

Estrategias y quimiotaxis en la dinámica de los organismos autopropulsados

C.A. Condat



Universidad Nacional
de Córdoba



Olimpíadas bacterianas, 2012

Natación: 100 μm , estilo libre

1. *E. coli* chimaera
2. *E. coli*
3. *V. alginolyticus* (puller)
4. *V. alginolyticus* (pusher)
5. *P. aeruginosa*
6. *R. sphaeroides*
7. *R. rubrum*
8. *Y. enterocolitica*



Micropileta
olímpica de
Oxford

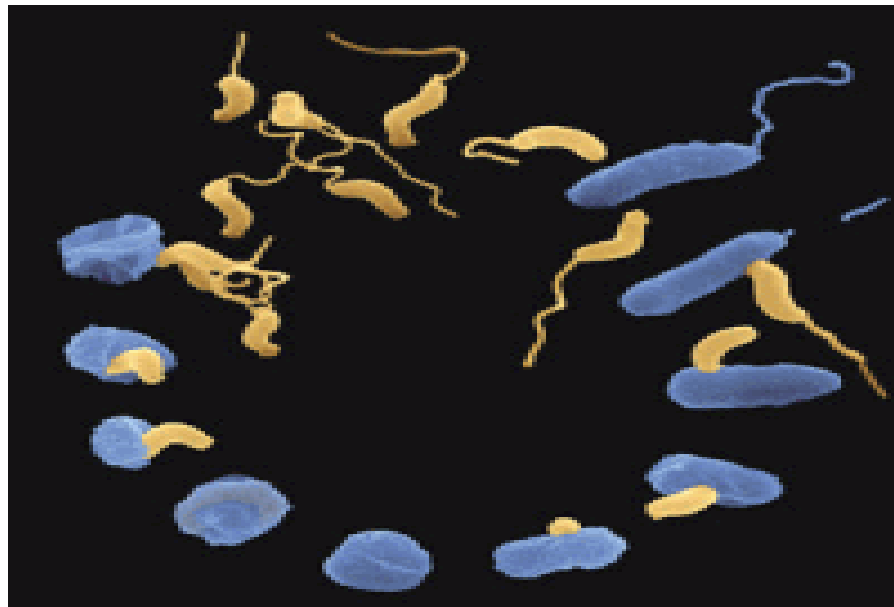
Restringida a
bacterias de
1 μm con
motores
flagelares.

Ganada por #6,
*Rhodobacter
sphaeroides*

Olimpíadas bacterianas, 2012

Competidor eliminado:

(por comerse a otros competidores)



Bdellovibrio bacteriovorus

Resumen

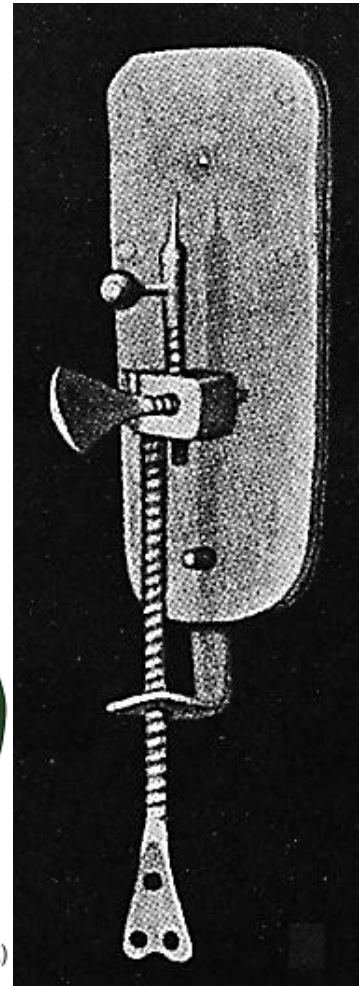
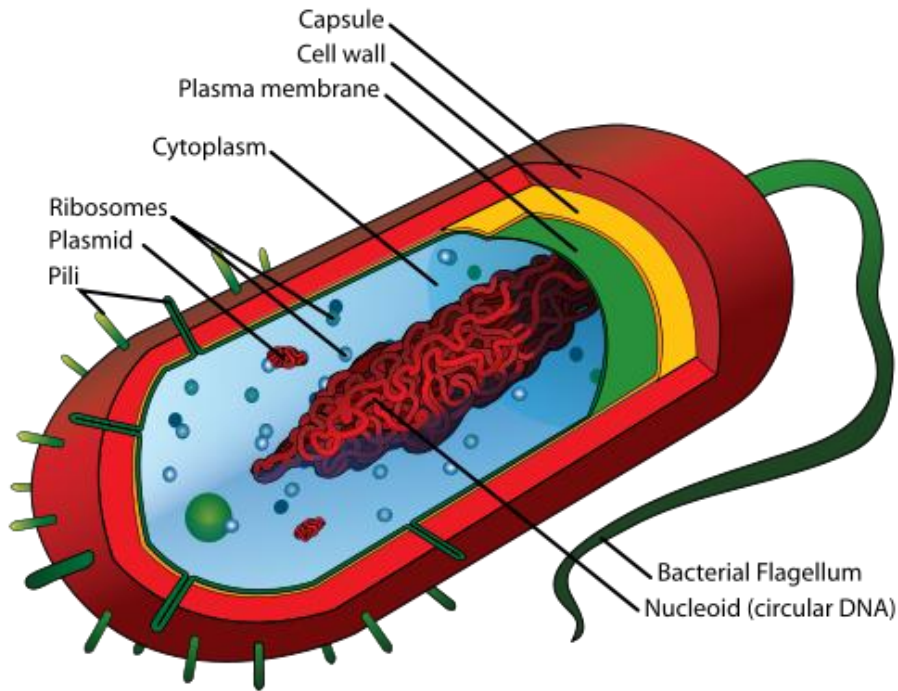
El proceso de quimiotaxis, la capacidad de moverse hacia los nutrientes o de alejarse de los compuestos nocivos, es un ejemplo importante de la adaptación de los seres vivos a su ambiente. La motilidad bacteriana ha evolucionado como consecuencia de la necesidad de búsqueda de recursos y la hace posible.

Se explicarán algunas de las estrategias desarrolladas por las bacterias para optimizar su actividad quimiotáctica, incorporándose algunos descubrimientos recientes respecto de estas estrategias y describiéndose experimentos que muestran la posibilidad de rectificar el movimiento de las bacterias y de otros microorganismos.

Se presentará también una descripción matemática simple del fenómeno de quimiotaxis y se discutirán algunos aspectos de la energética del movimiento de los microorganismos autopropulsados.

Descubrimiento de la bacteria

Las bacterias fueron primero observadas por A. van Leeuwenhoek in 1676.



“microscopio”

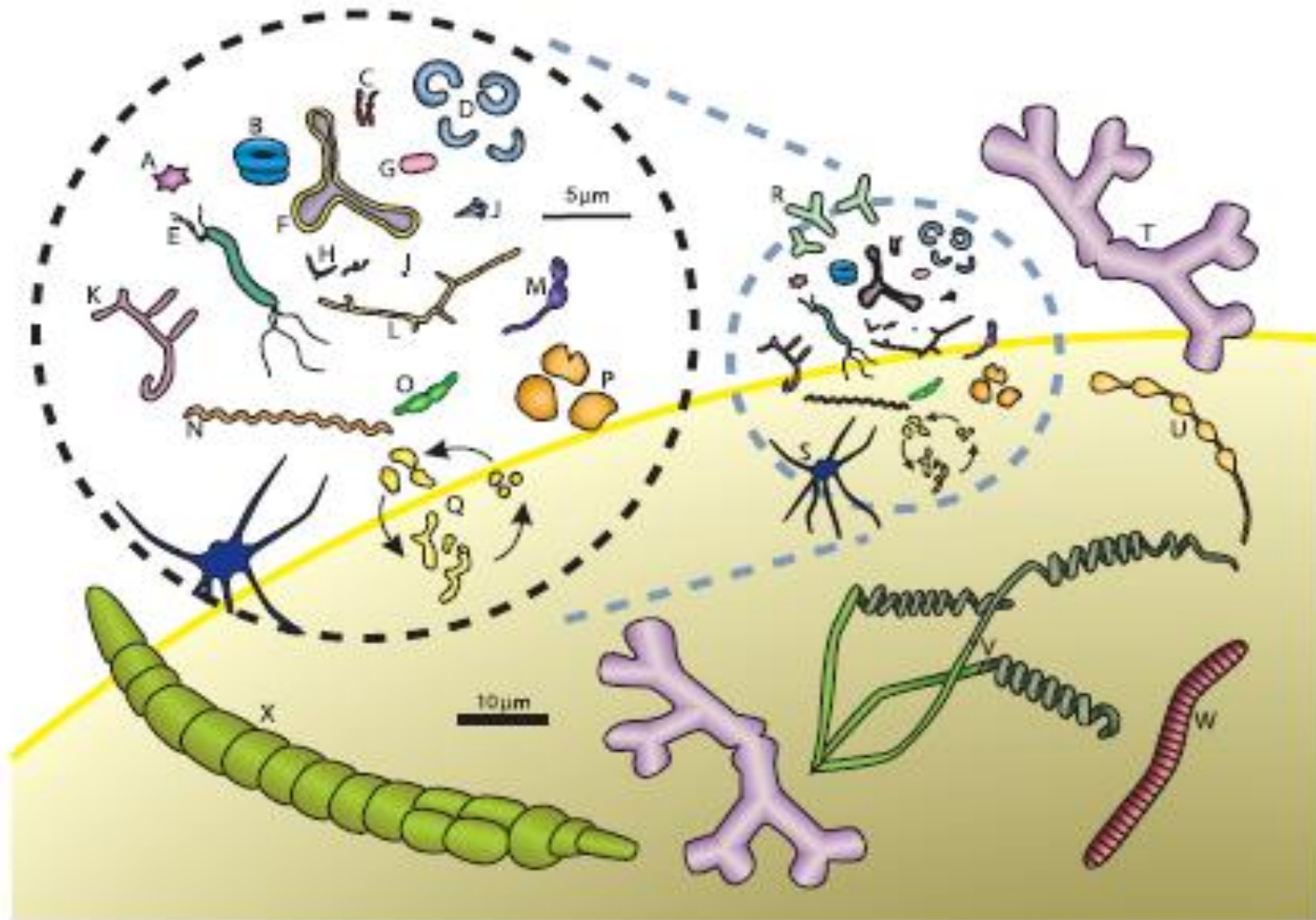
Leeuwenhoek

Descubrió, entre otras cosas, los **glóbulos rojos** y los **espermatozoides**.

Luego de su muerte en 1723, el pastor de la Nueva Iglesia en Delft escribió a la Royal Society:

. . . Antony van Leeuwenhoek considered that what is true in natural philosophy can be most fruitfully investigated by the experimental method, supported by the evidence of the senses; for which reason, by diligence and tireless labour he made with his own hand certain most excellent lenses, with the aid of which he discovered many secrets of Nature, now famous throughout the whole philosophical World.

Variaciones de forma



Tamaño bacteriano

En ambiente oligotróficos (como el mar) se favorece una reducción del tamaño, de manera de mejorar la relación superficie/volumen.

Sin embargo, hay un tamaño mínimo ($\sim 0,2\mu\text{m}$) para que la bacteria pueda tener todos los elementos que aseguren su reproducción.

Protuberancias y ramificaciones ayudan a aumentar la absorción cuando es controlada por difusión,

Como la información se transmite por difusión, un tamaño grande retarda la comunicación entre diversas partes de la bacteria.

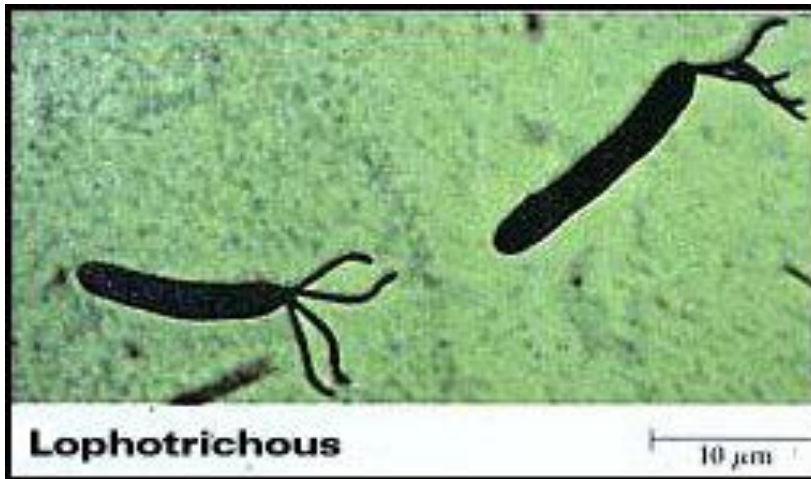
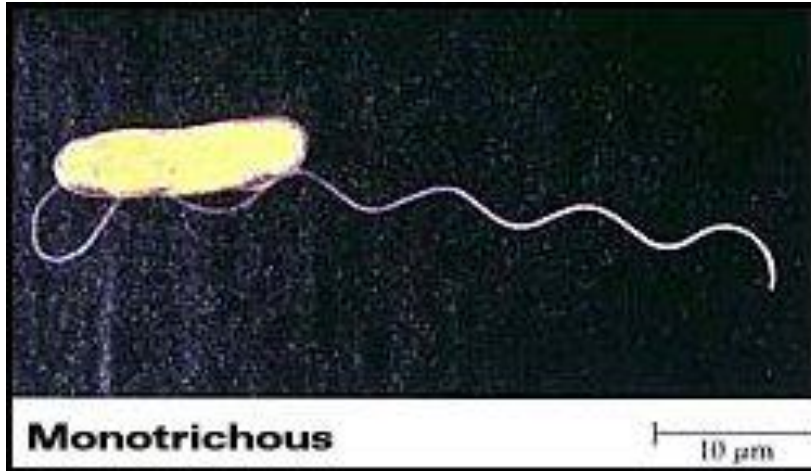
Bacteria más grande: *Thiomargarita namibiensis*: $a = 0,7$ mm.

