

Laboratório Nacional de Computação  
Científica  
Coordenação de Formação de Recursos  
Humanos

Um Modelo Para o Movimento  
Flagelar

**Gerusa Alexandra de Araújo**

Petrópolis, setembro 2004

# **Livros Grátis**

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

UM MODELO PARA O MOVIMENTO FLAGELAR

**Gerusa Alexsandra de Araújo**

TESE SUBMETIDA AO CORPO DOCENTE DA COORDENAÇÃO DE  
FORMAÇÃO DE RECURSOS HUMANOS DO LABORATÓRIO NACIO-  
NAL DE COMPUTAÇÃO CIENTÍFICA COMO PARTE DOS REQUISI-  
TOS NECESSÁRIOS PARA OBTENÇÃO DO GRAU DE DOUTOR EM  
MODELAGEM COMPUTACIONAL.

Aprovada por:

---

Prof. Augusto Cesar N. R. Galeão, Ph.D.

---

Prof. Greg Huber, Ph.D.

---

Prof. Jair Koiller, Ph.D.

---

Prof. Marco Antônio Raupp, Ph.D.

---

Prof. Moysés Nussenzveig, Ph.D.

---

Prof. Walcy Santos, Ph.D.

PETRÓPOLIS, RJ - BRASIL  
Setembro de 2004

ARAÚJO, GERUSA ALEXSANDRA DE  
Um Modelo para o Movimento Flagelar  
[Petrópolis] 2004  
XIV, 69p. 29.7cm (LNCC/MCT, D.Sc.,  
Modelagem Computacional, 2004)  
Tese - Laboratório Nacional de Com-  
putação Científica, LNCC  
1.Movimento flagelar  
2.Biofluidodinâmica  
3.Movimento de micro-organismos  
I.LNCC/MCT II.Título (série)

*Aos meus pais, Graça e Edvaldo*

*À Josefa Carmelia de Aguiar (in memoriam)  
e Robson Hammes de Oliveira (in memoriam)*

## Agradecimentos

Ao querido amigo e orientador Jair Koiller por todas as lições de coragem, paciência e perseverança, por estar sempre presente nos momentos incertos e por propor este tema de pesquisa estimulante. Obrigada por acreditar em mim!

À todos os meus professores do LNCC, em especial à Abimael Loula, Renato Portugal, Augusto Galeão, Luiz Bevilacqua e Marco Raupp. Obrigada pelo grande apoio em todas as fases desta história.

Ao professor Moysés Nussenzveig e colegas do laboratório de pinças óticas da UFRJ, pelo espírito acolhedor e lições práticas de interdisciplinaridade! Muito obrigada.

À Cristina e Gioconda, pela atenção com que sempre fui recebida na nossa biblioteca.

À Ana Paula, Maria do Carmo e Ana Nery pelo trabalho dedicado na secretaria.

À Jean por sempre me socorrer nos ‘tilts’ do Linux e Windons, ao longo deste trabalho.

Aos meus eternos amigos e irmãs: Michelle Dysman, Gladson Antunes, Ronaldo Busse, Iris Yan, Aline Plácitos, Dona Iraci, Leila e Ítala Araújo. Por todo carinho.

Aos amigos do LNCC pela atenção e carinho nestes quatro anos: Patrícia Sanez, Emerson, André Novotny, Boness, Ana Paula Wyse e Rio Doce, Paulinha, Daniel Freitas, Cristiane, Maicon, Rosa, Wanderson, Saulo, Édna, Cláudia, Amanda, Agostinho, Didier, Julio, Patrícia Drach, Elizabeth, Fabíola, Leandro, Adriana, Marcelo, Marcos, Loreci, Eliane e Telles.

Aos cyber-amigos: Claudio Téllez, Vanessa Lampert e Dennis D.

Ao apoio do CNPq que tornou esta pesquisa possível.

*A ave sai do ovo. O ovo é o mundo. Quem quiser  
nascer tem que destruir um mundo. A ave voa para  
Deus. E o deus se chama Abraxas.*

*-Hermann Hesse*

Resumo da Tese apresentada ao LNCC/MCT como parte dos requisitos necessários para a obtenção do grau de Doutor em Ciências (D.Sc)

## UM MODELO PARA O MOVIMENTO FLAGELAR

Gerusa Alexsandra de Araújo

Setembro /2004

Orientador: Jair Koiller

Co-Orientador: Marco Antônio Raupp

### Modelagem Computacional

O problema de locomoção ótima de micro-organismos (sobre um fluxo de número de Reynolds baixo) pode ser visto como uma geometria sub-riemanniana sobre um fibrado principal com uma conexão mecânica. Visando aplicações em robótica, flagelos são modelados como segmentos de retas concatenados com ângulos variáveis.



Abstract of Thesis presented to LNCC/MTC as a partial fulfillment of the requirements for the degree of Doctoral of Science (D.Sc)

## A MODEL FOR THE FLAGELLAR MOTILITY

Gerusa Aleksandra de Araújo

Setembro /2004

Advisor: Jair Koiller

Co-Advisor: Marco Antônio Raupp

Computational Modelling

Optimal locomotion of micro-organisms (on a low Reynolds number flow) can be regarded as a sub-riemannian geometry on a principal bundle with a mechanical connection. Aiming at robotic applications, flagella are modeled as concatenated line segments with variable hinge angle.



# Sumário

<b>Introdução</b>	<b>1</b>
<b>1 A Equação de Stokes</b>	<b>3</b>
1.1 Equação de Navier Stokes . . . . .	3
1.2 Formulação Adimensional . . . . .	5
1.3 Fluxo Stokesiano . . . . .	8
1.4 A Identidade de Lorentz . . . . .	10
1.5 Funções de Green para o Fluxo Stokesiano . . . . .	12
1.6 Força e Torque Hidrodinâmicos . . . . .	17
<b>2 Conceitos da Mecânica Geométrica</b>	<b>21</b>
2.1 Variedades e Fibrados Principais . . . . .	21
2.2 Mecânica . . . . .	23
2.3 Mecânica com Vínculos . . . . .	25
2.4 Geometria da Micronatação . . . . .	25
<b>3 O Modelo</b>	<b>29</b>
3.1 “Álgebra Aristotélica” . . . . .	29
3.2 Forças de Arrasto Sobre Hastes Delgadas . . . . .	31
3.3 Reconstrução do Formato Localizado . . . . .	32
<b>4 Simulações</b>	<b>37</b>
<b>5 Alguns artigos da Literatura</b>	<b>49</b>
5.1 Artigos Biológicos . . . . .	49
5.2 Artigos Matemáticos . . . . .	51
5.3 Artigos em Robótica . . . . .	54
<b>6 Conclusões e Direções Futuras de Pesquisa</b>	<b>57</b>

A Informações Biológicas	59
Referências	63
Índice Remissivo	69

# Lista de Figuras

2.1	Campos de forças e velocidades na fronteira. . . . .	26
2.2	Geodésica e holonomia. . . . .	27
3.1	Formato e formato localizado no plano. . . . .	35
4.1	Brinquedo de Purcell, sem célula: $a_1 = a_2 = a_3 = 1$ $\alpha = \pi/4$ . .	38
4.2	Brinquedo de Purcell, sem célula: $a_1 = a_2 = a_3 = 1$ $\alpha = \pi/40$ . .	40
4.3	Concha: $a_2 = 0$ $\alpha = \pi/4$ . . . . .	42
4.4	Espermatozóide: $a_1 = a_2 = a_3 = 1$ $r = 0.1$ ( $\alpha = \pi/4$ ). . . . .	44
4.5	N-animat: $a_j = 1$ $r = 0.1$ , $N = 5$ , $T = 4$ . . . . .	46
5.1	“corridas” e “cambalhotas” de uma bactéria flagelada. . . . .	56
5.2	O mais simples nadador em Reynolds baixo segundo Purcell. . .	56
A.1	Corte transversal num flagelo eucariota exibindo a estrutura 9+2. . . . .	60
A.2	Esquema do motor molecular rotatório bacteriano. . . . .	61



# Lista de Tabelas

1.1	Tomamos $\frac{\mu}{\rho} = 0.15cm^2/s$ para o ar, $\frac{\mu}{\rho} = 0.01cm^2/s$ para a água, e consideramos a força de corpo devido ao campo gravitacional $ b  = g \approx 10$ . . . . .	7
2.1	Teoria de gauge e corpo deformável . . . . .	26
3.1	Força e Torque para cilindros . . . . .	32
3.2	Coefficientes de arrasto dentro de um fluido ilimitado . . . . .	33
3.3	Coefficientes na vizinhança de um plano . . . . .	34
4.1	Brinquedo de Purcell, sem célula: $a_1 = a_2 = a_3 = 1$ $\alpha = \pi/4$ .	39
4.2	Brinquedo de Purcell, sem célula: $a_1 = a_2 = a_3 = 1$ $\alpha = \pi/40$ .	41
4.3	Concha: $a_2 = 0$ ( $\alpha = \pi/4$ ) . . . . .	43
4.4	Espermatozóide: $a_1 = a_2 = a_3 = 1$ $r = 0.1$ ( $\alpha = \pi/4$ ) . . . . .	45





# Introdução

O fenômeno que motiva esta pesquisa tem origem há 3,6 bilhões de anos atrás, durante o surgimento das bactérias e protozoários. Estes seres podem se locomover eficientemente em fluidos onde as forças inerciais são dominadas pelas forças viscosas (número de Reynolds baixo). Em nossa escala, isto seria equivalente a sobrevivermos em uma piscina cheia de melado, [60]

A criação de modelos matemáticos para a “micronatação” requer um esforço interdisciplinar entre Biologia, Química, Física e Matemática. O movimento das organelas responsáveis pela auto-propulsão - cílios e flagelos - requer vínculos com sistemas termodinâmicos internos, mecanoquímicos e com os sistemas hidrodinâmicos externos que afetam o movimento.

O primeiro trabalho puramente matemático nesta área deve-se a Taylor, G. J. *Analysis of the swimming of microscopic organisms* [76], em 1951, no qual o batimento de um flagelo de comprimento infinito é modelado por uma função senoidal. Taylor observa que quando há uma sincronização de batimentos dois flagelos, verifica-se uma otimização da energia gasta.

Atualmente entre os muitos grupos que estão trabalhando no assunto mencionamos, na parte matemática, os de Charles Peskin (método da fronteira imersa), George Oster (motores moleculares), Lisa Fauci e na parte biológica, Charles J. Brokaw e Howard Berg.

Além da cinemática e do cálculo da potência hidrodinâmica total dissipada, os problemas de interesse (experimental e teórico) atuais são relacionados aos mecanismos de geração de forças, seu controle e sua coordenação, tanto no caso da natação de bactérias quanto no caso dos eucariotos.

Neste trabalho modela-se um flagelo por uma sequência de segmentos concatenados como em [66] e usando conceitos geométricos como em [56].

No capítulo 1 é apresentada a equação de Stokes, que descreve o comportamento de um fluido incompressível em Reynolds baixo; no capítulo 2 faremos um resumo dos principais conceitos geométricos envolvidos; no capítulo 3 é descrito um modelo para a locomoção de um espermatozóide via mecânica geométrica; algumas simulações são exibidas no capítulo 4. No capítulo 5 descrevemos alguns trabalhos da literatura. As conclusões e metas futuras são apresentadas no capítulo 6. No apêndice apresentamos muito sucintamente algumas informações biológicas.

# Capítulo 1

## A Equação de Stokes

Neste capítulo faremos uma apresentação das equações que descrevem o comportamento de fluidos incompressíveis e algumas de suas características.

### 1.1 Equação de Navier Stokes

Consideremos um fluido ocupando um domínio  $\Omega$  de  $\mathbb{R}^3$  sobre um intervalo de tempo  $[0, T]$ , seja  $x \in \Omega$  e  $t \in [0, T]$ . O fluido fica caracterizado pelas seguintes variáveis:

$\rho(x, t)$  : *densidade*

$u(x, t)$  : *velocidade*

$p(x, t)$  : *pressão*

Seja  $D$  um subdomínio regular de  $\Omega$ , para conservar a massa, a taxa de mudança de massa do fluido em  $D$  deve ser igual ao fluxo de massa que atravessa a fronteira  $\partial D$  de  $D$ :

$$\partial_t \int_D \rho dV = - \int_{\partial D} \rho u \cdot \eta dS$$

onde  $\eta$  é o vetor normal unitário externo de  $\partial D$ . Pela fórmula de Stokes temos:

$$\int_D \nabla \cdot (\rho u) = \int_{\partial D} \rho u \cdot \eta$$

logo como  $D$  é arbitrário temos:

$$\partial_t \rho + \nabla(\rho u) = 0. \quad (1.1)$$

Neste trabalho utilizaremos uma simplificação denominada “teoria resistiva” para o movimento flagelar, evitando o esforço computacional necessário para a solução numérica da equação de Stokes. Ainda assim, faremos neste capítulo uma introdução de como obter numericamente tais soluções. Pela definição de  $u$ , uma partícula fluida na posição  $x$  no tempo  $t$  está aproximadamente em  $x + u(x, t)\delta t$  no tempo  $t + \delta t$ , sua aceleração é portanto

$$\lim_{\delta t \rightarrow 0} \frac{[u(x + u(x, t)\delta t, t + \delta t) - u(x, t)]}{\delta t} = \partial_t u + \Sigma u_j \partial_j u \equiv \partial_t u + u \nabla u$$

As forças externas são dadas por

$$\int_D f dV$$

e as forças de pressão e viscosa são dadas por

$$\int_{\partial D} (\sigma - pI) \eta dS$$

onde  $I$  é a identidade e  $\sigma$  é o tensor (ver [65])

$$\sigma = \mu \left( \frac{\partial u_i}{\partial x_j} + \frac{\partial u_j}{\partial x_i} \right).$$

Pela segunda lei de Newton e a fórmula de Stokes, temos

$$\int_D \rho(\partial_t u + u \nabla u) = \int_D f - \int_{\partial D} (p\eta - \sigma\eta) = \int_D (f - \nabla p + \nabla \cdot \sigma).$$

como  $D$  é arbitrário tem-se que

$$\rho(\partial_t u + u \nabla u) + \nabla p - \nabla \cdot \sigma = f.$$

Considerando  $\rho b$  como as forças externas (por exemplo, campo gravitacional, magnético, etc) e considerando o escoamento de um fluido newtoniano incompressível, onde

$$\sigma = -pI + \mu(\nabla u + \nabla u^T)$$

$$\frac{d\rho}{dt} = 0.$$

Temos,

$$\rho\left(\frac{\partial u}{\partial t} + \nabla u \cdot u\right) - \nabla \cdot \sigma = \rho b. \quad (1.2)$$

Das equações (1.1), (1.2) e da identidade

$$\nabla \cdot (\nabla u^T) = \nabla(\nabla \cdot u) = 0$$

obtemos as equações de Navier-Stokes para fluidos incompressíveis:

$$-\nabla p + \mu \nabla^2 u + \rho b = \rho\left(\frac{\partial u}{\partial t} + \nabla u \cdot u\right) \quad (1.3)$$

$$\nabla \cdot u = 0 \quad (1.4)$$

## 1.2 Formulação Adimensional

Considere um corpo  $B$  com comprimento característico  $L$ , movendo-se em um meio fluido com velocidade  $U$ . Suponhamos que a velocidade do fluido na superfície  $S = \partial B$  do corpo coincida com a velocidade do corpo, isto é

$$u = U, \text{ em } S$$

Considere como tempo característico

$$T = \frac{L}{U}$$

Reescrevendo a equação de (1.3) em variáveis adimensionais:

$$u' = \frac{u}{U}, \quad x' = \frac{x}{L}, \quad t' = \frac{t}{T}, \quad p' = \frac{pL}{\mu U}$$

com os operadores

$$\nabla'(\cdot) = L\nabla(\cdot)$$

$$\nabla'^2 = L^2\nabla^2(\cdot)$$

temos

$$-\frac{\mu U}{L^2} \nabla' p' + \frac{\mu U}{L^2} \nabla'^2 u' + \rho b = \frac{\rho U}{T} \frac{\partial u'}{\partial t} + \frac{\rho U^2}{L} \nabla' u' \cdot u'$$

isto é

$$-\nabla' p + \nabla'^2 u' + \left(\frac{\rho L^2}{\mu U}\right)b = \left(\frac{\rho L^2}{\mu T}\right)\frac{\partial u'}{\partial t'} + \left(\frac{\rho U L}{\mu}\right)\nabla' u' \cdot u'.$$

Os coeficientes da equação acima são denotados por

$$Re = \frac{\rho U L}{\mu}, \text{ número de Reynolds};$$

$$\beta = \frac{\rho L^2}{\mu T}, \text{ parâmetro de frequência};$$

$$Fr = \frac{U^2}{|b| L}, \text{ número de Froude}.$$

com os seguintes significados físicos:

$Re$ : Intensidade das forças inerciais em relação às forças viscosas;

$\beta$ : Intensidade das forças devido a uma aceleração inercial em relação às forças viscosas;

$Fr$ : Intensidade das forças convectivas inerciais em relação às forças de corpo;

$\frac{Re}{Fr}$ : Intensidade das forças de corpo em relação às forças viscosas.

