigacion y Ciencia* 171, 70-78, 1990.

llamada vaina interna (*inner sheath*). Un segundo tipo de proteína conectora, la nexina, liga *doublets* adyacentes. Espaciadas a cada 86 nm a lo largo del axonema, los puentes de nexina son probablemente elásticos, para permitir el deslizamiento de los *doublets* entre sí, durante la pulsación. El tercero y último grupo de conectores son los brazos o filamentos radiales (*radial spokes*), los cuales irradian del par central para cada túbulo A.

El mecanismo que produce la pulsación de cilios y flagelos ha sido objeto de intensa investigación, no sólo porque es fundamental para explicar la creación y el control de las ondas, sino también para esclarecer los movimientos asociados a microtúbulos. Está firmemente establecido que el movimiento es causado por un mecanismo de deslizamiento entre los *doublets* de microtúbulos, a cargo de gasto de ATP. Las proteínas responsables de este trabajo son las dineínas, a través de sucesiva formación y rotura de ligaduras entre los brazos de dineína y el túbulo B, como si los brazos de dineína de un túbulo A de un *doublet* caminase sobre el túbulo B del *doublet* vecino.

ASPECTOS MATEMÁTICOS

Para moverse, cualquier organismo o robot precisa interactuar con el medio externo. Para escribir las ecuaciones matemáticas de este movimiento, estamos habituados a usar la tercera ley de Newton, de acción y reacción. Sin embargo, debido a su tamaño microscópico, un microorganismo se mueve sin prácticamente ningún efecto inercial. En consecuencia, en el movimiento libre, satisface (con casi absoluta exactitud) dos condiciones contra-intuitivas: *¡la fuerza total y el torque total que ejerce sobre el medio externo son ambos nulos!*

Observemos un espermatozoide, típicamente con una célula pequeña y una larga cola. Las oscilaciones se inician en la cabeza, dirigiéndose para atrás, aumentando de amplitud. ¿Cómo esto produce un movimiento hacia adelante?

Imaginemos el flagelo como una unión de pequeñas varillas rígidas. Dice la mecánica de fluidos que, al arrastrar una varilla, la resistencia al movimiento transversal es aproximadamente *dos veces mayor* que al movimiento longitudinal. Supongamos que el espermatozoide esté sujeto por una "pinza óptica"⁶. Consideremos la línea de simetría, que por forma de lenguaje llamamos horizontal o axial, y descomponemos las fuerzas de resistencia al movimiento. En media, las componentes verticales se cancelan, por simetría.

Pero teniendo en cuenta el factor 2 : 1 (en cada pequeño trecho rectilíneo), la resultante de las proyecciones en la dirección del eje geométrico es no nula. Con las pinzas ópticas, podemos medir estas fuerzas, y apreciar, la motilidad del espermatozoide, perfeccionando los exámenes de fertilidad.

Cuando liberamos el espermatozoide de la trampa óptica, se produce instantáneamente una velocidad hacia adelante. Pues, para que la fuerza total

⁶Haces de láser pueden manipular objetos microscópicos. Ver Scientific American, abril de 1998.

sea cero, la componente axial es contrabalanceada por la resistencia a una traslación *rígida* del sistema organismo + flagelo.

Otro hecho sorprendente es que efectos puramente hidrodinámicos pueden eliminar (o por lo menos disminuir) la necesidad de señales o mecanismos internos, en la coordinación del movimiento ciliar. Se observó que conjuntos de cilios del *Paramecium*, en el inicio de un proceso de regeneración, realizan el ciclo de forma descoordinada. Después de llegar a un cierto tamaño ciliar crítico, las fuerzas hidrodinámicas parecen volverse capaces de estimular y coordinar los cilios adyacentes.

Espermatozoides, lado a lado, sincronizan las oscilaciones de los flagelos, pasando a nadar visiblemente más rápido. Sir Geoff Taylor, en 1951⁷, en el primer trabajo matemático sobre movimiento de microorganismos, usó un modelo extremadamente simplificado, en el que un espermatozoide es representado por una recta infinita propagando una onda sinoidal. Mas este simple modelo permite mostrar que, al sincronizarse, los espermatozoides minimizan la disipación de energía desprendida hidrodinámicamente. El segundo trabajo en el tema, hecho por Sir James Lighthill en 1952⁸, fue sobre la eficiencia de la autopropulsión de una esfera deformable, propagando pequeñas ondas superficiales, transversales o tangenciales (Apéndice 6).

GEOMETRÍA Y FÍSICA DE LA MICRONATACIÓN

Gatos, gimnastas, astronautas, o un satélite consiguen reorientarse espacialmente después de un ciclo de movimientos (usando las patas delanteras/traseras, brazos/piernas o mecanismos acoplados). Es ventajoso minimizar la energía disipada en este proceso. Sorprendentemente, ¡la estructura de este tipo de problema variacional resulta ser la *misma* que las ecuaciones que rigen ciertos modelos para las partículas elementales! (Apéndice 7).

En 1989 Shapere y Wilczek consideraron un microorganismo \mathcal{R} , nadando libre y aislado. Como vimos, el movimiento satisface el requerimiento de fuerza y torque totales nulos. Son precisamente estas restricciones que producen la estructura matemática llamada "conexión en un fibrado principal" – o la estructura de "gauge". Así, el movimiento del microorganismo en el fluido, o la reorientación espacial del gato, es un resultado *indirecto* del cambio de formas.

La idea ya era clara para Purcell. El desplazamiento de su famoso *animal* es proporcional al área del rectángulo en la Fig. 3. El factor de proporcionalidad es el coeficiente F de "curvatura" de la conexión.

Uno de los aspectos de nuestro trabajo⁹ es extender el modelo geométrico de Shapere y Wilczek para el movimiento colectivo de microorganismos. Aquí, el ejemplo-paradigma es la locomoción de *dos* veneras o vieiras. Cooperando, consiguen contornear la famosa paradoja de Purcell (Apéndice 8).

⁷Proc. Roy. Soc. London A **209**, 447-461, 1951.

⁸Commun. Pure Applied Math. **5**, 109-118, 1952.