Sin autopropulsion

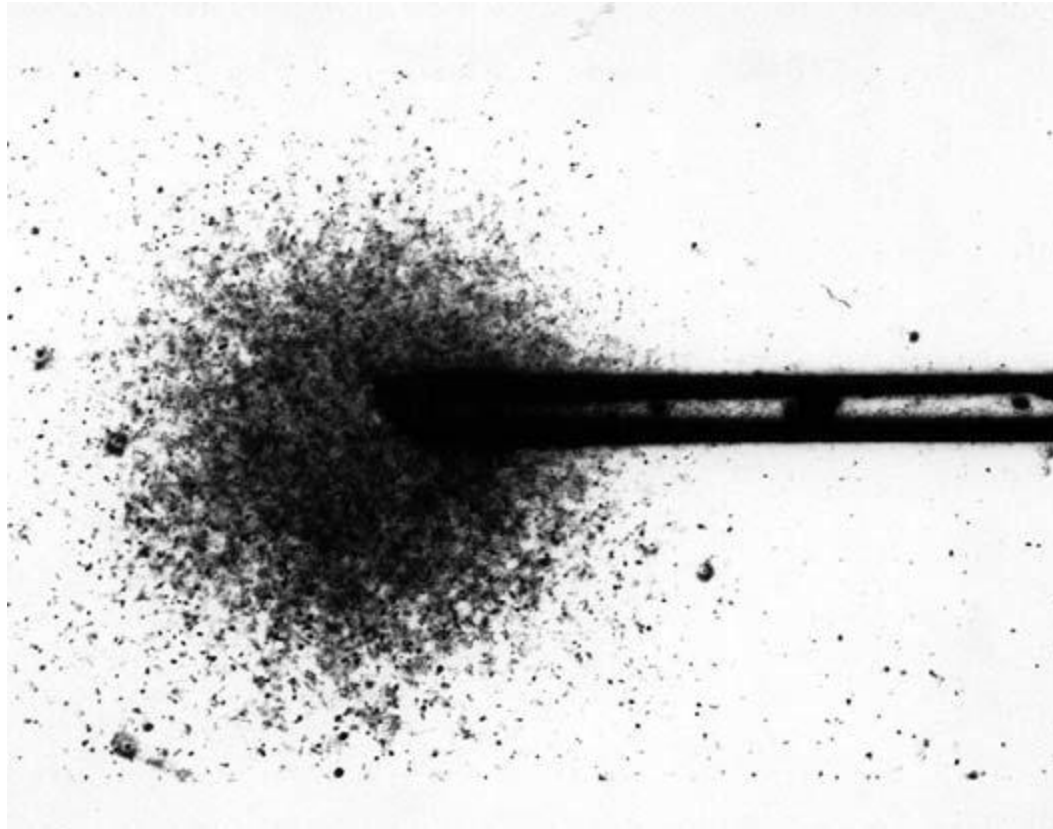


Staphylococcus aureus

Con autopropulsion

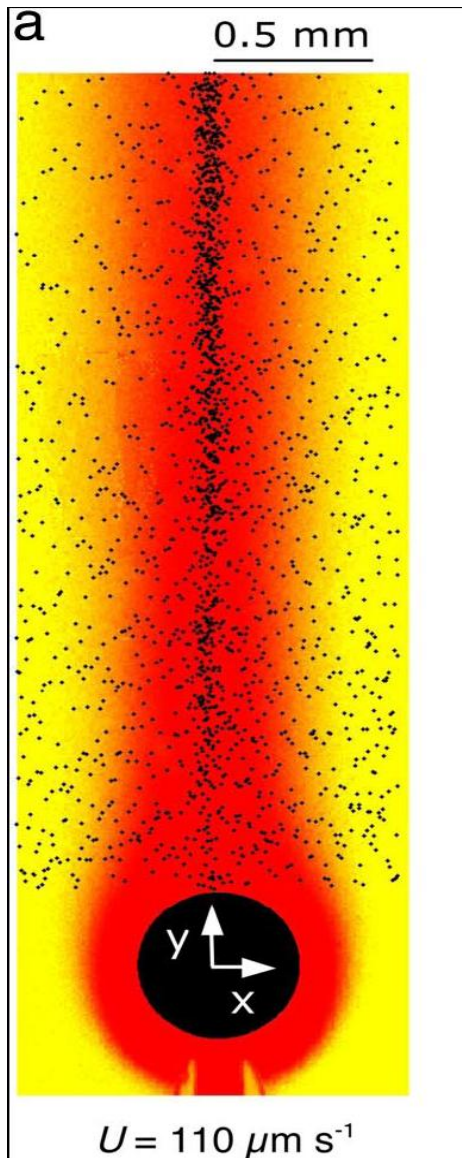


Quimiotaxis



Pfeffer, 1888.

Bacterias en el mar



Mar: rápida dispersión de nutrientes
requiere alta velocidad bacteriana

Experimento:

Una partícula de “nieve marina” cae con rapidez constante.

Deja atrás una pluma de nutrientes que atrae bacterias
(*pseudoalteromonas haloplanktis*)

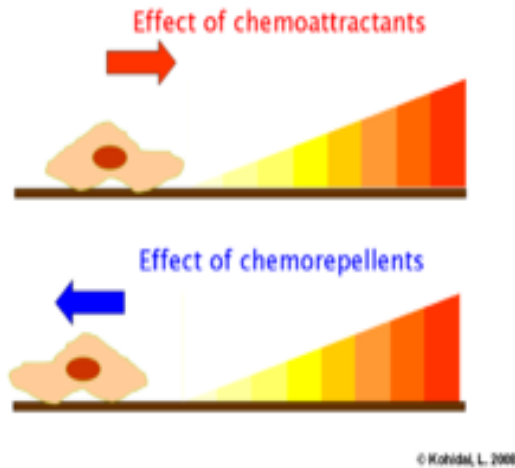
Stocker et al, PNAS 105, 4209 (2008)

Quimiotaxis

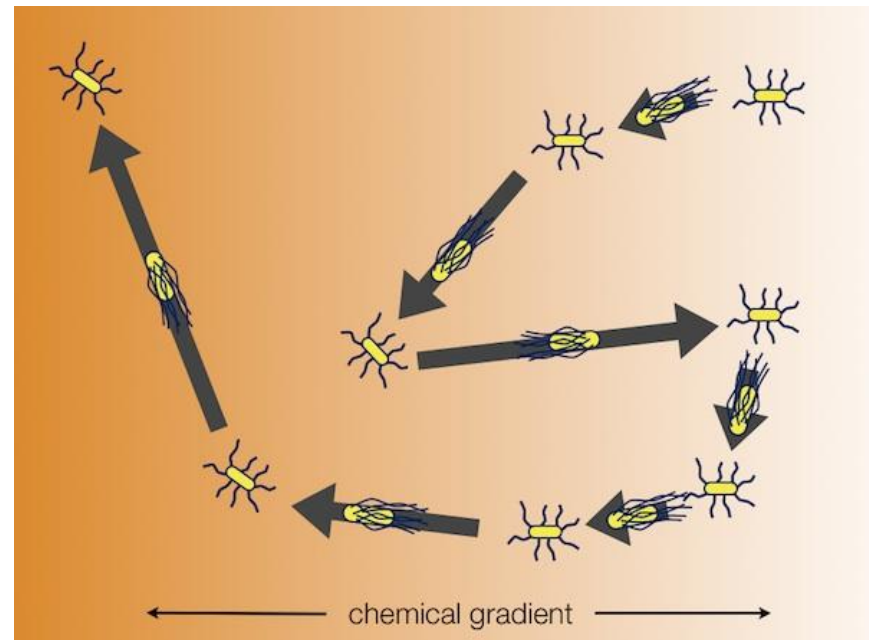


Competición
entre
morfortipos

Quimiotaxis



Caminata al azar sesgada en un gradiente químico.



Estrategia bacteriana # 1

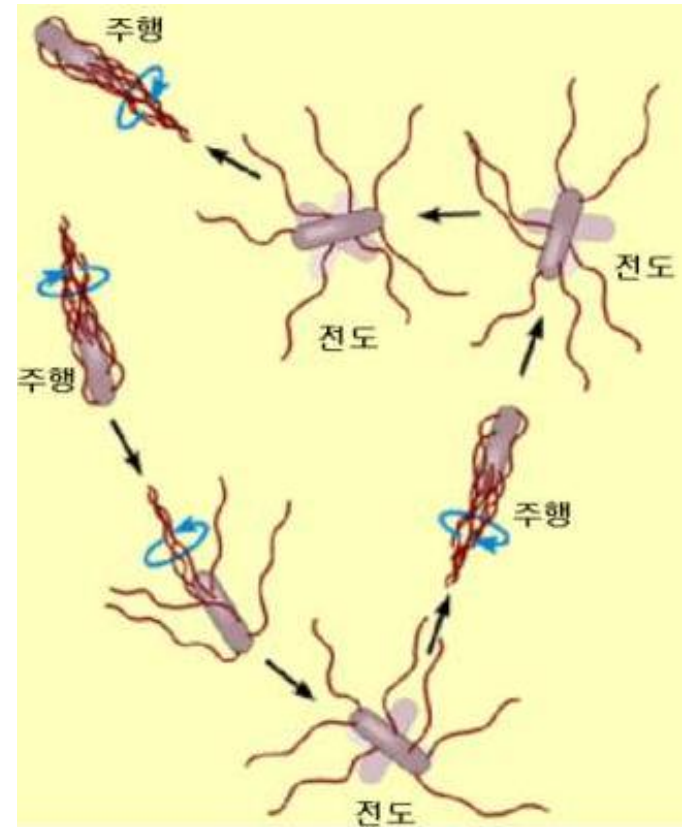
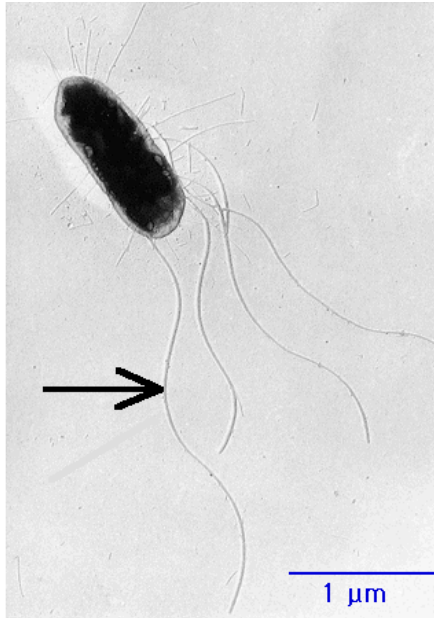


Cuando los flagelos rotan en el sentido contrario a las agujas del reloj el organismo “nada”: **corrida**.

Cuando la rotación cambia abruptamente y los flagelos giran en el sentido de las agujas del reloj la bacteria “da un **tumbo**” en el lugar y luego comienza a nadar en una nueva dirección aleatoria.

