

# PLAVANJE PRI MAJHNIH REYNOLDSOVIH ŠTEVILIH

ŽIGA ŠINIGOJ

Fakulteta za matematiko in fiziko  
Univerza v Ljubljani

Plavalni mehanizmi mikroorganizmov se precej razlikujejo od človeških in živalskih. V režimu majhnih Reynoldsovih števil veljajo drugačni fizikalni zakoni. Mikroorganizmi so zato razvili posebne oblike premikanja, ki zadoščajo „scallop” teoremu. Ta pravi, da mora njihovo gibanje biti nesimetrično na obrat časa. Poleg tega potrebujejo za premikanje potisno silo, ki jo ustvarijo z načinom premikanja bička skozi tekočino. V članku so predstavljene različne strategije iskanja hranil in utemeljitev, zakaj je plavanje mikroorganizma najboljša iskalna izbira.

## SWIMMING AT LOW REYNOLDS NUMBER

The swimming mechanisms of microorganisms are quite different from those of humans and animals. In the regime of a small Reynolds number, different physical laws apply. Microorganisms have therefore developed special forms of movement that satisfy „scallop” theorem. It says that their movements must be non-symmetrical under time reversals. In order to swim, they need a thrust force, which is created by the way appendages move through the liquid. The paper presents different nutrient search strategies and the rationale why swimming is the best search strategy for microorganisms.

### 1. Uvod

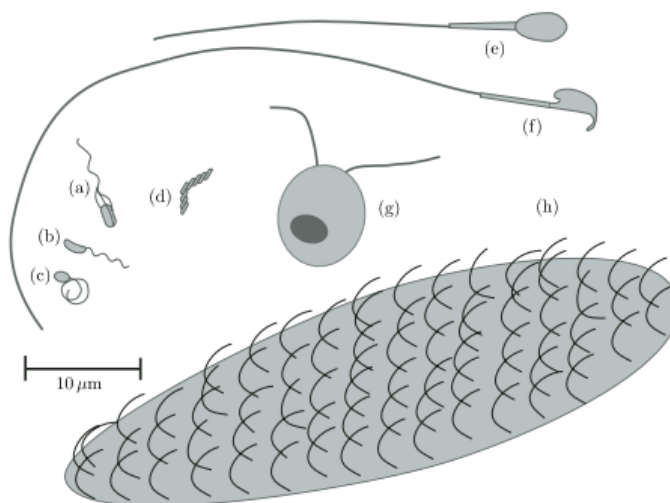
Svet okoli nas je poln plavajočih mikroorganizmov, od bakterij in semenčic v človeškem telesu do paramecijev in alg v vodah. Ti so samo peščica iz širokega biološkega spektra. Za njihovo preživetje je ključno, da so razvili mehanizme premikanja. Ti jim omogočajo izogibanje plenilcem in iskanje območij z več hranili. Tako mikroorganizmi kot tudi ostale vodne in nekatere kopenske živali se premikajo z valovanjem trupa, vendar ima potisna sila različna izvora. Ribe in večji plavalci pri plavanju odpravljajo tekočino v nasprotno smer premikanja. Za mikroplavalce pa je tekočina (npr. voda, kri) zaradi njihove mikrometerske velikosti zelo viskozna. Posledica tega so zanemarljive inercialne sile in prevladujoče viskozne sile. Kot bo razloženo v poglavju 3.3 je za takšen viskozen režim značilno zelo nizko Reynoldsovo število  $Re = \rho UL/\eta$ , kjer je  $\rho$  gostota tekočine,  $\eta$  njena viskoznost,  $U$  in  $L$  pa njena karakteristična hitrost toka in dolžinska skala. Plavalne strategije, ki jih uporabljajo večji organizmi (ribe, ptice, žuželke) pri velikem Reynoldsovem številu, so neučinkovite na majhnih skalah. Mikroplavalci so v ta namen razvili posebno obliko gibanja telesa, ki jim omogoča premikanje.

Preučevanje gibanja organizmov se je začelo okrog 1930, ko je Ludwig Wilhelm [1] odkril, da se mikroorganizem, ki plava s togimi bički (brez možnosti upogibanja bičkov), ni zmožen premakniti. V preteklih letih je bilo veliko raziskovanja na temo gibanja mikroorganizmov z vidika dinamike tekočin pri nizkih Reynoldsovih številih [2] in z vidika biofizike ter biologije celične gibljivosti. Število objav na tem področju se je bistveno povečalo v zadnjih dvajsetih letih. Rast so deloma spodbudile nove eksperimentalne tehnike za študij gibljivosti celic. Tradicionalno so gibljive celice opazovali in jim sledili s svetlobno mikroskopijo. Razvoj novih tehnik je prišel tako daleč, da je mogoče izmeriti hitrostno polje in sile na skali posameznih mikroorganizmov, na primer silo, s katero se alga ali bakterija odpravi v smeri premikanja [3, 4].

Cilj članka je pojasniti plavanje mikroorganizmov. Za motivacijo naredimo najprej pregled mehanizmov premikanja, ki jih uporabljajo mikroplavalci. Nato ponovimo pomen Reynoldsovega števila in lastnosti tekočine pri majhnih Reynoldsonih številih, zatem pa obravnavamo vzroke za specifično plavanje mikroorganizmov, ki so podkrepjeni s preprostimi miselnimi eksperimenti. Članek zaključimo s pregledom možnih strategij, kaj lahko plavalec doseže s plavanjem.

## 2. Plavalni mehanizmi mikroorganizmov

Plavalec je lahko organizem ali objekt, ki za premikanje uporablja periodično valovito gibanje telesa. Veliko mikroplavalcev uporablja za premikanje enega ali več bičkov. Bički so lahko v obliki vijačnice, ki jih vrtil notranji motor v mikroplavalcu. Tako se na primer giblje bakterija *E. coli* (slika 1(a)). Za predstavo, o kakšnih velikostnih redih bo govora, je premer vijačnice  $\approx 10$  nm, njena iztegnjena dolžina pa  $\approx 10$   $\mu\text{m}$ . Ko se motorji v celici zavrtijo, se bički sestavijo v obliko vijačnice in poženejo plavalca s hitrostjo  $\approx 25\text{--}35$   $\mu\text{m s}^{-1}$ . Mikroplavalec lahko spreminja smer premikanja tako, da nekaj bičkov obrne smer gibanja. Drugi možni način gibanja bičkov je gibanje, podobno gibanju biča, oziroma je poenostavljeno podobno gibanju ravnega vala. Na ta način se gibljejo na primer semenčice (slika 1(e) in 1(f)). Bakterija *Caulobacter crescentus* (slika 1(d)) ima samo en biček, ki ga lahko vrtil v obe smeri, pri čemer biček tvori obliko vijačnice, tako kot pri bakteriji *E. coli*. Ker je biček samo en, se pri spremembi smeri rotacije spremeni tudi smer gibanja mikroplavalca, torej se ta lahko giblje naprej ali nazaj. Možnost rotacije bičkov v obe smeri niso lastnost vseh mikroplavalcev, ki se premikajo na tak način. Bakterija *Rhodobacter sphaeroides* lahko vrtil biček samo v eni smeri, in ko ugasne motor, se biček zloži v obliko kot na sliki 1(c). Obstajajo tudi bakterije, ki nimajo bičkov. Ena izmed teh je *Spiroplasma* (slika 1(d)), ki se premika tako, da periodično giba pregib telesa. Večji mikroorganizmi, kot sta *Chlamydomonas reinhardtii* in paramecij (slika 1(g) in 1(h)), imajo bolj zapleteno notranjo strukturo in so se zato sposobni premikati na več načinov. Alga *Chlamydomonas reinhardtii* lahko vrtil bičke, jih premika v obliki ravnega vala ali pa pri hitrem premikanju plava kot človek pri prsnem plavanju. Gibanje bička je odvisno tudi od njegove dolžine, zato se gibalni načini malce razlikujejo med sabo. Za uspešno premikanje mikroorganizma je ključno, da zadosti „scallop” teoremu, ki je opisan v poglavju 5.3.