⁹Problems and progress in microswimming, J. Nonlinear Science **6**, 507-541, 1996.

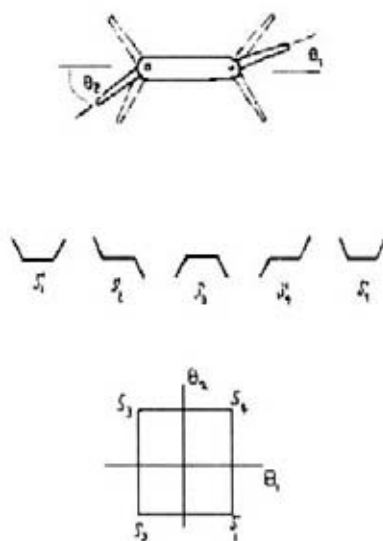


FIGURA 3. "Animat" de Purcell.

FUGO

El organismo *Fugo* tiene el aspecto de una esfera. Sea φ la coordenada azimutal. Kurt Ehlers describe el movimiento de un *Fugo* hipotético, en bajo número de Reynolds, en cuatro actos: i) la célula esférica, de radio r_1 , se deforma tangencialmente en la dirección de uno de los polos, digamos el polo vertical \vec{k} (eliminando, $\Delta\varphi/2$ de su membrana, cerca de este polo, y generando la misma cantidad cerca del otro). ii) La célula aumenta su radio hasta r_2 . iii) Repite i) en la dirección opuesta. iv) Vuelve al radio inicial r_1 .

Usando el punto de vista geométrico, Kurt Ehlers demuestra (¡sin necesidad de cálculos complicados!), que en cada ciclo la célula se mueve

$$(r_2 - r_1)\pi\Delta\varphi/8$$

en la dirección de \vec{k} .

LA CIANOBACTERIA SYNECOCCUSS

Las cianobacterias son estudiadas por botánicos interesados en los procesos de fotosíntesis y por ecologistas investigando algas tóxicas¹⁰. *Synechococcus* son organismos unicelulares en forma de píldora, midiendo en torno de $1\mu\text{m}$ de diámetro por $2\mu\text{m}$ de largo. Su velocidad de locomoción en el agua del mar puede llegar a $25\mu\text{m/s}$, en la dirección de su eje mayor, siguiendo una senda helicoidal irregular.

¹⁰Visite el "cyanosite" <http://www.cyanosite.bio.purdue.edu/index.html>.

Su medio de locomoción no es conocido. No se observan flagelos, cilios o deformación aparente de su forma. Existe la posibilidad de que tal movimiento pueda ser provocado por ondas de alta frecuencia y baja amplitud, moviéndose a lo largo de su membrana exterior. Kurt Ehlers conjeturó que el movimiento de la membrana es puramente tangencial¹¹. En realidad, Sir James Lighthill había demostrado ya, en su artículo de 1952, que una esfera se puede mover a través de deformaciones tangenciales de su superficie. La reparametrización material (que no cambia la forma externa) no sería percibida por la microscopía óptica. Los laboratorios de Marcos Farina, en la UFRJ, y de Tom Pitta, en la Auburn University, están investigando esta conjetura.

A primera vista, ondas longitudinales como generadoras de movimiento (¡y en la misma dirección, digáse además!) desafían un poco nuestro sentido común, pero podemos explicarlo de forma cualitativa.

Consideremos un pequeño tramo de un meridiano de superficie esférica; podemos visualizarlo como una recta. Debemos concentrarnos en dos puntos adyacentes: el primero, *C*, es el centro de la compresión, "pico" de la onda; el otro, *B*, es el centro de la expansión, o "valle".

Localmente, la membrana está yendo en dirección a *C*, arrastrando el fluido consigo. Así, tendremos el fluido yendo para *C* desde ambos lados. Exactamente en este punto, el fluido se encuentra, hay un "choque", y el fluido es empujado lejos de la membrana. Una molécula de fluido que estuviese a la izquierda del punto *C* se desplazaría *hacia la derecha*, hasta quedar exactamente sobre él, pero más alejada de la membrana.

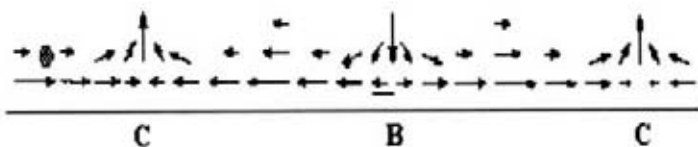


FIGURA 4. Deslizamiento producido por la onda de compresión/dilatación. Acompáñelo con el texto.

La onda longitudinal se desplaza, por la membrana, hacia la izquierda. Nuestra "molécula-test" se encuentra ahora, por lo tanto, a la derecha del punto *C* inicial, ya sintiendo los efectos del punto *E*. Como centro de la expansión, él empuja el fluido lejos de sí, forzando nuestra molécula hacia la izquierda, mas el efecto es disminuido por estar más alejado de la membrana. La partícula se ve ahora encima del punto *B* original, que por expulsar fluido en todas las direcciones acaba chupando partes más exteriores del líquido en dirección a la membrana. La molécula "cae", ya a la derecha del punto *B* (pues la onda continua moviéndose hacia la izquierda).

¹¹Do cyanobacteria swim using traveling surface waves?, Proc. Natl. Acad. Sci. **93**, 8340-8343, 1996.

Estando a la derecha del punto B original, ella será empujada para la izquierda de éste, y el efecto es aumentado por aproximarse a la membrana, en dirección a un nuevo punto C que se aproxima. Y así sucesivamente.

Lo importante aquí es percibir que nuestra molécula se desplaza hacia la derecha. Esto porque cada vez que ella es forzada hacia la izquierda, se encuentra más alejada de la membrana y, por lo tanto, este "empujón" es más ligero que el inmediatamente anterior, rumbo a la izquierda. Así, vemos que el fluido está siendo forzado hacia la derecha, lo que equivale a decir que el organismo está yendo hacia la izquierda. ¡Él nada en la misma dirección de propagación de las ondas!