Bacterias entéricas: *corridas y tumbos*

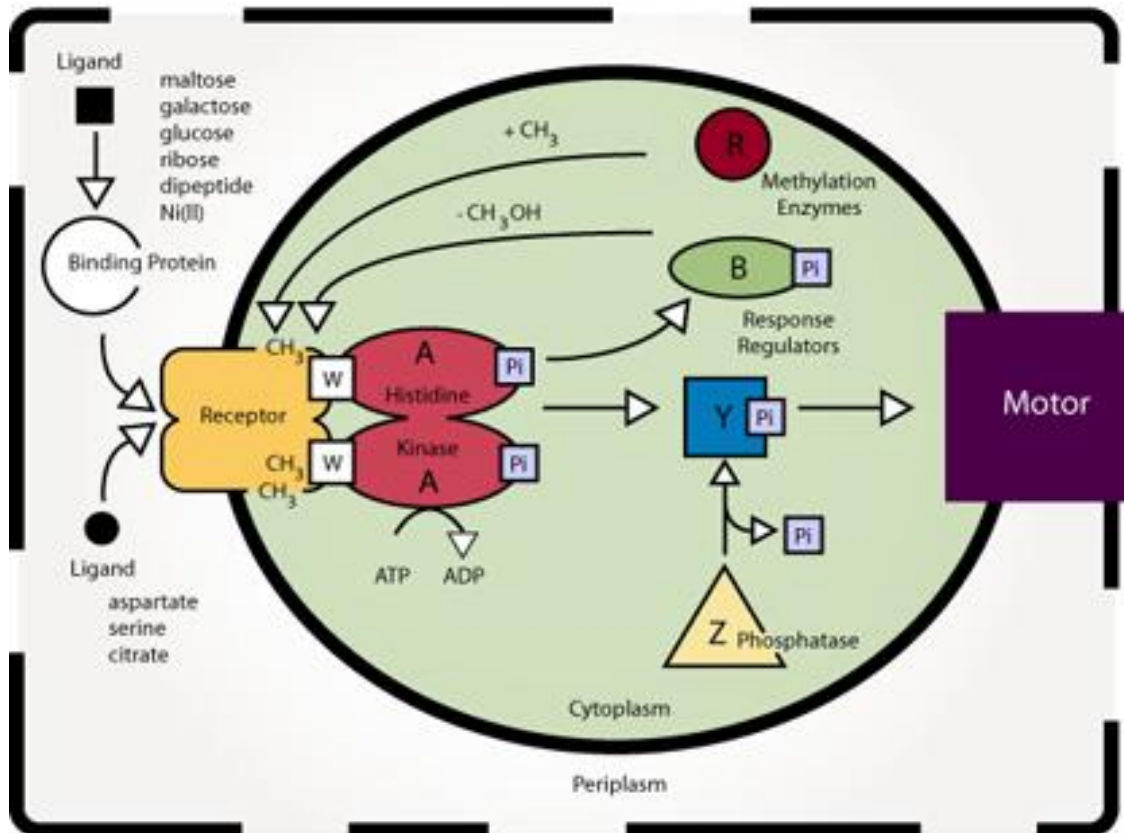
Estrategia bacteriana # 1



E. coli: un prototipo útil, pero que ha sesgado el estudio de bacterias. Considere bacterias con un solo flagelo, o que viven en regiones oligotróficas.

Sendero quimiotáctico

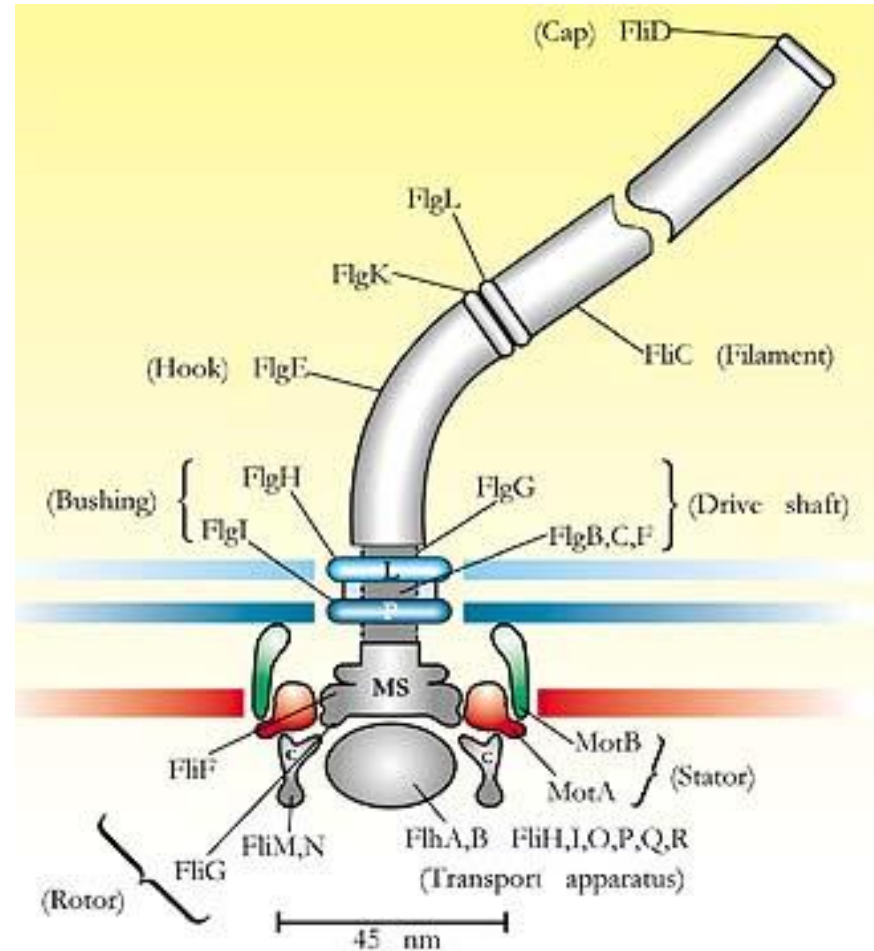
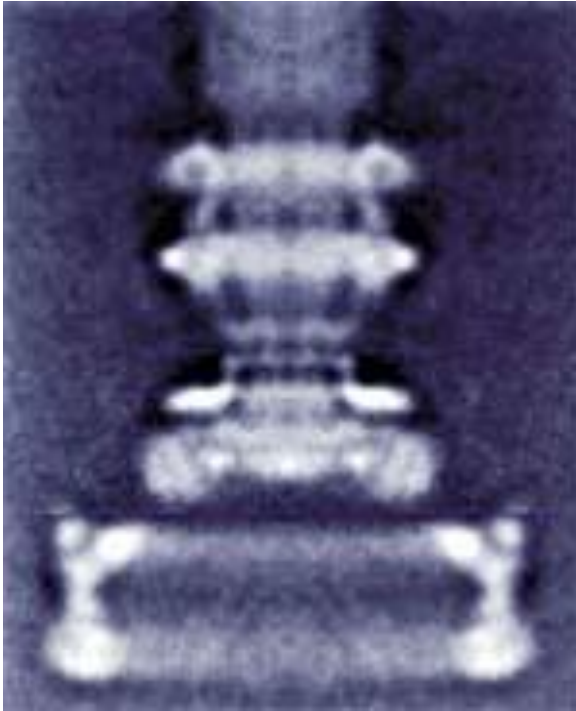
Chemotactic Pathway in E. coli.



Proteínas
señaladoras
transmiten señales
desde receptores
moleculares
ubicados
en la superficie
a los motores.

Nanomotor molecular

El motor impelido por protones



Nanomotor molecular

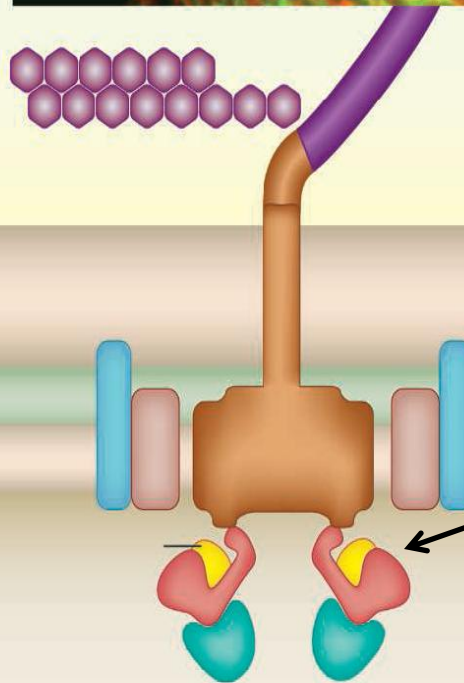
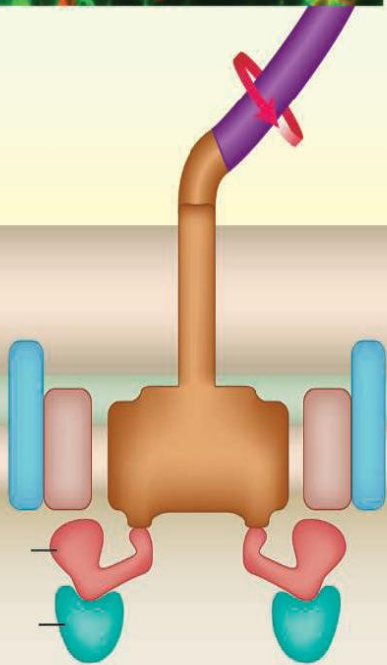
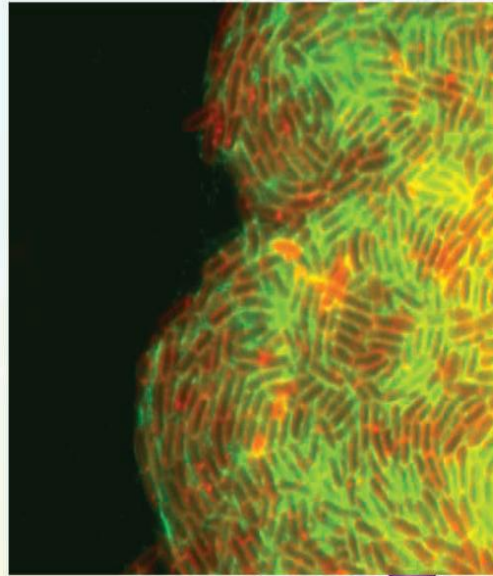
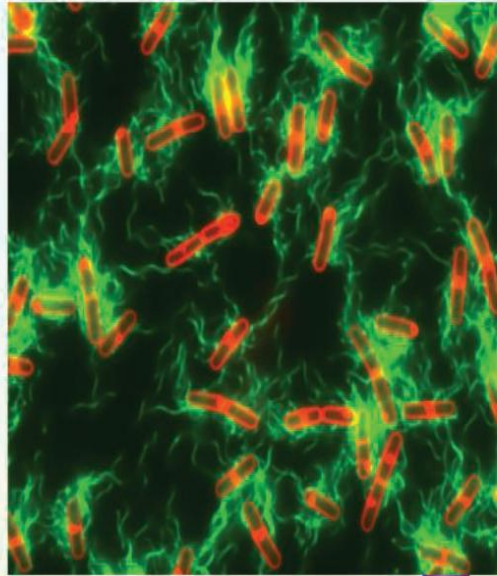
Funcionamiento del motor

1. El protón, que viene del exterior, se pega a una proteína en el estator (probablemente MotB).
2. El estator sufre una transición conformacional. Esta transición es la que limita la velocidad de rotación.
3. La deformación del estator genera la rotación del rotor.
4. El canal iónico a través del estator es regulado por el movimiento del rotor.

Las bacterias marinas usan iones de sodio en lugar de protones.

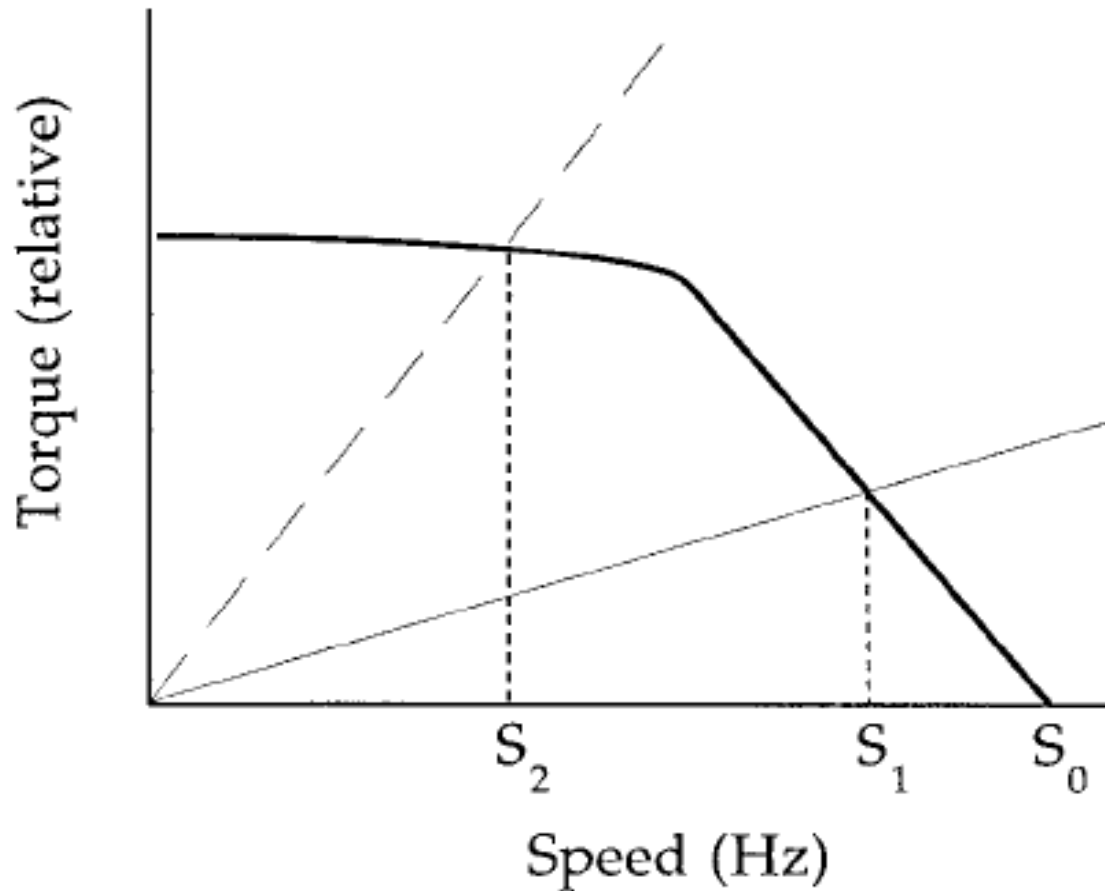
Bacillus subtilis

Blair et al.
Science **320**,
1636 (2008)



Nanoembrague:
se usa para
“estacionar”.