Temos então ,

$$-\nabla' p' + \nabla'^2 u' + \left(\frac{Re}{Fr |b|}\right)b = \beta \frac{\partial u'}{\partial t'} + Re \nabla' u' \cdot u'$$

Como  $T = \frac{L}{U}$  tem-se  $\beta = Re$  , logo

$$Re \left(\frac{\partial u'}{\partial t'} + \nabla' u' \cdot u'\right) = -\nabla' p' + \nabla'^2 u' + \left(\frac{Re}{Fr |b|}\right)b$$

**Limite Stokesiano:** para  $Re \ll 1$ , temos

$$-\nabla' p' + \nabla'^2 u' + \left(\frac{Re}{Fr |b|}\right)b = 0.$$

Revertendo para variáveis dimensionais obtemos

$$-\frac{L^2}{\mu U} \nabla p + \frac{L^2}{U} \nabla^2 u + \frac{\rho L^2}{\mu U} b = 0$$

isto é

$$-\nabla p + \mu \nabla^2 u + \rho b = 0 \quad (1.5)$$

ou ainda

$$\nabla \cdot \sigma + \rho b = 0$$

**Observação:**

A equação de Stokes (1.5) é estacionária. Logo o comportamento instantâneo do fluxo só depende da configuração e das condições de fronteira naquele instante. É possível obter soluções por métodos analíticos como por exemplo: singularidades no interior, variáveis complexas (caso bidimensional), funções de corrente, método de reflexão, ver por exemplo [37].

**Limite Euleriano:** para  $Re \gg 1$ , obtemos a equação de Euler

$$-\nabla p + \rho b = \rho \left( \frac{\partial u}{\partial t} + \nabla u \cdot u \right) \quad (1.6)$$

A seguir apresentamos uma tabela com os valores médios para os parâmetros  $L, U, Re$  de alguns organismos [21].

Tabela 1.1: Tomamos  $\frac{\mu}{\rho} = 0.15 \text{cm}^2/\text{s}$  para o ar,  $\frac{\mu}{\rho} = 0.01 \text{cm}^2/\text{s}$  para a água, e consideramos a força de corpo devido ao campo gravitacional  $|b| = g \approx 10$ .

		$L(\text{cm})$	$U(\text{cm}/\text{s})$	$Re$	
Stokesiano	{	<i>Bactérias</i>	$10^{-5}$	$10^{-2} - 10^{-3}$	$10^{-5}$
		<i>Espermatozóides</i>	$10^{-5} - 10^{-3}$	$10^{-2}$	$10^{-2} - 10^{-3}$
		<i>Protozoário</i>	$10^{-2}$	$10^{-1}$	$10^{-1}$
Intermediário*	{	<i>Vespa</i>	0.6	$10^2$	15
		<i>Gafanhoto</i>	4	400	$10^4$
Euleriano**	{	<i>Pombo</i>	25	100 - 1000	$10^5$
		<i>Peixe</i>	50	100	$5 \times 10^4$

(\*) Ver em [23], [79] e [80]

(\*\*) Ver em [21]

### 1.3 Fluxo Stokesiano

Para números de Reynolds baixos o escoamento de um fluido newtoniano incompressível pode ser modelado pelas equações (1.3) e (1.4). São observadas algumas propriedades para a solução  $(p, u)$  e para a vorticidade  $\omega = \nabla \times u$ :

*Lema:*

- i) A pressão é uma função harmônica;*
- ii) A velocidade é uma função biharmônica;*
- iii) A vorticidade é uma função harmônica.*

De fato,

i) Tomando o divergente da equação de Stokes em (1.5) tem-se

$$-\nabla^2 p + \mu \nabla \cdot \nabla^2 u + \rho \nabla \cdot b = 0$$

considerando  $b$  constante, pela equação (1.4) e a identidade

$$\nabla \cdot \nabla^2 u = \nabla^2 \nabla \cdot u$$

tem-se que

$$\nabla^2 p = 0. \tag{1.7}$$

ii) Tomando o laplaciano da equação de Stokes em (1.5) resulta

$$-\nabla^2(\nabla p) + \mu \nabla^2(\nabla^2 u) + \rho \nabla^2 b = 0.$$

De (1.7) e da identidade

$$\nabla^2 \nabla p = \nabla \nabla^2 p$$

segue-se que

$$\nabla^4 u = 0. \tag{1.8}$$

Tomando o rotacional da equação (1.3) tem-se

$$-\nabla \times \nabla p + \mu \nabla \times \nabla^2 u + \rho \nabla \times \nabla b = 0.$$

Considerando  $p \in C^2$  é válida a identidade

$$\nabla \times \nabla p = 0$$



logo

$$\nabla \times \nabla^2 u = 0.$$

Agora, pela definição de vorticidade  $\omega = \nabla \times u$  e da identidade

$$\nabla \times \nabla^2 u = \nabla^2(\nabla \times u)$$

segue-se que

$$\nabla^2 \omega = 0 \tag{1.9}$$

Em um escoamento bidimensional podemos introduzir a *função linha de corrente*  $\psi$  definida pela equação

$$u = \nabla \times (\kappa \psi)$$

onde  $\kappa$  é o vetor unitário ortogonal ao plano  $xy$  do escoamento.

Nota-se que  $\psi$  é biharmônica. De fato, As componentes cartesianas da velocidade são dadas por

$$u_1 = \frac{\partial \psi}{\partial y}$$

$$u_2 = -\frac{\partial \psi}{\partial x}$$

Reescrevendo a vorticidade em termos da função corrente tem-se

$$\omega = \nabla \times (\nabla \times (\kappa \psi))$$

da identidade

$$\nabla \times (\nabla \times (\kappa \psi)) = \nabla(\nabla \cdot (\kappa \psi)) - \nabla^2(\kappa \psi)$$

tem-se que

$$\omega = \nabla\left(\frac{\partial \psi}{\partial z}\right) - \kappa \nabla^2 \psi$$

como  $\left(\frac{\partial \psi}{\partial z}\right) = 0$  e a vorticidade é uma função harmônica, segue-se que

$$\nabla^4 \psi = 0. \tag{1.10}$$

*Propriedade (Reversibilidade Stokesiana):*

*Na ausência de força de corpo ( $b = 0$ ), se o par  $(u, p)$  é solução para um escoamento stokesiano, então o par simétrico  $(-u, -p)$  também é solução .*

## 1.4 A Identidade de Lorentz

Sejam  $u$  e  $u'$  soluções para o escoamento incompressível stokesiano com tensores de stress  $\sigma$  e  $\sigma'$  respectivamente

$$\begin{cases} \nabla \cdot u = 0 \\ \nabla \cdot \sigma = 0 \end{cases}$$

temos que

$$u'_i \frac{\partial \sigma_{ij}}{\partial x_j} = \frac{\partial(u'_i \sigma_{ij})}{\partial x_j} - \sigma_{ij} \frac{\partial u'_i}{\partial x_j} = \frac{\partial(u'_i \sigma_{ij})}{\partial x_j} - [-p\delta_{ij} + \mu(\frac{\partial u_i}{\partial x_j} + \frac{\partial u_j}{\partial x_i})] \frac{\partial u'_i}{\partial x_j};$$

pela incompressibilidade de fluido segue-se que

$$u'_i \frac{\partial \sigma_{ij}}{\partial x_j} = \frac{\partial(u'_i \sigma_{ij})}{\partial x_j} - \mu(\frac{\partial u_i}{\partial x_j} + \frac{\partial u_j}{\partial x_i}) \frac{\partial u'_i}{\partial x_j}. \quad (1.11)$$

De forma análoga

$$u_i \frac{\partial \sigma'_{ij}}{\partial x_j} = \frac{\partial(u_i \sigma'_{ij})}{\partial x_j} - \mu(\frac{\partial u'_i}{\partial x_j} + \frac{\partial u'_j}{\partial x_i}) \frac{\partial u_i}{\partial x_j}. \quad (1.12)$$

Subtraindo (1.12) de (1.11) tem-se

$$\begin{aligned} \frac{\partial(u'_i \sigma_{ij} - u_i \sigma'_{ij})}{\partial x_j} &= u'_i \frac{\partial \sigma_{ij}}{\partial x_j} - u_i \frac{\partial \sigma'_{ij}}{\partial x_j} = \\ &= u'_i \frac{\partial(-p\delta_{ij} + \mu(\frac{\partial u_i}{\partial x_j} + \frac{\partial u_j}{\partial x_i}))}{\partial x_j} - u_i \frac{\partial(-p'\delta_{ij} + \mu(\frac{\partial u'_i}{\partial x_j} + \frac{\partial u'_j}{\partial x_i}))}{\partial x_j} = \\ &= u'_i \left(-\frac{\partial p}{\partial x_i} + \mu \frac{\partial^2 u_i}{\partial x_j^2} + \mu \frac{\partial^2 u_j}{\partial x_i \partial x_j}\right) - u_i \left(-\frac{\partial p'}{\partial x_i} + \mu \frac{\partial^2 u'_i}{\partial x_j^2} + \mu \frac{\partial^2 u'_j}{\partial x_i \partial x_j}\right). \end{aligned}$$

Da incompressibilidade tem-se

$$\frac{\partial(u'_i \sigma_{ij} - u_i \sigma'_{ij})}{\partial x_j} = u'_i \left(-\frac{\partial p}{\partial x_i} + \mu \frac{\partial^2 u_i}{\partial x_j^2}\right) - u_i \left(-\frac{\partial p'}{\partial x_i} + \mu \frac{\partial^2 u'_i}{\partial x_j^2}\right)$$

como  $u$  e  $u'$  são soluções da equação de Stokes temos

$$\frac{\partial(u'_i \sigma_{ij} - u_i \sigma'_{ij})}{\partial x_j} = 0 \quad (1.13)$$

Integrando a equação (1.13) sobre o volume  $B$  e aplicando o teorema da divergência segue a *Identidade de Lorentz*

$$\int_S (u'_i \sigma_{ij}) \eta_j dS = \int_S (u_i \sigma'_{ij}) \eta_j dS. \quad (1.14)$$

A equação (1.14) permite-nos obter informações sobre um fluxo, sem recorrer as equações de Stokes, usando informações sobre um outro fluxo, ver [65],[46].

Do ponto de vista geométrico, (1.14) significa que o operador

$$u \longmapsto F = \sigma \cdot \eta$$

que leva um campo de vetores na fronteira  $S$  (condições de fronteira) no correspondente campo de forças é **autoadjunto**, ver [45] para métodos espectrais.

Em resumo obtemos dois potenciais: um de camada simples  $P_s$  e outro de camada dupla  $P_d$  dependentes, respectivamente, da força  $f$  e da velocidade  $u$  na fronteira. Temos assim

$$\frac{1}{2}u(x_0) = P_s(x_0, f|_S) - P_d(x_0, u|_S) \quad (*)$$

Considerando os operadores

$$\begin{aligned} K_s &: f|_S \rightarrow P_s \\ K_d &: u|_S \rightarrow -P_d \end{aligned}$$

e reescrevendo (\*) por método iterativo

$$\begin{aligned} u &= 2K_s(f) + 2K_d(u) \quad (**) \\ (I - 2K_d)u &= 2K_s(f). \end{aligned}$$

Como  $S$  é uma superfície de Lyapunov,  $K_s$  e  $K_d$  são fracamente singulares, logo  $K_d$  e  $K_s$  são compactos.

Observa-se que  $\text{Ker}(I - 2K_d) = 0$ . Logo  $(I - 2K_d)^{-1}$  existe, e é limitado. Voltando a (\*\*), temos

$$u = 2(I - 2K_d)^{-1}K_s(f).$$

Logo podemos obter a velocidade  $U$  na fronteira a partir da força  $F$  na fronteira. Isto é, existe um operador  $K$  tal que

$$U = KF.$$

Nota-se que  $K$  é o inverso do operador de dissipação  $P$ . Da identidade de Lorentz,  $K$  é auto-adjunto.

$$\langle F, U' \rangle = \langle F', U \rangle \Rightarrow \langle F, KF' \rangle = \langle F', KF \rangle .$$

Da equação da energia, temos que  $K$  é positivo.

$$\langle F, U \rangle = 2\mu \langle e, e \rangle \Rightarrow \langle F, KF \rangle = 2\mu \langle e, e \rangle \geq 0.$$

Além disso, por ser uma combinação de operadores compactos,  $K$  é compacto.

Logo,

- i) Os autovalores  $\lambda_n$  de  $K$  são positivos e  $\lambda_n \rightarrow 0$ ;
- ii) Os autovetores  $w_n$  de  $K$  formam uma base hilbertiana de  $L^2(S)$ ;
- ii) Os autovalores  $\lambda_n$  possuem multiplicidades finitas.

Sobre o espectro de  $P$  tem-se

$$P(U) = \lambda' U \Rightarrow F = \lambda' U \Rightarrow F = \lambda' KF \Rightarrow \frac{1}{\lambda'} F = KF$$

Assim, os autovetores  $\lambda'$  de  $P$  são os inversos dos autovalores de  $K$ . Portanto,

- i) Os autovalores  $\lambda'_n$  de  $P$  são positivos e  $\lambda'_n \rightarrow 0$ ;
- ii) Os autovetores  $w'_n$  de  $P$  formam uma base hilbertiana de  $L^2(S)$ ;
- iii) Os autovalores  $\lambda'_n$  possuem multiplicidades finitas.

Com estas características dos operadores  $K$  e  $P$ , podemos usar o método da integral de fronteira e encontrar as soluções numéricas com relativamente baixo custo computacional, ver [65].

## 1.5 Funções de Green para o Fluxo Stokesiano

Seja dado o sistema

$$\begin{cases} -\nabla p + \mu \nabla^2 u + g\delta(x - x_0) = 0 \\ \nabla \cdot u = 0 \end{cases} \quad (1.15)$$

onde

$g$  : intensidade de uma força pontual;  
 $x_0$  : ponto arbitrário;  
 $\delta$  : função delta de Dirac.

Devido a linearidade das equações podemos considerar soluções da forma

$$\begin{cases} u_i(x) = \frac{1}{8\pi\mu} G_{ij}(x, x_0) g_j \\ p(x) = \frac{1}{8\pi} P_j(x, x_0) g_j \end{cases}$$

e ainda

$$\begin{cases} \omega_i(x) = \frac{1}{8\pi\mu} \Omega_{ij}(x, x_0) g_j \\ \sigma_{ik}(x) = \frac{1}{8\pi} T_{ijk}(x, x_0) g_j \end{cases}$$

As funções  $G_{ij}$ ,  $P_j$ ,  $\Omega_{ij}$  e  $T_{ijk}$  são funções de Green para o fluxo Stokesiano e  $u$  representa a velocidade do fluxo devido a uma força pontual de intensidade  $g$ , localizada no ponto  $x_0$ .

Podemos classificar as funções de Green de acordo com a topologia do domínio do fluxo; assim temos as categorias:

*Espaço Livre : Fluxo infinito e não limitado.*

*Semi-Infinito : Fluxo infinito limitado por uma superfície sólida  $S$ .*

*Interno : Fluxo confinado por superfícies sólidas  $S_i$ .*

Em domínios infinitos uma função de Green  $G$  decai em  $1/r$  a medida que  $x$  se afasta de  $x_0$ .

*A medida que  $G$  se aproxima de  $x_0$ ,  $G$  torna-se singular.*

*$G \equiv 0$  sobre  $S_i$ .*

Definimos a função *Stresselet* em  $x_0$  por:

$$T_{ijk}(x, x_0) = -\delta_{ik} P_j(x, x_0) + \frac{\partial G_{ij}}{\partial x_k}(x, x_0) + \frac{\partial G_{kj}}{\partial x_i}(x, x_0)$$

onde  $\delta_{ik}$  é o delta de Kronecker.

