

W lepkiem mikroświecie: krótka lekcja pływania w miodzie

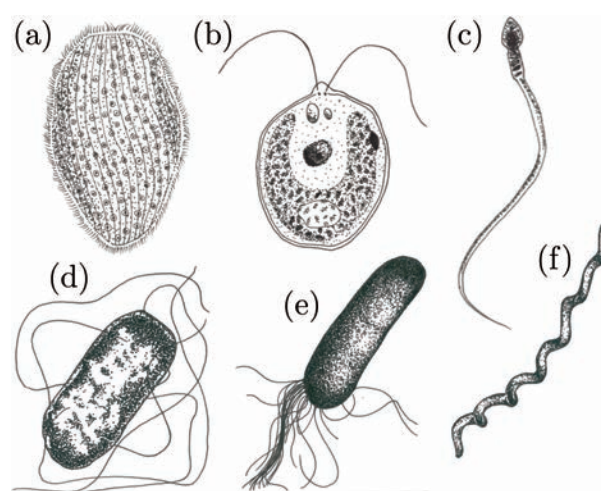
Maciej Lisicki

Instytut Fizyki Teoretycznej, Wydział Fizyki Uniwersytetu Warszawskiego

Mikroorganizmy odgrywają ważną rolę w życiu na naszej planecie. Nie tylko przeważają nad innymi stworzeniami liczebnością, ale również, odpowiadając za wiele procesów fizjologicznych, służą całemu ekosystemowi Ziemi. Odkrycie i pierwszą obserwację miniaturowych żyjątek zawdzięczamy zapewne Antoniemu van Leuwenhoekowi (1632–1723), konstruktorowi mikroskopu. Jednak przeszło dwieście lat wcześniej turecki uczyony Ak Şemsettin argumentował, że niewidoczne dla oka żywe „mikroby” są odpowiedzialne za rozprzestrzenianie się chorób, a inspiracje dla podobnych twierdzeń pojawiały się już w starożytności. Od pierwszego wejrzenia bogactwo mikroświata inspirowało wśród naukowców pytania natury biologicznej i medycznej, ale również fizycznej. Wiele uwagi poświęcono analizie ich kształtów, sposobów poruszania się i różnorodności wypełnianych przez nie nisz ekologicznych. Na Rys. 1 przedstawiamy kilka przykładów jednokomórkowych mikroorganizmów: bakterie posiadające jedno lub wiele długich wici bądź poruszające się przez periodyczne zmiany kształtu swoich komórek, algi posiadające jedną parę krótkich wici poruszających się synchronicznie oraz plemniki wytwarzające fale biegnące wzdłuż swoich ciał. Pomimo różnic morfologicznych i środowiskowych, przy rozmiarach od nano- do mikrometrów, wszystkie te organizmy poruszają się w środowisku płynnym (na przykład w wodzie), a zatem prawa hydrodynamiki nakładają uniwersalne ograniczenia na ich ruch.

Żeby zrozumieć, jak płyną ciecze w małej skali, przyjrzyjmy się prawom ich przepływu. Równania hydrodynamiki Naviera–Stokesa ulegają wówczas znacznemu uproszczeniu. Dla danych charakterystycznych parametrów ruchu i ośrodka, w którym on zachodzi, charakter przepływu określa bezwymiarowa liczba Reynoldsa, dana przez

$$\text{Re} = \frac{\rho UL}{\mu}, \quad (1)$$



Rys. 1. Kilku reprezentantów z bestiariusza pływających jednokomórkowych mikroorganizmów: (a) orzęsek *Opalina rana-rum*, (b) alga *Chlamydomonas reinhardtii*, (c) plemnik ludzki, (d) bakteria (pałeczka okrężnicy) *Escherichia coli*, (e) bakteria *Halobacterium*, (f) bakteria (krętek) *Borrelia burgdorferi*. Skala rysunku nie jest zachowana, ale żaden z organizmów nie przekracza rozmiarów 10 μm . Rys. M. F. Velho-Rodrigues