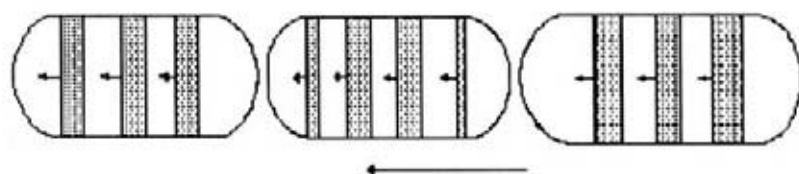


FIGURA 5. Es posible nadar en número de Reynolds bajo usando un tren de ondas tangenciales. La longitud de onda de esta deformación es aproximadamente $1/3$ de la longitud de la célula. Las regiones sombreadas representan regiones de contracción que se propagan hacia la izquierda. Las áreas claras son regiones de expansión. La célula nada hacia izquierda.

ANÁLISIS DE LA MICRONATACIÓN

Por ahora, nuestros estudios se concentraron en métodos analíticos, para geometrías razonablemente simples. Deseamos en el futuro usar métodos numéricos para modelar movimientos complicados como los de la *Giardia* y la *Tritrichomonas*.

Deseamos mencionar inicialmente los *métodos espectrales*. En los problemas lineales, es siempre importante obtener el espectro del operador que rige el fenómeno estudiado. Por ejemplo, en la teoría del potencial, el operador a ser estudiado es el Laplaciano. El espectro de este operador es fundamental para todos los fenómenos ondulatorios. Hay un operador análogo para los potenciales hidrodinámicos asociados a los escurrimientos con Reynolds cero: es un operador que asocia, a cada campo de velocidades en la frontera, el campo de fuerzas de superficie correspondiente. En 1896, H.A. Lorentz probó que este operador satisface una fórmula de "reciprocidad" que, en lenguaje más actual, significa que es simétrico.

En nuestros estudios, verificamos que con la base espectral y los autovalores de este operador K podemos entender completamente la energía disipada hidrodinámicamente. En geometrías simples, como el círculo o la esfera, conocemos todas estas informaciones analíticamente. Hay otro operador importante en micronatación, F , antisimétrico, que describe el desplazamiento (véase el Apéndice 9).

EFICIENCIAS

Entre las diferentes nociones de *eficiencia* de la locomoción, ¿cuál es la "mejor"? Este es un tema controvertido. En nuestra opinión, depende de la especificidad del problema biológico o robótico en cuestión.

Las eficiencias en micronatación se pueden calcular usando los operadores K y F . La siguiente definición parece ser bien natural: simplemente se divide el desplazamiento por la energía disipada en un ciclo. Esta noción, que llamamos de *eficiencia ingenua*, permite comparar dos "estilos" diferentes de natación, fijando el mismo período de los ciclos. Se puede demostrar que la eficiencia máxima corresponde al mayor autovalor (en valor absoluto) de la matriz antisimétrica $K^{-1/2}FK^{1/2}$.

Si doblamos el período del ciclo, la velocidad cae a la mitad (la distancia recorrida es la misma), mas la potencia disipada es 1/4 de la anterior o sea, la energía es economizada por un factor 1/2, y la eficiencia se dobla. Por lo tanto, es importante fijar el período. Tanto la velocidad como la potencia dependen cuadráticamente de la amplitud de las deformaciones, de modo que la eficiencia ingenua no depende de la amplitud.

Comparemos con otra noción de eficiencia, utilizada por Lighthill: dividimos la potencia necesaria para "empujar" la célula con una velocidad dada, por la potencia gastada por el organismo utilizando el estilo que se está considerando, con la misma velocidad. En esta definición, numerador y denominador dependen cuadráticamente de la frecuencia del ciclo. Por tanto, es invariante por reparametrizaciones del tiempo. Sin embargo, la *eficiencia de Lighthill* depende cuadráticamente de la amplitud de la deformación. Con esta noción, para comparar dos estilos diferentes, es crucial no dar ventaja a uno de ellos por tener mayor amplitud, hecho ya apuntado por Lighthill.

Consideremos un organismo o robot que se desplaza por deformaciones de una membrana elástica. Llamamos *nodos geométricos* a una base del espacio de estas deformaciones (usando, por ejemplo, los autovectores del operador Laplaciano vectorial).

Shapere/Wilczek observaron para la esfera y el círculo que, *por el criterio de la eficiencia ingenua, ondas involucrando los nodos geométricos altos (o sea, con muchos máximos y mínimos) son ventajosas.*

En nuestro trabajo con Joaquín Delgado¹² verificamos que este hecho es realmente sutil, pues la velocidad del desplazamiento y la energía disipada hidrodinámicamente dependen ambos del mismo factor N (el mínimo de los nodos geométricos involucrados). Alexandre Cherman verificó que el mismo hecho ocurre para las deformaciones de una elipse.

Por otro lado, desde el punto de vista del estrés puramente mecánico, los nodos geométricos altos son más costosos para un organismo desplazándose por deformaciones de su membrana. Lighthill demostró (en una nota de pie de página) que para la esfera, el estrés (cuadrático) crece según N^3 . Así, desde el punto de vista de la eficiencia de Lighthill, los nodos bajos son preferibles.

¹²Reports on Mathematical Physics, 42, 165-183, 1998.

¿Por qué la Naturaleza optó por el movimiento ciliar, y no por las deformaciones de la membrana? Una razón puede ser la siguiente: la "envuelta" formado por los cilios puede imitar los nodos geométricos altos de una membrana, con el mismo esfuerzo mecánico que para los nodos geométricos bajos. A través del movimiento ciliar, ¡la Naturaleza consiguió "engañar" a la matemática!

UN EJEMPLO

Uno de los temas de la tesis de Kurt Ehlers¹³, después retomado por Alexandre Cherman, es el movimiento de organismos achatados (planos) cuyas formas medias son elipses. Alexandre calculó la eficiencia hidrodinámica de este movimiento. Podemos enviar por email las animaciones en MAPLE.