Substituindo  $u$  e  $p$  na equação de singularidade forçada (1.15) temos

$$\begin{cases} -\frac{\partial P_j}{\partial x_i}(x, x_0) + \nabla^2 G_{kj}(x, x_0) = -8\pi\delta(x - x_0) \\ \frac{\partial T_{ijk}}{\partial x_i}(x, x_0) = -8\pi\delta_{kj}\delta(x - x_0) \end{cases} \quad (1.16)$$

Temos ainda que

$$\int_S T_{ijk}(x, x_0) \eta_i(x) dS = \begin{cases} 8\pi, x_0 \in B \\ 4\pi, x_0 \in S \\ 0, x_0 \in \bar{B} \end{cases}$$

Na equação de singularidade forçada consideremos a função delta de Dirac

$$\delta(x - x_0) = -\frac{1}{4\pi} \nabla^2 \left( \frac{1}{r} \right)$$

onde  $r = |x - x_0|$ , e  $\nabla^2 \left( \frac{1}{r} \right) = 0$  para  $r \neq 0$ . Aplicando o operador divergente em (1.15) e considerando as identidades

$$\begin{aligned} \nabla \cdot \nabla \phi &= \nabla^2 \phi \\ \nabla \cdot (\phi f) &= \phi \nabla \cdot f + f \cdot \nabla \phi \end{aligned}$$

temos

$$-\nabla^2 p + \mu \nabla \cdot \nabla^2 u + g \cdot \nabla \delta(x - x_0) = 0.$$

Pela incompressibilidade e da identidade

$$\nabla \cdot \nabla^2 f = \nabla^2 (\nabla \cdot f)$$

obtem-se

$$-\nabla^2 p + g \cdot \nabla \delta(x - x_0) = 0$$

substituindo temos

$$-\nabla^2 p + g \cdot \nabla \left( \nabla^2 \left( \frac{1}{r} \right) \right) = 0.$$

Das identidades

$$\begin{aligned} \nabla \left( \nabla^2 \phi \right) &= \nabla^2 (\nabla \phi) \\ \nabla^2 (f \cdot g) &= f \cdot \nabla^2 g + \nabla^2 f \cdot g \end{aligned}$$

temos

$$\nabla^2 p = -\frac{g}{4\pi} \cdot \nabla^2 \left( \nabla \left( \frac{1}{r} \right) \right) = \nabla^2 \left( -\frac{g}{4\pi} \cdot \nabla \left( \frac{1}{r} \right) \right)$$

logo

$$p = -\frac{g}{4\pi} \cdot \nabla \left( \frac{1}{r} \right)$$

substituindo em (1.15) temos

$$\mu \nabla^2 u = -\frac{1}{4\pi} \nabla \left( g \cdot \nabla \left( \frac{1}{r} \right) \right) + \frac{1}{4\pi} \nabla^2 \left( \frac{1}{r} \right) g \quad (1.17)$$

Da identidade

$$\nabla(f \cdot g) = f \times (\nabla \times g) + g \times (\nabla \times f) + (f \cdot \nabla)g + (g \cdot \nabla)f$$

temos que

$$\nabla(g \cdot \nabla(\frac{1}{r})) = g \times (\nabla \times \nabla(\frac{1}{r})) + \nabla(\frac{1}{r}) \times (\nabla \times g) + (g \cdot \nabla)\nabla(\frac{1}{r}) + (\nabla(\frac{1}{r}) \cdot \nabla)g.$$

Das identidades

$$\begin{aligned} \nabla \times \nabla \phi &= 0 \\ (f \cdot \nabla)g &= f \cdot (\nabla g) \end{aligned}$$

tem-se que

$$\nabla(g \cdot \nabla(\frac{1}{r})) = g \cdot \nabla \nabla(\frac{1}{r})$$

logo substituindo em (1.17) tem-se

$$\nabla^2 u = -\frac{g}{4\pi\mu} \cdot (\nabla \nabla - I \nabla^2) \left( \frac{1}{r} \right).$$

Procuramos uma função escalar  $H$  tal que a velocidade possa ser expressa na forma

$$u = -\frac{g}{\mu} \cdot (\nabla \nabla - I \nabla^2) H$$

aplicando o operador laplaciano e comparando com a equação anterior temos

$$(\nabla \nabla - I \nabla^2) (\nabla^2 H + \frac{1}{4\pi r}) = 0 \quad (1.18)$$

A equação (1.18) é satisfeita para uma função  $H$  tal que

$$\nabla^2 H = -\frac{1}{4\pi r}.$$

Da definição de  $\delta(x - x_0)$  temos que  $H$  é solução fundamental da equação bi-harmônica

$$\nabla^4 H = -\frac{1}{4\pi} \nabla^2 \left( \frac{1}{r} \right) = \delta(x - x_0).$$

Assim, ver em [46], tem-se que

$$H = -\frac{r}{8\pi}$$

Logo

$$u = \frac{g}{8\pi\mu} \cdot (I\nabla^2 - \nabla\nabla)(r) \quad (1.19)$$

Da identidade

$$\nabla^2 f(r) = \frac{2}{r} f'(r) + f''(r)$$

temos que

$$\nabla^2 r = \frac{2}{r}$$

calculando  $\nabla\nabla r$  temos

$$\begin{aligned} \nabla\nabla r &= \frac{\partial^2}{\partial x_i \partial x_j} ([ (x_k - x_{0k})^2 ]^{1/2}) = \frac{\partial}{\partial x_i} ([ (x_k - x_{0k})^2 ]^{-1/2} (x_j - x_{0j})) = \\ &= - [ (x_k - x_{0k})^2 ]^{-3/2} (x_j - x_{0j}) (x_i - x_{0i}) + \delta_{ij} [ (x_k - x_{0k})^2 ]^{-1/2} = - \frac{\hat{x}_j \hat{x}_i}{r^3} + \frac{\delta_{ij}}{r} . \end{aligned}$$

Logo em (1.19) obtemos

$$u_i = \frac{1}{8\pi\mu} G_{ij} g_j \quad (1.20)$$

onde o tensor

$$G_{ij} = \frac{\hat{x}_j \hat{x}_i}{r^3} + \frac{\delta_{ij}}{r}$$

é chamado *Stokeslet*. Da identidade

$$\nabla[f(r)] = f'(r) \frac{\hat{r}}{r}$$

temos que

$$p = -\frac{g}{4\pi} \cdot \left( \frac{\hat{r}}{r^3} \right) = -\frac{\hat{x}_i g_i}{4\pi r^3}$$

logo

$$P_i = \frac{2\hat{x}_i}{r^3} \quad (1.21)$$

Substituindo na definição de *Stresslet* temos

$$T_{ijk} = -6 \frac{\hat{x}_k \hat{x}_j \hat{x}_i}{r^5}.$$

Como  $\omega = \nabla \times u$  temos por (1.20) que

$$\omega_i = \varepsilon_{ijk} \frac{\partial u_k}{\partial x_j} = \varepsilon_{ijk} \frac{g_j \delta_{kj} \hat{x}_k}{8\pi r^3}$$



logo

$$\Omega_{ij} = \varepsilon_{ijk} \frac{\hat{x}_k}{r^3}.$$

A partir destes resultados, é possível encontrar os coeficientes de arrasto para objetos de diferentes formatos. Em particular, estamos interessados nos coeficientes de arrasto de uma esfera e de cilindros extremamente delgados. Os cálculos para esses coeficientes estão [4] e [48].

## 1.6 Força e Torque Hidrodinâmicos

Seja  $V$  um volume de controle,  $S = \partial V$  e  $\eta$  vetor normal unitário externo.

$$-\int_V \rho b dV = \int_V \nabla \cdot \sigma dV = \int_S \sigma \cdot \eta dS = F \text{ (Força)}$$

$$-\int_V x \times \rho b dV = \int_V x \times \nabla \cdot \sigma dV = \int_S x \times \sigma \cdot \eta dS = T \text{ (Torque)}$$

Na ausência de força de corpo ( $b = 0$ ), como é o caso da micronatação, tem-se que a força e o torque sobre  $S$  são nulos.

*Proposição: A “teoria de gauge” para a micronatação se baseia nestas propriedades. Na ausência de forças externas (gravidade, campos magnéticos, pinças óticas, etc.) em todo instante de tempo  $t$ , o campo de velocidade de um microorganismo em autopropulsão deve satisfazer as condições de força e torque totais nulos.*

A interpretação geométrica e implementação serão feitas nos próximos capítulos. Consideramos aqui o caso de um flagelo modelado por segmentos concatenados, e simplificamos a mecânica de fluidos utilizando a teoria resistiva.

Porém, para efeito de comparação com técnicas mais sofisticadas em fluidos, listamos a seguir algumas referências, de métodos numéricos ou analíticos para aplicações em movimento em número de Reynolds baixo.

### Livros e Artigos de Revisão

Pozrikidis, C., Boundary integral and singularity methods for linearized viscous flow, Cambridge Univ. Press (1992)

Roumeliotis, J.:A Boundary integral method applied to Stokes flow, Thesis University of New South Wales

Lighthill, J., Reinterpreting the basic theorem of flagellar hydrodynamics, J. Engin. Math. **30**, 25-34 (1996)

Hasimoto, H., Sano, O.:Stokeslets and eddies in creeping flow, Ann. Rev. Fluid Mech. **12**, 335-363 (1980)

Brennen, C. and Winnet, H., Fluid mechanics of propulsion by cilia and flagela,Ann. Rev. Fluid Mech.**9**,339-398 (1977)

### **Métodos Numéricos**

Keller, J.B., Rubinow, S. I.:Swimming of flagellated microorganisms, Biophysical Journal **16** (1976)

Youngren, G.K., Acrivos, A., Stokes flow past a particle of arbitrary shape: a numerical method of solution, J. fluid mechanics, **69**, 377-403 (1975)  
(Trabalho pioneiro no uso de singularidades distribuídas na superfície, método conhecido por integral na fronteira.)

Weinbaum, S., Ganatos, P.,Numerical multipole and boundary integral equation technique in Stokes flow, Ann. Rev. Fluid Mech. **22**, 275-316 (1990)

(São descritos métodos numéricos para a obtenção da matriz de resistência. Os métodos são de três tipos:

- i)colocação de multipolos;
- ii)técnicas usando a integral de fronteira;
- iii)método de multipolo-momentos.)

Ramia, M., Tullock, D.L., Phan-Thien, N., The role of hydrodynamic interaction in the locomotion of microorganisms, Bioph. J., **65**, 755-778 (1993)

Fauci, L., Computational modeling of the swimming of biflagellated algal cells, Contemporary Mathematics, bf 141, 91-102 (1993)(Método da fron-

teira imersa).



## Capítulo 2

# Conceitos da Mecânica Geométrica

Neste capítulo faremos uma discussão breve sobre os elementos de mecânica geométrica que utilizaremos subsequentemente.

### 2.1 Variedades e Fibrados Principais

*Definição 1:*  $M$  é uma **Variedade diferenciável m-dimensional** se

- (i)  $M$  é um espaço topológico munido com uma família de cartas  $(U_i, \varphi_i)$ ;
- (ii)  $U_i$  é uma família de conjuntos abertos que cobre  $M$ , isto é.  $\bigcup_i U_i = M$ .  $\varphi_i$  é um homeomorfismo de  $U_i$  sobre um subconjunto aberto  $U'_i \subset \mathbb{R}^m$ ;
- (iii) Dados  $U_i$  e  $U_j$  tal que  $U_i \cap U_j \neq \emptyset$  a aplicação  $\psi_{ij} = \varphi_i \varphi_j^{-1}$  de  $\varphi_j(U_i \cap U_j)$  para  $\varphi_i(U_i \cap U_j)$  é infinitamente diferenciável.

*Definição 2:* Todas as classes de equivalência de curvas em  $p \in M$ , denotando todos os vetores tangentes em  $p$ , formam um espaço vetorial, chamado **espaço tangente** de  $M$  em  $p$ , denotado por  $T_p M$ .

*Definição 3:* O espaço vetorial dual de  $T_p M$ , cujos elementos são funções lineares de  $T_p M$  em  $\mathbb{R}$ , é chamado **espaço cotangente** em  $p$ , denotado por  $T_p^* M$ . Um elemento  $\omega : T_p M \rightarrow \mathbb{R}$  de  $T_p^* M$  é chamado, de uma **1-forma**.

*Definição 4:* O **fibrado tangente**  $TM$  é uma coleção de todos os espaços tangentes de  $M$ .

$$TM \equiv \bigcup_{p \in M} T_p M$$

e tem uma estrutura de variedade de dimensão  $2m$

*Definição 5:* O **fibrado cotangente**  $T^*M$  é definido similarmente ao fibrado tangente.

$$T^*M \equiv \bigcup_{p \in M} T_p^*M$$

*Definição 6:* Um **grupo de Lie**  $G$  é uma variedade diferenciável com uma estrutura de grupo tal que as operações

- (i).  $\cdot : G \times G \rightarrow G$  por  $(g_1, g_2) \mapsto g_1 \cdot g_2$
- (ii)  $^{-1} : G \rightarrow G$  por  $g \mapsto g^{-1}$

são diferenciáveis.

O elemento unitário do grupo de Lie é denotado geralmente por  $e$ .

*Definição 7:* Seja  $G$  um grupo de Lie e  $M$  uma variedade. A **ação** de  $G$  sobre  $M$  é uma aplicação diferenciável  $\sigma : G \times M \rightarrow M$  tal que

- (i)  $\sigma(e, p) = p, \quad \forall p \in M$
- (ii)  $\sigma(g_1, \sigma(g_2, p)) = \sigma(g_1 g_2, p)$ .

*Definição 8:* Um **fibrado** diferenciável  $(E, \pi, M, F, G)$  consiste dos seguintes elementos:

- (i) Uma variedade diferenciável  $E$  denominada **espaço total**;
- (ii) Uma variedade diferenciável  $M$  denominada **espaço base**;
- (iii) Uma variedade diferenciável  $F$  denominada **fibra típica**;
- (iv) Uma sobrejeção  $\pi : E \rightarrow M$  denominada **projeção**.

A imagem inversa  $\pi^{-1}(p) \equiv F_p \cong F$  é chamada a fibra em  $p$ ;

(v) Um grupo de Lie  $G$  denominado **estrutura de grupo**, que atua sobre os  $F_p$  a esquerda.;

(vi) Uma cobertura aberta  $U_i$  de  $M$  com um difeomorfismo

$$\phi_i : U_i \times F \rightarrow \pi^{-1}(U_i)$$

tal que

$$\pi \phi_i(p, f) = p$$

A aplicação  $\phi_i$  é chamada a **trivialização local**;

(vii) Se escrevemos  $\phi_i(p, f) = \phi_{i,p}(f)$ , a aplicação  $\phi_{i,p} : F \rightarrow F_p$  é um difeomorfismo. Sobre  $U_i \cap U_j \neq \emptyset$ , requeremos que  $\phi_i$  e  $\phi_j$  estejam relacionados por uma aplicação suave  $t_{ij} : U_i \cap U_j \rightarrow G$

$$\phi_j(p, f) = \phi_i(p, t_{ij}(p)f)$$

$\{t_{ij}\}$  são chamadas **funções de transição**.

*Definição 9:* Um **fibrado principal** tem uma fibra típica  $F_\pi = G$ . Um fibrado principal  $P \xrightarrow{\pi} M$  é denotado por  $P(M, G)$  também chamado de um **G fibrado** sobre M.

*Definição 10:* Seja  $u$  um elemento de um fibrado principal  $P(M, G)$  e seja  $G_p$  a fibra em  $p = \pi(u)$ . O **subespaço vertical**  $V_uP$  é o subespaço de  $T_uP$  que é tangente a  $G_u$ .

*Definição 11:* O **subespaço horizontal**  $H_uP$  é um complemento de  $V_uP$  em  $T_uP$  e é unicamente determinado por uma conexão em  $P$ , definida a seguir.

*Definição 12:* Seja  $P(M, G)$  um fibrado principal. Uma **conexão** sobre  $P$  é uma decomposição única do espaço tangente  $T_uP$  entre nos subespaços verticais  $V_uP$  e espaços horizontais  $H_uP$ :

(i)  $T_uP = H_uP \oplus V_uP$

(ii)  $H_{ug}P = R_{g*}H_uP$  para qualquer  $u \in P$  e  $g \in G$

(iii) Um campo de vetores suave  $X$  sobre  $P$  é separado de um campo de vetores suave  $X^H \in H_uP$  e  $X^V \in V_uP$  como  $X = X^H + X^V$ .

## 2.2 Mecânica

Chamamos *Espaço de Configuração*  $Q$ , uma variedade cujos pontos descrevem as posições instantâneas e orientações das massas ou corpos que fazem parte do sistema; seus pontos são representados em coordenadas generalizadas locais por

$$q = (q^1, \dots, q^n).$$

O *Espaço de Fase*  $T^*Q$  é o fibrado cotangente do espaço de configurações . Seus pontos são representados por

$$(q, p), p \in T_q^*Q, (q^1, \dots, q^n, p_1, \dots, p_n).$$

Portanto, o objeto físico *Momento* generalizado  $p$  é uma 1-forma sobre o espaço de configurações .