**Slika 1.** Skice nekaterih mikroorganizmov. (a) Bakterija *E. coli*. (b) Bakterija *C. crescentus*. (c) Bakterija *R. sphaeroides* (d) Bakterija *Spiroplasma*. (e) Človeški spermij. (f) Mišji spermij. (g) Alga *Chlamydomonas*. (h) Paramecij. Vir: [1]

## 3. Reynoldsovo število

### 3.1 Navier-Stokesova enačba

Gibanje tekočin opisujemo z Navier-Stokesovo enačbo, ki je nekakšen analog Newtonovemu zakonu v tekočinah. V polni obliki se jo zapiše kot [1]

$$\rho \frac{D\mathbf{v}}{Dt} = -\nabla p + \eta \nabla^2 \mathbf{v} + \mathbf{f} + \left( \zeta + \frac{\eta}{3} \right) \nabla (\nabla \cdot \mathbf{v}), \quad (1)$$

kjer je  $\rho$  gostota tekočine,  $\mathbf{v}$  hitrostno polje,  $\eta$  viskoznost,  $\zeta$  dilatacijska viskoznost,  $\mathbf{f}$  gostota zunanje sile in  $D$  substancialni odvod. Dilatacijska viskoznost pove, kako spremembe prostornine vplivajo na spremembo hidrostatskega tlaka, če imamo stisljivo tekočino. Tako kot pri Newtonovem zakonu, enačba podaja relacijo o ohranitvi gibalne količine. Leva stran predstavlja spremembo gostote gibalne količine tekočine, ki se v tekočini lahko spreminja zaradi različnih dejavnikov. Poskusimo

si predstavljati pomen desne strani enačbe. Zamislimo si tekočino v vodoravni cevi. Če na eno stran cevi priključimo na primer črpalko, bomo tam povečali tlak. Razlika tlakov na obeh koncih  $\nabla p$  bo povzročila gibanje tekočine od večjega tlaka proti manjšemu. Kot vemo, mora biti hitrost tekočine  $\mathbf{v}$  na robu cevi enaka nič. Ko se tekočina giblje po cevi, se srednje plasti gibljejo hitreje, kot plasti na robu, kar povzroči zaviranje hitrejših in pospeševanje počasnejših plasti v tekočini. To opisuje viskozni člen  $\eta \nabla^2 \mathbf{v}$ .  $\mathbf{f}$  predstavlja vpliv zunanje gostote sile. Če bi na primer cev vpeli na enem koncu in jo zavrteli, bi centrifugalna sila začela premikati tekočino v smeri radialno navzven. Zadnji člen  $(\zeta + \frac{\eta}{3}) \nabla (\nabla \cdot \mathbf{v})$  opisuje spreminjanje gibalne količine tekočine zaradi njene stisljivosti. Predpostavili bomo, da je tekočina nestisljiva ( $\nabla \cdot \mathbf{v} = 0$ ).

Sama Navier-Stokesova enačba (1) še ni dovolj za določitev gibanja tekočine. V splošnem imamo pet neznank v enačbi, tri komponente hitrosti, tlak in gostoto. Potrebujemo torej tudi pet enačb. Tri že imamo, saj je enačba (1) vektorska. Če poleg enačbe upoštevamo še kontinuitetno enačbo, ki govori o ohranitvi mase, in enačbo stanja, ki poveže tlak in gostoto, imamo pet enačb za pet neznank. Ker se enačbe v polni obliki ne da analitično rešiti, lahko z Reynoldsovim številom ocenimo, v katerih primerih lahko naredimo poenostavitve in tako dobimo analitične rešitve.

### 3.2 Izpeljava Reynoldsovega števila

Če Navier-Stokesovo enačbo za nestisljivo tekočino prepisemo v brezdimenzijsko obliko, bomo dobili brezdimenzijski prosti parameter enačbe, ki ga imenujemo Reynoldsovo število. Zapišimo sedaj gibalno enačbo za nestisljivo tekočino

$$\rho \frac{D\mathbf{v}}{Dt} = -\nabla p + \eta \nabla^2 \mathbf{v} + \mathbf{f}, \quad (2)$$

Uvedimo sedaj brezdimenzijske količine in operatorje odvodov

$$\mathbf{v}' = \frac{\mathbf{v}}{v_0}, \quad p' = \frac{Lp}{\eta v_0}, \quad \mathbf{f}' = \frac{\mathbf{f} L^2}{\eta v_0}, \quad \frac{\partial}{\partial t'} = \frac{L}{v_0} \frac{\partial}{\partial t}, \quad \nabla' = L \nabla,$$

kjer  $v_0$  predstavlja hitrost, nekega predmeta v tekočini ali pa hitrost tekočine v neskončnosti in  $L$  neko dimenzijo telesa. Če količine vstavimo v enačbo (2), dobimo

$$Re \left[ \frac{\partial \mathbf{v}}{\partial t} + (\mathbf{v} \cdot \nabla) \mathbf{v} \right] = -\nabla p + \nabla^2 \mathbf{v} + \mathbf{f}, \quad (3)$$

kjer smo v končnem rezultatu opustili zapis količin s črtico. Reynoldsovo število je tako definirano kot  $Re = Lv_0\rho/\eta$ . Dobili smo enačbo, kjer Reynoldsovo število določa, kateri členi v enačbi bodo prevladovali in kateri pomenijo v določenih režimih zanemarljiv prispevek.

### 3.3 Interpretacija Reynoldsovega števila

Interpretacijo Reynoldsovega števila si pogledjmo na praktičnem primeru. Predstavljajmo si, da imamo ploščato žlico, ki jo premikamo po vodi. Že Newton je opazil, da se zgornja plast tekočine premika z žlico. Silo, s katero mora premikati žlico, da se ta premika s konstantno hitrostjo, je zapisal kot

$$F \propto A \left. \frac{dv}{dy} \right|_{\text{položaj žlice}}, \quad (4)$$

kjer je os  $y$  pravokotna na hitrost žlice,  $A$  stična površina med žlico in plastjo tekočine z normalo v smeri  $y$  in  $v(y)$  hitrost plasti, ki so za  $y$  oddaljene od žlice. Sorazmernostna konstanta je viskoznost  $\eta$ . Gradient hitrostnega profila pove, koliko hitrejša plast pospešuje počasnejšo, oziroma ta zavira hitrejšo. Če sedaj spremenimo hitrost premikanja žlice ali pa jo poskušamo zaustaviti, moramo

upoštevati še okoliško tekočino. Poleg sile, ki je potrebna, da zaustavimo maso žlice, moramo delovati z večjo silo, saj je potrebno zaustaviti tudi tekočino, ki ima dano hitrost in gostoto, torej moramo upoštevati tudi vztrajnost oziroma inercijo tekočine. Poskusimo sedaj določiti merilo, ki nam bo povedalo, v kakšnem razmerju sta vpliv vztrajnosti in viskoznosti.

Zamislimo si gibanje objekta z značilno dolžino  $\ell$  skozi tekočino. Predpostavimo, da hitrost tekočine pada linearno z razdaljo od objekta. Viskozna sila (4) je tako reda  $\mathcal{O}(\eta\ell^2v/\ell)$ . Inercijska sila (zaradi spremembe gibalne količine delčka tekočine) je reda  $\mathcal{O}(\rho\ell^2v^2)$  in izhaja iz adveksijskega člena  $(\rho(\mathbf{v} \cdot \nabla)\mathbf{v})$ . Če primerjamo izraza dobimo izraz za Reynoldsovo število

$$Re = \frac{\rho\ell^2v^2}{\eta\ell v} = \frac{\rho\ell v}{\eta} . \quad (5)$$

Iz zgornjega sledi, da je Reynoldsovo število definirano tudi kot razmerje med inercijskimi in viskozni silami. Če pogledamo sedaj Navier-Stokesovo enačbo (2), lahko vidimo, da imamo v njej adveksijski člen  $\rho(\mathbf{v} \cdot \nabla)\mathbf{v}$  in viskozni člen  $\eta\nabla^2\mathbf{v}$ . Po zgornji analogiji definiramo Reynoldsovo število kot

$$Re = \frac{|\rho(\mathbf{v} \cdot \nabla)\mathbf{v}|}{|\eta\nabla^2\mathbf{v}|} ,$$

pri čemer pridemo do enačbe (5) tako, da operator odvoda po kraju nadomestimo s spremembo na karakteristični skali  $\ell$ , torej z  $1/\ell$ . Velikost adveksijskega člena predstavlja gostoto sil, potrebnih za pospeševanje dela tekočine pri preletu gradienta hitrostnega polje. Velikost viskoznega člena predstavlja gostoto viskozne sile.