Torque medido, *E. coli*



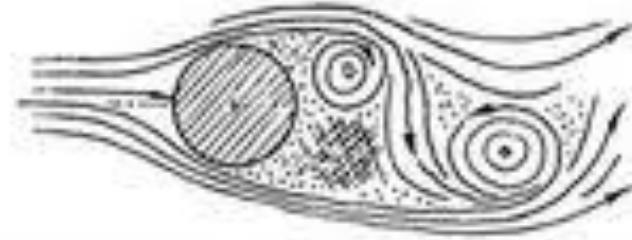
El torque τ es independiente de la velocidad angular de rotación flagelar ω , hasta llegar a la “rodilla”, donde comienza a decaer linealmente.

Chen and Berg, Biophys. J. 78, 1036 (2000)

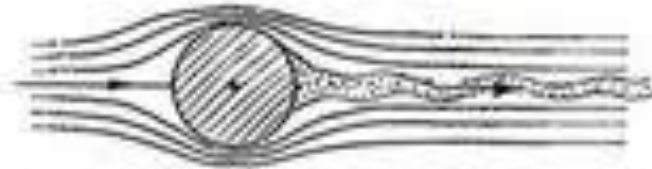
Relación bacteria-medio



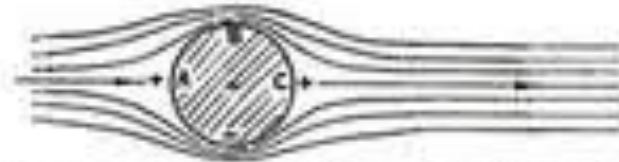
Osborne Reynolds estudió la transición entre flujo laminar y turbulento



(C) CYLINDER BETWEEN $Re_d = 10^4$ AND 10^5 ; VORTEX STREET WITH $C_{D_s} = 1.2$.

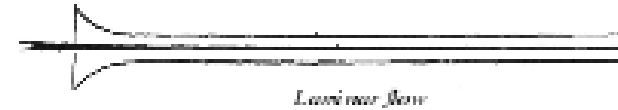
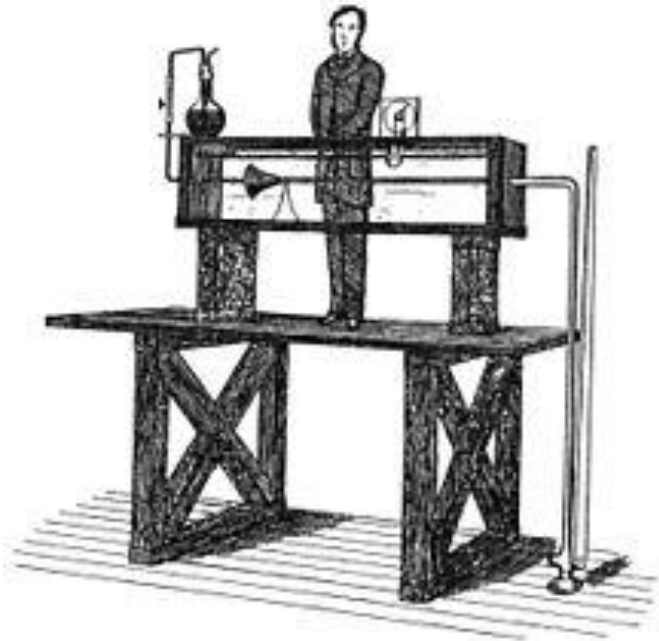


(X) CYLINDER ABOVE CRITICAL REYNOLDS NUMBER WITH $C_{D_s} = 0.3$.



(A) FLOW PATTERNS OF CIRCULAR CYLINDER IN NON-VISCIOUS FLOW; SO DRAG.

Número de Reynolds



$$R = \frac{\rho v L}{\eta}$$

Flujo alrededor de una esfera es estrictamente laminar si $R < 0,1$ – bacterias, $R \approx 10^{-4}$

Ley de Stokes

La fuerza friccional (de arrastre) ejercida por un fluido viscoso sobre una esfera de radio a moviéndose con v es (Stokes, 1851):

$$F_d = 6\pi\eta av$$

(Si R es lo suficientemente bajo)

Nota: la fuerza propulsiva no tiene porqué tener la misma dependencia con la velocidad. Solo debe equilibrar a F_d a la velocidad de translación estacionaria.

Una bacteria se detiene

Si el motor bacteriano se detiene repentinamente, el movimiento subsiguiente de la bacteria está descrito por:

$$m \frac{dv}{dt} = -6\pi\eta a v$$

con $m = (4/3)\pi a^3 \rho_e$. Si $\tau = m/6\pi\eta a$,

$$\frac{dv}{v} = -\frac{6\pi\eta a}{m} dt = -\frac{t}{\tau} dt$$

Entonces,

$$v(t) = v(0)e^{-t/\tau}$$

Una bacteria se detiene

Distancia de detención:

$$d = \int_0^{\infty} v(t) dt = v(0)\tau$$

$$\begin{aligned} a &= 10^{-4} \text{ cm}; & \rho_e &= 1 \text{ g/cm}^3; \\ \eta &= 10^{-2} \text{ g/(cm.s)}; & v(0) &= 2 \times 10^{-3} \text{ cm/s} \end{aligned}$$

$$\tau = 2 \times 10^{-7} \text{ s}; \quad d = 4 \times 10^{-10} \text{ cm}$$

(La bacteria no se detiene completamente, sino que sigue sujeta al movimiento Browniano).

La alimentación de la bacteria

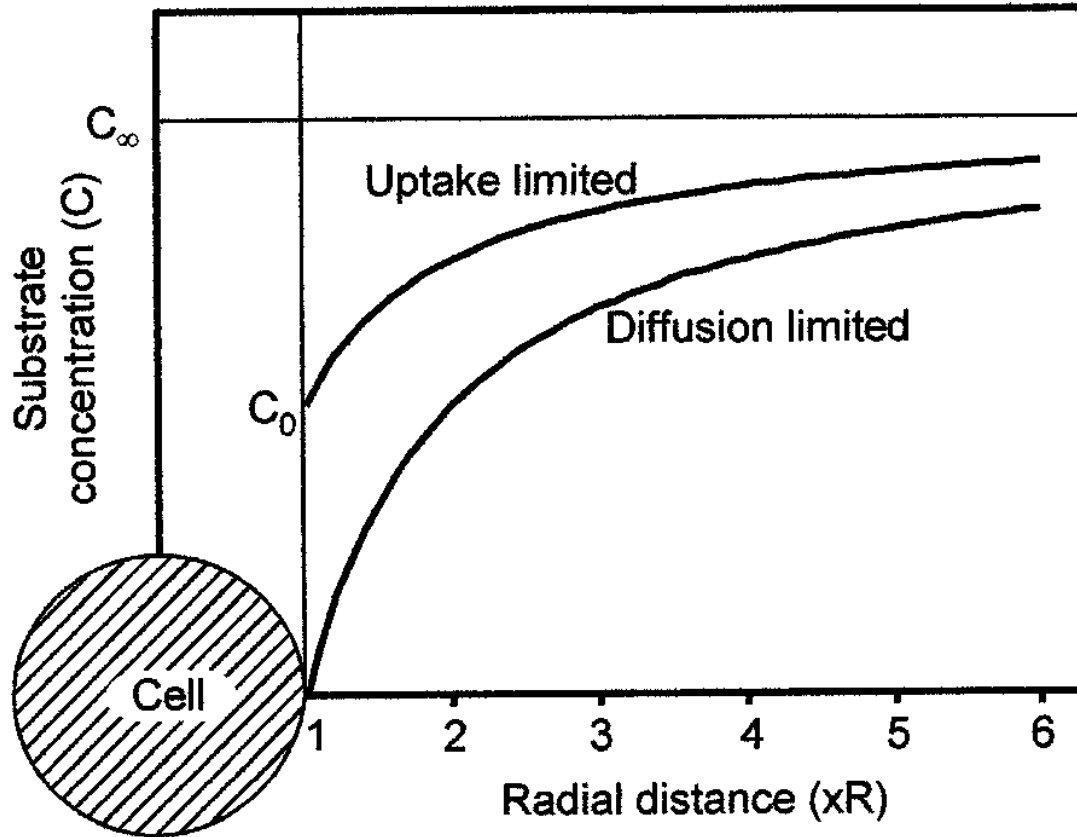
El transporte molecular hacia las bacterias ocurre mayormente por difusión.

Para bacterias entéricas, el transporte estará limitado por la absorción (debido a la abundancia de recursos), mientras que en el caso de bacterias marinas estará típicamente limitado por la difusión.

Si a es el radio de la esfera, C_0 es la concentración en la superficie y C_∞ la concentración lejos, en estado estacionario, la concentración depende de la distancia r al centro de la esfera como,

$$C(r) = (C_0 - C_\infty) \frac{a}{r} + C_\infty \quad (r > a)$$

La alimentación de la bacteria



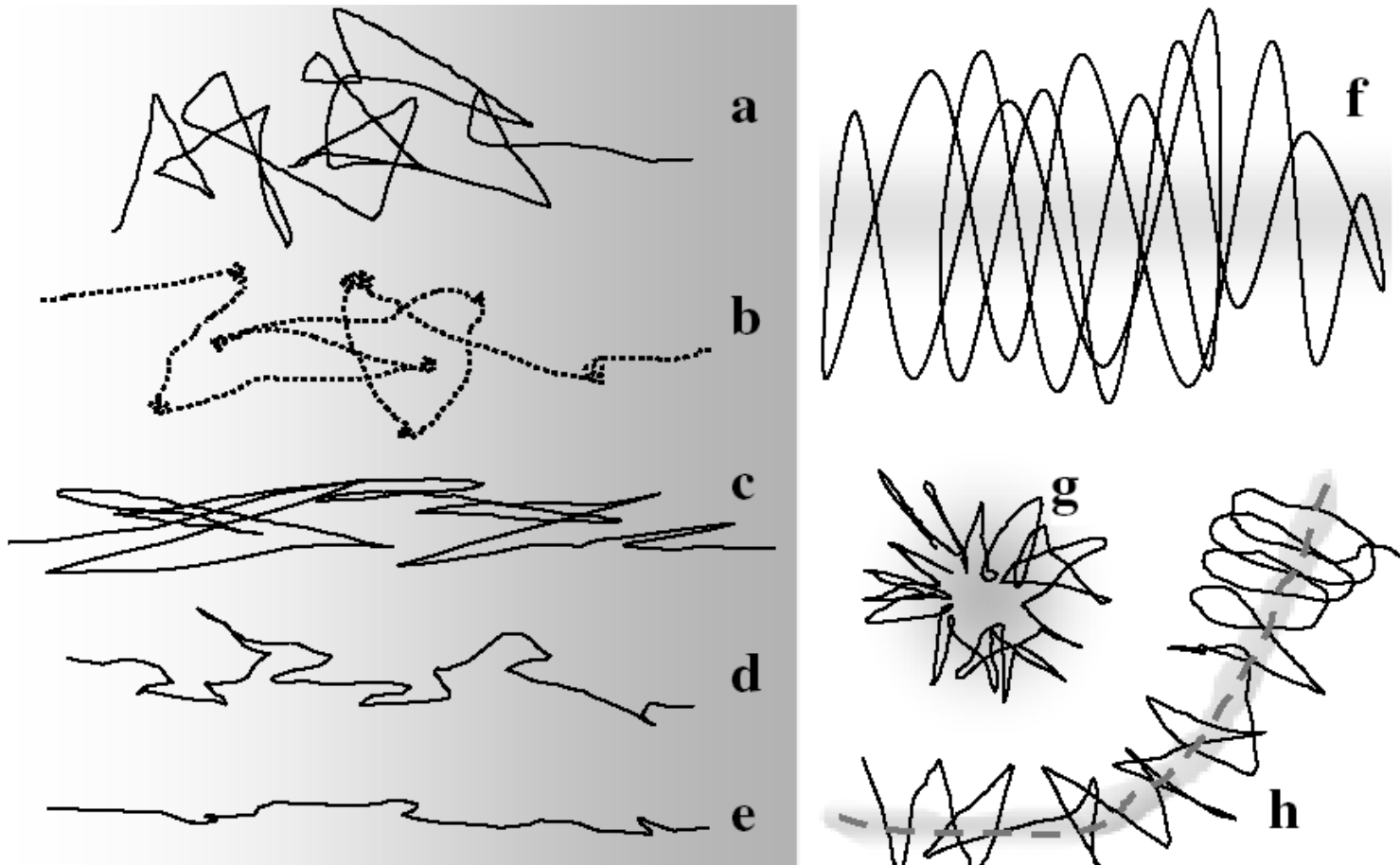
$$C(r) = (C_0 - C_\infty) \frac{a}{r} + C_\infty$$