A *Energia Cinética*  $K$  é dada por  $1/2$  do quadrado do comprimento de um vetor tangente com respeito a uma métrica riemanniana no espaço de configurações .

**Observação:**

A palavra *Energia Cinética* também é usada para  $1/2$  do quadrado do comprimento de covetores com respeito a métrica induzida sobre o fibrado cotangente. As duas estão relacionadas pela *transformação de Legendre*, a aplicação

$$FL : TQ \rightarrow T^*Q$$

definida tomando a derivada do Lagrangiano na direção da fibra:

$$p_i = \frac{\partial L}{\partial \dot{q}_i}$$

*Energia Potencial* é uma função sobre o espaço de configuração :

$$V : Q \rightarrow \mathbb{R}$$

*Lagrangiano* é uma função  $L$  sobre o fibrado tangente  $TQ$  do espaço de configurações, usado para definir a dinâmica. Para um sistema mecânico natural

$$L = K - V,$$

onde  $K$  é a energia cinética e  $V$  é a energia potencial.

*Hamiltoniano* é uma função  $H$  sobre o espaço de fase  $T^*Q$  do espaço de



configurações usado para generalizar a dinâmica. Em coordenadas canônicas as equações diferenciais definidas por  $H$  são as *equações de Hamilton*:

$$\dot{q}_i = \frac{\partial H}{\partial p_i}, \dot{p}_i = -\frac{\partial H}{\partial q^i}$$

Para um sistema mecânico natural, temos

$$H = K + V$$

Entende-se por *simetria* uma ação de grupo preservando o Lagrangiano ou o Hamiltoniano.

## 2.3 Mecânica com Vínculos

Um Lagrangiano  $L$  no espaço total  $Q$ , com simetria de grupo  $G$ , produz uma teoria clássica de calibre (gauge), quando impomos o vínculo de que o movimento se restringe aos espaços horizontais de uma conexão. No nosso caso a condição de força e torque totais nulos.

A seguir na tabela 2.1 temos um resumo esquemático entre teoria de gauge e o corpo deformável.

Neste trabalho não abordaremos as soluções ótimas, que podem ser obtidas na teoria de calibre clássica relacionada com geometria subriemanniana [56]. O esboço deste enfoque é apresentado em [42]. Pretendemos seguir esta direção em estudos futuros.

## 2.4 Geometria da Micronatação

Seja  $v$  um campo de deformação da fronteira: dado  $v|_S$ , só podemos testar se a força e o torque são nulos, após a resolução da equação de Stokes. Se o resultado for diferente de zero, pode-se compensar com um contra-fluxo (movimento rígido na fronteira) de modo que força e torques totais sejam nulos para a condição de fronteira; isto permite definir  $v$  de modo único.

Tabela 2.1: Teoria de gauge e corpo deformável

Teoria de gauge	Corpo deformável
Espaço total $Q$	Espaço de configuração
Fibra $\pi^{-1}(s)$	Todas as rotações de um dado formato $s$
Estrutura de grupo $G$	Grupo das rotações rígidas
Algebra de Lie $G$	Espaço das velocidades angulares
Espaço base $S$	Espaço dos formatos
Projeção $\pi$	Leva cada configuração $q$ em seu formato $x = \pi(q)$
Vetores tangentes no espaço base	Deformações do formato
Equações do transporte paralelo	Levantamento de um vetor tangente na base
A aplicação $q_0 \mapsto q_1$ é chamada	
holonomia quando $x_0 = x_1$	$q_0 \mapsto q_1$ é a reorientação do corpo

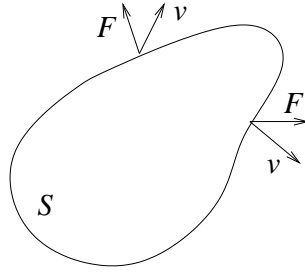


Figura 2.1: Campos de forças e velocidades na fronteira.

O **Operador de dissipação** é a transformação linear  $\mathbf{A}$  que associa ao campo vetorial  $\vec{v}$  ao longo da fronteira a força e torque totais correspondentes  $(\vec{F}, \vec{T})$  agindo sobre o organismo:

$$A : v|_S \mapsto \begin{pmatrix} F \\ T \end{pmatrix} \in \mathbb{R}^6$$

Quando restrito a movimentos infinitesimais, é chamado de **operador de resistência**  $\mathbf{G}$ , representado por uma matriz  $6 \times 6$  simétrica, positiva definida.

$$G_0 = G(B, O) = \mu \begin{pmatrix} K & C_O^T \\ C_O & \Omega_O \end{pmatrix}$$

tal que

$$\begin{pmatrix} F \\ T_O \end{pmatrix} = G \cdot \begin{pmatrix} U_O \\ \omega \end{pmatrix}$$

Chamamos de **1-forma da conexão de Stokes** o operador

$$C = -G^{-1}A \tag{2.1}$$

sua imagem é a álgebra de Lie  $SE(3)$ .

Apesar da modelagem correta ter sido bem entendida por G.I. Taylor e Lighthill, subsequentemente a geometria de calibre escapou a diversos pesquisadores (por exemplo, em *Optimal swimming of flagellated micro-organisms* de O. Pironneau [64]). Utilizando a linguagem da geometria diferencial vemos que se trata de obter geodésicas de uma “métrica subriemanniana” (sujeita a vínculos  $v \in H$ ). .

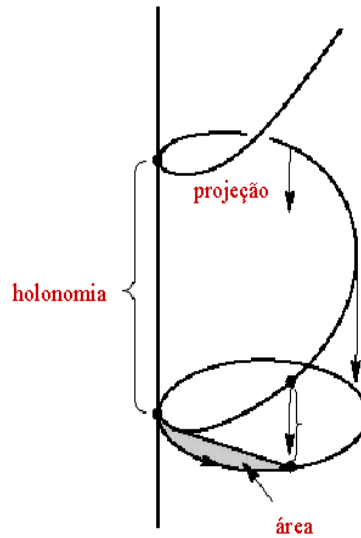


Figura 2.2: Geodésica e holonomia.



# Capítulo 3

## O Modelo

Neste trabalho modelaremos a micronatação de um espermatozóide como um conjunto de hastes concatenadas e uma esfera. Os ângulos formados pelas hastes são os *controles* do problema de otimização. Cada “peça” do modelo segue a teoria resistiva, onde a força e torque de arrasto são proporcionais à velocidade. O problema da natação em número de Reynolds baixo é formulado em termos geométricos sobre o espaço dos formatos. Como vimos nos capítulos anteriores a dinâmica em número de Reynolds baixo tem características especiais como: efeitos de inércia negligenciados neste limite e ausência de forças de corpo. Por esta razão, o movimento em Reynolds baixo tem sido chamado de uma realização da mecânica Aristotélica. Na ausência de inércia, o movimento de um nadador através do fluido é completamente determinado pela sequência de formatos assumido pelo nadador.

### 3.1 “Álgebra Aristotélica”

Nosso espaço de configurações  $Q$  consiste de todos os corpos rígidos  $q = B$ , dentro do espaço tridimensional. Fixamos uma origem  $O$  e um sistema referencial  $Oxyz$ . Então identificamos um elemento  $q = B$  pela posição  $r_{OP}$  de um ponto material  $P$  e uma matriz de atitude  $R \in SO(3)$  de um sistema distinguido de eixos fixo no corpo:

$$B \leftrightarrow (r_{O,P}, R)$$

O espaço de todos os formatos localizados será portanto denotado por  $Q$ . Se aplicarmos uma rotação  $S \in SO(3)$  em torno de  $P$  no corpo, e depois

aplicarmos uma translação  $b \in \mathbb{R}^3$ , obtemos a configuração

$$g.B \leftrightarrow (r_{OP} + b, SR)$$

Agora, se aplicarmos uma velocidade angular  $\omega$  em torno de  $P$ , seguida por uma velocidade linear  $t$ , qualquer ponto  $D$  no corpo terá uma velocidade linear dada por

$$\omega \times r_{PD} + t$$

Matematicamente, esta operação representa a ação sobre  $D \in B$  pelo elemento  $(\omega, t)$  da álgebra de Lie  $SE(3)$ . A matriz de resistência correspondente é

$$\begin{pmatrix} F \\ T_P \end{pmatrix} = \mu \begin{pmatrix} K & C_P^T \\ C_P & \Omega_P \end{pmatrix} \begin{pmatrix} U_P \\ \omega \end{pmatrix} \quad (3.1)$$

onde

$$\begin{aligned} U_P &= U_O + \omega \times r_{OP} \\ T_P &= T_O + F \times r_{OP} \end{aligned} \quad (3.2)$$

Considere um movimento infinitesimal plano  $(\omega, V)_{Oxy} \in SE(2)$ , referente a origem e ao referencial  $Oxy$ . Este mesmo movimento infinitesimal referido a uma origem diferente  $P(x, y)$  e a um referencial rotacionado por um ângulo  $\phi$ , é descrito por  $(v, \omega)_{(P, \phi)}$ , onde

$$\begin{pmatrix} v \\ \omega \end{pmatrix}_{(P, \phi)} = M \begin{pmatrix} V \\ \omega \end{pmatrix}_{(O, \phi=0)} \quad (3.3)$$

onde

$$M(x, y, \phi) = R(-\phi)D(x, y)$$

e

$$R(\phi) = \begin{pmatrix} \cos \phi & \sin \phi & a \\ -\sin \phi & \cos \phi & b \\ 0 & 0 & 1 \end{pmatrix}, \quad D(x, y) = \begin{pmatrix} 1 & 0 & -y \\ 0 & 1 & x \\ 0 & 0 & 1 \end{pmatrix}$$

As leis de transformação para forças e torques são dadas pela transposta de  $M^T$

$$\begin{pmatrix} F \\ T \end{pmatrix}_{(O, \phi=0)} = D(x, y)^T R(\phi) \begin{pmatrix} F \\ T \end{pmatrix}_{((x, y), \phi)}. \quad (3.4)$$

A matriz de resistência para um segmento é dada pela matriz diagonal

$$H = \begin{pmatrix} C_{\parallel}a & 0 & 0 \\ 0 & C_{\perp}a & 0 \\ 0 & 0 & C_{\perp}a^3/12 \end{pmatrix} \quad (3.5)$$

onde as componentes da força e do torque referem-se ao ponto central (tomado como origem) do segmento de comprimento  $a$ .

O coeficiente do torque deve ser  $\kappa = C_{\perp}a^3/3$  devido ao argumento de consistência:

$$a^3\kappa\omega = 2 \int_0^{a/2} x(\omega x)C_{\perp}dx = 2C_{\perp}\omega a^3/24 \Rightarrow \kappa = C_{\perp}/12$$

Este mesmo operador de resistência, referido à extremidade esquerda do segmento, é dado por

$$G_O(a, C_{\parallel}, C_{\perp}) = N^T H N, \text{ onde } N = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & a/2 \\ 0 & 0 & 1 \end{pmatrix} \quad (3.6)$$

A matriz de resistência para uma esfera de raio  $r$  é dada pela matriz

$$E = \begin{pmatrix} 6\pi\mu r & 0 & 0 \\ 0 & 6\pi\mu r & 0 \\ 0 & 0 & 8\pi\mu r^3 \end{pmatrix} \quad (3.7)$$

Para os coeficientes de células esferóides, ver em [37].

## 3.2 Forças de Arrasto Sobre Hastes Delgadas

O cálculo de coeficientes de arrasto associados à força de resistência viscosa para o deslocamento de objetos de diferentes formas através de um fluido é um problema de hidrodinâmica cujas soluções não vamos discutir, limitando-nos a citar resultados. Para cilindros, ver [77] e [4]. Para elipsóides, ver [63]. Sejam  $v$  a velocidade,  $\omega$  a velocidade angular e os coeficientes:

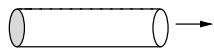
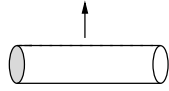
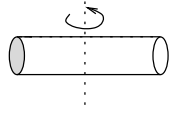
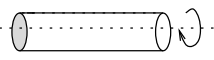
$\gamma_{\parallel}$  para deslocamento longitudinal;

$\gamma_{\perp}$  para deslocamento transversal;

$\gamma_r$  para rotação em torno do eixo perpendicular;  
 $\gamma_a$  para rotação em torno do eixo longitudinal.

Temos os seguintes resultados para força e torque:(tabelas 3.1 e 3.2)

Tabela 3.1: Força e Torque para cilindros

	$F = \gamma_{\parallel} v$
	$F = \gamma_{\perp} v$
	$T = \gamma_r \omega$
	$T = \gamma_a \omega$

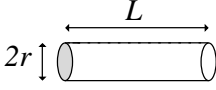
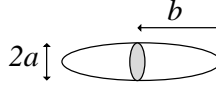

O escoamento em torno do objeto é alterado se houver superfícies próximas; em geral, isso aumenta o coeficiente de arrasto. Coeficientes de arrasto por unidade de comprimento para cilindros na vizinhança de um plano foram calculados em [40] e [39], com os resultados apresentados na tabela 3.3. Nota-se que a relação 2:1 entre  $c_{\perp}$  e  $c_{\parallel}$ , evidencia a tendência do deslocamento em diagonal quando soltamos uma barra cilíndrica horizontalmente num fluido viscoso.

### 3.3 Reconstrução do Formato Localizado

No nosso modelo para o movimento flagelar são importantes os seguintes elementos:



Tabela 3.2: Coeficientes de arrasto dentro de um fluido ilimitado

Parâmetro	Cilindro ( $L \gg r$ )	Elipsóide ( $b \gg a$ )	Esfera
			
$\gamma_{\parallel}$	$\frac{2\pi\eta L}{\ln(L/2r)-0.20}$	$\frac{4\pi\eta b}{\ln(2b/a)-0.5}$	$6\pi\eta r$ ( <i>Stokes</i> )
$\gamma_{\perp}$	$\frac{4\pi\eta L}{\ln(L/2r)+0.84}$	$\frac{8\pi\eta b}{\ln(2b/a)+0.5}$	$6\pi\eta r$
$\gamma_r$	$\frac{\frac{1}{3}\pi\eta L^3}{\ln(L/2r)-0.66}$	$\frac{\frac{8}{3}\pi\eta b^3}{\ln(2b/a)-0.5}$	$8\pi\eta r^3$
$\gamma_a$	$4\pi\eta r^2 L$	$\frac{16}{3}\pi\eta a^2 b$	$8\pi\eta r^3$

$G$  : matriz de resistência (força e torque devido a movimento rígido)  
dada por uma matriz  $6 \times 6$  positiva definida ( $3 \times 3$  no caso bidimensional)

$A$  : matriz de deformação-stress (força e torque devido a deformação)

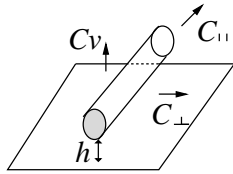
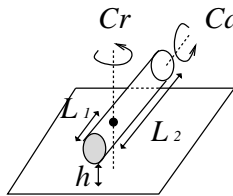
$$C : \text{matriz de conexão } C = -G^{-1}A$$

Dados :  $r$ , (raio da célula),  $a_0, a_1, \dots, a_N$  (comprimentos das hastes);  
 $C_{\perp}, C_{\parallel}$  (coeficientes de arrasto)

Planejamento :  $\theta_1(t), \theta_2(t), \dots, \theta_N(t)$ ,  $0 \leq t \leq T$  (funções ângulos externos)

Na modelagem descrevemos o movimento e apontamos uma solução para o planejamento ótimo. O movimento é caracterizado por  $(x(t), y(t), \varphi(t)) \in SE(2)$ , as três funções de reconstrução, que localizam o organismo no plano. As duas primeiras descrevem as coordenadas do centro da esfera e  $\phi(t)$  o ângulo da primeira haste com o eixo  $x$ . As funções de reconstrução, juntamente com as funções de entrada, determinam o formato localizado em qualquer tempo dado.