Ena izmed interpretacij Reynoldsovega števila sledi iz razmerja dveh časovnih skal. Značilna časovna skala za transport snovi z gibanjem tekočine je  $t_{adv} \sim L/v$ , kjer je  $v$  hitrost tekočine in  $L$  prepotovana razdalja snovi. Časovna skala za transport snovi z difuzijo hitrostnega polja pa je  $t_{dif} \sim \rho L^2/\eta$ , kjer difuzijsko konstanto ( $D = \rho/\eta$ ) razberemo iz primerjave difuzijske enačbe in enačbe 3. S primerjavo časovnih skal sledi,  $Re = t_{dif}/t_{adv}$ . V limiti majhnih Reynoldsovih števil ima prevladujoči vpliv transport snovi z difuzijo.

Poglejmo si še nekaj konkretnih vrednosti Reynoldsovega števila. Za človeka, ki plava v vodi, je Reynoldsovo število reda  $\mathcal{O}(10^4)$ , če pa bi poskušali plavati v medu, bi bilo število reda  $\mathcal{O}(10^{-3})$ . Kaj pa za mikroorganizme v vodi ( $\rho \approx 10^3 \text{ kg m}^{-3}$ ,  $\eta = 10^{-3} \text{ Pa s}$ )? Bakterija *E. coli* ima plavalno hitrost  $v \approx 10 \text{ }\mu\text{m s}^{-1}$  in velikost  $\ell \approx 1\text{--}10 \text{ }\mu\text{m}$ , kar da  $Re \approx 10^{-4}\text{--}10^{-5}$ . Za človeško semenčico s hitrostjo  $v \approx 200 \text{ }\mu\text{m s}^{-1}$  in velikostjo  $\ell \approx 50 \text{ }\mu\text{m}$  dobimo  $Re \approx 10^{-2}$ . Za večje mikroorganizme, kot je paramecij, dobimo  $Re \approx 0.1$ .

#### 4. Rešitev Stokesove enačbe

Ob tako majhnih Reynoldsovih številih lahko obravnavamo približek  $Re \rightarrow 0$ , kjer se Navier-Stokesova enačba poenostavi. Levi člen enačbe (3) postane ničeln in dobimo Stokesovo enačbo

$$-\nabla p + \eta\nabla^2\mathbf{v} = 0 . \quad (6)$$

Enačba je linearna, zato lahko rešitve dobimo z uporabo metode Greenove funkcije. Na tem mestu je ne bomo izpeljevali, vendar samo omenimo rešitev in lastnosti. Greenova funkcija Stokesove enačbe je tenzor

$$\mathbf{G}(\mathbf{r}) = \frac{1}{8\pi\eta} \left( \frac{1}{r} + \frac{\mathbf{r} \otimes \mathbf{r}}{r^3} \right) ,$$

kjer je  $r = |\mathbf{r}|$  in podaja rešitev v primeru točkaste nehomogenosti. Torej, če delujemo z gostoto sile  $\mathbf{F}\delta(\mathbf{r})$  v izhodišču, bo rešitev oziroma hitrostno polje

$$\mathbf{v} = \frac{1}{8\pi\eta} \left( \frac{1}{r} + \frac{\mathbf{r} \otimes \mathbf{r}}{r^3} \right) \mathbf{F} . \quad (7)$$

Ta rešitev se imenuje „Stokeslet“. Za poljubno porazdelitev sile dobimo hitrostno polje kot konvolucijo gostote sile z Greenovo funkcijo. Iz hitrostnega polja (7) vidimo pomembno lastnost tekočine, in sicer, da je hitrost tekočine v različnih smereh različna. Skalarni produkt med silo in hitrostjo bo v primeru, ko sta vzporedni, enak velikosti obeh vektorjev in bomo v tem primeru dobili neničelni prispevek drugega člena v enačbi (7). Ko bosta vektorja medsebojno pravokotna, bo drugi člen enak nič. Hitrosti sta tako

$$v_{\parallel} = \frac{F}{4\pi r\eta} \quad v_{\perp} = \frac{F}{8\pi r\eta} ,$$

kjer lahko vidimo, da je hitrost tekočine, ki je vzporedna s silo, dvakrat tolikšna kot njena pravokotna komponenta. Takšna anizotropija hitrostnega polja, kot bomo videli, pomaga mikroorganizmom pri njihovem premikanju. Sedaj, ko smo komentirali rešitev Stokesove enačbe, si poskusimo pridobiti uvid v gibanje v režimu majhnih Reynoldsovih števil.

### 5. Življenje pri majhnem Reynoldsovem številu

Da si lažje predstavljamo, kaj pomeni plavanje pri različnih režimih, si pogledajmo primera plavanja pri velikem in majhnem Reynoldsovem številu.

Imejmo plavalca z maso  $m$ , karakteristično dolžino  $\ell$  in hitrostjo  $v$ , ki plava v tekočini z gostoto  $\rho$  in viskoznostjo  $\eta$ . Plavalec nenadoma preneha plavati. Kakšno dolžino bo opravił po tem, ko je prenehal plavati? Za gibanje pri visokih Reynoldsovih številih, kot v primeru plavanja človeka v vodi, bo na zaviranje v večji meri vplivala tekočina pred plavalcem. Sila upora je tako  $F_u = F_{\text{inerc}} \sim \rho v^2 \ell^2$ , ki povzroči pojemanje  $a \sim \rho v^2 \ell^2 / m$ . Če predpostavimo konstantno pojemanje, je prepotovana razdalja  $d \sim v^2 / a \sim m / (\rho \ell^2)$ . Če ima plavalec gostoto  $\rho_p \sim m / \ell^3$ , lahko zapišemo brezdimenzijsko prepotovano razdaljo kot  $d / \ell \sim \rho_p / \rho$ . Razmerje gostot med plavalcem in vodo lahko za oceno postavimo na ena in dobimo  $d / \ell \approx 1$ . Iz ugotovljenega vidimo, da lahko plavalca nosi še nekaj metrov po tem, ko je prenehal plavati.

Poglejmo še plavalca pri majhnem Reynoldsovem številu. Kot že vemo, bo v tem režimu prevladala viskozna sila  $F_u = F_{\text{vis}} \sim \eta v \ell$  in plavalec pri konstantnem zaviranju prepotuje razdaljo  $d \sim v^2 / a \sim v^2 m / (\eta v \ell)$ . Če sedaj upoštevamo enak izraz za maso kot zgoraj in množimo imenovalce in števec z gostoto tekočine, se brezdimenzijska prepotovana razdalja prepíše v  $d / \ell \sim Re \rho_p / \rho$ . V približku lahko postavimo razmerje gostot na ena. Kar dobimo, je nov izraz za Reynoldsovo število. Razmerje med prepotovano razdaljo in velikostjo objekta določa lastnosti hitrostnega polja. Za bakterijo *E. coli* dobimo prepotovano razdaljo  $d \approx 1$  nm, kar je tisočkrat manj od velikosti bakterije.

Iz zgornjega zglada vidimo, da je gibanje predmeta posledica delovanja trenutnih sil na telo in ni posledica preteklega vpliva. Spreminjanje gibalne količine plavalca je zanemarljivo majhno v primerjavi z velikostnim redom viskoznih sil, ki delujejo na površino telesa. Newtonov zakon se tako poenostavi v

$$\mathbf{F}_z(t) + \mathbf{F}(t) = 0 \quad \mathbf{M}_z(t) + \mathbf{M}(t) = 0 ,$$

kjer  $\mathbf{F}_z(t)$  in  $\mathbf{M}_z(t)$  predstavljata zunanjo silo in navor ter  $\mathbf{F}(t)$  in  $\mathbf{M}(t)$  silo in navor s katerim deluje tekočina na telo. V večini primerov ni zunanjih sil in navorov. Poenostavljen Newtonov zakon (brez zunanjih sil) pravi, da je vsota sil, s katerimi deluje tekočina na telo, ob vseh časih enaka nič. Plavalec pri mirovanju ali gibanju ne občuti sil in navorov. Kako potem preide iz mirujočega stanja v gibanje s konstantno hitrostjo? Matematično bi morala biti hitrost Heavisidova funkcija. To bi pomenilo neskončen pospešek, ki traja neskončno malo časa, torej pridobi bakterija v trenutku končno hitrost, ki je, kot bomo videli, odvisna od oblike bička. V realnih tekočinah imamo vedno vpliv inercije, tudi če je zelo majhen. Pospešek je zato končen in nimamo singularnosti, je pa lahko, odvisno od Reynoldsovega števila, zelo velik. Sedaj, ko smo dobili novo obliko Newtonovega zakona

v režimu majhnih Reynoldsovih števil, si pogledjmo, kako se odzivajo oziroma gibljejo telesa pod vplivom zunanje sile in navora.