Para obtener una forma ondulatoria de natación, tomamos una elipse de alta excentricidad y deformaciones con coeficientes imaginarios puros. J. Gray y H.W. Lissmann¹⁴ hicieron observaciones detalladas de los varios modos de locomoción de *Nematoides*. Este modelo bidimensional se aplica bien a *Turbatrix Aceti*, observada próxima a una superficie de vidrio.

Turbatrix Aceti tiene aproximadamente $840\mu\text{m}$ de largo y su diámetro es $28\mu\text{m}$. Nada por ondulaciones propagándose desde adelante hacia atrás. La amplitud de onda observada es de $712\mu\text{m}$, la frecuencia 5.2sec^{-1} o sea, una brazada cada 1.9 segundos. La amplitud es de aproximadamente $107\mu\text{m}$ y las velocidades observadas $718\mu\text{m}$ por segundo, o $138\mu\text{m}$ por brazada. Así, la progresión hacia adelante es de aproximadamente 16.5% del largo del gusano por brazada.

Frecuentemente la amplitud de la onda aumenta al propagarse por el cuerpo del nematoide, moviéndose el rabo cerca de cuatro veces más que la cabeza. Esto se relaciona con la capacidad del nematoide de nadar casi sin oscilaciones laterales ("yawing").

Para modelar la *Turbatrix* consideramos una elipse con semiejes 0.06 y 1.94. Por simplicidad, tomemos amplitud constante. La fórmula de la curvatura, al integrar sobre el ciclo, automáticamente cancela (en media) las oscilaciones laterales. Tomamos

$$S(\sigma, t) = \sigma + \frac{0.94}{\sigma} + .17i \cos 2\pi t (v_3(\sigma) + v_{-5}(\sigma)) + .17i \sin 2\pi t (v_4(\sigma) + v_{-6}(\sigma)).$$

Estas deformaciones son normales al eje mayor de la elipse, siendo el movimiento resultante solo de traslación. Necesitamos componentes de curvatura para el acoplamiento de los nodos 3 y 4, 3 y -6, -5 y 4, y -5 y -6. Las

¹³Kurt también analizó el movimiento de esferoides, tanto en la dirección del eje de simetría como perpendicularmente a éste, y el movimiento generado dentro de un tubo a través de pequeñas deformaciones.

¹⁴J. Exp. Biol. 41, 135-154, 1964.

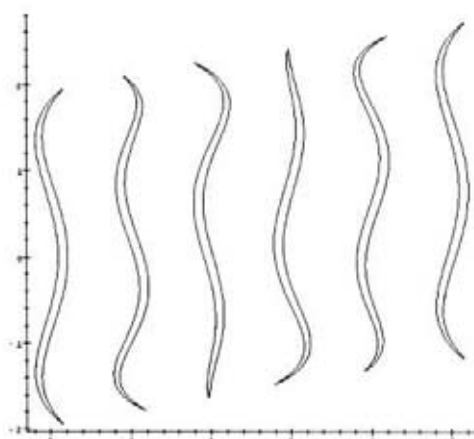


FIGURA 6. *Parabotrix* en $t=0, 0.2, 0.4, 0.6, 0.8$ e 1.0 .

componentes de curvatura pueden ser calculadas con la ayuda de las fórmulas de Kurt y Alexandre, obteniéndose

$$F_{3,4} = 4, \quad F_{-6,-5} = 4, \quad F_{-5,4} = 4M, \quad F_{-5,4} = 4,$$

las otras componentes no nulas por antisimetría. La traslación resultante es

$$\int_0^1 F_{3,4} a_3(t) \bar{a}_4(t) dt + \int_0^1 F_{-6,-5} a_{-6}(t) \bar{a}_{-5}(t) dt \\ + \int_0^1 F_{-5,4} a_{-5}(t) \dot{a}_4(t) dt + \int_0^1 F_{-5,4} \bar{a}_{-5}(t) \bar{a}_4(t) dt.$$

El resultado de esta integral es -0.71 . En escala, obtenemos $154 \mu m$ por brazada, o sea 18% de la longitud, bastante próxima a los 16.5% observados. El resultado parece ser muy bueno, teniendo en cuenta las deficiencias del modelo, a saber: ser bidimensional; apenas 4 nodos fueron excitados, con amplitud constante; el número de Reynolds correcto es del orden de 1, en el límite la aplicabilidad de la aproximación de Stokes; y no tenemos en cuenta los efectos de orden ≥ 3 en la amplitud, solo los cuadráticos.

APÉNDICE 1

El movimiento de los seres vivos inspiró varios mecanismos de Leonardo da Vinci. *De motum animalum* (Giovanni Borelli, 1680) fue un trabajo interdisciplinar de los Renacentistas, como hoy de moda.

Flagelos bacterianos, como organelos para locomoción, fueron descritos inicialmente por C.G. Ehrenberg (1838).

La taxia química en las bacterias fue descubierta por W. Pfeffer y T.W. Engelmann. Este proceso envuelve componentes celulares actuando como receptores químicos, procesadores de información y reguladores de respuesta. En 1906, H.S. Jennings describió una "reacción de miedo" (*avoidance*) en *Paramecium*, consistiendo en un cambio brusco en la dirección del movimiento, al encontrar un obstáculo.

La teoría de control se aplica tan bien a las máquinas vivas como a los motores a vapor [C. Bernard (*Les phénomènes de la vie*), 1878]. Wiener resaltó muchas áreas de contacto entre la matemática aplicada y la biología. El acuñó la palabra *cibernética* en 1961.

Mencionemos algunas posibles aplicaciones del movimiento en Reynolds bajo.