Tabela 3.3: Coeficientes na vizinhança de um plano

Notação	Coeficientes de arrasto	Força ou Torque
	$c_{\parallel} = \frac{2\pi\eta}{ch^{-1}(\frac{h}{r})} \approx \frac{2\pi\eta}{\ln(\frac{2h}{r})}$ $c_{\perp} = 2c_{\parallel}$	$F = c_{\parallel}Lv$ $F = c_{\perp}Lv$
	$c_v = \frac{1}{\frac{1}{c_{\perp}} - \frac{1}{c_a}}$ $c_a = \frac{4\pi\eta}{\sqrt{1-(r/h)^2}}$ $c_r = \frac{1}{3}c_{\perp}$	$F = c_vLv$ $T = c_a Lr^2\omega$ $T = c_r\omega(L_1^3 + L_2^3)$

Obtidas  $A$  e  $G$  somos capazes de escrever o algoritmo de reconstrução: para qualquer planejamento de movimento, existe uma curva correspondente no espaço dos formatos localizados.

$$\theta_j(t) \ (1 \leq j \leq N) \mapsto (x(t), y(t), \phi(t)) \in SE(2).$$

As translações e rotações infinitesimais da célula resultantes das mudanças de formatos infinitesimais  $\dot{\theta}_j$ ,  $1 \leq j \leq N$  são dadas por

$$(v_1, v_2, \dot{\phi})^T = C \dot{\theta} \quad (3.8)$$

Nota-se que para qualquer instante particular de tempo, o corpo sofre uma rotação

$$R(\phi) = \begin{pmatrix} \cos(\phi) & -\sin(\phi) \\ \sin(\phi) & \cos(\phi) \end{pmatrix}$$

Assim, se denotarmos por  $e_1(\phi)$  e  $e_2(\phi)$  os vetores colunas de  $R(\phi)$ , a translação infinitesimal é dada pelo campo de vetores

$$(\dot{x}, \dot{y}) = v_1 e_1 + v_2 e_2,$$

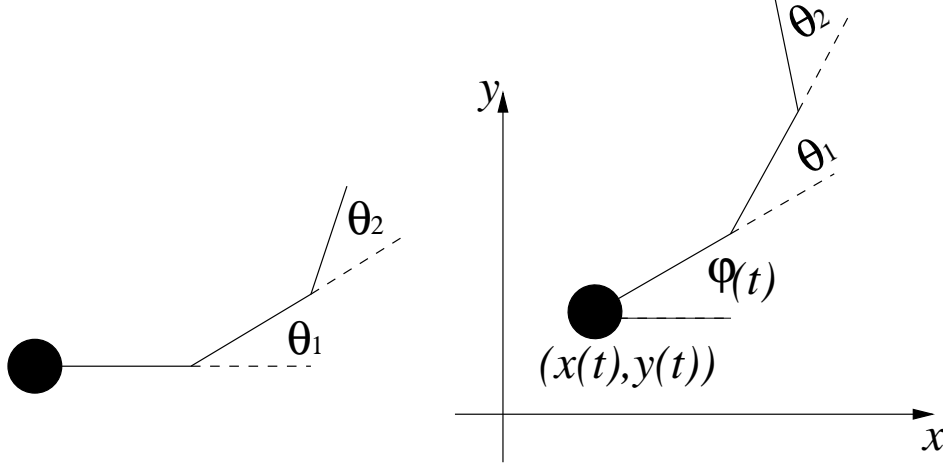


Figura 3.1: Formato e formato localizado no plano.

onde

$$v_1 = C_{11} \dot{\theta}_1 + \dots + C_{1N} \dot{\theta}_N, \quad v_2 = C_{21} \dot{\theta}_1 + \dots + C_{2N} \dot{\theta}_N$$

A equação para  $\phi(t)$  é dada por

$$\phi(t) = \phi_0 + \int_0^t C_{31} d\theta_1 + \dots + C_{3N} d\theta_N. \quad (3.9)$$

*A fórmula da conexão:* Na autopropulsão, em termos do nosso calibre padrão, em qualquer instante de tempo tem-se

$$\underbrace{G \begin{pmatrix} v_1 \\ v_2 \\ \dot{\phi} \end{pmatrix}}_{\text{força devido ao movimento rígido}} + \underbrace{A \begin{pmatrix} \dot{\theta}_1 \\ \dots \\ \dot{\theta}_N \end{pmatrix}}_{\text{força devido a deformação do formato}} = 0 \quad (3.10)$$

Para a reconstrução, precisamos apenas da matriz conexão  $C$ , obtida a partir da soma das duas componentes de força: uma devido ao contra-fluxo e outra devido às deformações. Portanto

$$C_{3 \times N} = -G^{-1}A. \quad (3.11)$$

Para o cálculo de  $G$  e  $A$  usaremos a aproximação aditiva descrita por Purcell [66]. No contexto do movimento flagelar isto segue-se das fórmulas de aproximação do corpo delgado por Lighthill [50].

Portanto podemos escrever a matriz de resistência como uma soma de matrizes definidas positivas

$$G = G_{célula} + G_0 + G_1 + \dots + G_N, \quad (3.12)$$

onde os  $G_k$  podem ser recursivamente calculados usando as posições  $O_k$  do  $k$ -ésimo pivô e o ângulo  $\phi$  da  $k$ -ésima haste com o eixo  $x$ :

$$\phi_0 = \theta_0 = 0, \quad \phi_j = \phi_{j-1} + \theta_j, \quad 1 \leq j \leq N \quad (3.13)$$

$$O_0 = 0, \quad O_j = O_{j-1} + a_{j-1} \exp(i\phi_{j-1}), \quad 1 \leq j \leq N$$

$$G_0 = G_0(a_0), \quad G_k = D^T(O_k)R(\phi_k)G_0(a_k)R(-\phi_k)D(O_k) \quad (3.14)$$

$$G_{célula} = E$$

A implementação deste algoritmo é feita no próximo capítulo.

Pelo que observamos na literatura, nosso enfoque tem bastante flexibilidade por uma natural formulação algorítmica. Compare-se por exemplo com [5], onde se pode também encontrar informações sobre a importância do brinquedo de Purcell.

# Capítulo 4

## Simulações

Utilizando o pacote computacional MatLab 6.5, foram realizadas algumas simulações numéricas da “micronatação” para varias configurações do modelo básico: N-hastes + esfera.

As entradas são:

Número de hastes  $N$ ;

Comprimento de cada haste  $a_i$ ;

Coefficientes de arrasto normal  $C_n$  e tangencial  $C_t$ ;

Raio da célula  $r$ ;

Número de ciclos  $T$ ;

Como saída obtemos gráficos da trajetória do centro da esfera, representações da localização inicial e final do objeto, e filmes exibindo a sequência de formatos do modelo se deslocando em meio ao fluido.

O código completo do programa e os filmes podem ser obtido enviando-se um e-mail para [gerusa@lncc.br](mailto:gerusa@lncc.br).

Para três hastes tomamos por simplicidade curvas no espaço dos formatos dadas por

$$\theta_1 = \alpha \cos(\beta)^p$$

$$\theta_2 = \alpha \sin(\beta)^p$$

## Brinquedo de Purcell

Neste caso, três hastes de comprimentos  $a_1, a_2$  e  $a_3$  são concatenadas, a curva escolhida no espaço dos formatos é um círculo de raio  $\alpha$ , observa-se que o deslocamento total é proporcional a área da curva no espaço dos formatos e que o movimento segue na direção negativa, confirmando a intuição de Purcell [66].

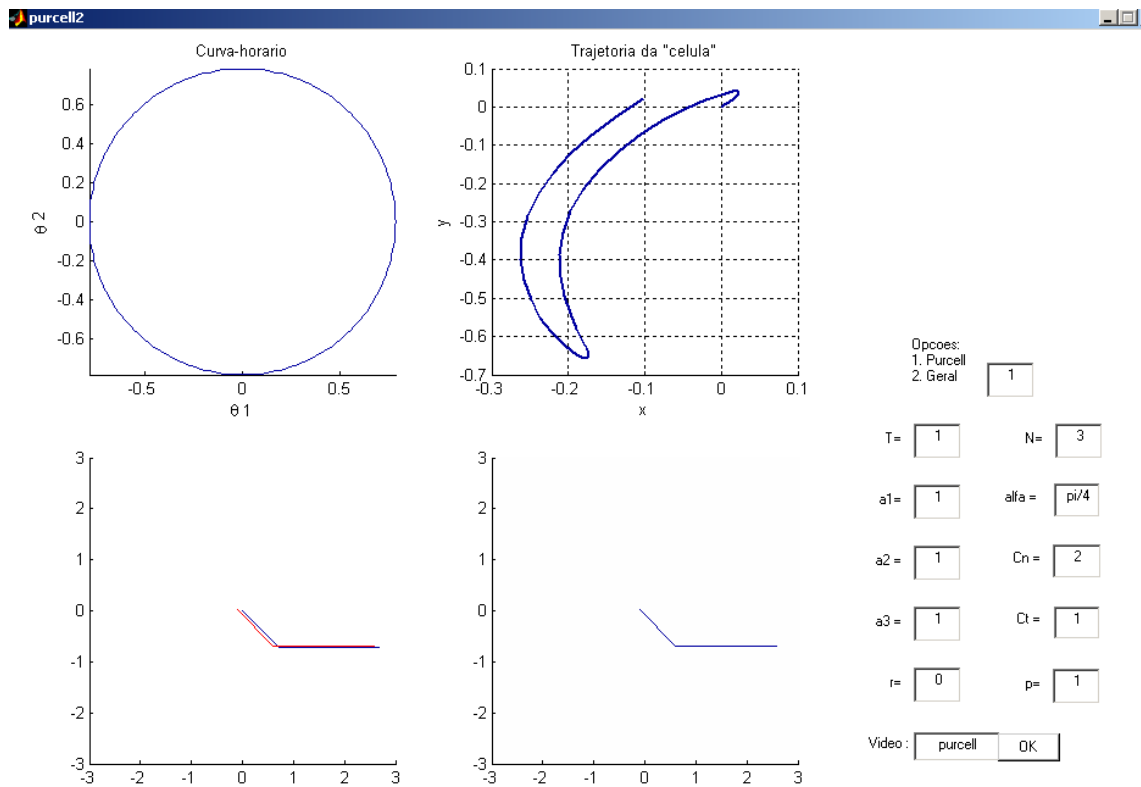


Figura 4.1: Brinquedo de Purcell, sem célula:  $a_1 = a_2 = a_3 = 1$   $\alpha = \pi/4$ .

Tabela 4.1: Brinquedo de Purcell, sem célula:  $a_1 = a_2 = a_3 = 1$   $\alpha = \pi/4$ .

$t$	$x$	$y$	$\phi$
0	0	0	-0.78539
0.00010	0.00001	0.00001	-0.78542
0.00070	0.00007	0.00010	-0.78555
0.00371	0.00041	0.00054	-0.78620
0.01878	0.00205	0.00271	-0.78940
0.09414	0.00947	0.01267	-0.80329
0.47092	0.02257	0.03977	-0.81812
1.09907	-0.04643	-0.00435	-0.65031
1.72739	-0.15950	-0.16238	-0.32124
2.51279	-0.21050	-0.44240	0.13315
3.14110	-0.18101	-0.61164	0.37342
3.61234	-0.17621	-0.65721	0.40628
4.08358	-0.20699	-0.61968	0.30002
4.5548	-0.24894	-0.50521	0.08667
5.02606	-0.26051	-0.34158	-0.1841
5.49730	-0.21982	-0.17219	-0.46083
5.92939	-0.15215	-0.04713	-0.67282
6.16525	-0.11656	0.00212	-0.75546
6.28318	-0.10195	0.02129	-0.78539

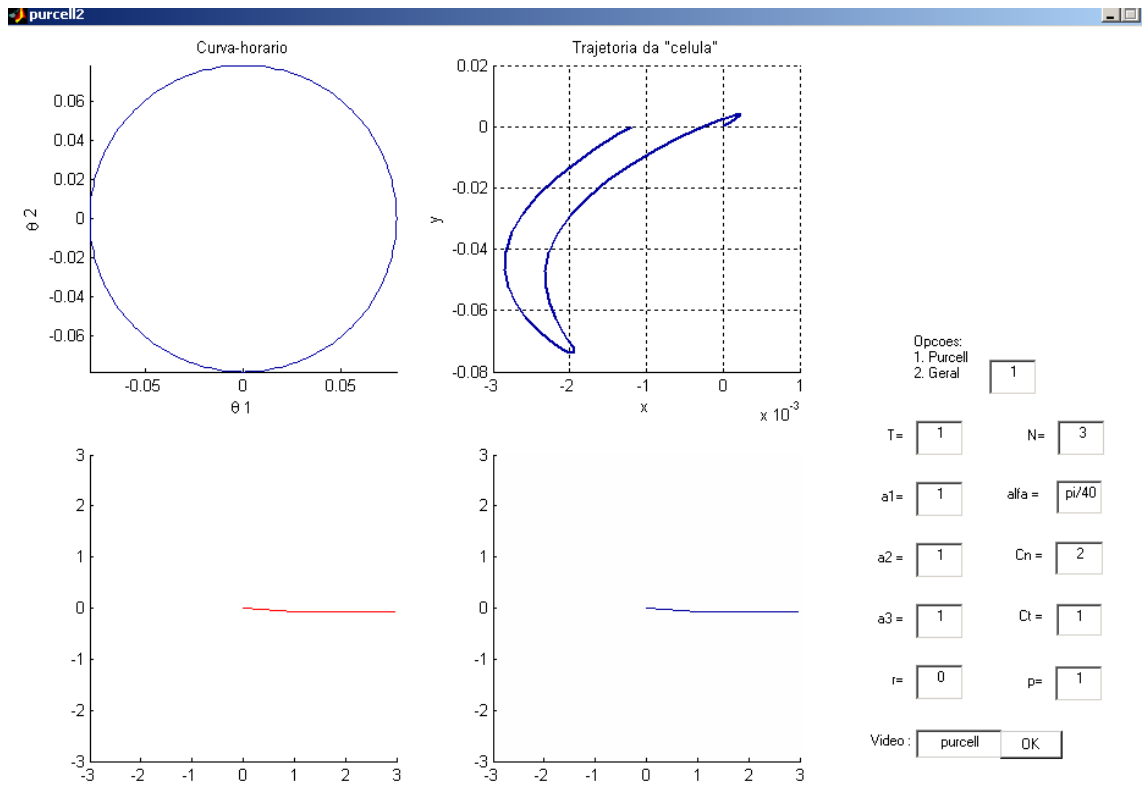


Figura 4.2: Brinquedo de Purcell, sem célula:  $a_1 = a_2 = a_3 = 1$   $\alpha = \pi/40$ .



Tabela 4.2: Brinquedo de Purcell, sem célula:  $a_1 = a_2 = a_3 = 1$   $\alpha = \pi/40$  .

$t$	$x$	$y$	$\phi$
0	0	0	-0.078539816
0.000050237	0.000000057	0.000000875	-0.078540839
0.000100475	0.000000114	0.000001750	-0.078541863
0.000452139	0.000000516	0.000007875	-0.078549023
0.001205705	0.000001375	0.000020985	-0.078564342
0.004973535	0.000005650	0.000086239	-0.078640442
0.018788910	0.000021032	0.000321257	-0.078912384
0.062746923	0.000066796	0.001024211	-0.079703039
0.156942664	0.00014732	0.002295835	-0.081009390
0.627921370	0.000129396	0.003598647	-0.079407504
1.570312435	-0.001489793	-0.017373982	-0.040756029
2.041551333	-0.002163585	-0.035101757	-0.012134206
2.512790231	-0.002307672	-0.052781546	0.014697665
3.455268027	-0.001945127	-0.073408339	0.041258741
4.397745823	-0.002573515	-0.062230378	0.017002137
4.868984721	-0.002843567	-0.046631056	-0.009319842
5.340223619	-0.002608495	-0.028465369	-0.038047271
5.811462517	-0.001912090	-0.011700216	-0.062925285
5.929393215	-0.001712180	-0.008170896	-0.067876081
6.165254609	-0.001344475	-0.002267958	-0.075738010
6.283185307	-0.001194395	0.000024324	-0.078539813

## Concha

A simulação está de acordo com o “Paradoxo da ostra” de Purcell [21], não há deslocamento quando a sequência formatos possui apenas um grau de liberdade.