El flujo difusivo total a la célula es

$$J(a) = 4\pi D a (C_\infty - C_0)$$

D : coeficiente de difusión

Estrategia bacteriana #2



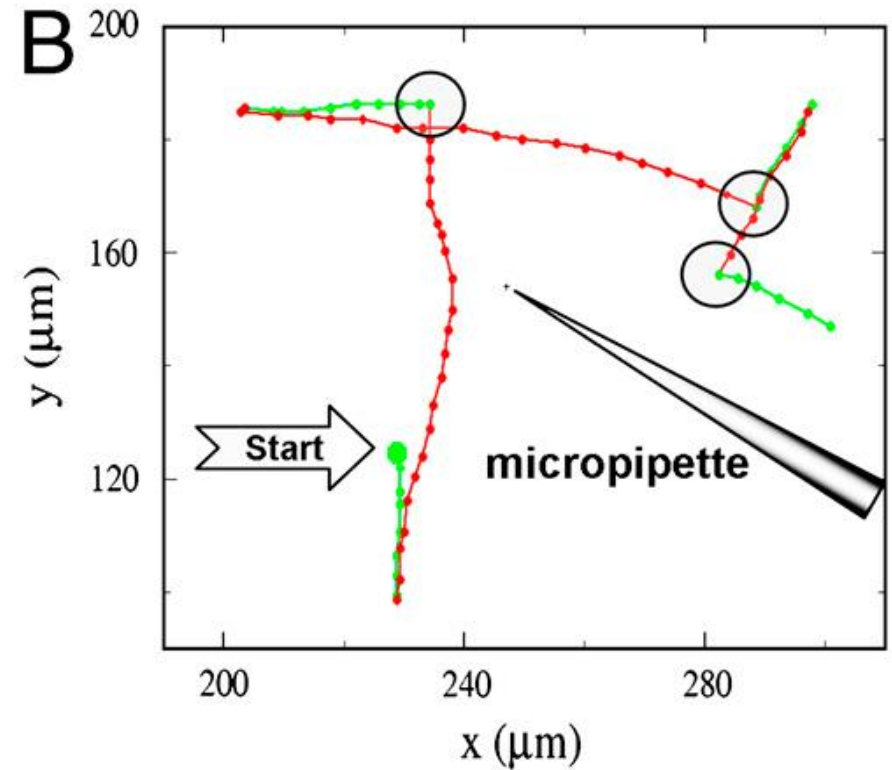
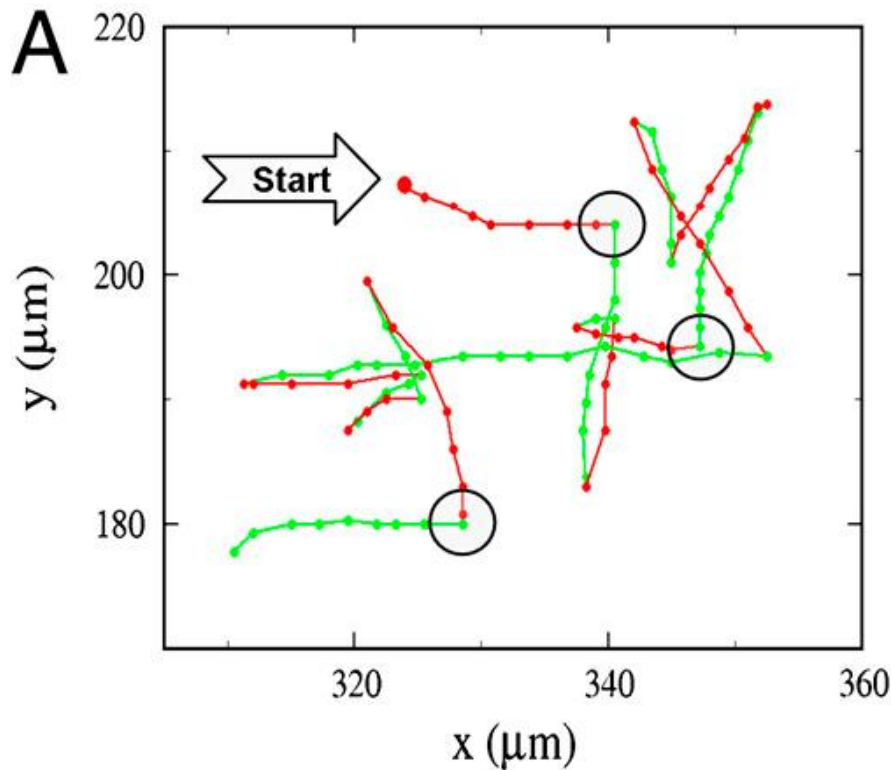
Estrategias de acuerdo a Mitchell (2005) .

Gris: concentración de atractor **(c) y (d): corrida y reversa**

Estrategia bacteriana #2b

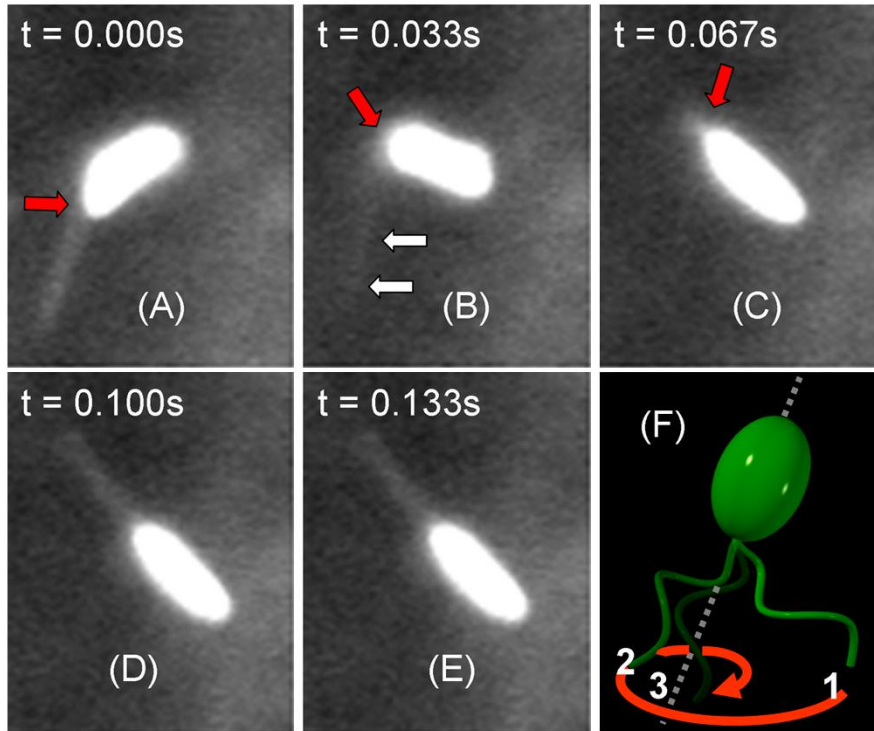
Bacteria marina (*vibrio alginolyticus*): el coletazo (“flick”)

Xie et al, PNAS 2011



Rojo: hacia atrás; verde: hacia adelante

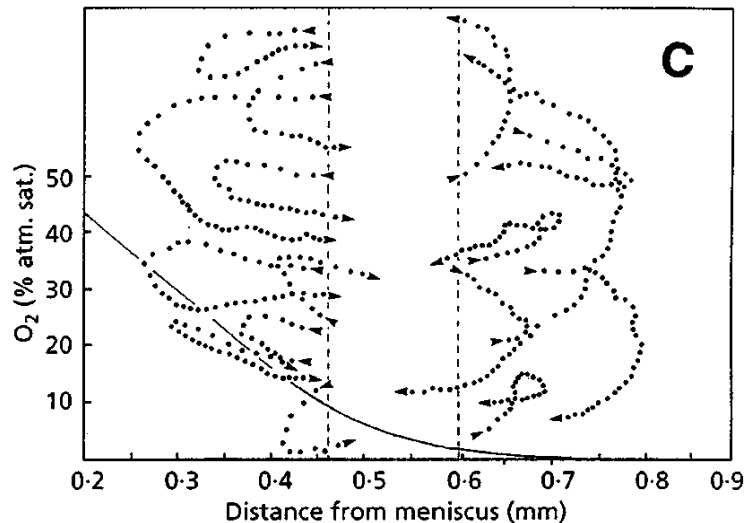
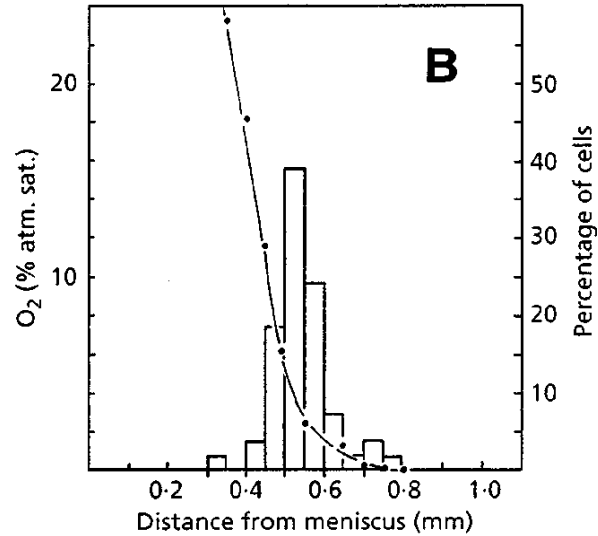
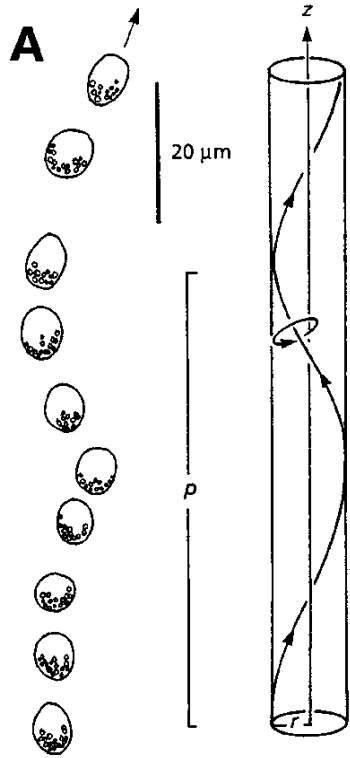
Estrategia bacteriana #2b



En un paso de la corrida y el tumbos, la bacteria se desplaza $L = vt_c$.
En un paso en la estrategia del coletazo (= paso adelante + paso atrás), se desplaza $L = v|t_f - t_b|$.
Esto le permite, regulando t_f y t_b , moverse un tramo mayor si está siguiendo una huella quimiotáctica o un tramo menor si quiere localizarse.

Estrategia bacteriana #3

T. Fenchel, 1994



Motilidad y quimiotaxis de Thiovulum Majus.

La bacteria prefiere estar en concentraciones específicas de oxígeno.

Si entra en regiones superóptimas o infraóptimas vuelve haciendo una U.

Se puede mover a 500 $\mu\text{m/s}$.

La concentración de O_2 (ordenada) es óptima en la banda central.