1. Bombeamiento "peristáltico". Ingenieros del Departamento de Ingeniería Eléctrica, Berkeley, están intentando construir una microbomba peristáltica, para instalarla en un chip de computador, pudiendo ser usada para el enfriamiento.
2. Exploración de medios porosos o viscosos. Imaginemos que fuese posible la construcción de pequeños robots que se muevan en un medio poroso, capaces de "oler" moléculas de hidrocarburos y seguir sus gradientes. Intentando localizar reservas de petróleo, ¿por qué no imitar la estrategia de la *E. Coli* en su quimiotaxia? De modo análogo, la exploración de Marte por un enjambre de mini-robots está siendo planificada. ¿Cuál es la mejor estrategia?
3. Salud. Desgraciadamente, aún no existen muchos estudios relacionando motilidad con infecciosidad. Pero trabajos recientes pueden estar revirtiendo este cuadro: apoyadas en la mudanza del código genético para los flagelos, se están intentando estrategias para el desarrollo de vacunas. *E. Coli* patogénica, una de las mayores causas de mortalidad infantil en países del tercer mundo, es el microorganismo escogido por varios grupos de investigación.
4. Robots Biológicos. *Paramecium* y otros microorganismos (con cerca de $100\mu m$) ¿podrían ser "domesticados" para transportar objetos microscópicos a sus destinos? Por increíble que parezca, esto ya no es ficción¹⁵. ¿Podrán un día micro-robots llevar medicamentos a regiones actualmente inaccesibles del cuerpo humano?

¹⁵R.S. Fearing, 2nd Intl. Symp. on Micromachines, Nagoya, 1991.

APÉNDICE 2. EL NÚMERO DE REYNOLDS

El número de Reynolds

$$\mathcal{R} = av\rho/\eta,$$

es una de las cantidades adimensionales que surgen naturalmente, cuando se adimensionalizan las ecuaciones de Navier-Stokes,

$$\rho \frac{D\vec{v}}{dt} = -\nabla p + \mu \Delta \vec{v}, \quad \nabla \cdot \vec{v} = 0 \quad (0.1)$$

que rigen el movimiento de los fluidos. Aquí, a es el diámetro del objeto, v su velocidad, ρ la densidad y η la viscosidad del fluido. En biofluidinámica, el número de Reynolds va desde de 10^{-6} para el movimiento de las bacterias hasta 10^4 para el vuelo de los pájaros.

Despreciando el término inercial $\rho \frac{D\vec{v}}{dt}$, obtenemos una enorme simplificación, llamada ecuación de Stokes. Esta aproximación es apropiada para los microorganismos. Una bacteria típicamente nada a 0.03 cm/seg. Con el mismo número de Reynolds, usted estaría nadando en una piscina de melaza. Girando los brazos a 1 cm/min, usted tardaría una semana para avanzar un metro.

El diagrama muestra un objeto irregular en un fluido. El fluido tiene viscosidad η y densidad ρ . El objeto tiene un diámetro a y se mueve con velocidad v . Se indica que las fuerzas inerciales son aproximadamente iguales a las fuerzas viscosas, expresado como $\frac{\text{inertial forces}}{\text{viscous forces}} \approx \frac{av\rho}{\eta}$. Se agregan anotaciones en inglés: 'fluid density' apunta a ρ y 'fluid viscosity' apunta a η . Debajo, se muestra la derivación del número de Reynolds: $\mathcal{R} = \frac{av\rho}{\eta} = \frac{av}{\nu}$, donde ν es la viscosidad cinemática. Se indica un valor de $\nu = 10^{-2} \frac{\text{cm}^2}{\text{sec}}$ para el agua.

FIGURA 7. El número de Reynolds, adimensional, estima la razón de la fuerza inercial por la viscosa (figura de Purcell, en el artículo del American J. Physics).

APÉNDICE 3. INTUICIÓN EQUIVOCADA

En un famoso artículo de revisión, publicado en los Annual Reviews of Fluid Mechanics (1972), Jahn y Votta describen así el movimiento de *Euglena*: “[Una trayectoria] de *Euglena* es una hélice, formando el flagelo un pequeño

ángulo con el cuerpo. El movimiento es producido por dos mecanismos distintos. Uno de ellos es el impulso del flagelo. La oscilación del cuerpo también produce una componente para adelante". ¡Esta intuición está equivocada! La oscilación del cuerpo es *consecuencia* del movimiento del flagelo.

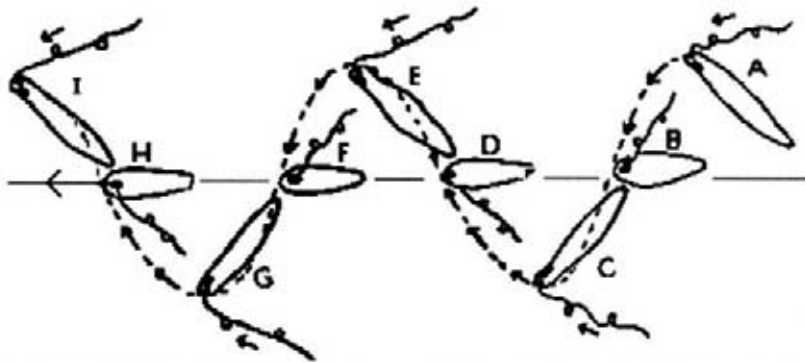


FIGURA 8. Movimiento de *Euglena*: note una trayectoria helicoidal; el flagelo forma un ángulo agudo con el cuerpo, que gira en torno de su eje y oscila en torno de la línea de simetría.



FIGURA 9. Movimiento producido por lazo que se propaga en el flagelo de *Euglena*.

APÉNDICE 4. EL ADORABLE VAGABUNDO

La taxia química de *E. Coli* fue desvelada por Howard Berg, usando el microscopio de acompañamiento ("tracking"), que desarrolló en la década de los 60. *E. Coli* da una carrera ("run") durando mas o menos un segundo en una determinada dirección. Tiene lugar entonces una reorientación ("tumbling"), que dura aproximadamente 0.1-0.2s. En presencia de un gradiente químico, aparece un sesgo en el movimiento: la dirección favorable demora un poco más, pero *E. Coli* mantiene su flema en un "run" desfavorable. *E. Coli*, un ancestro de los adorables vagabundos como Charlie Chaplin, ¡es una optimista!

Recomendamos entusiásticamente el libro: Berg, H.C., *Random Walks in Biology*. (Princeton University Press, Princeton, expanded edition, 1993).