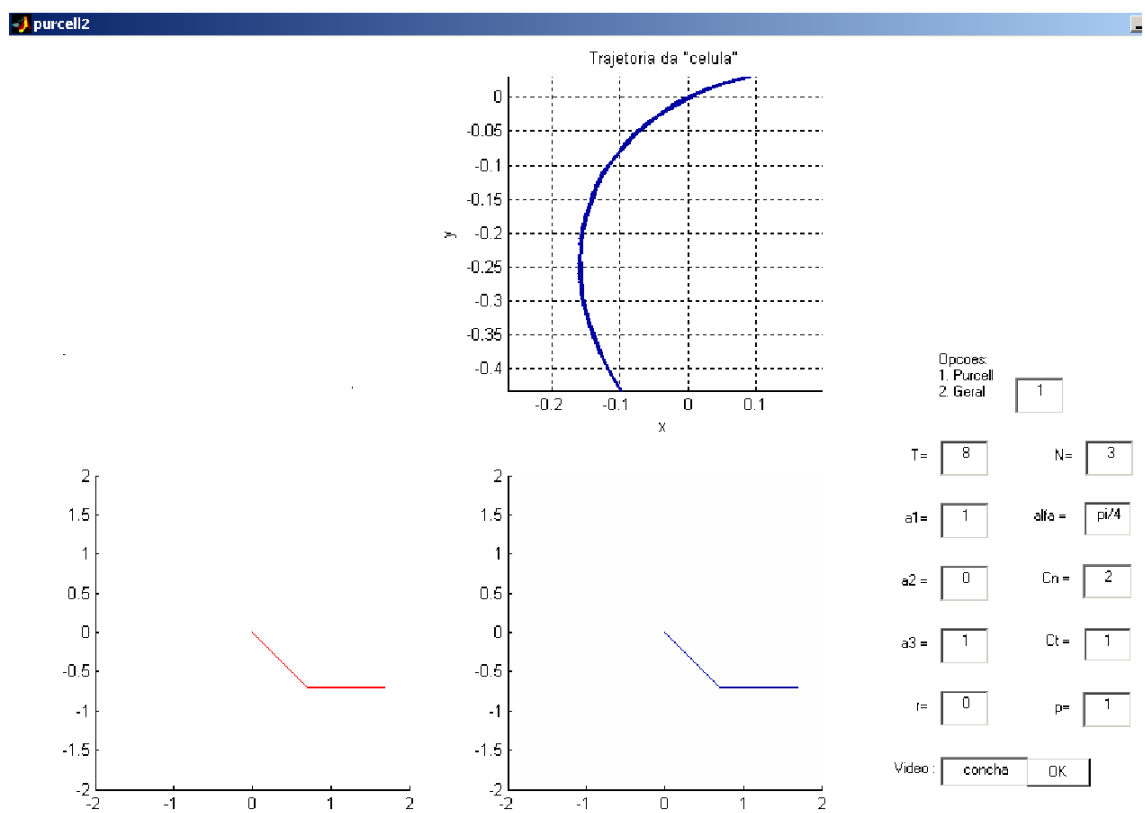


Figura 4.3: Concha:  $a_2 = 0$   $\alpha = \pi/4$ .

Tabela 4.3: Concha:  $a_2 = 0$  ( $\alpha = \pi/4$ ).

$t$	$x$	$y$	$\phi$
0	0	0	-1.5707963
0.00005	0.00002	-0.00001	-1.5708357
0.00045	0.00023	-0.00011	-1.5711513
0.00246	0.00128	-0.00064	-1.5727273
0.01250	0.00651	-0.00329	-1.5805593
0.06274	0.03191	-0.01690	-1.6184996
0.31393	0.13779	-0.08569	-1.7749479
0.94199	0.21126	-0.14365	-1.8825258
1.57031	0.00025	0.00000	-1.57116964
2.19863	-0.36085	0.03195	-0.9596754
2.82694	-0.50802	-0.26965	-0.2816133
3.455268	-0.36506	-0.58839	0.2040200
4.08358	-0.30704	-0.66196	0.3117292
4.71190	-0.45069	-0.45095	0.0003730
5.34022	-0.48265	-0.08984	-0.6111211
5.49730	-0.43264	-0.01840	-0.7848622
5.65438	-0.36133	0.03174	-0.9586152
5.81146	-0.27484	0.05712	-1.1281185
5.92939	-0.20469	0.05954	-1.2500479
6.047323	-0.13366	0.04917	-1.3655193
6.165254	-0.06463	0.02831	-1.4729317
6.28318	-0.00000	-0.00000	-1.5707963

## Espermatozóide

Adicionando uma esfera ao brinquedo de Purcell [66], obtemos um modelo simples para a natação de um espermatozóide “robô”, formado por três hastes concatenadas. Nota-se em um ciclo que o deslocamento é aproximadamente  $1/30$  do comprimento total; então, se o flagelo faz 60 ciclos por segundo (esta é a ordem de magnitude de frequência de um flagelo) ele se deslocará 2 comprimentos por segundo, o que, a grosso modo, é o observado em filmes de movimento de espermatozóides.

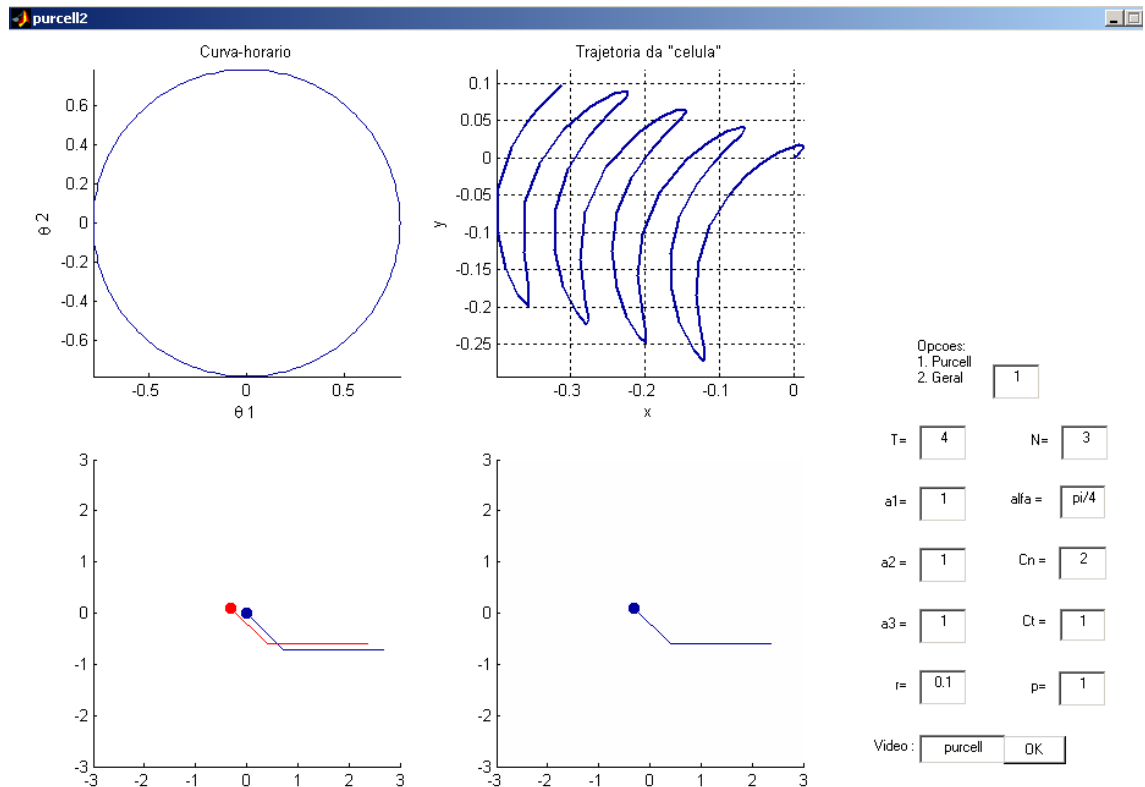


Figura 4.4: Espermatozóide:  $a_1 = a_2 = a_3 = 1$   $r = 0.1$  ( $\alpha = \pi/4$ ).

Tabela 4.4: Espermatozóide:  $a_1 = a_2 = a_3 = 1$   $r = 0.1$  ( $\alpha = \pi/4$ ).

$t$	$x$	$y$	$\phi$
0	0	0	-0.7853982
0.00020	0.00001	0.00001	-0.7854315
0.00120	0.00007	0.00007	-0.7855977
0.00623	0.00037	0.00036	-0.7864211
0.03135	0.00181	0.00179	-0.7903438
0.15694	0.00772	0.00798	-0.8049995
0.78491	-0.00215	0.01467	-0.7520636
1.41323	-0.06353	-0.02308	-0.5292877
2.04155	-0.11906	-0.10351	-0.2301865
2.66987	-0.13058	-0.19886	0.0473343
3.29819	-0.12034	-0.26349	0.1961620
3.92651	-0.13226	-0.26336	0.1432550
4.55482	-0.16102	-0.19729	-0.0795209
4.86898	-0.16687	-0.14944	-0.2255377
5.18314	-0.16058	-0.09955	-0.3786221
5.49730	-0.14202	-0.05325	-0.5266014
5.81146	-0.11550	-0.01474	-0.6561429
5.92939	-0.10499	-0.00278	-0.6971145
6.04732	-0.09491	0.00774	-0.7327489
6.16525	-0.08571	0.01682	-0.7623727
6.28318	-0.07785	0.02446	-0.7853984

## ”N-Animat”

No caso de  $N$  hastes a curva no espaço dos formatos é obtida por homotopias entre 2 formatos básicos, escolhidos aleatoriamente, e suas reflexões. Pretende-se no futuro utilizar o método de algoritmos genéticos na otimização da energia dissipada, tendo como população seqüências destes formatos básicos onde o “crossover” é obtido por uma troca de pares desses formatos, gerando assim novas curvas no espaço dos formatos.

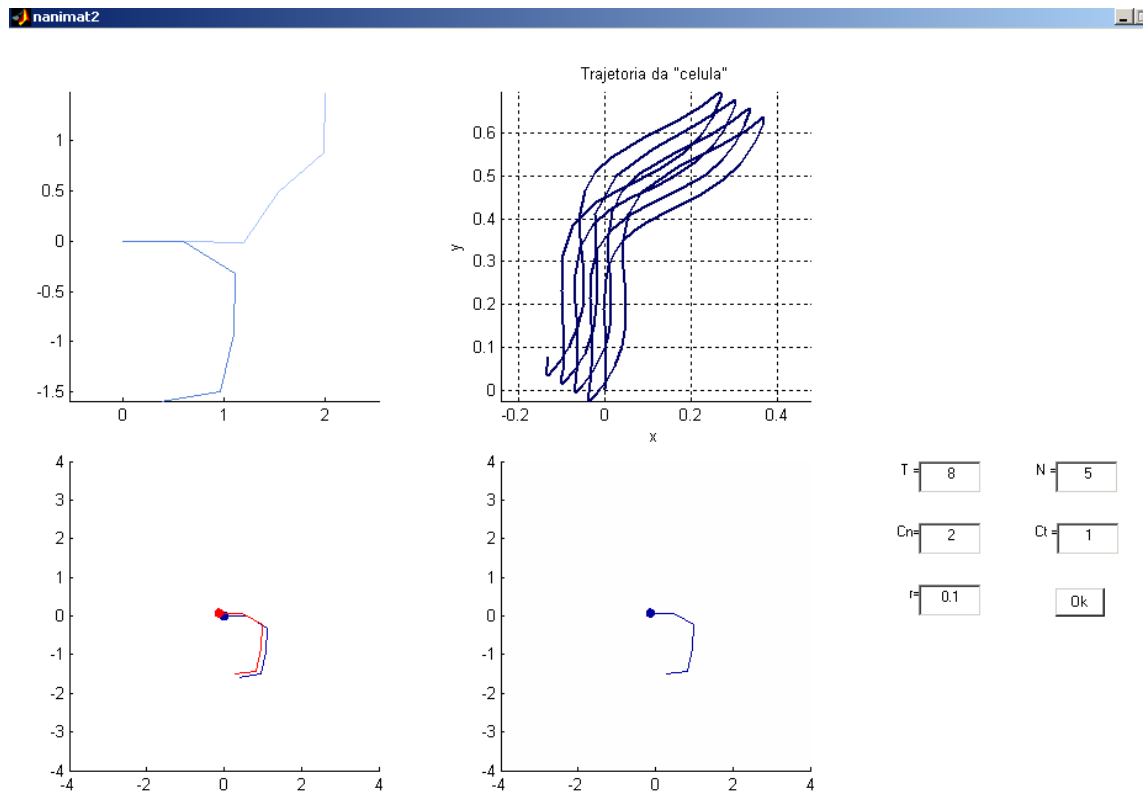


Figura 4.5: N-animat:  $a_j = 1$   $r = 0.1$ ,  $N = 5$ ,  $T = 4$ .

Parte principal do programa é apresentada a seguir:

```

% command to be used in Matlab prompt:
% [T,Y] = ode45(@xyphidot,[0, 2*pi],[0 0 0 -alpha],[],a1,a2,a3,ct,cn,alpha,r)
% alternative: use quad to integrate phidot, xdot, ydot
% -----
function dy = xyphidot(t,y,a1,a2,a3,ct,cn,alpha,r)
% parameter alpha in [0,pi] gives "size" of shape space disk
dy = zeros(4,1);
R = zeros(3,3);
%           shape space curve (one can make many other choices)
           theta1 = alpha * cos(y(1));
           theta2 = alpha * sin(y(1)) ;
           theta1dot = - alpha * sin(y(1));
           theta2dot =  alpha * cos(y(1)) ;
% -----
% matrix H 3X2 of UNlocalized Hinges
% H = [x1 y1; x2 y2; x3 y3];
phi1 = theta1;
phi2 = theta1 + theta2;
x1 = a1;
y1 = 0;
x2 = x1 + a2 * cos(phi1) ;
y2 = y1 + a2 * sin(phi1) ;
% x3 = x2 + a3 * cos(phi2);
% y3 = y2 + a3 * sin(phi2);
% -----
% Resistance matrices
Go = [6*pi*r 0 0; 0 6*pi*r 0; 0 0 8*pi*(r^3)]; % cell resistance matrix
G1 = [a1*ct 0 0; 0 a1*cn (a1^2)*cn/2; 0 (a1^2)*cn/2 (a1^3)*cn/3];
G2 = [a2*ct 0 0; 0 a2*cn (a2^2)*cn/2; 0 (a2^2)*cn/2 (a2^3)*cn/3];
G3 = [a3*ct 0 0; 0 a3*cn (a3^2)*cn/2; 0 (a3^2)*cn/2 (a3^3)*cn/3];
T1 = [1 0 -y1; 0 1 x1; 0 0 1];
T2 = [1 0 -y2; 0 1 x2; 0 0 1];
T12 = [1 0 0; 0 1 a2; 0 0 1];
R1 = [cos(phi1) -sin(phi1) 0; sin(phi1) cos(phi1) 0; 0 0 1];
R2 = [cos(phi2) -sin(phi2) 0; sin(phi2) cos(phi2) 0; 0 0 1];

```

```

R12 = [cos(theta2) -sin(theta2) 0; sin(theta2) cos(theta2) 0; 0 0 1];
% -----
% resistance matrix and its inverse
G = G0 + G1 + T1'*R1*G2*R1'*T1 + T2'*R2*G3*R2'*T2;
GINV = [1 0 0; 0 1 0; 0 0 1]/G
% -----
% -----
% force matrix A and connection matrix C
GG = G2 + T12'*R12*G3*R12'*T12;
A1 = T1'*R1*GG*[0;0;1];
A2 = T2'*R2*G3*[0;0;1];
C1 = -GINV*A1;
C2 = -GINV*A2;
C = [C1(1),C2(1); C1(2) C2(2); C1(3) C2(3)];
% -----
% control rule at standard gauge
R = [cos(y(4)) -sin(y(4)) 0 ; sin(y(4)) cos(y(4)) 0 ; 0 0 1];
CC = C * [theta1dot ; theta2dot];
dy = [1; R*CC];

```



# Capítulo 5

## Alguns artigos da Literatura

Destacaremos alguns artigos das áreas matemáticas e biológicas.

### 5.1 Artigos Biológicos

*Berg, H. C.: Motile behavior of bacteria, Physics Today , 24-29 jan (2000)*

Este é um artigo de revisão. O motor molecular da bactéria *Escherichia coli* é analisado tanto anatomicamente quanto geneticamente; nota-se a influência de sinais químicos no tempo de rotação do motor em uma determinada direção, caracterizando movimentos de “corridas” e “cambalhotas” da célula (ver figura 5.1), fazendo com que a bactéria descreva uma trajetória randômica. Observa-se que quando o gradiente químico é favorável, o tempo em “corrida” é maior.

*Berg, H. C., Meister, M., Lowe, G.: The Proton flux through the bacterial flagellar motor, Cell 49 643-650, (1987)*

São descritos experimentos para medir a rotação do motor em função do fluxo de prótons, além de uma medição das relações entre o torque do motor e sua velocidade; ao final é proposta uma medida de eficiência para a conversão de energia.

*Berg, H. C., Turner, L.: Torque Generated by the flagellar motor of Escherichia coli, Biophysical Journal, 65 2201-2216 nov (1993)*

Mais experimentos relacionando torque e velocidade do motor bacteriano.