gdzie U i L są typową prędkością i rozmiarem obiektu poruszającego się w płynie, ρ jest gęstością ośrodka, zaś μ jest jego lepkością dynamiczną. Liczba ta jest jednocześnie miarą względnej wielkości sił bezwładności $f_b \sim \rho U^2 L^2$ (czyli wielkości nieliniowych członów adwekcyjnych) do sił lepkich $f_\mu \sim \mu UL$ w równaniach hydrodynamiki Naviera–Stokesa, $\text{Re} = f_b/f_\mu$. Mała liczba Reynoldsa oznacza zatem, że efekty lepkie dominują nad zanedbywalnymi efektami bezwładności płynu. Elegancką alternatywną interpretację liczby Reynoldsa podał E. M. Purcell [1]: zauważmy, że wielkość $\mathcal{F} = \mu^2/\rho$ ma wymiar siły i łatwo wyprowadzić relacje $\text{Re} = (f_b/\mathcal{F})^{1/2} = f_\mu/\mathcal{F}$. Liczba Reynoldsa równa jedności odpowiada zatem $f_b = f_\mu = \mathcal{F}$, niezależnie od wielkości ciała, na które działają siły. Na ciało poruszające się w przepływie o niskiej liczbie Reynoldsa działają zatem siły rzędu \mathcal{F} , które dla wody wynosi

$\mathcal{F} \approx 1$ nN. A jakie są liczby Reynoldsa dla pływających mikroorganizmów? Bakteria *E. coli* z Rys. 1 (d) o rozmiarach $L \approx 1 - 10 \mu\text{m}$ i prędkości $U \approx 10 \mu\text{m/s}$ w wodzie ($\rho \approx 10^3 \text{ kg/m}^3$, $\mu \approx 10^{-3} \text{ Pa}\cdot\text{s}$) ma liczbę Reynoldsa $Re \approx 10^{-5} - 10^{-4}$. Ludzki plemnik z Rys. 1 (c) z $U \approx 200 \mu\text{m/s}$ i $L \approx 50 \mu\text{m}$ porusza się z $Re \approx 10^{-2}$. Większe organizmy jednokomórkowe, takie jak algi, mogą osiągać Re rzędu 0.1. We wszystkich tych przypadkach możemy zatem badać ich dynamikę przyjmując $Re = 0$, a zatem zupełnie zaniedbując obecność sił bezwładności. Ogromną zaletą tego podejścia jest liniowość uzyskanych równań lepkiej hydrodynamiki, nazywanych równaniami Stokesa

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

i wypisanych powyżej dla cieczy nieściśliwej. Patrząc na równania hydrodynamiki w oderwaniu od konkretnego układu fizycznego dojdziemy do wniosku, że przepływy o takiej samej liczbie Reynoldsa mają taki sam charakter. Małe liczby Reynoldsa w kontekście mikroorganizmów wynikają z ich niewielkich rozmiarów i prędkości. Zauważmy jednak, że podobną wartość Re otrzymalibyśmy rozważając ruch bardzo lepkiej cieczy. Okazuje się, że doskonałym przykładem takiej cieczy są np. lodowce, które niezwykle powoli spływają z górskich dolin. Można się o tym przekonać obserwując ruch kamieni, chorągiewek lub czujników GPS umieszczonych na ich powierzchniach. Typowe skale prędkości ich ruchu to dziesiątki bądź setki metrów na rok, ale przy ogromnej lepkości $\mu \sim 10^{13} \text{ Pa}\cdot\text{s}$ liczba Reynoldsa pozostaje zaniedbywalna, nawet pomimo gwałtownego przyspieszenia tempa ich topnienia spowodowanego zmianami klimatu [4]. Zauważmy jednak, że jeśli mamy do czynienia ze znacznie mniej lepką cieczą w mniejszych skalach przestrzennych, również możemy otrzymać te same wartości Re . Nasuwa się zatem myśl, że możemy badać zachowanie bardzo małych mikrobów i orgonnych lodowców w laboratorium przy pomocy... miodu. Przy lepkości rzędu $\mu \sim 10^4 \text{ Pa}\cdot\text{s}$, na skalach laboratoryjnych ($L \sim 1 \text{ cm}$, $U \sim \text{mm/s}$), nadal pozostajemy w sferze przepływów lepkich, a jednocześnie możemy zajrzeć w głąb dynamiki znacznie trudniejszych do bezpośredniego badania struktur. Należy oczywiście pamiętać, że w zależności od skali inne znaczenie będą miały np. efekty powierzchniowe, ale można zaplanować eksperymenty, które doskonale unaoczniają nam prawa ruchu lepkich cieczy, stosowalne z powodzeniem np. do badania oddziaływania pól lodowych Antarktydy nasuwających się na powierzchnię Oceanu Arktycznego [3].