### 5.1 Gibanje togih teles

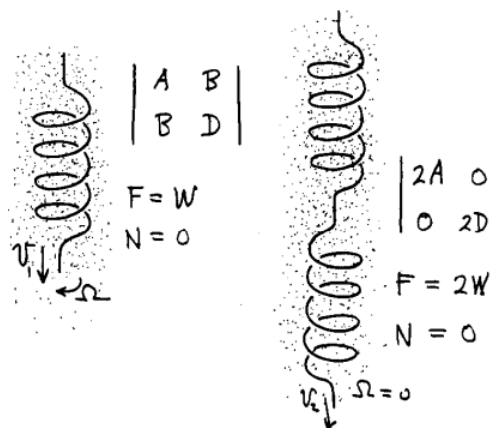
Če na togo telo pri majhnih Reynoldsovih številih deluje zunanja sila, se bo premaknilo. Zanima nas kako. Ker je Stokesova enačba (6) linearna, lahko pričakujemo kar linearne odvisnosti med silo in hitrostjo oziroma navorom in kotno hitrostjo. Če na telo delujemo z zunanjo silo  $\mathbf{F}$  in navorom  $\mathbf{M}$ , se bo premaknilo s hitrostjo  $\mathbf{v}$  in kotno hitrostjo  $\mathbf{\Omega}$

$$\begin{bmatrix} \mathbf{v} \\ \mathbf{\Omega} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{M} & \mathbf{N} \\ \mathbf{N}^T & \mathbf{O} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \mathbf{F} \\ \mathbf{M} \end{bmatrix}; \quad (8)$$

matriko v enačbi imenujemo matrika gibljivosti. Njena velikost je  $6 \times 6$ , saj imamo opravka z dvema vektorjema ( $\mathbf{F}$ ,  $\mathbf{M}$ ) in po transformaciji želimo spet dva vektorja ( $\mathbf{v}$ ,  $\mathbf{\Omega}$ ). Torej so  $\mathbf{M}$ ,  $\mathbf{N}$ ,  $\mathbf{O}$  podmatrike velikosti  $3 \times 3$ . Naj samo omenimo, da simetrija izvendiagonalnih podmatrik sledi iz recipročnega teorema [1], ki velja v Stokesovem režimu. Kot primer matrike gibljivosti, jo poiščimo za kroglo, ki je izotropno telo. V tem primeru bo podmatrika  $\mathbf{M} = (6\pi\eta R)^{-1} \mathbf{I}$ . Če izrazimo silo, dobimo znani izraz za silo upora krogle radija  $R$  v viskozni tekočini. Podobno bi dobili diagonalno matriko  $\mathbf{O} = (8\pi\eta R^3)^{-1} \mathbf{I}$ , ki bi predstavljala rotacijsko gibljivost telesa. Izvendiagonalni podmatriki sta ničelni, saj delovanje z navorom na kroglo ne povzroči translacije in delovanje s silo ne povzroči rotacije.

Matrika je v splošnem neznana in odvisna od oblike telesa. Za gibanje mikroorganizmov morata biti podmatriki  $\mathbf{M}$  in  $\mathbf{O}$  anizotropni, saj jim bo ta lastnost, kot bomo videli, omogočala premikanje v režimu majhnih Reynoldsovih števil. S poznavanjem matrike gibljivosti lahko ugotovimo, kako učinkovite so oblike bičkov za poganjanje mikroorganizmov. Pogledjmo si, kako bi eksperimentalno določili matriko gibljivosti oziroma njeno inverzno matriko za biček v obliki vijačnice. Tako konfiguracijo bička za premikanje uporablja kar nekaj mikroorganizmov.

Pri določanju matrike gibljivosti nas, zaradi narave gibanja, zanimajo samo elementi, ki se nanašajo na gibanje vijačnice vzporedno z njeno osjo. V ta namen bomo poiskali samo take elemente. Za določitev elementa izvendiagonalne podmatrike  $\mathbf{N}$ , bi jo lahko spustili v tekočino (na primer glicerin) in pogledali, za koliko se zasuka, ko se potopi za neko razdaljo (levi primer na sliki 2). Če se vijačnica ne bi zasukala, bi bila matrika gibljivosti diagonalna. Izkaže se, da ni pomembno, v kakšno tekočino spustimo vijačnico, saj so številski faktorji odvisni samo od geometrije telesa. Mikroorganizem, ki se giblje z vrtenjem bička v obliki vijačnice, ima v glavi motor, ki jo vrti. Pomembno je, da je člen izvendiagonalne podmatrike  $\mathbf{N}$  čim večji, saj je cilj pridobiti čim večjo hitrost organizma s čim manjšo porabo energije. Torej je cilj delovati s čim manjšim navorom na vijačnico in doseči čim večjo hitrost. Diagonalna elementa podmatrik  $\mathbf{M}$ ,  $\mathbf{O}$  dobimo tako, da sestavimo dve vijačnici, pri čemer eno obrnemo za  $180^\circ$  okrog osi, ki razpolavlja vijačnico in je pravokotna na os vijačnice. Ob predpostavki, da sta vijačnici dovolj narazen, da hitrostno polje ene ne vpliva na drugo, lahko ponovimo prejšnji poskus. Vijačnici bosta tonili pod vplivom gravitacije, vendar ne bo vrtenja, saj ima obrnjena vijačnica drugačno orientacijo in se bosta navora izničila (desni primer na sliki 2). Na ta način dobimo iskani element iz podmatrike  $\mathbf{M}$  oziroma njegovo obratno vrednost. Iskani



**Slika 2.** Shemi eksperimenta. Podmatrike  $\mathbf{A}$ ,  $\mathbf{B}$ ,  $\mathbf{D}$  tvorijo matriko upornosti, ki je inverz matrike gibljivosti. Iz simetrije vijačnice izhaja enakost izvendiagonalnih podmatrik  $\mathbf{B}$ . Vir: [5]

inverzni matrični element iz podmatrike  $\mathbf{O}$  lahko dobimo tako, da na zgoraj skonstruiran objekt iz dveh vijačnic delujemo samo z navorom. Ker sta vijačnici različno orientirani, bomo izničili izvendiagonalne podmatrike in vijačnici ne bosta prepotovali nobene razdalje. Kot smo omenili, je anizotropija podmatrik ključna za premikanje mikroorganizmov. Kako jo mikroplavalci izkoriščajo, da proizvedejo potisno silo, bomo poskušali razumeti sedaj.

## 5.2 Potisk kot posledica sile upora

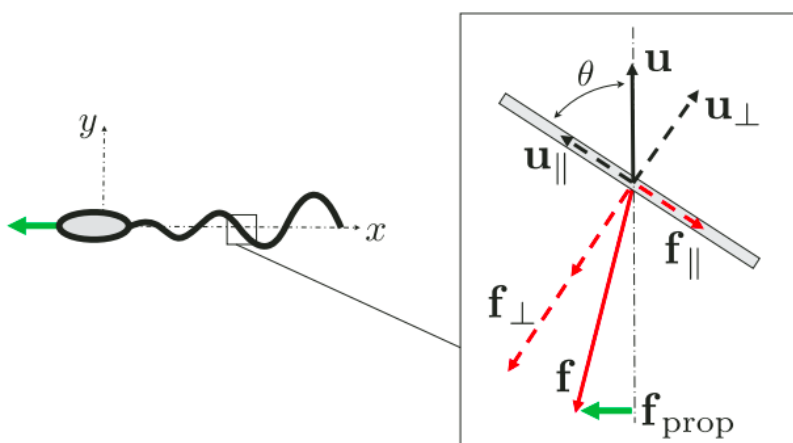
Potisna sila temelji na dveh fizikalnih zahtevah: (a) izkoriščanje odvisnosti sile upora od načina premikanja bička povzroči potisno silo in (b) če želimo neničelne potisne sile, mora biti gibanje bička nesimetrično na obrat časa.