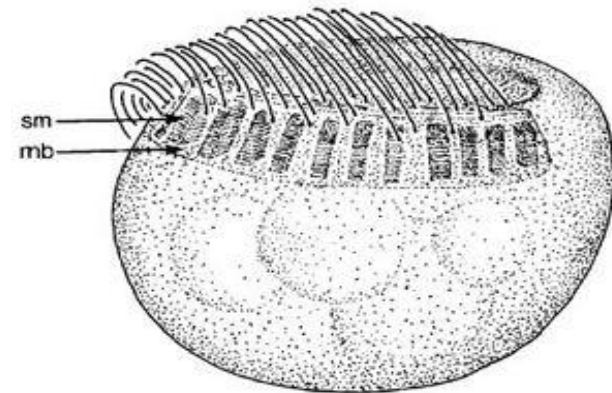
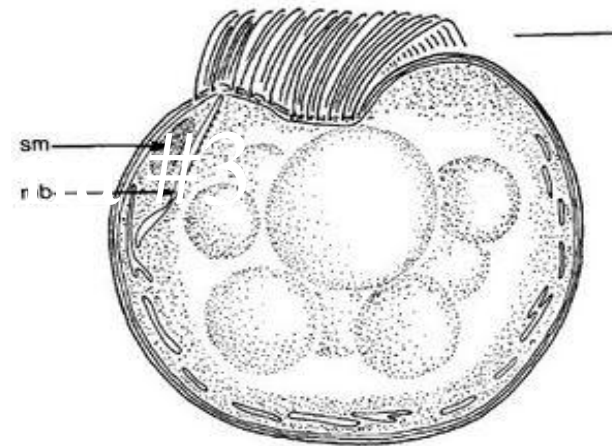
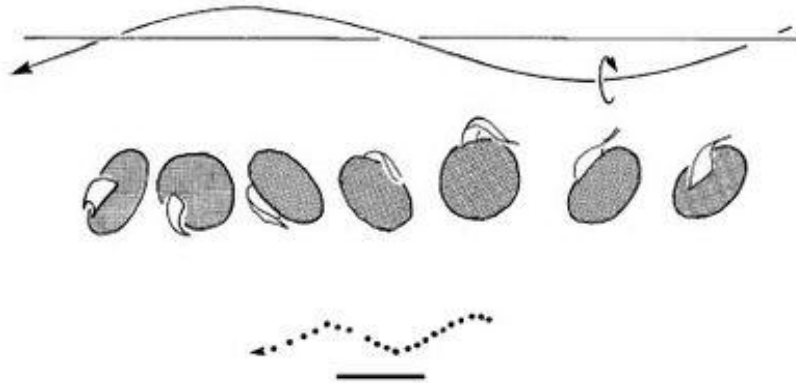
La bacteria más rápida

Ovobacter propellens ($a = 4 \mu\text{m}$)

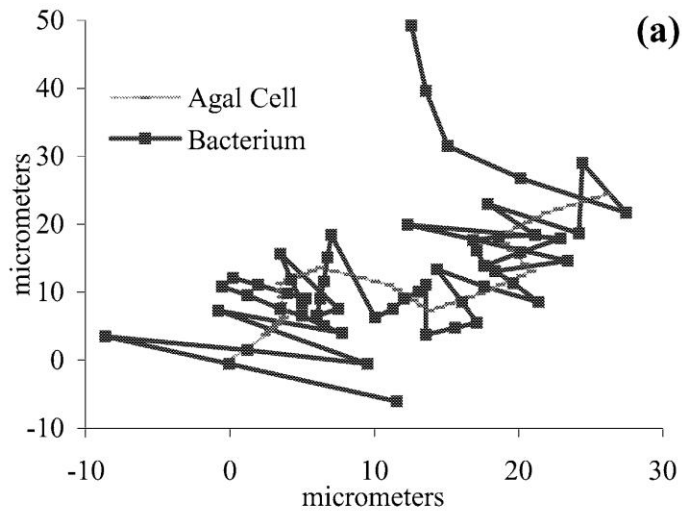
viaja hasta a 1 mm/s.

(Fenchel y Thar, 2004)

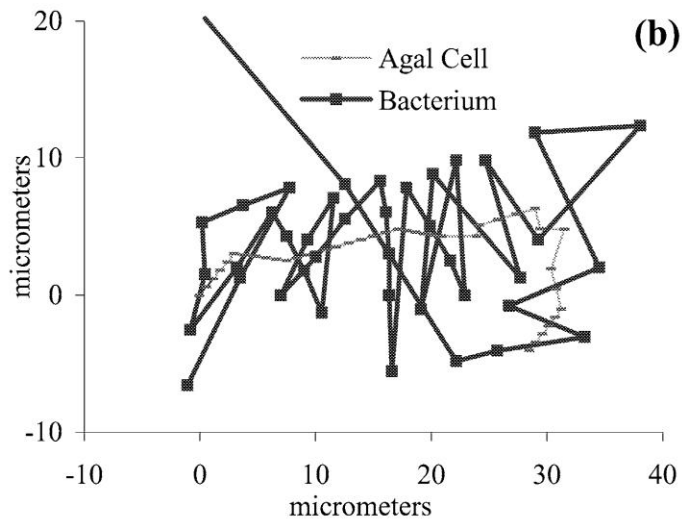
Tiene 400 flagelos.



Estrategia bacteriana #4

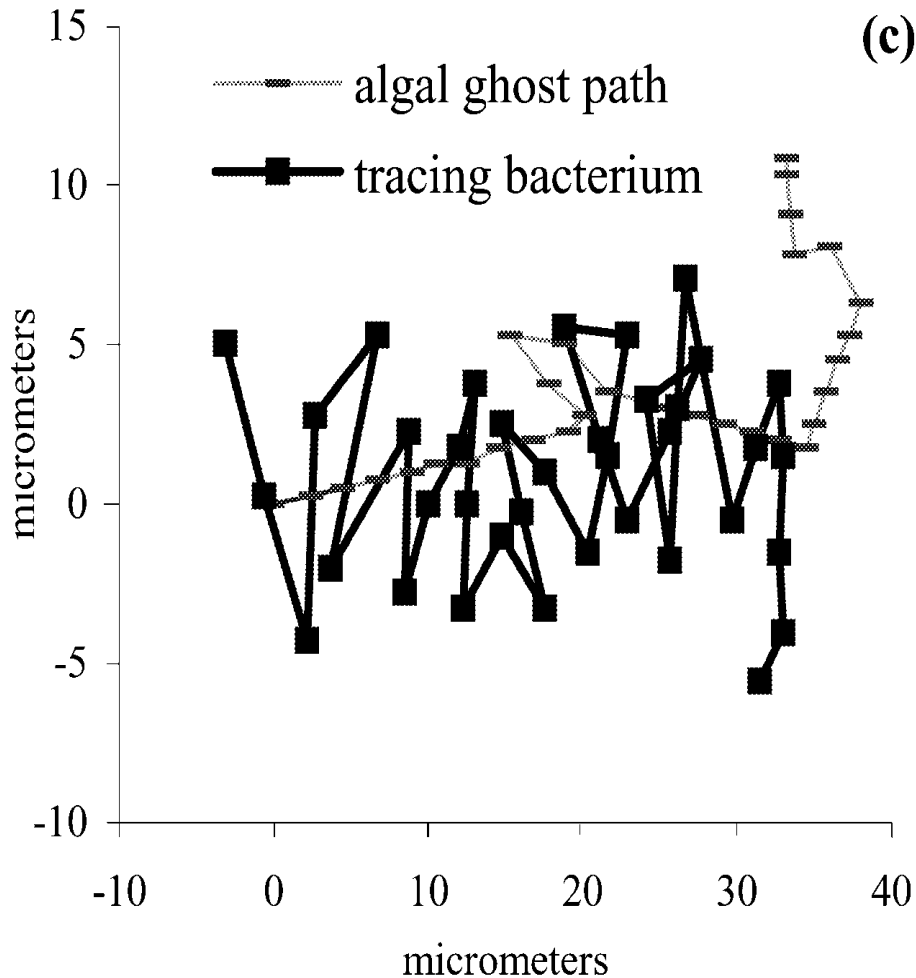


Pseudomonas haloplanktis
persiguiendo a un alga



Barbara and Mitchell, 2003

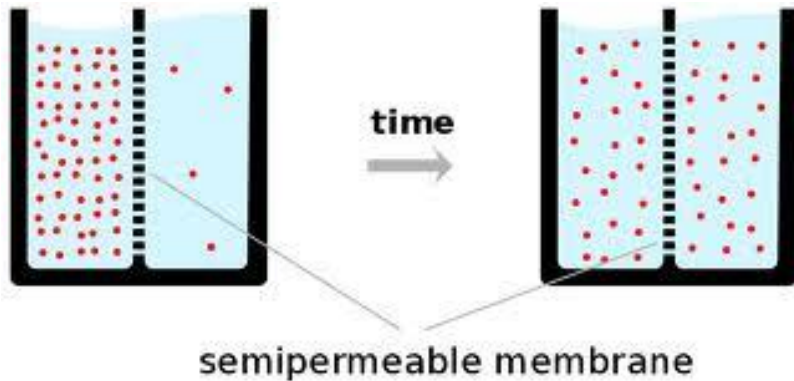
Estrategia bacteriana #4



...o a su fantasma

Locsei y Pedley (2009) usan simulaciones para argumentar que puede ser un efecto hidrodinámico pasivo.

Movimiento biológico



En muchas circunstancias hay que describir movimientos que tienen elementos aleatorios, los que pueden ser de naturaleza térmica o generados por procesos biológicos.

Los físicos solemos trabajar con el movimiento molecular; los biólogos pueden considerar el movimiento aleatorio de elementos biológicos:

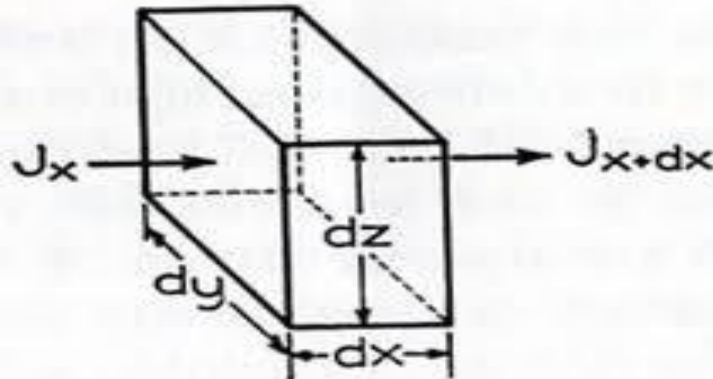
Son “problemas de difusión”.

Conservación de la materia

Consideremos *flujo unidimensional*.

Ecuación de balance:

$$\begin{aligned} \# \text{ de partículas en } V \text{ a } (t+dt) &= \# \text{ de partículas en } V \text{ a } (t) + \\ &+ [\text{partículas que entran a } V \text{ en } dt] - [\text{partículas que salen de } V \text{ en } dt] \\ &+ [\text{partículas creadas en } V \text{ en } dt] - [\text{partículas aniquiladas en } V \text{ en } dt]. \end{aligned}$$



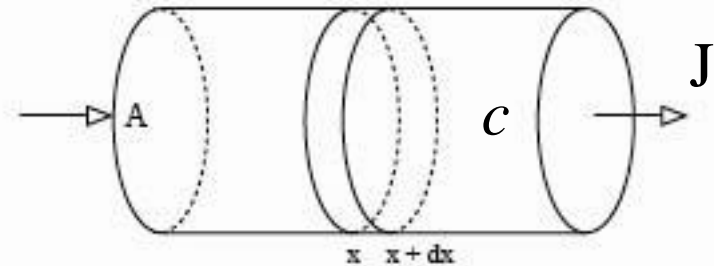
Conservación de la materia

$\mathbf{J(x,t)}$: *flujo* [número neto que cruza A por u.t. y u.a].

$\mathbf{c(x,t)}$: *concentración* [número de partículas por u.v. en (x,t)].

$\mathbf{f(x,t)}$: *densidad de fuentes* [número neto creado en (x,t)].

$$c(x,t+dt)Adx = c(x,t)Adx + J(x,t)Adt - J(x+dx,t)Adt \\ + f(x,t)Adxdt$$



Divido por Adxdt,

$$[c(x,t+dt) - c(x,t)]/dt = -[J(x+dx,t) - J(x,t)]/dx + f(x,t)$$

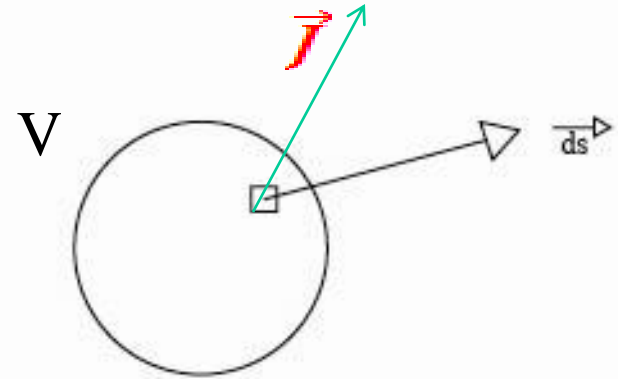
$$\frac{\partial c}{\partial t} = - \frac{\partial J}{\partial x} + f$$

Ecuación de conservación

Conservación de la materia

En más de una dimensión:

$$\begin{aligned} \int c(\vec{x}, t + dt) dV \\ &= \int c(\vec{x}, t) dV \\ &\quad - \oint \vec{J}(\vec{x}, t) \cdot \vec{dS} dt + \int f(\vec{x}, t) dV dt \end{aligned}$$



\vec{dS} es un vector normal a la superficie cerrada S , que apunta hacia afuera. S encierra al volumen V .