Liniowość równań (2) ma ważne konsekwencje dla ruchu mikroobiektów w płynach. Jednym z klasycz-

nych wyników w ramach teorii przepływów lepkich, uzyskanych przez G. G. Stokesa w 1855 r., jest siła oporu F działająca na kulę o promieniu a poruszającą się z prędkością U , dana przez

$$F = -6\pi\mu aU. \quad (3)$$

Jest ona oczywiście skierowana przeciwnie do prędkości. Jeśli zatem chcemy, żeby ciało w lepkim płynie poruszało się ze stałą prędkością, musimy na nie działać stałą siłą. Jeśli tej siły zabraknie, ciało zatrzyma się niemal natychmiast, zgodnie zresztą z intuicją o braku bezwładności. W tym aspekcie w lepkim mikroświecie obowiązują prawa dynamiki Arystotelesa, który wiązał siłę właśnie z prędkością poruszającego się ciała. Płynię z tego jeszcze jeden wniosek – własność nazywana kinematyczną odwracalnością przepływów. Mówi ona, że jeśli odwrócimy kierunek sił działających na układ, kierunek prędkości ulegnie odwróceniu i układ odtworzy swoją trajektorię „wstecz” w czasie. Efekt ten można widowiskowo zademonstrować eksperymentalnie, jak pokazał w 1966 G. I. Taylor w pięknym filmie dla amerykańskiego National Committee for Fluid Mechanics Films ([5], dostępny również w serwisie YouTube). Eksperyment ten został szczegółowo opisany w *Postęпах Fizyki* w 2008 roku [8] i powtórzony w ramach 14. Pikniku Naukowego w 2010 r. Taylor pokazał również na przykładzie mechanicznej ryby, zanurzonej w miodzie i machającej ogonem na boki, że odwracalne w czasie (periodyczne) proste ruchy nie pozwalają na pływanie w lepkiej cieczy. Podobny mechaniczny pływak wyposażony w „ogonek” w kształcie korkociągu poradził sobie znacznie lepiej. W czym zatem tkwi sekret ruchu bakteryjnych wici?

Konsekwencją braku bezwładności, powiązaną ze wspomnianym wyżej światem Arystotelesa, jest zmieniowana forma praw dynamiki Newtona. Ze względu na natychmiastowe reakcje płynu na zmiany sił, w każdej chwili czasu suma sił zewnętrznych F_e i sił oporu hydrodynamicznego F_h działających na ciało zanurzone w bardzo lepkiej cieczy jest równa zeru. Podobne prawo można sformułować dla momentów sił tarcia T_h i zewnętrznych momentów siły T_e . Prawa Newtona przyjmują zatem postać:

$$F_h + F_e = 0, \quad (4)$$

$$T_h + T_e = 0. \quad (5)$$

Siły zewnętrzne mogą pochodzić od zewnętrznych pól (elektrycznego, magnetycznego, bądź grawitacyjnego), ale również mogą być lokalnie wytwarzane przez same mikroorganizmy. W tej sytuacji bilans wewnętrznych sił napędowych i ich momentów oraz sił oporu hydrodynamicznego (proporcjonalnych