Da pojasnimo mehanizem točke (a), bomo mikroorganizme obravnavali kot tanke. To pomeni, da je njihova dolžina veliko večja od njihove širine, kar tudi v veliko primerih drži za njihove bičke. S tem približkom je mogoče določiti hitrostno polje in silo, ki deluje na tako telo v vsaki točki in pomaga razumeti izvor potisne sile. Temeljna lastnost, ki omogoča potisk, je anizotropija sile upora. Viskozna sila upora, ki deluje na telo, je sorazmerna s površino stične ploskve med telesom in tekočino. Anizotropno telo bo občutilo različno veliko silo upora v različnih orientacijah. Mikroorganizmi s pravo konfiguracijo bička to lastnost izkoriščajo.

Poglejmo si biček mikroorganizma, ki se premika. Obliko bička opisuje tangentni vektor  $\mathbf{t}(s)$ , kjer je  $s$  naravni parameter. Koordinatno izhodišče je postavljeno v telo mikroorganizma. Lokalna hitrost gibanja bička je podana z  $\mathbf{v}(s, t)$ . Dolžinska gostota sile upora, s katero tekočina nasprotuje gibanju, je

$$\mathbf{f} = -\xi_{\parallel} \mathbf{v}_{\parallel} - \xi_{\perp} \mathbf{v}_{\perp} ,$$

kjer sta  $\mathbf{v}_{\parallel}$  in  $\mathbf{v}_{\perp}$  projekciji lokalne hitrosti na smer vzporedno in pravokotno na biček. Koeficienta upora  $\xi_{\parallel}$  in  $\xi_{\perp}$  sta različna zaradi različnih velikosti površin v danih smereh (za izračun se uporabi teorijo tankih teles, iz katere izhaja, da je razmerje  $\xi_{\perp}/\xi_{\parallel} \approx 2$  [1]). Vzemimo sedaj dovolj majhen delček bička, da bo raven. Hitrost delčka je usmerjena pod kotom  $\theta$  glede na tangento bička v dani točki (slika 3). Hitrost lahko razstavimo na pravokotno in vzporedno komponento. Velikost projekcij je  $v_{\parallel} = v \cos \theta$  in  $v_{\perp} = v \sin \theta$ . Komponente velikosti gostote sile so tako  $f_{\parallel} = -\xi_{\parallel} v_{\parallel} = -\xi_{\parallel} v \cos \theta$



**Slika 3.** Gostota potisne sile  $\mathbf{f}_{\text{prop}}$ , ki jo ustvarja delček bička. V besedilu je označena z  $\mathbf{f}_x$ .  $\mathbf{u}$  označuje hitrost delčka in je v besedilu označena z  $\mathbf{v}$ . Vir:[1].

in  $f_{\perp} = -\xi_{\perp} v_{\perp} = -\xi_{\perp} v \sin \theta$ . Celotno gostoto sile zapišemo kot

$$\mathbf{f} = f_{\parallel} \mathbf{e}_{\parallel} + f_{\perp} \mathbf{e}_{\perp} , \tag{9}$$

kjer sta  $\mathbf{e}_{\parallel} = (-\sin \theta, \cos \theta)$  in  $\mathbf{e}_{\perp} = (\cos \theta, \sin \theta)$ . Sila upora nima nasprotno enake smeri kot hitrost (slika 3) ravno zaradi različnih koeficientov upora. Silo v  $x$  smeri dobimo kot  $\mathbf{f}_x = (\mathbf{f} \cdot \mathbf{e}_x) \mathbf{e}_x$ , kjer je  $\mathbf{e}_x$  enotski bazni vektor v  $x$  smeri. Če sedaj vstavimo izraz za gostoto sile (9) in upoštevamo definiciji komponent gostot sil, dobimo

$$\mathbf{f}_x = (\xi_{\parallel} - \xi_{\perp}) v \sin \theta \cos \theta \mathbf{e}_x \quad (10)$$

Iz končnega rezultata vidimo, da je anizotropija sile upora nujno potrebna za plavanje. Celotno potisno silo dobimo s seštevanjem prispevkov posameznih delčkov bička. Dodatno se morata hitrost in kot v enačbi (10) spreminjati s časom, če želimo ustvariti neničelno potisno silo iz periodičnega gibanja bička. Če bi dopuščali samo spremembo smeri hitrosti, bi potem polovico periode kazala sila v pozitivno smer  $\mathbf{e}_x$ , polovico pa v negativno, in tako gibanje ne bi proizvedlo potisne sile.

Veliko mikroorganizmov se poganja tako, da premika biček v obliki vala. Izračunajmo silo, s katero tak biček poganja mikroorganizem. Predstavljajmo si biček dolžine  $L$ , ki se naj, zaradi lažjega računa, deformira z majhno amplitudo  $y(x, t)$  (velja  $|\partial y / \partial x| \ll 1$ ). Kako sedaj zapišemo skupno silo, ki bo poganjala plavalca? Zgledujemo se po enačbi (10). Hitrost lahko zapišemo kot  $v = \partial y / \partial t$ . Označimo komplementarni kot kota  $\theta$  z  $\phi$ . Kot  $\phi$  je kot med osjo  $x$  in vektorjem  $\mathbf{e}_{\parallel}$  (slika 3). Tako je  $\sin \theta \cos \theta = \sin(\pi/2 - \phi) \cos(\pi/2 - \phi) = \cos \phi \sin \phi$ . V primeru majhnih deformacij je kot  $\phi$  majhen, zato lahko kotni funkciji razvijemo do prvega reda in  $\cos \phi \sin \phi \approx \phi$ . Kot  $\phi$  je približno enak  $\partial y / \partial x$ , saj je  $\partial y / \partial x = \tan(-\phi) \approx -\phi$ . Negativen predznak dobimo, saj se  $y$  vzdolž  $x$  zmanjšuje, kot  $\phi$  pa je definiran kot pozitiven. Vse diferencialne prispevke sile seštejemo z integriranjem in dobimo

$$\mathbf{F}_x \approx (\xi_{\perp} - \xi_{\parallel}) \int_0^L \frac{\partial y}{\partial t} \frac{\partial y}{\partial x} dx \mathbf{e}_x$$

Za primer gibanja bička v obliki potujočega vala  $y(x, t) = f(x - ct)$  v smeri  $x$ , dobimo potisno silo

$$\mathbf{F}_x \approx c(\xi_{\parallel} - \xi_{\perp}) \int \left( \frac{\partial f(\tilde{\eta})}{\partial \tilde{\eta}} \right)^2 d\tilde{\eta} \mathbf{e}_x ,$$

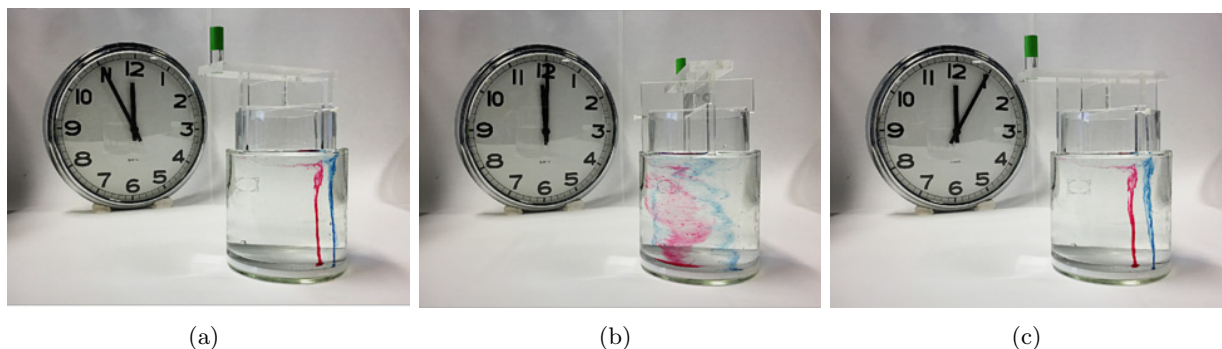
kjer je  $\tilde{\eta} = x - ct$ . Sila kaže v nasprotni smeri gibanja potujočega vala.

Sedaj, ko smo pojasnili mehanizem točke (a), ki je lokalni pogoj za potisno silo in je odvisen od geometrije problema, je potrebno pojasniti še drugi, globalni pogoj (b), ki se imenuje „scallop” teorem.