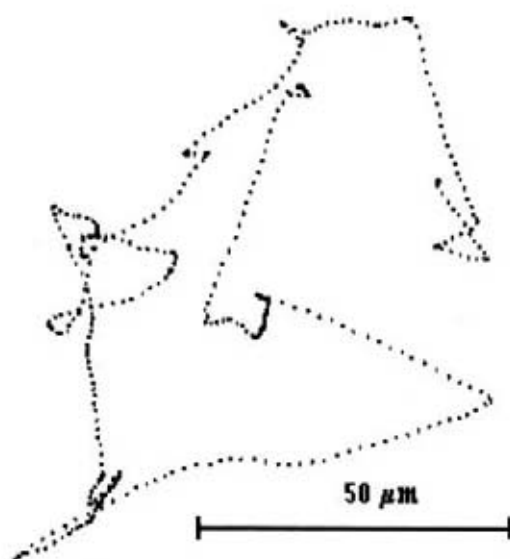


FIGURA 10. *E. Coli* vagabundeando. Cuando la vida está normal, *E. Coli* pasea aleatoriamente. En presencia de un gradiente químico, las carreras en la dirección favorable se vuelven más largas. *E. Coli* es optimista: en la dirección desfavorable las carreras no se hacen más cortas. Cortesía de Howard Berg.

En el inicio de los años 70, Berg hizo otro descubrimiento importantísimo: los flagelos no tienen movimiento propio – la Naturaleza desarrolló en las bacterias un experimento único: ¡el motor rotatorio! (Figura 11).

APÉNDICE 5. EL AGREGADO MAGNETOSTÁTICO “CARIOCA”

Un organismo multicelular magnetostático encontrado en la Lagoa Rodrigues de Freitas, Rio de Janeiro (cortesía de Darci Esquivel, Henrique Lins de Barros e Marcos Farina). Consiste de mas o menos 20 células, con tamaño total de unos 4 μm . Se mueve a unas 30-100 $\mu\text{m}/\text{sec}$. No fueron observados cilios ni flagelos.

Un modelo idealizado sería un sistema de puntos conectados por varillas hidrodinámicamente “invisibles”. Alterando las distancias mutuas, el sistema puede producir holonomía.

Recientemente, nuestros colegas Henrique Lins de Barros y Jorge Sá Martins estudiaron matemáticamente el movimiento de bacterias magnetostáticas sujetas a un campo magnético *oscilante*, permitiendo así, estimaciones más precisas de este momento.

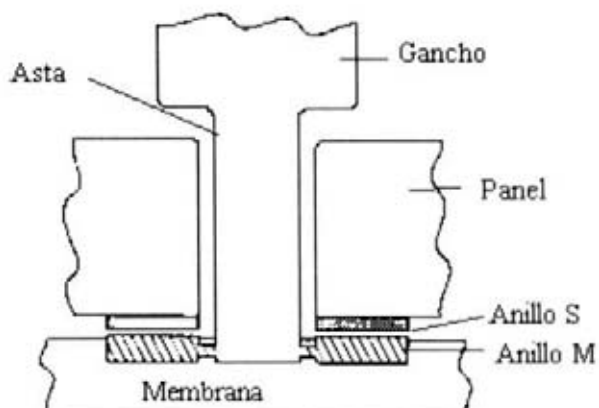


FIGURA 11: Esquema del motor bacteriano: el gancho flexible acopla un asta al filamento flagelar. El torque es generado entre el anillo M (montado rígidamente en el asta y rodando libremente en la membrana) y en el anillo S (montado rígidamente en la pared). El torque es producido por un flujo de iones interactuando con las cargas en la superficie del anillo S ("stator"). Bacterias Gram-negativas poseen dos anillos adicionales.

Cortesía de Howard Berg.



FIGURA 12. Agregado magnetostático obtenido en la Lagoa Rodrigues de Freitas, observado en un microscopio electrónico de barrido.

APÉNDICE 6. SIR JAMES LIGHTHILL

Dedicamos este trabajo a la memoria de Lighthill, fallecido el 17 de julio de 1998, cuando nadaba en las proximidades de la Isla de Sark. Este es un pequeño fragmento de una entrevista en la BBC, en 1997.

"I have a sort of general pleasurable feel about fluids and, of course, I'm very interested in flight, and although I worked entirely on aeronautical flight in those days, I subsequently did very comprehensive studies of animal flight -birds, bats and insects- during my later period in Cambridge, working with the zoology department there. And my hobby is swimming; I have a great deal of interest in the ocean -ocean waves, ocean currents, ocean tides- and so I enjoy observing all that when I swim. And then I have a fellow feeling for the swimming animals, and I've written papers about almost all varieties of swimming fishes and invertebrates, and quite a lot of work on micro-organism locomotion...

In the holidays I always do each year an adventure swim, which I do, partly because it's good for all of us to have an adventure every so often, but partly because when I was at Farnborough I was working with test pilots, and I was conscious that they were actually depending on the scientific work that was done; they staked their lives on the correctness of the science. I've done a lot of work on ocean waves and tides and currents, and I feel I understand them well enough to be quite prepared to swim in them, because with my theoretical knowledge, supplemented by an immense amount of experience in swimming in these conditions, I can swim safely; and have an exciting adventure in the process. So I do this, usually choosing swims where there are quite difficult currents to deal with. Sometimes one swims around islands, sometimes one swims between one island and another...

Well one of my famous swims is the one around Sark which I've done five times, and one of them was during a south-westerly gale which was the one that actually caused the Fastnet disaster. So one needed quite a lot of nerve and stamina to complete the swim on that day, but it really was rather an exciting experience. But I've swum between two of the Azores which have quite a strong current between them. I've swum around an actively erupting volcano, namely Stromboli, and watched eleven separate eruptions from the side where you can see the volcano, where incidentally, the water is the temperature of a hot bath because that's the side the lava comes into the sea. And I've swum around Lundy, and my most recent swim was round Ramsay island where there are exceptionally strong currents off the southwest coast of Pembrokeshire...

And, of course, you meet seals and all sorts of interesting animals who have a fellow feeling with swimmers when you do these swims".