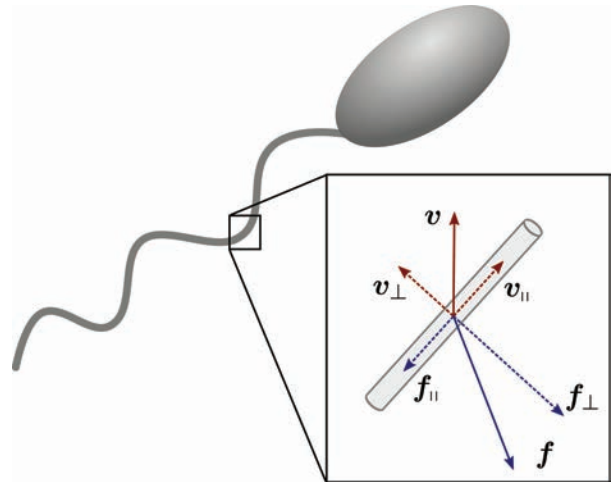
do prędkości) prowadzi do ustalenia prędkości ich pływania.

Wiele mikroorganizmów, takich jak bakterie czy plemniki, ma ciała o kształcie wydłużonym wzdłuż osi wyznaczającej kierunek ich ruchu. Mówiąc bardzo ogólnie, składają się one z pasywnej główki oraz jednego lub wielu cienkich włókien (wici), które wykonują ruch, na skutek którego organizm się porusza. Eukarioty (posiadające jądro komórkowe), takie jak plemniki czy algi, napędzane są przez aktywne deformacje ich wici w postaci fal biegnących, wytwarzane na całej ich długości. Organizmy prokariotyczne, na przykład bakterie, wyposażone są w pasywne włókna, które nie mogą aktywnie się wyginać, ale są wprowadzane w ruch obrotowy przez mortory molekularne umieszczone u ich podstawy na powierzchni komórki. Podobnie jak łożysko kulkowe, pozwalają one na obrót całego włókna w żądanym kierunku. Ponieważ na bakterię jako całość nie może działać wypadkowy moment siły, szybki obrót wici równoważony jest przez wolny obrót głowy bakterii w przeciwnym kierunku.

Niezależnie od molekularnego mechanizmu ruchu wici, pływanie mikroorganizmów jest możliwe dzięki anizotropii sił oporu hydrodynamicznego działających na wić. Poniżej wyjaśnimy intuicyjnie, na czym polega mechanizm napędowy oparty na siłach oporu. Rozważmy bakterię z pojedynczą wicią, jak na Rys. 2. Ze względu na ruch obrotowy silnika molekularnego u podstawy wici, porusza się ona względem płynu z prędkością $v(s)$, gdzie s jest lokalną współrzędną wzdłuż wici. Dla asymptotycznie cienkich włókien lokalna siła oporu hydrodynamicznego na jednostkę długości jest dana (lokalnie) w każdym punkcie wici przez liniową (oczywiście!) relację

$$\mathbf{f} = -\zeta_{\parallel}\mathbf{v}_{\parallel} - \zeta_{\perp}\mathbf{v}_{\perp}, \quad (6)$$

gdzie \mathbf{v}_{\parallel} i \mathbf{v}_{\perp} są składowymi prędkości, odpowiednio, równoległą i prostopadłą do wici w rozważanym punkcie; współczynniki ζ_{\parallel} i ζ_{\perp} określają siłę oporu (dla cienkich włókien $\zeta_{\perp}/\zeta_{\parallel} \approx 2$). Ze względu na lokalną różnicę pomiędzy siłą oporu działającą na wić w kierunku prostopadłym i równoległym do kierunku stycznej do jej osi, na skutek ruchu wici względem otaczającego płynu generowana jest siła, której niezrównoważona składowa w kierunku osi mikropływaka jest siłą napędową w bilansie (4). Siła ta jest proporcjonalna do anizotropii hydrodynamicznej wici, danej przez $(\zeta_{\parallel} - \zeta_{\perp})$ [6]. W każdej chwili czasu siła „napędowa” jest równoważona przez sumę sił oporu działających na wić i na główkę bakterii, zaś równowaga ta wyznacza całkowitą prędkość pływania organizmu U .