*Berg, H., Turner, L., Ryu, W.: Real-Time Imaging of fluorescent flagellar filaments, Journal of bacteriology, 2793-2801, may (2000)*  
Filmes com varios tipos de flagelos executando “corridas” e “cambalhotas”.

*Brokaw, C.J., Descriptive and mechanistic models of flagellar motility, Lecture Notes in Biomathematics, Springer-Verlag 89, 128-144.*

Neste artigo, procura-se determinar qual o mecanismo de controle que regula o processo de deslizamento dos microtúbulos que produzem as oscilações e propagações dos batimentos no flagelo. A partir da linha central, o flagelo é modelado em função de curvatura obtida por imagens digitalizadas e funções “splines”, concluindo que o batimento flagelar pode ser modelado por arcos de círculos.

*Brokaw, C. J., Simulating the effects of fluid viscosity on the behaviour of sperm flagella, Math. Meth. Appl. Sci. 24 1351-1365 (2001)*

É descrita a ação do ATP e do motor de dineína no mecanismo de deslizamento dos microtúbulos, são realizados experimentos para análise dos efeitos da viscosidade sobre a velocidade de propagação batimento do flagelo, e simulações numéricas são realizadas em função da variação da viscosidade.

*Brokaw, C. J.: Computerized analysis of flagellar motility by digitization and fitting of film images with straight segments of equal length, Cell Motility and the Cytoskeleton, 17, 309-316 (1990)*

O flagelo é modelado por uma série de segmentos de iguais comprimentos, os ângulos entre estes segmentos são ajustados por imagens digitalizadas ao longo da linha central. No artigo são descritos em detalhes os procedimentos experimentais para a captura das imagens.

*Farina, M., Barros, H. L., Esquivel, D. M.: Organismos magnetotáticos, Investigación y ciencia, ed. español de scientific american, 171 dic (1990)*

No caso de bactérias magnetotáticas o movimento é influenciado por um campo magnético. Neste artigo são apresentadas informações anatômicas exibindo distribuição de magnetita no interior da célula

*Williams, M., Optical tweezers: Measuring piconewton forces, Northeastern University*

Descreve como as pinças óticas funcionam e como podem medir forças da ordem de piconewtons, como aquelas encontradas nos motores moleculares.

## 5.2 Artigos Matemáticos

Alliot, F., C. Amrouche, C., *The Stokes problem in  $\mathbb{R}^n$ : An approach in weighted Sobolev spaces*, *Math. Model and Meth. in Appl. Sci.* **9**, 5 723-754 (1999)

Prova-se a existencia, unicidade e resultados de regularidade para as soluções do problema de Stokes em  $\mathbb{R}^n$ ,  $n \geq 2$ .

Alt, W.: *Cell motion and orientation*, *Lecture Notes in biomathematics 100*, *Frontiers in Mathematical Biology*, Springer-Verlag

Estudo de orientação por quimiotaxia em bacterias flageladas e sistema de locomoção de células amebóides.

Batchelor, G.K.: *Slender-body theory for particles of arbitrary cross-section in Stokes flow*, *J.Fluid Mech.* **44** (1970)

Método do corpo esbelto, onde o corpo é representado por uma distribuição de Stokeslets sobre uma linha central.

Blake, J.R.: *A Spherical envelope approach to ciliary propulsion*, *J. Fluid Mech* **46** 199-208 (1971)

O mecanismo da propulsão devido aos batimentos de cílios é estudado com um modelo envolvendo um ‘envelope’ (uma superfície cobrindo as pontas dos cílios em suas ondulações) sobre o organismo.

Blake, J. R.: *Infinite models for ciliary propulsion*, *J.Fluid Mech*, **49** 209-222 (1970)

Usando o método do envelope são discutidos dois modelos de comprimento infinito (planar e cilíndrico) para a propulsão de ciliados.

Crenshaw, H.: *Helical orientation- A novel mechanism for the orientation of microorganisms*, *Lecture Notes in Biomathematics* **89** Springer-Verlag

Descrição do movimento helicoidal como um mecanismo de orientação em gradientes químicos.

*Elston, T. and Oster, G. Protein turbines I: The bacterial flagellar motor. Biophys. J. 73:703-721 (1997)*

Modelo de turbina para o motor rotacional bacteriano. As flutuações na direção de rotação são descritas por equações estocásticas e o fluxo de protons é modelado por cadeias de Markov. Este modelo é o principal candidato entre os modelos de “catraca”.

*Fauci, L.J.: A Computational model of the fluid dynamics of undulatory and flagellar swimming, Amer. zool, 36 599-607 (1996)*

O Método da fronteira imersa é utilizado para modelar a hidrodinâmica tanto de um único organismo flagelado bem como as interações de um grupo de ‘nadadores’ uns com os outros e com o meio.

*Fauci, L.J., Mcdonald, A.: Sperm motility in the presence of boundaries, Bulletin of Mathematical Biology, 57 5 679-699 (1995)*

A dinâmica de um fluido envolvendo um espermatzóide próximo a paredes rígidas e elásticas é estudada usando o método da fronteira imersa.

*Fauci, L., Gaver, D., Dillon, R.: A Microscale model of bacterial swimming, chemotaxis and substrate transport, J. theor. Biol. 177 325-340 (1995)*

Neste artigo é apresentado um modelo computacional em nível de microescala da motilidade bacteriana e quimiotaxia devido advecção e difusão de um substrato reagente biológico.

*Keller, J.B., Rubinow, S.I.: Swimming of flagellated microorganisms, Biophysical Journal 16 (1976)*

A natação de microorganismos com um único flagelo é estudada tanto no caso do movimento helicoidal quanto no caso plano. A força e o torque exercidos sobre o organismo pelo fluido são calculados em termos do movimento do flagelo e das ainda desconhecidas velocidades angular e linear do organismo. Estas velocidades são determinadas pela condição de força e torque totais nulos.

*Lighthill, M.J.: On the squirming motion of nearly spherical deformable bodies through liquids at very small Reynolds numbers, commun. on pure and applied math. v 109-118 (1952)*

Mostra-se que uma esfera deformável pode nadar em número de Reynolds baixo através de pequenas oscilações de formato. É proposta uma medida

de eficiência.

*Lighthill, M.J.: Flagellar hydrodynamics, the John von Neumann Lecture 1975, SIAM* **18** 161-229 (1976)

Revisão de aspectos biológicos e modelos matemáticos da hidrodinâmica flagelar.

*Lighthill, M.J.: Reinterpreting the basic theorem of flagellar hydrodynamics, Journal of Engineering Mathematics* **30** 25-34 (1996)

Estabelece a equivalência da representação do fluxo stokesiano por uma distribuição de stokeslets em uma superfície e por uma distribuição curvilínea com dipolos ao longo da linha central do flagelo. A última representação é justificada devido às suas vantagens computacionais.

*Lindemann, C.B.: A 'Geometric clutch' hypothesis to explain oscillations of the axoneme of cilia and flagella, J. Theor. Biol.* **168**, 175-189 (1994)

O mecanismo de deslizamento dos microtúbulos é descrito em detalhe e é proposto um modelo onde uma  $t$ -força é proporcional à curvatura. A hipótese geométrica propõe que variações na  $t$ -força, perpendicular ao eixo dos microtúbulos duplos e ao plano de batimento, são criticamente determinantes no engate e desengate das pontes.

*Purcell, E.M.: Life at low Reynolds number, Amer. Jour. of Physics,* **45** 1, jan (1977)

Neste clássico artigo de Purcell são descritos os princípios básicos da locomoção em Reynolds baixo, é apresentado o teorema da concha no qual estabelece que para haver auto-propulsão em meios dominados por forças viscosas, o objeto deve ter ao menos dois graus de liberdade. Aqui Purcell apresenta o mais simples “nadador” em Reynolds baixo, e questiona o leitor sobre qual direção haveria o deslocamento deste nadador quando executada uma determinada seqüência de formatos (ver figura 5.2). É proposta uma aproximação para a matriz de resistência total de vários objetos concatenados como a soma de cada uma das matrizes de resistência.

*Purcell, E.M.: The efficiency of propulsion by a rotating flagellum, Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **94** 11307-11311 oct (1997)

É proposta uma medida de eficiência para a ‘micronatação’ em função da geometria do flagelo.

*Shapere, A., Wilczek, F.: Geometry of self-propulsion at low Reynolds number, J. Fluid. Mech. 198 557-585 (1989)*

O problema da micronatação em Reynolds baixo é formulado em termos de um campo de gauge sobre o espaço dos formatos. Métodos para calcular este campo resolvendo um problema linear de valor na fronteira são descritos.

*Shapere, A., Wilczek, F.: Efficiencies of self-propulsion at low Reynolds number, J. Fluid. Mech. 198 587-599 (1989)*

São propostas medidas de eficiências para movimentos de natação devido a pequenas deformações em esferas e cilindros em número de Reynolds baixo.

*Roumeliotis, J.: A Boundary integral method applied to Stokes flow, Thesis, University of New South Wales (2000)*

São apresentados vários resultados numéricos utilizando o método da integral na fronteira.

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

O primeiro trabalho matemático sobre a natação de organismos flagelados, o batimento dos flagelos é modelado como uma senóide infinita. Observa-se ainda que a sincronização dos flagelos diminui a energia dissipada na auto-propulsão.

### 5.3 Artigos em Robótica

*Nasseri, S., Phan-Thien, N.: Modelling micromachines with elastic parts in a viscous environment, Comp. Mech. 20 242-246 Springer-Verlag (1997)*

O método de elementos na fronteira para um fluxo stokesiano é usado para modelar uma micromáquina constituída de uma cabeça e uma cauda elástica imersa em um fluido.

*Nasseri, S., Phan-Thien, N.: Geometric optimisation of micromachine with a spiral tail immersed in viscous medium, Comp. Mech. 20 267-271 Springer-Verlag (1997)*

Um processo de otimização é proposto para encontrar os melhores parâmetros geométricos (cabeça e cauda espiralada) para maximizar a velocidade de translação da micromáquina.

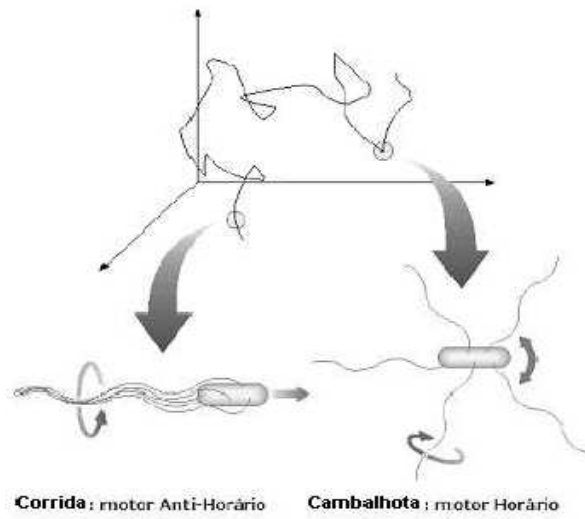


Figura 5.1: “corridas” e “cambalhotas” de uma bactéria flagelada.

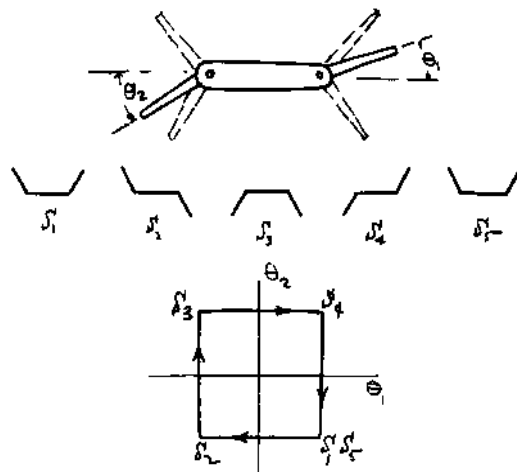


Figura 5.2: O mais simples nadador em Reynolds baixo segundo Purcell.



## Capítulo 6

# Conclusões e Direções Futuras de Pesquisa

Neste trabalho apresentamos um método simples para descrever a locomoção flagelar. Modelamos o flagelo como uma seqüência de hastes concatenadas. A descrição pode ser extendida para o caso de um flagelo contínuo.

Pode-se também refinar a mecânica de fluidos, onde as forças seriam modeladas por uma distribuição de deltas de Dirac ao longo do flagelo, porém, como em todo o processo da modelagem foi usado a razão entre os coeficientes  $C_{\perp}/C_{\parallel}$  acreditamos que os resultados usando a teoria resistiva serão essencialmente os mesmos que usando um tratamento fluido-dinâmico mais refinado.

Em todo caso, métodos numéricos eficientes para o fluxo stokesiano estão disponíveis, baseados em formulações sobre a integral na fronteira [65] ou na distribuição de singularidades (ao longo da linha central do flagelo). Em particular, o método de singularidades de Lighthill [48] é acurado até segunda ordem em “delgacidade”, a razão do diâmetro do flagelo para o comprimento total, e tem sido recentemente extendido por Liron [53] para uma configuração multi-ciliada.

Recentes descobertas em biologia celular fez surgir um interesse na modelagem física de motores moleculares [12], [14],[61] e [71]. O motor molecular *dineína* (ver apêndice) é o responsável pelo deslizamento dos microtúbulos no axonema flagelar [49]. Com o uso mais refinado da mecânica dos fluidos, como sugere Lighthill [49], poder-se-ia deduzir a localização e intensidade da

ação das dineínas a partir do conhecimento dos dados cinemáticos? Este é um dos problemas para trabalhos futuros, juntamente com o caso contínuo; a simulação das observações de Brokaw [18](batimento por arcos de círculos); a elaboração de um algoritmo genético para a otimização da energia gasta na micronatação, comparando com a solução exata do problema variacional com vínculos; e colaborações com o laboratório de pinças óticas da UFRJ, na determinação de campos de forças na membrana de microorganismos a partir de um campo de velocidades obtido por filmagem em alta velocidade.

# Apêndice A

## Informações Biológicas

Um flagelo é uma organela encontrada tanto em seres procariotos (célula sem núcleo definido) quanto nos eucariotos (células com núcleo definido). Embora externamente estes flagelos sejam semelhantes, há grandes diferenças, tanto na estrutura molecular, quanto nos tipos de batimentos. Enquanto o flagelo de uma bactéria move-se rigidamente através de rotações propulsionadas por um motor molecular na membrana celular, no caso de eucariotos, como um espermatozóide, o flagelo realiza, por exemplo, uma seqüência de arcos de círculos [18]. O elemento propulsor é o deslizamento relativo de estruturas moleculares chamadas *microtúbulos* promovido por proteínas associadas: *dineína* e *nexina*. As “cabeças” da dineína (o motor) interagem com microtúbulos adjacentes, e geram uma força de deslizamento entre eles. Devido as múltiplas pontes que mantêm unidos os pares de microtúbulos adjacentes, o que seria um movimento de deslizamento entre microtúbulos livres, transforma-se em movimento de curvatura. Na figura A.1 apresentamos um desenho esquemático de um corte transversal num flagelo eucarioto, exibindo sua composição 9+2, assim conhecida devido a presença de um anel formado por 9 microtúbulos duplos e 2 microtúbulos ao centro.

O mecanismo de propulsão dos procariotos (bactérias) é devido a um motor rotatório (ver figura A.2) ancorado entre a membrana celular e movido por um fluxo de prótons. Os principais modelos são descritos nos trabalhos de Howard Berg ([6],[7],[8],[9],[10],[11],[12],[13]e[14]) e George Oster ([61], [62]).

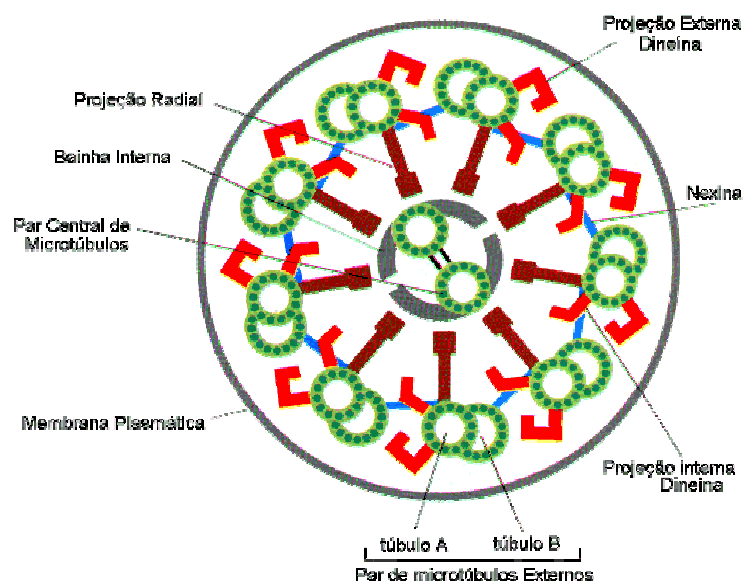


Figura A.1: Corte transversal num flagelo eucariota exibindo a estrutura 9+2.