APÉNDICE 7. TEORÍA GAUGE

Desde Einstein, los físicos intentan la "gran unificación" de las fuerzas elementales. Las teorías de "gauge" comenzaron con el trabajo pionero de Yang y Mills en los años 70 (más recientemente los físicos pasaron a intentarlo con las teorías de "cuerdas"). En las teorías gauge, los objetos elementales contienen, además del espacio-tiempo de cuatro dimensiones, coordenadas "invisibles" formando una "estructura de grupo" (en un grupo podemos componer objetos, como las rotaciones y traslaciones en el espacio). En la versión clásica, una partícula en un campo de gauge es regida por ecuaciones semejantes a las de la Mecánica Celeste, pero conteniendo términos que dependen de las coordenadas del grupo.

Richard Montgomery analizó en 1987 la estructura matemática de problemas de este tipo. En general, las soluciones periódicas en el espacio-tiempo no son periódicas en el espacio extendido con las coordenadas del grupo. La diferencia en las coordenadas del grupo de las posiciones inicial y final se denomina "holonomía".

En robótica, el espacio total describe las formas y localización del robot. Descartando las coordenadas que representan la localización (grupo euclidiano), obtenemos el espacio de las formas intrínsecas. En este contexto, "holonomía" significa la reorientación de la nave espacial o la traslación del microorganismo.

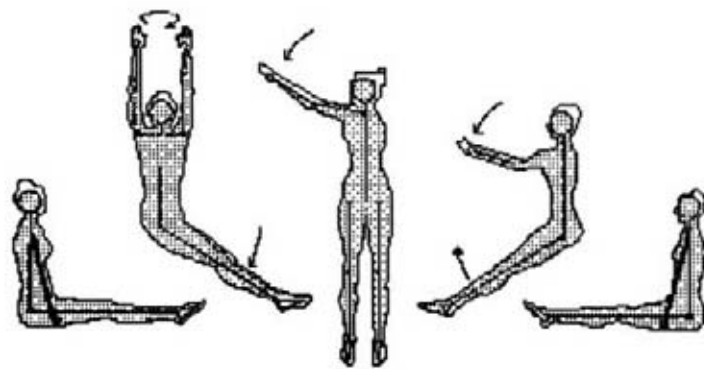


FIGURA 13. Una maniobra de una gata (Adaptado de C. Frohlich, *Scientific American* **263**, 1980).

Un experto en holonomía es el gato. Si lo tiramos de cabeza abajo, el consigue caer de pie. La explicación correcta ya aparece en *Nature*, 22 de noviembre de 1894, con una secuencia de fotos hechas por un tal M. Marey¹⁶. A través de una secuencia de maniobras alterando su forma (patas delanteras vs. traseras/flexibilidad de la columna a la altura del abdomen) el gato consigue reorientarse, cayendo de pie.

¹⁶"Photographs of a tumbling cat". El artículo en *Nature* no está firmado - no obstante el texto tiene un humor delicioso.

APÉNDICE 8. CONTORNEANDO LA PARADOJA DE PURCELL

La reciprocidad de la ecuación de Stokes (Apéndice 2) produce la “paradoja de la venera”. Cuando el espacio de las formas es un segmento de recta (dimensión 1), no es posible producir holonomía. La venera quedaría eternamente confinado a un movimiento de vaivén. No importa si el movimiento de cierre de la concha es rápido y la abertura lenta, porque el término inercial de la ecuación de Navier-Stokes es despreciable.

Hay una serie de filmes sobre fluidos, producido en la década de los 70 en los EUA¹⁷. Uno de ellos es una conferencia de Sir Geoff Taylor, *Low Reynolds number flows*. Entre varios experimentos inolvidables, Taylor presenta un objeto propulsado por una única aleta. Colocado en un tanque de glicerina, su locomoción es un fracaso.

Pero, en nuestros artículos en *J. Nonlinear Science*, demostramos que dos vieiras pueden nadar, si cooperan inteligentemente. El lector deberá pensar en una coreografía para las dos veneras Alice y Bob.

La teoría matemática aquí involucrada se llama “planeamiento no holonómico de locomoción”, área que tomó impulso en esta última década. Shankar Sastry, de Berkeley, y Richard Murray, de Caltech, especialistas en el tema, consideran que el asunto aún está en su infancia. ¡Pero los microorganismos tienen miles de millones de años de experiencia!

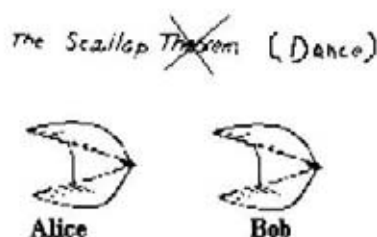


FIGURA 14. Dos veneras pueden nadar en Reynolds cero. Halle una sucesión de cuatro movimientos alternados Bob - Alice - Bob - Alice de forma que el conjunto se traslade.

APÉNDICE 9. LAS MATRICES \mathcal{K} y \mathcal{F}

Para pequeñas deformaciones de una membrana, o para el movimiento ciliar, para optimizar la locomoción consideramos el problema variacional linealizado: Minimizar la energía disipada hidrodinámicamente, sometida a una traslación prescrita, dadas por

$$\mathcal{K} = \frac{1}{2} \int K(\dot{a}, \dot{a}) dt = E, \quad \mathcal{F} = \frac{1}{2} \int (Fa, \dot{a}) dt = X,$$

¹⁷National. Committee for Fluid Mechanics Films, A.I.A.A. Educational Programs.

donde F es antisimétrica, K simétrica y positiva. Las componentes de $C : a(t)$ en \mathbb{R}^n (para $n = \infty$ usamos la norma L^2), describen las amplitudes de un nodo geométrico, elemento de la base de deformaciones $\vec{v}_n(x)$. $\frac{1}{2}K$ es la matriz de *disipación* de energía, y $\frac{1}{2}F$ es la matriz de las *curvaturas*, que describe una "conexión en el fibrado principal".