$\vec{J} \cdot \vec{dS} = J dS \cos \theta$ es la corriente que atraviesa dS .

Conservación de la materia

Usando el teorema de Gauss, $\oint \vec{j} \cdot \vec{dS} = \int \nabla \cdot \vec{j} dV$

$$\int \left[\frac{\partial c}{\partial t} + \nabla \cdot \vec{j} - f \right] dV = 0$$

Como V es arbitrario,

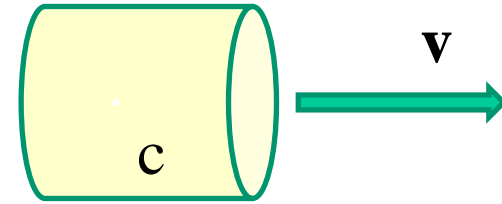
$$\frac{\partial c}{\partial t} + \nabla \cdot \vec{j} - f = 0$$

Ecuación de conservación

$$\nabla \cdot \vec{j} = \frac{\partial j_x}{\partial x} + \frac{\partial j_y}{\partial y} + \frac{\partial j_z}{\partial z} \quad (\text{divergencia})$$

El Flujo

Flujo advectivo: $\vec{J}_{adv} = c\vec{v}$

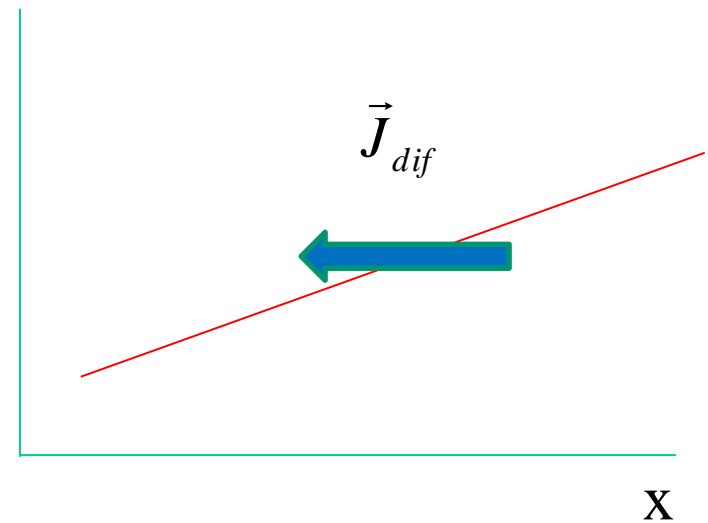


Flujo difusivo: $\vec{J}_{dif} = -D\nabla c$

(Ley de Fick)

D: coeficiente de
difusión

\vec{J}_{dif} $c(x)$



$$\nabla c = \frac{\partial c}{\partial x} \vec{i} + \frac{\partial c}{\partial y} \vec{j} + \frac{\partial c}{\partial z} \vec{k}$$

gradiente: indica la dirección
de máxima variación de c

Ecuación de difusión

Reemplazando el flujo en la ecuación de conservación, obtenemos

$$\frac{\partial c}{\partial t} = -\vec{v} \cdot \nabla c + D \nabla^2 c + f$$

Si hay conservación de partículas ($f = 0$)

y no hay advección ($\mathbf{v} = 0$),

tenemos la “ecuación de difusión”:

$$\frac{\partial c}{\partial t} = D \nabla^2 c$$

Ecuación de difusión, $d = 1$

$$\frac{\partial c}{\partial t} = D \frac{\partial^2 c}{\partial x^2}$$

Condición inicial: $c(x,0) = c_0(x)$

Condiciones de contorno: $c(x_1,t) = c_1(t)$, en $x = x_1$

$c(x_2,t) = c_2(t)$, en $x = x_2$

Alternativa

C. de C. sobre los flujos: $\frac{\partial c}{\partial t} = D \frac{\partial^2 c}{\partial x^2}$

$$-D \frac{\partial c}{\partial x} = j_1(t) \quad \text{en } x = x_1$$

$$-D \frac{\partial c}{\partial x} = j_2(t) \quad \text{en } x = x_2$$

Contorno impermeable: $\frac{\partial c}{\partial x} = 0$

Solución elemental, $d = 1$

Se liberan M partículas en una región infinita que inicialmente no contiene la substancia.

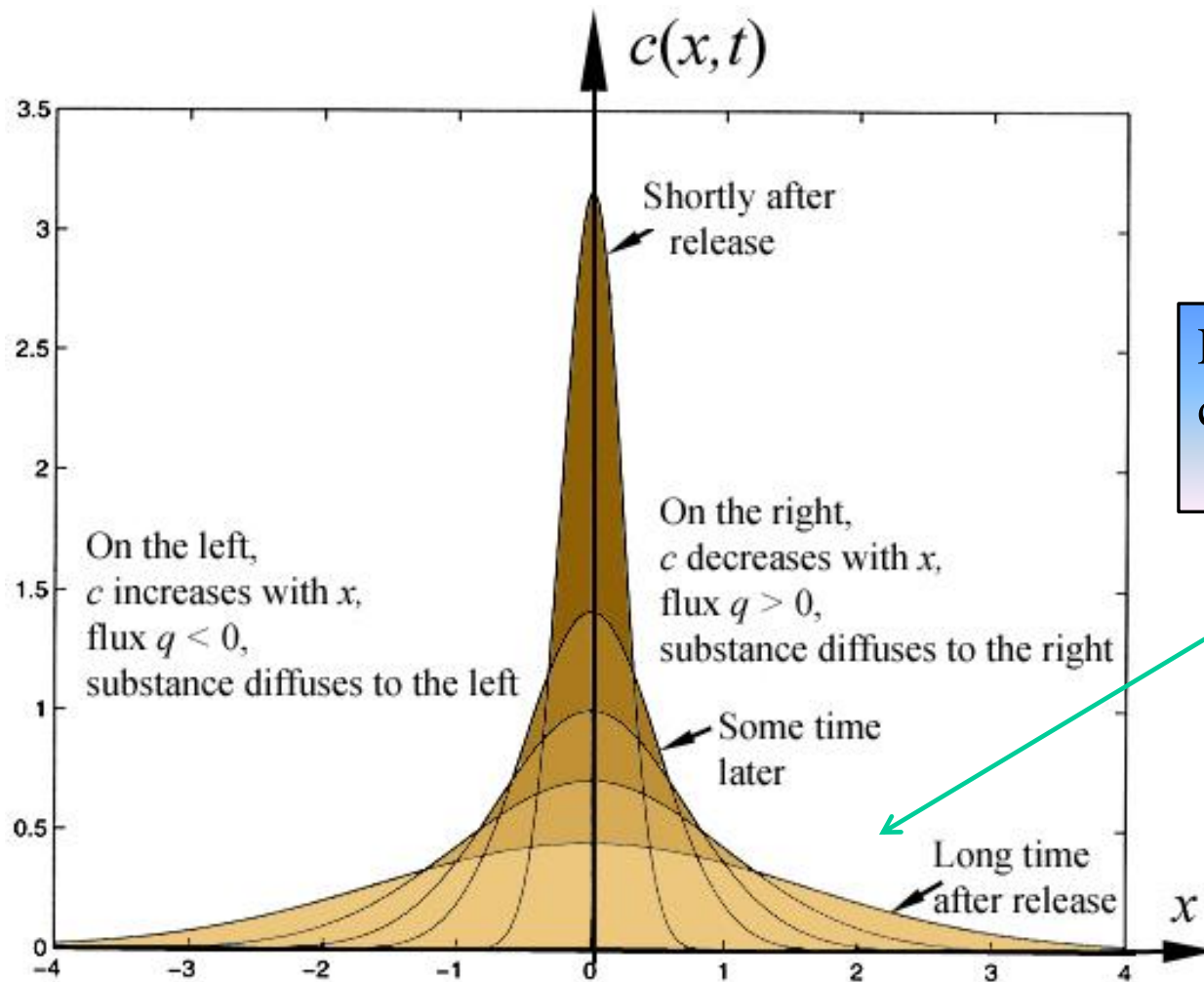
$$C.I.: \quad c(x,0) = M\delta(x)$$

$$C.C.: \quad \lim_{|x| \rightarrow \infty} c(x,t) = 0 \quad \forall t < \infty$$

$$c(x, t) = \frac{M}{\sqrt{4\pi Dt}} \exp\left(-\frac{x^2}{4Dt}\right)$$

$$\text{Conservación:} \quad \int_{-\infty}^{\infty} c(x, t) dx = M$$

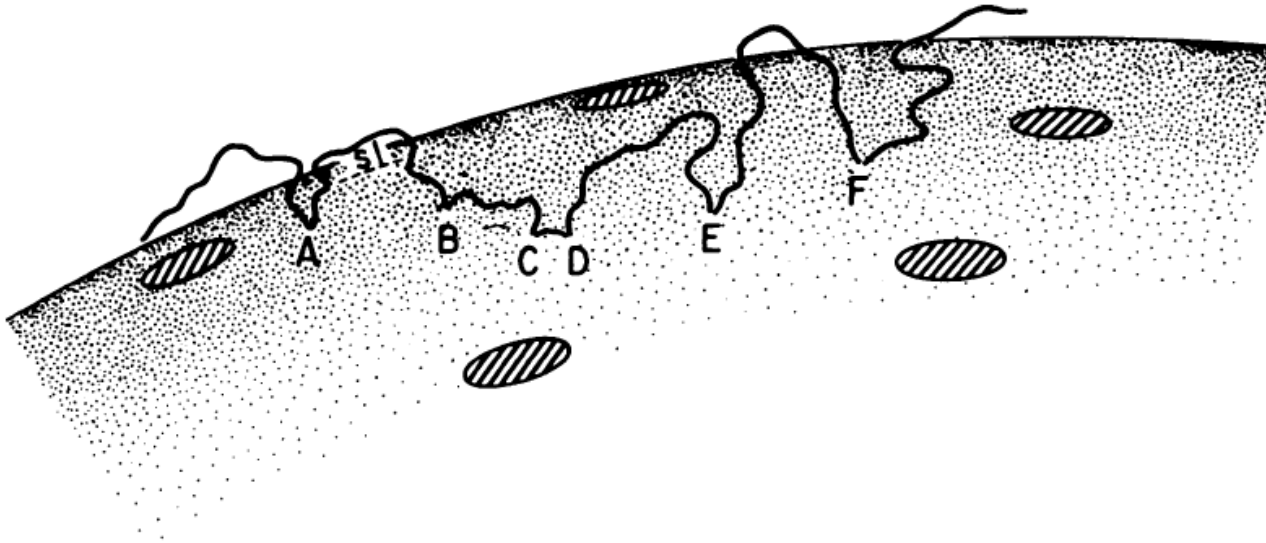
Solución elemental, $d = 1$



En un $x \neq 0$, la concentración primero aumenta y luego baja

Receptores sobre una esfera

Considere N receptores de radio s sobre una esfera de radio a .
Calcule la corriente I total a los receptores.
(I_0 : toda la superficie es absorbente).



$$s = 1 \text{ nm}, a = 5 \mu\text{m} \rightarrow I = I_0/2 \text{ para } N = 15700$$

Solo 1/20000 de la superficie necesita estar ocupada por receptores para tener $I = I_0/2$.