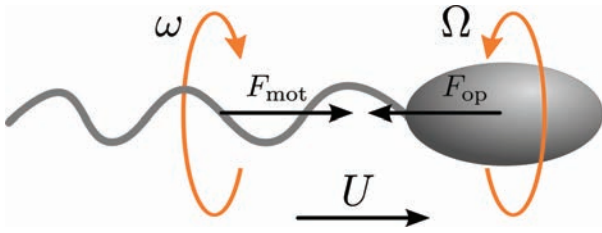
Rys. 2. Mechanizm napędowy oparty na anizotropii sił oporu hydrodynamicznego. Siła oporu działająca na cienkie włókno poruszające się z (lokalną) prędkością v względem płynu jest większa w kierunku prostopadłym do jego osi, niż w kierunku równoległym, a zatem wypadkowa siła oporu f ma składową w kierunku ruchu organizmu i prostopadłą do lokalnego kierunku prędkości (szczegóły oznaczeń w tekście)

Spróbujmy zatem skonstruować uproszczony model matematyczny bakterii, składającej się ze sferycznej główki oraz jednej spiralnej wici, podobnej do korkociągu. Pomińmy na razie fakt, że w rzeczywistości wici posiadają pewną elastyczność. Gdybyśmy rozważyli jedynie helisę (a właściwie jedynie jej ruch wzdłuż własnej osi), którą moglibyśmy obracać zadaną prędkością kątową ω i poruszać z prędkością v , oraz mogliśmy zmierzyć działające wówczas na nią siłę F i moment siły oporu hydrodynamicznego T , ze względu na liniowość praw mikrohydrodynamiki możemy powiązać je poprzez pewną symetryczną macierz

$$\begin{pmatrix} F \\ T \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} A & B \\ B & D \end{pmatrix} \begin{pmatrix} v \\ \omega \end{pmatrix}, \quad (7)$$

nazywaną macierzą oporu. Podobnie możemy wprowadzić macierz oporu dla główki bakterii. Ze względu na symetrię osiową główki, wyrazy sprzęgające ruch postępowy i obrotowy znikają ($B_0 = 0$) i ma ona strukturę diagonalną (dla kulistej główki o promieniu a mieliśmy $A_0 = 6\pi\mu a$ i $D_0 = 8\pi\mu a^3$). Główna obraca się z prędkością kątową Ω wyznaczoną przez warunek znikania całkowitego momentu siły (5). Zakładamy przy tym, że obecność główki nie zmienia sił oporu hydrodynamicznego działających na wić.

Chwilę uwagi musimy poświęcić konwencji wyboru kierunków na naszym rysunku. Załóżmy, że helikalna wić jest prawoskrętna, a zatem jej obrót z prędkością kątową $\omega > 0$ prowadzić będzie do ruchu w prawo z $U > 0$. Przy takim wyborze elementy macierzowe



Rys. 3. Bakteria porusza się z prędkością U w płynie w wyniku równowagi sił napędowych F_{mot} pochodzących od rotacji wici z prędkością kątową ω i sił oporu hydrodynamicznego F_{op} . Ze względu na warunek równowagi momentów sił, główka bakterii obraca się z prędkością kątową Ω przeciwnie do kierunku obrotu wici

będą ujemne: $B < 0$, podobnie jak kierunek obrotu główki bakterii $\Omega < 0$.