El Lagrangiano está dado por $\mathcal{L} = \mathcal{K} - \nu\mathcal{F}$, donde ν es el multiplicador asociado. Como $a_i(t)$ son funciones cuasiperiódicas de media cero, una integración primera conduce al sistema lineal (ecuación de Euler-Lagrange):

$$K\dot{a} = \nu Fa .$$

A lo largo de una solución, $(K\dot{a}, \dot{a}) = \nu(Fa, \dot{a})$, luego

$$E(t)/X(t) \equiv \nu$$

Consideremos el problema espectral $FZ = \lambda KZ$ siendo $Z_n = A_n + iB_n$ los autovectores correspondientes. Sean $W = K^{1/2}Z$, y $A = K^{-1/2}FK^{-1/2}$. Equivalentemente, tenemos el problema espectral $AW = \lambda W$. Como la matriz A es antisimétrica, sus autovalores $\lambda = \pm i\omega_n$, $\omega_n > 0$ son imaginarios puros. El lector podría verificar que la eficiencia ingenua máxima corresponde al supremo de los ω 's. Hagamos $FA + iFB = -i\omega(KA + iKB)$, de modo que

$$FA_n = \omega_n KB_n , \quad FB_n = -\omega_n KA_n ,$$

y denotemos $\Omega_n = \nu\omega_n$.

La solución del problema variacional es la función cuasiperiódica

$$a(t) = \sum_n \epsilon_n [A_n \cos(\nu\omega_n t + \theta_n) + B_n \sin(\nu\omega_n t + \theta_n)] .$$

Cada n representa un *estilo* ("gait"). Los estilos $\epsilon_n Z_n \exp(-i\nu\omega_n t)$ combinan, en general, *todos* los elementos de una base dada de deformaciones geométricas de forma media s_o . Cada uno de estos elementos corresponde a una de las coordenadas del vector Z_n .

Para la eficiencia de Lighthill, los autovectores Z_n precisan ser normalizados para que las amplitudes ϵ_n queden definidas sin ambigüedad.

APÉNDICE 10. LECTURAS ADICIONALES

Además de las referencias y de los sites en internet mencionados en el texto, hemos reunido una extensa bibliografía, que podemos enviar por email (jair@lnc.cbr) al que lo solicite.

El tema general de la locomoción, sea de los seres vivos, sea de los robots, ha recientemente despertado gran interés. Entre los grupos que trabajan en el asunto, hemos tenido contacto más frecuente con los de Control y Sistemas Dinámicos de Caltech. El site es <http://www.cds.caltech.edu>. Todavía en Caltech, el lector podría visitar virtualmente el laboratorio de robótica del Prof.

Joel Burdick, y desde el punto de vista biológico, el site del Prof. Charles Brokaw, uno de los renombrados especialistas sobre la estructura interna de los cilios y flagelos (www.cco.caltech.edu/brokawc/). A los interesados en locomoción humana, sugerimos el site de Andy Ruina, del Departamento de Mecánica Pura y Aplicada en Cornell.

Para un workshop reciente, ver la home page del Institute for Mathematics and its Applications, Minneapolis: www.ima.umn.edu. El Workshop 12, 1998 fue "Animal locomotion and robotics".

Hay dos revistas científicas especializadas dedicadas al tema: "Biological Cybernetics" y "Adaptive Behavior".

Bibliografía

- [1] ALEXANDER, R. M.: *Exploring Biomechanics*, Sci. Amer. Lib., W. Freeman (1992).
- [2] ALEXANDER, R. M.: *Mechanics and energetics of animal locomotion*, Goldspink, G., eds, Chapman and Hall (1977).
- [3] ALT, W., HOFFMANN, G., eds.: *Biological motions*, Springer Lecture Notes in biomathematics 89, 1990.
- [4] AZUMA, A.: *The biokinetics of flying and swimming*, Springer-Verlag, 1992
- [5] BERG, H.C.: *How Bacteria Swim*. Sci. American **233**, 36-44 (1975).
- [6] BERG, H.C.: *Symmetries in bacterial motility*, Proc. Natl. Acad. Sci. USA, **93**, 14225-14228 (1996).
- [7] BERRY, M.V.: *Laser scissors and tweezers*, Sci. American, **278-4**, 52-59 (1998).
- [8] BRAY, D.: *Cell movements*, Garland Publishing, Inc. New York (1992).
- [9] BRENNEN, C. and WINNET, H.: *Fluid Mechanics of propulsion by cilia and flagella*, Ann.Rev.Fluid Mech. **9**, 339-398 (1977).
- [10] CHEER, A.Y., VAN DAMM C. P., eds. *Fluid dynamics in biology*, Contemp. Math. **141** (1993).
- [11] CHILDRESS, S.: *Mechanics of swimming and flying*, Cambridge U.Press (1981).
- [12] COOKE, J.: *The restless kingdom*, Facts on File (1991).
- [13] CURTIS, H.: *The Marvelous animals: an introduction to the Protozoa*, The Natural History Press, New York (1968).
- [14] DUSENBERY, D.B.: *Life at Small Scale*, Scientific American library, (1996, ISBN 0-7167-5060-0).
- [15] LI, Z., CANNY, J.F., eds., *Nonholonomic Motion Planning*, Kluwer (1993).
- [16] NISBET, B.: *Nutrition and feeding strategies in Protozoa*, Croom Helm, London and Camberra (1984).
- [17] SHAPER, A. and WILCZEK, F.: *Geometry of self-propulsion at low Reynolds number*, J.Fluid Mech. **198**, 557-585 (1989); *Efficiencies of self-propulsion at low Reynolds number*, J.Fluid Mech. **198**, 587-599 (1989).

- [18] VOGEL, S.: *Life in moving fluids: the physical biology of flow*, Princeton Univ. Press (1994).
- [19] YATES, G.: *How microorganisms move through water*, American Scientist **74**, 358-365 (1986).
- [20] WU, T.Y., BRENNEN, C., BROKAW, C., eds. *Swimming and Flying in Nature*, vol.1, Plenum Press, New York (1975).

Jair Koiller. Laboratório Nacional de Computação Científica
Av. Getúlio Vargas 333, Petrópolis
25651-070 RJ Brasil
email:jair@lncc.br