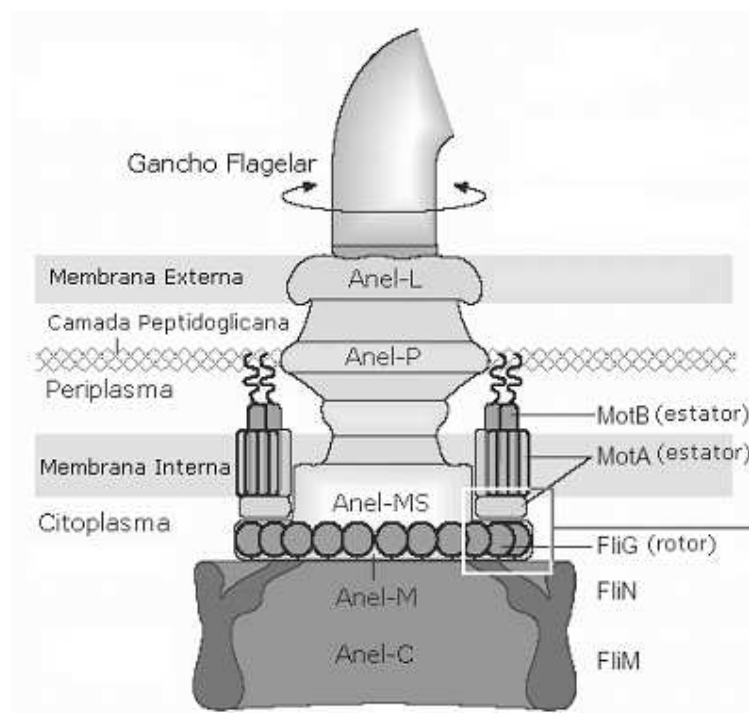


Figura A.2: Esquema do motor molecular rotatório bacteriano.



# Referências Bibliográficas

- [1] ALT, W.: “Cell motion and orientation”, *Lecture Notes in biomathematics 100, Frontiers in Mathematical Biology*, Springer-Verlag
- [2] ALLIOT F., C. Amrouche, “The Stokes problem in  $\mathbb{R}^n$ : An approach in weighted Sobolev spaces”, *Math. Model and Meth. in Appl. Sci.* **9**, 5 723-754 (1999)
- [3] BATCHELOR, G.K.: “Slender-body theory for particles of arbitrary cross-section in Stokes flow”, *J.Fluid Mech.* **44** (1970)
- [4] BATCHELOR,G.K.;“An Introduction to Fluid Mechanics” ,*Cambridge University Press* (1970)
- [5] BECKER, L.E.,Koehler S.A.,Stone H.A.,“On self-propulsion of micro-machines at low Reynolds number: Purcell’s three-link swimmer”, submitted to *J. Fluid. Mech.*
- [6] BERG, H. C. ; “How Bacteria Swim”, *Sci. American* **233**, 36-44 (1975)
- [7] BERG, H. C. ; “Motile Behavior of Bacteria” , *Physics Today* jan 2000
- [8] BERG, H. C. ; “Random Walks in Biology”
- [9] BERG, H. C. ; “Torque Generation by Flagellar Rotary Motor”, *Biophysical Journal* **68** 163-167 (1995)
- [10] BERG, H. C., Aravinthan, D., Samuel, T.: “Torque-Generating Units of the Bacterial Flagellar Motor Step Independently”
- [11] BERG, H. C.,Lowe, G., Meister, M.;“The Proton Flux Through the Bacterial Flagellar Motor”, *Cell* **49** 643-650 (1987)

- [12] BERG H. e L. Turner; “Torque generated by the flagellar motor of *Escherichia coli*”, *Biophys. J.* 65:2201-2216
- [13] BERG H.,L. “Turner, Ryu,W.:Real-Time Imaging of Fluorescent flagellar Filaments”, *Journal of Bacteriology*, 2793-2801, may (2000)
- [14] BERRY, R. M. ; “Bacterial Flagella: Flagellar Motor” , *Encyclopedia of Life Sciences 2001* www.els.net
- [15] BLAKE, J.R.: “A Spherical envelope approach to ciliary propulsion”, *J. Fluid Mech* **46** 199-208 (1971)
- [16] BLAKE, J. R.: “Infinite models for ciliary propulsion”, *J.Fluid Mech*, **49** 209-222 (1970)
- [17] BRENNEN, C. and Winnet, H., “Fluid mechanics of propulsion by cilia and flagela”,*Ann. Rev. Fluid Mech.***9**,339-398 (1977)
- [18] BROKAW, C.:“Descriptive and mechanistic models of flagellar motility”,p. 128-139, in W. Alt, G. Hoffmann, eds., Biological Motion (*Springer Verlag Lecture Notes in Biomathematics*, **89**, (1990)
- [19] BROKAW, C. J.:“Simulating the effects of fluid viscosity on the behaviour of sperm flagella”, *Math. Meth. Appl. Sci.* **24** 1351-1365 (2001)
- [20] BROKAW, C. J.:“Computerized analysis of flagellar motility by digitization and fitting of film images with straight segments of equal length”, *Cell Motility and the Cytoskeleton*, **17**,309-316 (1990)
- [21] CHILDRRESS, S.: “Mechanics of swimming and Flying”, *Cambridge U. Press* (1981)
- [22] CRENSHAW, H.: “Helical orientation- A novel mechanism for the orientation of microorganisms”, *Lecture Notes in Biomathematics* **89** Springer-Verlag
- [23] DICKINSON, M. Lehmann, F. e Sane, S.: “Wing Rotation and the Aerodynamic Basis of Insect Flight”, *Science*, Vol **284**, Issue 5422, 1954-1960 , 18 June (1999)
- [24] DUSENBERY; “Life at Small Scale : The Behavior of Microbes”



- [25] EHLERS, K., Samuel, A., Berg, H.,Montgomery, R.:“Do cyanobacteria swim using traveling surface waves?”, *Proc. Nat Acad. Sci.* **93** 8340-8343 (1996)
- [26] ELSTON; G. Oster ; “Protein Turbines I: The Bacterial Flagellar Motor”, *Biophys. J.* **73**:703-721 (1997)
- [27] FARINA, M., Barros, H. L.,Esquivel, D. M.:“Organismos magnetotáticos”, *Investigacion y ciencia, ed. español de scientific american*, **171** dic (1990)
- [28] FAUCI, L.J.:“Computational modeling of the swimming of biflagellated algal cell”, in *Contemp. Math*, 141, 91-102, ed. by A. Y. Cheer, C.P. van Dam (1993)
- [29] FAUCI, L.J.,Gueron, S.(Eds.) “Computational Modeling in Biological Fluid Dynamics” Springer Verlag *IMA Volumes in Mathematics and Its Applications*, **124** (2001)
- [30] FAUCI, L.J.:“A Computational model of the fluid dynamics of undulatory and flagellar swimming”, *Amer. zool*, **36** 599-607 (1996)
- [31] FAUCI, L.J., Mcdonald, A.:“Sperm motility in the presence of boundaries”, *Bulletin of Mathematical Biology*, **57** 5 679-699 (1995)
- [32] FAUCI, L., Gaver, D., Dillon, R.: “A Microscale model of bacterial swimming, chemotaxis and substrate transport”, *J. theor. Biol.* **177** 325-340 (1995)
- [33] FARINA, M., Esquivel, D.M.S., Lins de Barros, H.G.P.: “Magnetic iron-sulphur crystals from a magnetotactic microorganism”, *Nature* **343**, 6255, 256-258 (1990)
- [34] FEARING, R.S.: “Control of a micro-organism as a prototype Micro-Robot”, 2nd Int. *Symp. on Micromachines and Human Sciences*, Nagoya, Japan (1991)
- [35] FOMENKO, A.T., Chacon, R.V., “Stokes’ formula for Lie algebra valued connection and curvature forms”, *Advances in Math*, **88**, 258-300 (1991)

- [36] HANCOCK, G.J.: “The self propulsion of microscopic organisms through liquids”. *Proc Roy. Soc.A* **217** , 96-121 (1953)
- [37] HAPPEL, J. and Brenner, H. “Low Reynolds number Hydrodynamics”, *Kluwer Acad. Pub.* (1991)
- [38] HASIMOTO, H., Sano, O.: “Stokeslets and eddies in creeping flow”, *Ann. Rev. Fluid Mech.* **12**, 335-363 (1980)
- [39] HUNT, A.; F. Gittes e J. Howard, *Biophys. J.* **67**, 7 66 (1994)
- [40] JEFFREY, D. F. e Y. Onishi, *Quant. J. Mech. Appl. Math.* **34**, 129 (1981)
- [41] KELLER, J.B., Rubinow, S.I.: “Swimming of flagellated microorganism”, *Biophys J.*, **16**, 151-170 (1976)
- [42] KOILLER, J., Araújo, G., “Self-Propulsion of N-Hinged Animals at Low Reynolds Number”, *Qualitative theory of dynamical systems* **5**, 15-43 (2004) No. 58
- [43] KOILLER, J., Montgomery, R., Ehlers, K., “Problems and progress in Microswimming”, *J. Nonlinear Science* **6**, 507-541, (1996)
- [44] KOILLER, J.: “Biofluidodinâmica” (1999) em [www.impa.br/~jair](http://www.impa.br/~jair)
- [45] KOILLER, J., Raupp M., Montgomery, R., Ehlers, K., Fernandez D.: “Spectral Methods for Stokes Flows the Lorentz Operator”, *Comp. Appl. Math* 17-3 (1998)
- [46] LADYZHENSKAYA, O.A., “The Mathematical Theory of Viscous Incompressible Flow”, *Gordon and Breach* (1964)
- [47] LI, Z., Canny, J.F. (eds.): “Nonholonomic Motion Planning”, *Kluwer* (1993)
- [48] LIGHTHILL, J.: “Mathematical Biofluidmechanics”, *SIAM* (1975)
- [49] LIGHTHILL, J.: “Flagellar hydrodynamics”, *SIAM the John von Neumann Lecture 1975 Review* **18** 161-230 (1976)
- [50] LIGHTHILL, J.: “Reinterpreting the basic theorem of flagellar hydrodynamics”, *J. Eng. Math* **30**, 25-34 (1996)

- [51] LIGHTHILL, M.J.:“On the squirming motion of nearly spherical deformable bodies through liquids at very small Reynolds numbers”, *commun. on pure and applied math.* v 109-118 (1952)
- [52] LINDEMANN, C.B.:A “Geometric clutch’ hypothesis to explain oscillations of the axoneme of cilia and flagella”, *J. Theor. Biol.* **168**, 175-189 (1994)
- [53] LR,“The LDL theorem- historical perspective and critique” , p 1533-1540, in *Biofluidynamics:in memory of Sir James Lighthill*(*J. Wiley Math. Methods Appl. Sci.* **24**, 17-18 (2001)
- [54] MONTGOMERY, R.:“Isoholonomic problems and some applications”, *Commun. Math. Phys.* **128**, 565-592 (1990)
- [55] MONTGOMERY, R.:“Nonholonomic control and gauge theory, in Nonholonomic Motion Planning”, ed. by Li, Z., Canny, J. F., Kluwer (1993)
- [56] MONTGOMERY, R.:“A Tour of Subriemannian Geometries, Their Geodesics and Applications”, *American Mathematical Society Mathematical Surveys and Monographs* **91** (2002)
- [57] NAKAHARA, M.:“Geometry, Topology and Physics”, *Institute of Physics Publishing Bristo and Philadelphia* (1990)
- [58] NASSERI, S., Phan-Thien, N.:“Modelling micromachines with elastic parts in a viscous environment”,*Comp. Mech.* **20** 242-246 Springer-Verlag (1997)
- [59] NASSERI, S., Phan-Thien, N.:“Geometric optimisation of micromachine with a spiral tail immersed in viscous medium”, *Comp. Mech.* **20** 267-271 Springer-Verlag (1997)
- [60] NY, New York Times (16/1/1919), p.4: “Twelve killed when tank of molasses explodes”
- [61] OSTER, G.: “Darwin’s Motors”, *Nature* **417**, 25 (2002)
- [62] OSTER, G. e T. Elston : “Protein turbines I: The bacterial flagellar motor” *Biophys. J.* **73**:703-721 (1997)
- [63] PERRIN, F.: *J. Phys. et le Radium*, Série 7, 5, 497 (1934); 7, 1(1936)

- [64] PIRONNEAU, O., Katz D.F., “Optimal swimming of motions of flagella, in Swimming and Flying in Nature”, *Plenum Press*, New York 1975 vol. 1 ed by T.Y. Wu, C.Brennen, C. Brokaw, p.161-170
- [65] POZRIKIDS, C.: “Boundary Integral and Singularity Methods for Linearized Viscous flow”, *Cambridge Texts in Applied Mathematics* (1992)
- [66] PURCELL, E.: “Life at low Reynolds number”, *Amer. J. Phys.* **45**, 3-11 (1977)
- [67] PURCELL, E.: “The efficiency of propulsion by a rotating flagellum”, *Proc, Natl. Acad. Sci. USA* **94**, 11307-11311 (1997)
- [68] RAMIA, M., Tullock, D.L., Phan-Thien, N., “The role of hydrodynamic interaction in the locomotion of microorganisms”, *Bioph. J.*, **65**, 755-778 (1993)
- [69] ROUMELIOTIS, J.: “A Boundary integral method applied to stokes flow”, *Thesis University of New South Wales* (2000)
- [70] SATIR, P.: “The cilium as a biological nanomachine”, *FASEB J.* 3 S235-S237 (1999)
- [71] SCHLIWA, “Molecular Motors”, *J. Wiley* (2003)
- [72] SHAPERRE, A. and Wilczek, F.: “Self Propulsion at Low Reynolds Number”, *Physical Review Letters*, 18 may (1987)
- [73] SHAPERRE, A. and Wilczek, F.: “Geometry of self-propulsion at low Reynolds number”, *J. Fluid Mech.* **198** 557-585 (1989)
- [74] SHAPERRE, A. and Wilczek, F.: “Efficiencies of self-propulsion at low Reynolds number”, *J. Fluid Mech.* **198** 587-599 (1989)
- [75] STONE, H., Samuel, A.: “Propulsion of microorganisms by surface distortions”, *phys. Rev. Letters* **77:19**, 4102-4104 (1996)
- [76] TAYLOR, G.I.: “Analysis of the swimming of microscopic organisms”, *Proc. R. Soc. Lond. A* **209**, 447-461 (1951)
- [77] TIRALDO, M.M. e Garcia de la Torre, *J. Chem. Phys* **71**, 2581 (1979);1986 (1980)

- [78] VOGEL, S.:“Life in moving fluids: the physical biology of flow”, *Princeton Univ. Press* (1994)
- [79] WANG, Z.J.:“Vortex shedding and frequency selection in flapping flight”, *J.Fl. Mech.* **410**; 323-341 (2000)
- [80] WANG, Z.J.:“Two dimensional Mechanism for insect hovering”, *Phys. Rev. Lett.* **85(10)**: 2035-2038 (2000)
- [81] WEINBAUM, S., Ganatos, P.,“Numerical multipole and boundary integral equation techniquea in Stokes flow”, *Ann. Rev. Fluid Mech.* **22**, 275-316 (1990)
- [82] WILLIAMS, M.,“Optical tweezers:Measuring piconewton forces”, Northeastern University
- [83] WU, T.Y.,Brennen, C.,Brokaw, C.,eds. “Swimming and Flying in Nature”, vol. 1, *Plenum Press*, New York (1975)
- [84] YOUNGREN, G.K., Acrivos , A., “Stokes flow past a particle of arbitrary shape: a numerical method of solution”, *J. fluid mechanics*, **69**, 377-403 (1975)

# Livros Grátis

( <http://www.livrosgratis.com.br> )

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)  
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)  
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)  
[Baixar livros de Matemática](#)  
[Baixar livros de Medicina](#)  
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)  
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)  
[Baixar livros de Meteorologia](#)  
[Baixar Monografias e TCC](#)  
[Baixar livros Multidisciplinar](#)  
[Baixar livros de Música](#)  
[Baixar livros de Psicologia](#)  
[Baixar livros de Química](#)  
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)  
[Baixar livros de Serviço Social](#)  
[Baixar livros de Sociologia](#)  
[Baixar livros de Teologia](#)  
[Baixar livros de Trabalho](#)  
[Baixar livros de Turismo](#)