Siła napędowa pochodząca od obracającej się wici, F_{mot} , równoważy siłę oporu hydrodynamicznego F_{op} działającego na główkę

$$F_{\text{op}} = A_0 U. \quad (8)$$

Przy tym wyborze znaków, bilans sił i momentów sił przyjmuje postać

$$A_0 U = -AU - B\omega, \quad (9)$$

$$D_0 \Omega = -BU - D\omega, \quad (10)$$

skąd łatwo znajdujemy prędkość pływania jako

$$U = -\frac{B}{A + A_0} \omega. \quad (11)$$

A zatem bez sprzężenia ruchu translacyjnego i rotacyjnego wici ($B \neq 0$) pływanie jest niemożliwe. Prędkość jest wyznaczona przez sprzężenie ruchu translacyjnego i rotacyjnego wici i opór hydrodynamiczny główki (ponieważ typowo $A_0 \gg A$). Z warunku znikania momentów sił znaleźć możemy również prędkość kątową główki Ω . Zdefiniujemy jeszcze prędkość kątową bakteryjnego motoru, $\Omega_m = \omega - \Omega$, będącą względną prędkością wici wokół stacjonarnej z jej punktu widzenia komórki. Wówczas możemy jeszcze znaleźć związek

$$U = -\frac{BD_0}{(A_0 + A)(C_0 + C) - B^2} \Omega_m. \quad (12)$$

Prędkość pływania bakterii jest zatem proporcjonalna do prędkości kątowej „wirnika”, który wprawia w ruch wici. Opierając się na tych relacjach, można skonstruować wielkości charakteryzujące moc silnika i moc dysypowaną na pływanie by stwierdzić, że efektywność

zamiany pracy na energię ruchu jest bardzo niewielka, nie przekraczająca kilku procent [2].

W rzeczywistości nawet ruch bakterii jest znacznie bardziej złożony. Wici posiadają pewną elastyczność, a zatem niezupełnie podlegają ograniczeniom nakładanym na nie przez kinematyczną odwracalność przepływów. Ponadto wiele bakterii posiada kilka wici, które podczas pływania splatają w jedną wiązkę, zaś zmiana kierunku pływania polega na jej rozpleceniu w przypadkowy sposób (tzw. *run-and-tumble*) [6]. To zresztą tylko jeden z możliwych scenariuszy, do których dochodzą jeszcze zmiany kształtu ciała i tempa rotacji poszczególnych wici. Natura wyposaża bakterie i inne pływające mikroorganizmy w wielkie bogactwo technik poruszania się. Nie sposób nawet wspomnieć ich wszystkich w tak krótkim podsumowaniu, jednak ze względu na fundamentalne ograniczenia związane z lepkiem charakterem przepływu i niską liczbą Reynoldsa, proste modele dynamiczne pozwalają zrozumieć podstawowe reguły rządzące płynnym mikroświatem. Kiedy myślimy o pływaniu mikroskopijnych organizmów, analogie o basenie pełnym miodu mogą być niezwykle użytecznym narzędziem wizualizacji i pomóc zrozumieć obserwowane w ich ruchu zjawiska. Poza tym, w odróżnieniu od eksperymentów chemicznych, zabawy z miodem mogą okazać się nie tylko pożyteczne, ale i smaczne!

Podziękowanie. Autor dziękuje Marcosowi Velho-Rodriguesowi za udzielenie rysunków pływających mikroorganizmów

Literatura

- [1] E. M. Purcell, *Life at low Reynolds number*, Am. J. Phys. 45, 3 (1977).
- [2] E. M. Purcell, *The efficiency of propulsion by a rotating flagellum*, Proc. Natl. Acad. Sci. USA 94, 11307–11311 (1997).
- [3] M. G. Worster, *Dynamics of Marine Ice Sheets*, Procedia IUTAM 10, 263 (2014).
- [4] National Snow & Ice Data Center, <https://nsidc.org/glaciers/glaciermelt>
- [5] G. I. Taylor, *Low Reynolds numbers flows*, National Committee for Fluid Mechanics Films, <http://web.mit.edu/hml/ncfmf.html>
- [6] E. Lauga, *Bacterial hydrodynamics*, Annu. Rev. Fluid Mech. 48, 105 (2016).
- [7] E. Lauga, T. J. Powers, *The hydrodynamics of swimming microorganisms*, Rep. Prog. Phys. 72, 096601 (2009).
- [8] A. Myłyk, M. L. Ekiel-Jeżewska, *Odwracalność mikroprzepływów*, Postępy Fizyki 59, 238 (2008).