### 5.3 „Scallop” teorem

Stokesova enačba (6) je linearna in časovno neodvisna. Ti lastnosti vodita do kinematične reverzibilnosti. Ta ne pomeni obrata časa, ampak samo obrat količin, ki so pojasnjene na sledečem primeru. Predstavljajmo si telo, ki ima hitrost  $\mathbf{v}$  in kotno hitrost  $\mathbf{\Omega}$  v tekočini. Če z zunanjo silo in navorom količini povečamo za faktor  $\alpha$ ,  $\mathbf{v} \rightarrow \alpha \mathbf{v}$  in  $\mathbf{\Omega} \rightarrow \alpha \mathbf{\Omega}$ , se bo po linearnosti Stokesove enačbe povečalo tudi hitrostno in tlačno polje oziroma gostota sil v tekočini kot  $\tilde{\mathbf{v}} \rightarrow \alpha \tilde{\mathbf{v}}$  in  $\nabla p \rightarrow \alpha \nabla p$ . Tokovnice tekočine bodo ostale enake. Če spremenimo smer zunanje sile in navora ( $\alpha = -1$ ), se bo spremenila smer toka tekočine, kar pa ne spremeni tokovnic. Torej se narava tekočine ne spremeni, spremeni se samo smer, v katero teče. Znan poskus, ki pokaže kinematično reverzibilnost Stokesove enačbe, prikazuje slika 4. V viskozno tekočino damo kapljice barvila in tekočino zavrtimo. Pomembno je, da tekočino vrtimo počasi. Na ta način ohranimo veljavnost Stokesovega približka in ne pride do vrtničenja tekočine, ki je vzrok za mešanje. Plasti se ob vrtenju različno hitro vrtijo, kar daje vtis mešanja tekočine (slika 4(b)). Ko tekočino „odvijemo” (obrnemo smer vrtenja), bi teoretično morali dobiti enak vzorec kapljic, vendar se zaradi difuzije ta malce popači (slika 4(b)). Ura na slikah nas opozarja, da teče čas vedno naprej, in nismo naredili obrata časa, da bi prišli nazaj v začetno stanje.

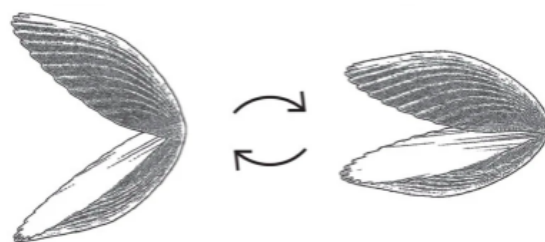




**Slika 4.** Poskus, ki dokazuje kinematično reverzibilnost Stokesove enačbe. (a) V viskozno tekočino vbrizgamo barvilo. (b) Tekočino zavrtimo. Različne hitrosti plasti dajejo vtis mešanja barvil. (c) Ko obrnemo smer vrtenja in tekočino „odvijemo“, dobimo skoraj prvotno stanje. Vir:[12].

Lastnosti Stokesove enačbe vodijo do dveh pomembnih spoznanj: (a) Razdalja med dvema plavalnima stanjema, ki jo prepotuje plavalec pri majhnem Reynoldsovem številu je neodvisna od hitrosti „plavanja“, ampak samo od geometrije (zaporedja oblik skozi katera plavalec prehaja)[1]. Torej ni pomembno, kako hitro mikroorganizem premika biček, ampak, kako ga premika. Drugo pomembno spoznanje se imenuje „Scallop“ teorem in pravi, da če je zaporedje oblik, skozi katera prehaja plavalec, simetrično na obrat časa, bo v povprečju njegova preplavana razdalja enaka nič. Pogoji ni odvisen od različnih hitrosti plavanja naprej ali nazaj, ampak od zaporedja oblik, skozi katere plavalec prehaja. Če gre plavalec skozi enako zaporedje oblik v eni periodi v času naprej, kot tudi pri obratu časa, potem ne bo opraviel nobene poti. Formulacija teorema ne predpostavlja nič o geometriji tekočine, ki obkroža plavalca. Teorem drži tudi za plavanje ob stenah in omejenih območjih. Naj samo omenimo, da teorem ne velja za plavanje v bližini elastičnih objektov. Sedaj, ko poznamo potrebne pogoje za plavanje v režimu majhnih Reynoldsovih števil, si pogledjmo nekaj primerov.

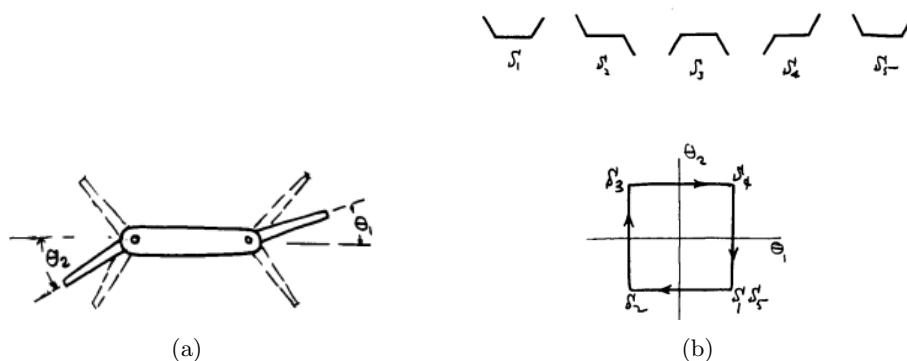
Školjka pokrovača („Scallop“), po kateri se imenuje teorem, se lahko pri velikih Reynoldsovih številih (v morju) relativno hitro premika. Premika se tako, da počasi odpira in hitro zapira lupini (slika 5). Vodo črpa ali potiska skozi odprtino na stičišču lupin. Ko se odpira, to počne počasi, saj je v tem primeru potisna sila, ki kaže v nasprotno od željene smeri, majhna. Ko se odpira se tudi povečuje sila upora, saj se povečuje njen presek. Pri hitrem zapiranju lupin, potiska vodo skozi odprtino na zglobo lupin in predaja gibalno količino okoliški vodi, od katere se posledično odriva. Ker je potisna sila sorazmerna spremembi mase (volumna) na časovno enoto, sta različna časa odpiranja in zapiranja ključna za plavanje. Ali lahko školjka plava pri nizkih Reynoldsovih številih? Teorem pravi, da mora biti gibanje školjke nesimetrično na obrat časa. Če vzamemo na primer eno periodo gibanja, školjka iz zaprtega stanja preide v odprto in nato v zaprto. Če gledamo v obratnem časovnem zaporedju, je školjka prešla iz zaprtega v odprto in nato spet v zaprto stanje. Kot vidimo, je zaporedje stanj simetrično na obrat časa. V prvi polovici periode se bo premaknila v eno smer, vendar se bo v drugi polovici premaknila nazaj na prvotno mesto. V povprečju se s takim gibanjem školjka ne more premakniti. Njeno premikanje je izključno odvisno od izkoriščanja viskoznih sil in ne od potiskanja tekočine skozi odprtino.



**Slika 5.** Školjka pokrovača. Prikazani sta dve stanji školjke, ki se lahko samo odpira in zapira. Vir:[5].

V splošnem velja, da je ena prostostna stopnja gibanja premalo, da bi lahko objekt v povprečju

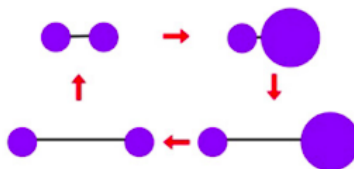
prepotoval nenično razdaljo [5]. Seveda pa si lahko izmislimo objekte, ki bi bili sposobni gibanja po tekočini. Če dodamo školjki še eno prostostno stopnjo (dodatno lupino), se bo ta lahko uspešno premikala. To je naredil Edward Mills Purcell, ki je predlagal tridelnega plavalca (slika 6(a)). Sestavljen je iz sredinskega dela in dveh ročic, ki se lahko premikata. Pri gibanju spreminja oba kota med ročico in telesom, zato ima dve prostostni stopnji. S periodičnim premikanjem obeh ročic se lahko premika levo ali desno. Na sliki 6(b) so prikazani koraki gibanja plavalca v desno in njegov konfiguracijski diagram. Da vidimo, v katero smer se premika, pogledamo, kam kaže potisna sila, kot na sliki 3. Lokalnemu pogoju je zadoščeno, plavalec generira potisno silo. Kaj pa globalni pogoj? Zaporedje stanj  $S_i$ ,  $i \in \{1, \dots, 5\}$  na sliki 6(b) je nesimetrično na obrat časa. Če pogledamo zaporedje stanj v smeri naraščajočega indeksa  $i$ , niso enaka kot v smeri padajočega indeksa. Stanje



**Slika 6.** (a) Skica Purcellovega tridelnega plavalca, ki lahko spreminja kota  $\theta_1$  in  $\theta_2$ . (b) Shema možnih stanj  $S_i$ ,  $i \in \{1, \dots, 5\}$  in konfiguracijski prostor plavalca. Vir:[5].

$S_2$  za stanjem  $S_1$ , ni enako kot stanje  $S_4$  za stanjem  $S_5$ . Tako gibanje zadošča obema pogojema in zato je premikanje pri majhnih Reynoldsovih številih mogoče.

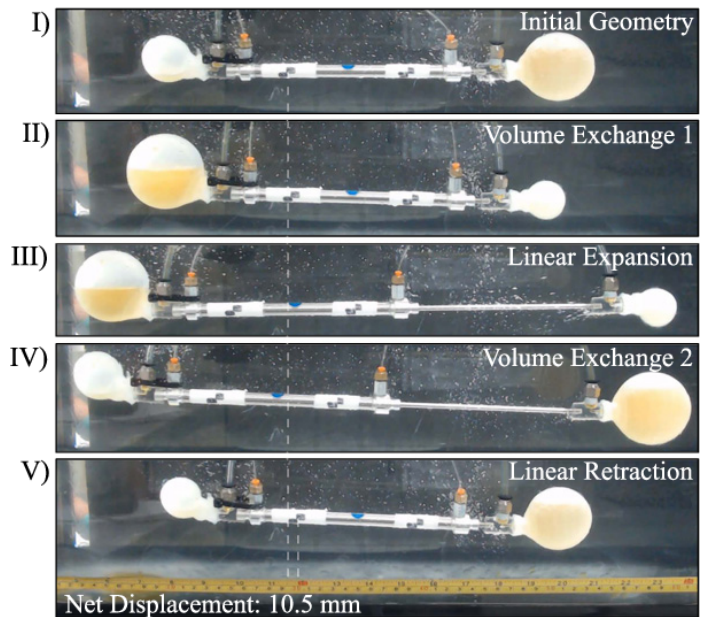
Poglejmo si še en primer umetnega plavalca za boljše razumevanje. Primer na sliki 7 ne izrablja potisne sile na način kot tridelni plavalec ali biček v obliki ravnega vala, ampak je konstruiran tako, da del telesa uporablja kot nekakšno sidro. Telo na sliki 7 se premika tako, da spreminja velikost ene izmed krogel. Ko poveča velikost krogle, se poveča stična površina s tekočino, kar poveča viskozno silo upora. Tako služi kot sidro, od katerega se manjši del krogle odrine naprej. V naslednjem koraku se kroglja zmanjša in približa drugi krogli. Ker sta obe enako veliki, približevanje drugi krogli povzroči tudi premikanje prve krogle k drugi, vendar plavalec vseeno naredi neničen premik v eni periodi.



**Slika 7.** Dvo-krogelni plavalec lahko spreminja razdaljo med kroglama in velikost ene krogle. Vir:[1].

Tudi eksperimentalno se da pokazati, da taki umetni plavalci lahko plavajo. Na sliki 8 je prikazan eksperiment, kjer so naredili plavalca [6], ki se giblje podobno kot zgoraj omenjeni (slika 7). Edina razlika je ta, da se pri realnem eksperimentu spreminjata prostornini obeh krogel, iz katerih črpamo in dovajamo zrak. Kljub temu, da poteka eksperiment na meterski skali, so s silikonskim oljem dosegli Reynoldsovo število reda  $\mathcal{O}(10^{-1})$ . V kroglah je dodana tudi voda, ki pripomore k natančnosti meritve. Če bi bil v kroglah samo zrak, bi sila vzgona bolj nagibala plavalca in bi to bistveno bolj pokvarilo meritev prepotovane razdalje. Na sliki 8 je prikazano zaporedje korakov,

ki jih opravi plavalec v eni periodi. Najprej se poveča ena od krogel (slika 8(II)), nato se en konec naprave raztegne (slika 8(III)), v naslednjem koraku se prostornini krogel „zamenjata“ (slika 8(IV)) in na koncu se naprava spet skrči (slika 8(V)). Izmerili so, da se v eni periodi v povprečju premakne za 10.5 mm. To je eden od mnogih poskusov, ki so potrdili, da je razumevanje fizike premikanja mikroorganizmov pravilno. Na mikrometerski skali je tehnološko bistveno težje narediti umetne mikroplavalce. Vseeno obstaja nekaj primitivnih implementacij. Ena od njih je implementacija tri-krogelnega plavalca [7], ki plava na podoben način kot plavalec na sliki 7. Z optično pinceto so krogle ujeli in jih premikali na način, da so dosegli neničelno prepotovano razdaljo v eni periodi. Drugi primer implementacije je pripetje bička na rdečo krvno celico. S spreminjajočim magnetnim poljem so dosegli gibanje bička v obliki vijčnice, kot je to značilno za več mikroorganizmov [8].

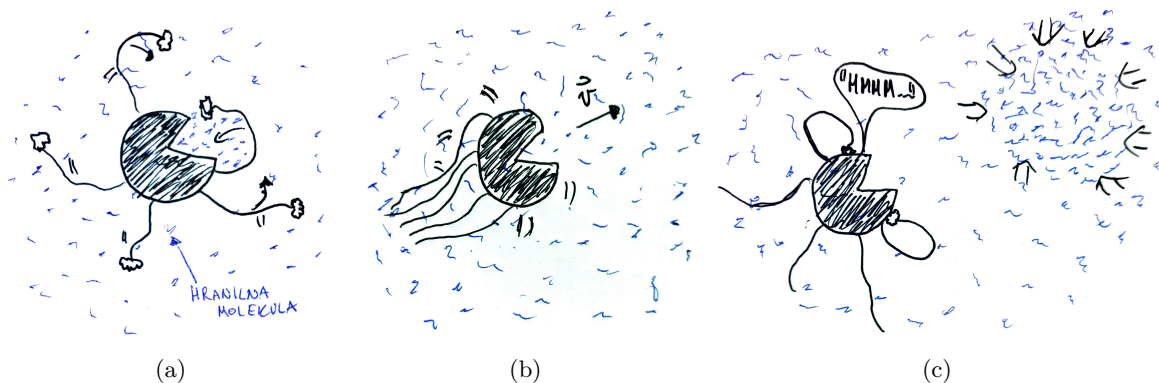


Slika 8. Zaporedje oblik umetnega plavalca v eni periodi. [6].

Sedaj, ko razumemo gibanje in smo naše razumevanje potrdili z eksperimentom, moramo še upravičiti, zakaj se mikroorganizmi sploh premikajo.

#### 5.4 Plavati ali mirovati?

Mikroorganizem potrebuje energijo za plavanje. Če je koncentracija hranilnih molekul dovolj visoka, da preskrbijo organizem, bo ta lahko plaval. Transport snovi do mikroorganizma poteka z difuzijo. Da si plavalec priskrbi več hrane, lahko počne več stvari. Lahko premika bičke in tako meša tekočino ter pridobi več hrane (slika 9(a)), ali pa se odloči za intenzivno plavanje in tako „nabere“ več hranilnih molekul (slika 9(b)). Kako učinkoviti sta ti dve možnosti? Poskusimo oceniti.



Slika 9. Tri možnosti gibanja mikroorganizma. (a) Lokalno premikanje. (b) Intenzivno plavanje. (c) Premikanje na območja z večjo koncentracijo hranilnih molekul.

### 5.4.1 Mešanje tekočine

Čas, ki ga potrebujemo za prenos snovi za razdaljo  $\ell$  z mešanjem, je sorazmeren z  $\ell/v$ , kjer je  $v$  hitrost mešanja. Čas za transport snovi na enako razdaljo z difuzijo je sorazmeren z  $\ell^2/D$ , kjer je  $D$  difuzijska konstanta. Če definiramo razmerje med časoma bomo dobili merilo za učinkovitost mešanja v primerjavi z difuzijo. Označimo razmerje s  $S$ ,  $S = t_D/t_m = \ell v/D$ , kjer je  $t_D$  čas pri difuziji in  $t_m$  čas pri mešanju. Za hranilno molekulo v vodi je difuzijska konstanta reda  $10^{-5}$  cm<sup>2</sup>/s. Velikost molekule je nekaj mikrometrov in hitrosti nekaj deset mikrometrov na sekundo. Za take vrednosti dobimo  $S = 10^{-2}$ . Organizem z lokalnim plavanjem oziroma mešanjem ne doseže nič. Transport hrane je lokalno določen z difuzijo in na tak način premikajoči se plavalec bo dobil prav toliko hrane kot tisti, ki miruje. Torej lokalno mešanje tekočine ni razlog za premikanje mikroorganizmov. Mogoče mikroorganizem plava, da „nabere“ več molekul, ki so razporejene po prostoru?

### 5.4.2 Intenzivno plavanje

Najprej si pogledjmo, kako bi izračunali število prejetih hranilnih molekul, če plavalec miruje. Za lažji izračun vzemimo krogelnega plavalca, krogelno simetrični problem in konstantno koncentracijo molekul daleč stran ( $c_0$ ). Plavalec naj vse hranilne molekule na svoji površini „poje“. Rešiti je potrebno difuzijsko enačbo. Ob predpostavki, da je koncentracija molekul stacionarna, se enačba poenostavi v Laplaceovo

$$\nabla^2 c = 0 ,$$

kjer je  $c$  koncentracija. Ker je problem krogelno simetričen, je koncentracija odvisna samo od razdalje,  $c(\mathbf{r}) = c(r)$ . Če razpišemo operator  $\nabla^2$  v krogelnih koordinatah in obdržimo samo radialni del, dobimo

$$\frac{1}{r^2} \frac{\partial}{\partial r} \left( r^2 \frac{\partial c(r)}{\partial r} \right) = 0 .$$

Enačbo dvakrat integriramo in dobimo rešitev

$$c(r) = -\frac{A}{r} + B . \quad (11)$$

Za določitev konstant  $A$  in  $B$  potrebujemo še robna pogoja. Daleč od organizma je koncentracija molekul enaka  $c(r \rightarrow \infty) = c_0$ , na robu organizma pa velja  $c(r = a) = 0$ , saj organizem „poje“ vse hranilne molekule. Če vstavimo robna pogoja v enačbo (11) dobimo končno rešitev

$$c(r) = c_0(1 - r/a) ,$$

kjer je  $a$  radij krogle. Sedaj lahko izračunamo število molekul na časovno enoto, ki jih prejme mirujoči mikroorganizem,

$$I = -D \frac{\partial c(r)}{\partial r} 4\pi a^2 = D 4\pi a c_0 ,$$

kjer je  $D$  difuzijska konstanta in  $a$  radij plavalca. Gostoto toka smo izrazili s prvim Fickovim zakonom. Sedaj, ko imamo izračunan tok hrane, ki ga prejme mirujoči mikroorganizem, nas zanima, kako se prehranski tok spremeni v primeru, ko organizem plava. Izkaže se, da je račun precej zapleten in je potrebno numerično reševanje. V ta namen bomo vzeli numerični izračun Edwarda Purcella [5]. Izračunal je, da bi moral mikroorganizem, če bi hotel povečati vnos hranil samo za 10%, plavati s hitrostjo okrog 700  $\mu$ m/s. To je približno dvajsetkratnik hitrosti plavanja mikroorganizmov. Hitrost vnosa hranil je sorazmerna korenu hitrosti plavanja plavalca [5]. Torej plavalci ne plavajo zato, ker bi na ta način nabrali bistveno več hranil. Vseeno pa lahko s plavanjem poiščejo območja, ki imajo večjo koncentracijo hranil (slika 9(c)). To je glavni razlog za plavanje. Glede pritoka snovi z difuzijo smo ugotovili, da lokalno plavanje vnosa hranil bistveno ne spremeni. Mikroorganizem mora

„ubežati“ difuziji, da spremeni okolje. Da to stori, mora prepotovati razdaljo  $\ell \geq D/v$ , kjer je  $v$  hitrost njegovega plavanja. Če vstavimo zgoraj omenjene konstante ( $D = 10^{-5} \text{ cm}^2/\text{s}$ ,  $v = 30 \text{ }\mu\text{m/s}$ ), dobimo razdaljo  $\ell \geq 30 \text{ }\mu\text{m}$ . To je ravno razdalja, ki jo lahko plavalec prepotuje v času velikostnega reda  $\sim 1\text{ s}$  in to tudi počnejo. Če plavalec ne prepotuje take razdalje, ni prišel nikamor, saj lahko samo na taki skali opazi razliko v okolju.

## 6. Zaključek

Mikroorganizmi uporabljajo več načinov premikanja bičkov za plavanje. Nekateri tvorijo obliko vijaknice, ki se vrtili, drugi premikajo biček v obliki ravnega vala. Opisali smo samo najbolj preproste načine gibanja, ki še zdaleč niso edini. Za opis gibanja v viskoznih tekočinah uporabimo Stokesov približek. Tega dobimo, če pošljemo Reynoldsovo število proti nič. Da smo lahko upravičili dani približek, smo se morali najprej seznaniti z izvorom Reynoldsovega števila, ki podaja informacijo o naravi tekočine. V našem primeru smo imeli opravka z laminarnim tokom in prevladujočimi viskoznimi silami. Gibanje objektov v taki tekočini smo razložili z matriko gibanja. Z njo lahko analiziramo učinkovitost plavanja mikroorganizmov, pri katerih smo pojasnili tudi izvor potisne sile. Mikroorganizmi morajo s pravilno konfiguracijo bička poskrbeti za anizotropijo viskozne sile upora, ki je ključna za izvor potisne sile. Kot smo ugotovili, to ni edini pogoj za uspešno premikanje. Pomembnejši, globalni pogoj, ki ga morajo izpolniti, je „scallop“ teorem, ki pravi, da mora biti gibanje mikroorganizma nesimetrično na obrat časa. Za boljše razumevanje pomena teorema smo si pogledali nekaj preprostih umetnih plavalcev, ki mu ustrezajo. Namesto matematičnega dokaza teorema smo si ogledali eksperiment, ki potrjuje uspešno gibanje umetnih plavalcev in naše razumevanje fizike plavanja. Ob ugotovitvi, da ima difuzija velik vpliv na transport hranil v režimu majhnih Reynoldsovih števil, smo odgovorili na vprašanje o smiselnosti premikanja mikroorganizmov. Razumevanje njihovega gibanja je ključno za izum učinkovitih umetnih plavalcev, ki bi lahko dostavljali zdravila na potrebna mesta v telesu in opravljali mikrooperacije.

## LITERATURA

- [1] E. Lauga and T. R. Powers, *The hydrodynamics of swimming microorganisms*, Rep. Prog. Phys. **72** (2009), no. 9, 096601.
- [2] C. Brennen, H. Winet, *Fluid Mechanics of Propulsion by Cilia and Flagella*, Ann. Rev. Fluid Mech. **9** (1977), no. 9, 339-398.
- [3] K. Drescher, J. Dunkel, L. H. Cisneros, S. Ganguly, R. E. Goldstein, *Fluid dynamics and noise in bacterial cell-cell and cell-surface scattering*, Proc. Natl. Acad. Sci. **108** (2011), no. 27, 10940.
- [4] S. Chattopadhyay, R. Moldovan, C. Yeung, X. L. Wu, *Swimming efficiency of bacterium Escherichia coli*, Proc. Natl. Acad. Sci. **103** (2006), no. 37, 13712
- [5] E. M. Purcell, *Life at low Reynolds number*, Am. J. Phys. **45** (1977), no. 1, 3-11.
- [6] O. Silverberg, *Realization of a push-me-pull-you swimmer at low Reynolds numbers*, Bioinspir. Biomim. **15** (2020), no. 6, 064001.
- [7] M. Leoni, J. Kotar, B. Bassetti, P. Cicuta, C. Lagomarsino, *A basic swimmer at low Reynolds number*, Soft Matter **5** (2009), no. 2, 472-476.
- [8] R. Dreyfus, J. Baudry, M. Roper, *Microscopic artificial swimmers*, Nature **437** (2005), 862-865.
- [9] N. Cohen and J. H. Boyle, *Swimming at low Reynolds number: a beginners guide to undulatory locomotion*, Contemporary Physics **51** (2010), no. 2, 103-123.
- [10] R. Podgornik, *Mehanika kontinuov*, (2002), skripta (PDF).
- [11] H. Bruus, *Theoretical Microfluidics*, Oxford University Press, United Kingdom, 2008.
- [12] Stokes flow, Wikipedia. Dostopno na [https://en.wikipedia.org/wiki/Stokes\\_flow](https://en.wikipedia.org/wiki/Stokes_flow) (ogled: 30.3.2022).