$$\frac{I}{I_0} = \frac{1}{1 + \frac{\pi a}{Ns}}$$

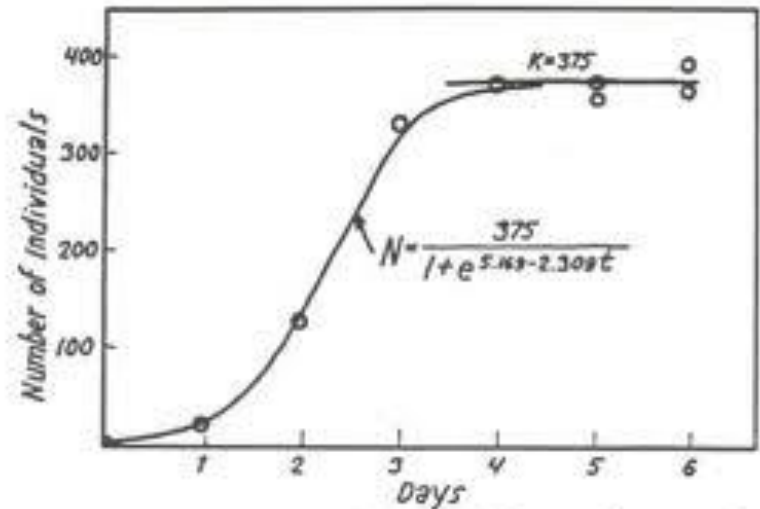
Berg and Purcell, 1977

Ecuación logística

$$\frac{\partial c}{\partial t} = rc \left(1 - \frac{c}{K}\right)$$

r: parámetro malthusiano

K: capacidad de carga

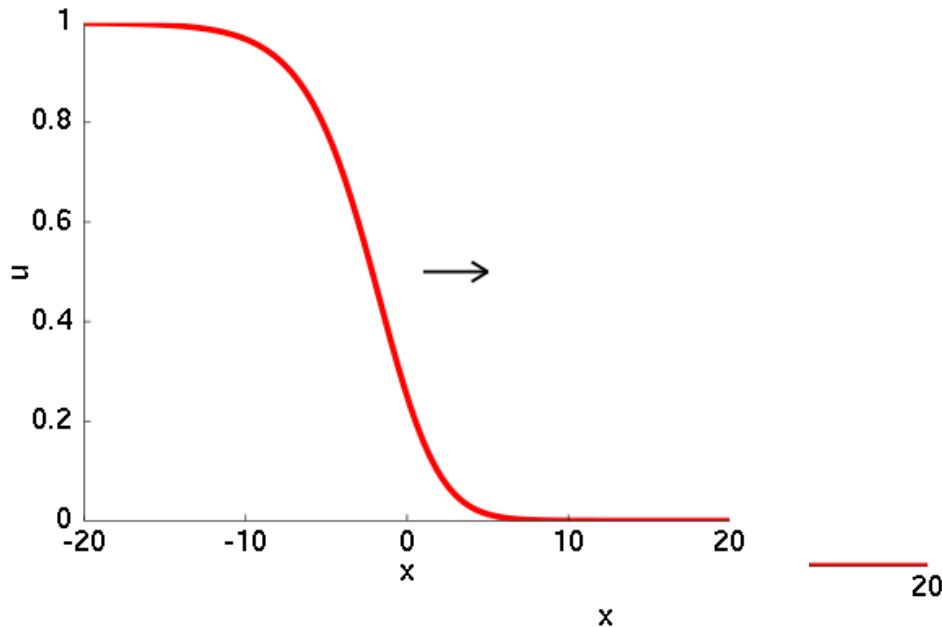


The growth of population of *Paramecium caudatum*

Podemos usar el lado derecho como la fuente en la Ec. de difusión

Ecuación de Fisher- Kolmogorov

$$\frac{\partial c}{\partial t} = D\nabla^2 c + rc \left(1 - \frac{c}{K}\right)$$



Sus variaciones se usan para estudiar crecimiento de cáncer y de colonias bacterianas. propagación de epidemias, etc.

Velocidad del frente: $v = 2\sqrt{rD}$

Quimiotaxis

Supongamos que la concentración $q(\mathbf{x},t)$ del quimioattractante varía con la posición.

Hipótesis 1: la respuesta quimiotáctica está en la dirección del gradiente del quimioattractante.

Hipótesis 2: dicha respuesta es proporcional a la magnitud del gradiente.

El flujo quimiotáctico es:

$$\vec{J}_{ch} = \chi c \nabla q$$

χ : coeficiente quimiotáctico ($\chi < 0$ para quimiorrepulsión)

Quimiotaxis y bacterias

Un posible modelo de la evolución de una población bacteriana que se alimenta de una distribución de nutrientes q .

$$\frac{\partial c}{\partial t} = f(c) - \nabla \cdot (\chi c \nabla q) + \nabla \cdot (D_c \nabla c)$$

$$\frac{\partial q}{\partial t} = g(c, q) + \nabla \cdot (D_q \nabla q)$$

Modelo de **Keller - Segel**

$g(c, q)$ es la fuente neta de nutrientes y D_q su coeficiente de difusión.

Quimiotaxis y bacterias

Si la concentración de nutrientes se puede considerar independiente del tiempo, y no hay creación neta de bacterias, nos quedamos con:

$$\frac{\partial c}{\partial t} = -\nabla \cdot (\chi c \nabla q) + \nabla \cdot (D_c \nabla c)$$

quimiotaxis difusión

Para quimiotaxis eficiente, es mejor tener D_c chico y χ grande, de manera de maximizar el seguimiento del gradiente

Nutrientes y movimiento

Número de Péclet

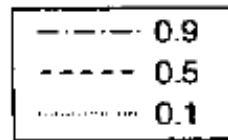
$$Pe = av/D$$

Número de Sherwood

$$Sh = Q/Q_0$$

Q (Q_0): absorción
con (sin) advección

Concentration Fields Around Spherical Cells, $\frac{C}{C_\infty}$

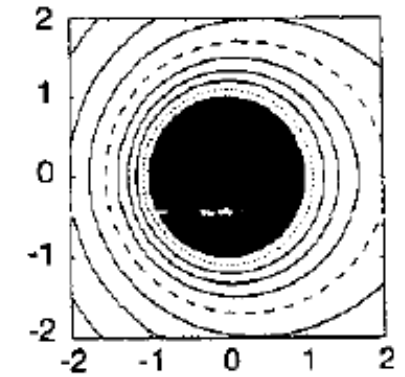
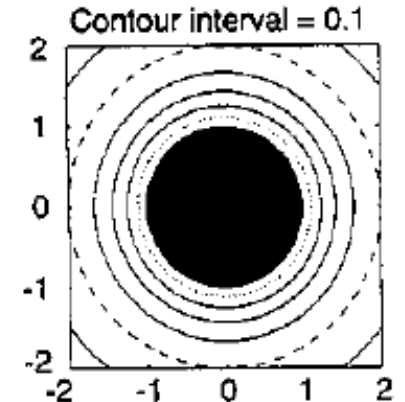
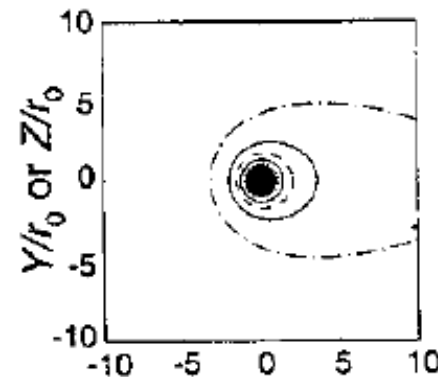
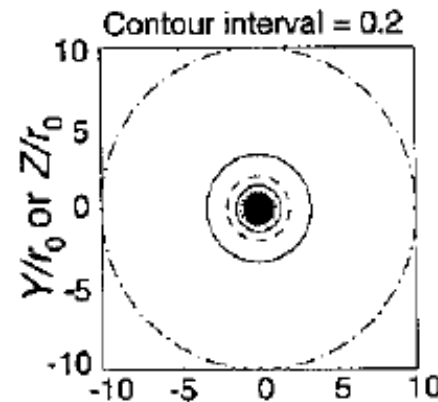


Pure Diffusion
(no flow)

$$Pe = 0 \quad Sh = 1$$

Uniform Flow
(swimming or
sinking in
stagnant water;
flow from $-X$ to $+X$)

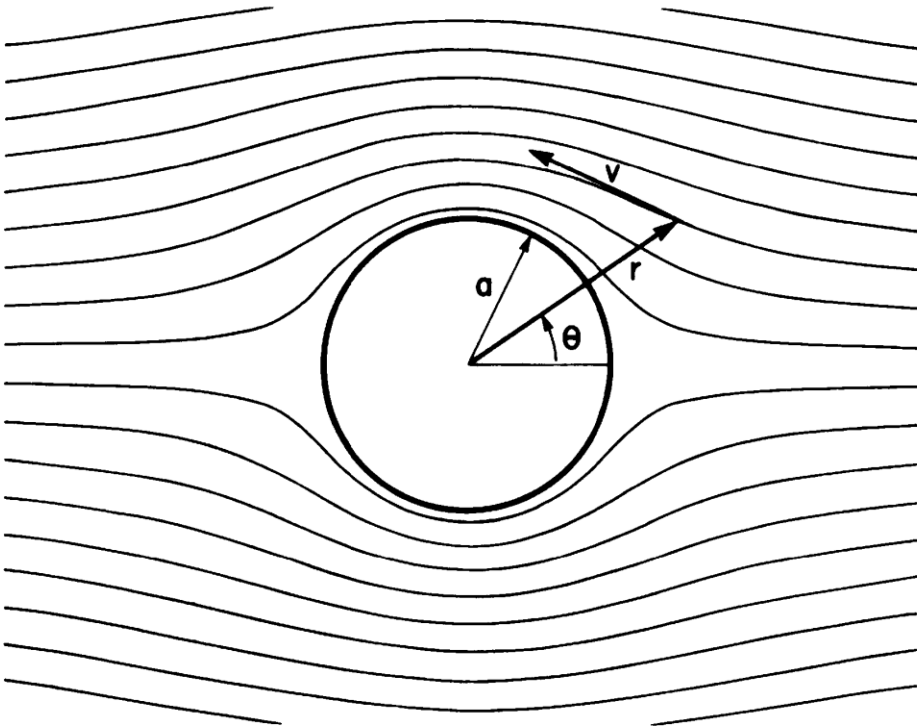
$$Pe = 1 \quad Sh = 1.21$$



Karp-Boss, 1996

Nutrientes y movimiento

Berg y Purcell [*Biophys. J.* **20**, 193 (1977)] calcularon la absorción de moléculas de coeficiente de difusión D por una esfera de radio a que se mueve con v .



$$D\nabla^2 c - \vec{v} \cdot \nabla c = 0$$

$$c(r = a) = 0$$

Calcule la corriente J
hacia la esfera

No hay “efecto ballena” ($R \approx 10^{-5}$)

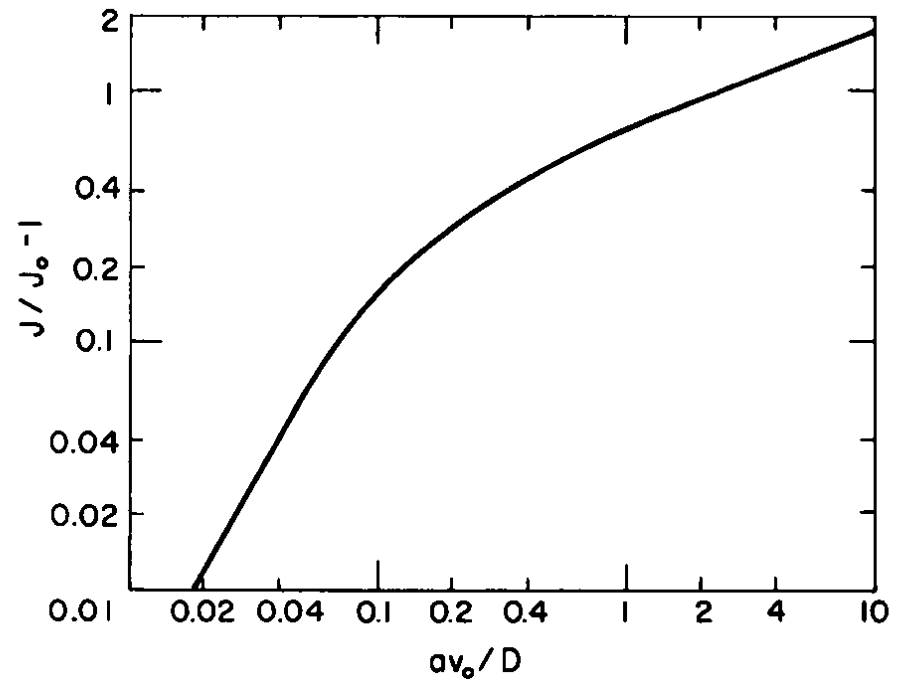
Nutrientes y movimiento

Berg and Purcell (*Biophys. J.* 1977)

encontraron que la absorción de nutrientes por unidad de tiempo estaba dada por:

$$J(v) = J(av/D)$$

y que la influencia de v era pequeña (bien para *E. coli* : $av/D = 0.03$).



Nutrientes y movimiento

Sin embargo ...

Observaciones posteriores indican que la absorción de nutrientes puede aumentar sustancialmente como función de la velocidad relativa del fluido y de la bacteria [*Logan & Hunt, Limnol. Oceanogr.* 32, 1034 (1987), *Logan & Kirchman, Mar. Biol.* 111, 175 (1991)].

$$J(v) = J(av / D)$$

Razones:

Gran v (650 $\mu\text{m/s}$, in *Thiovulum majus*,

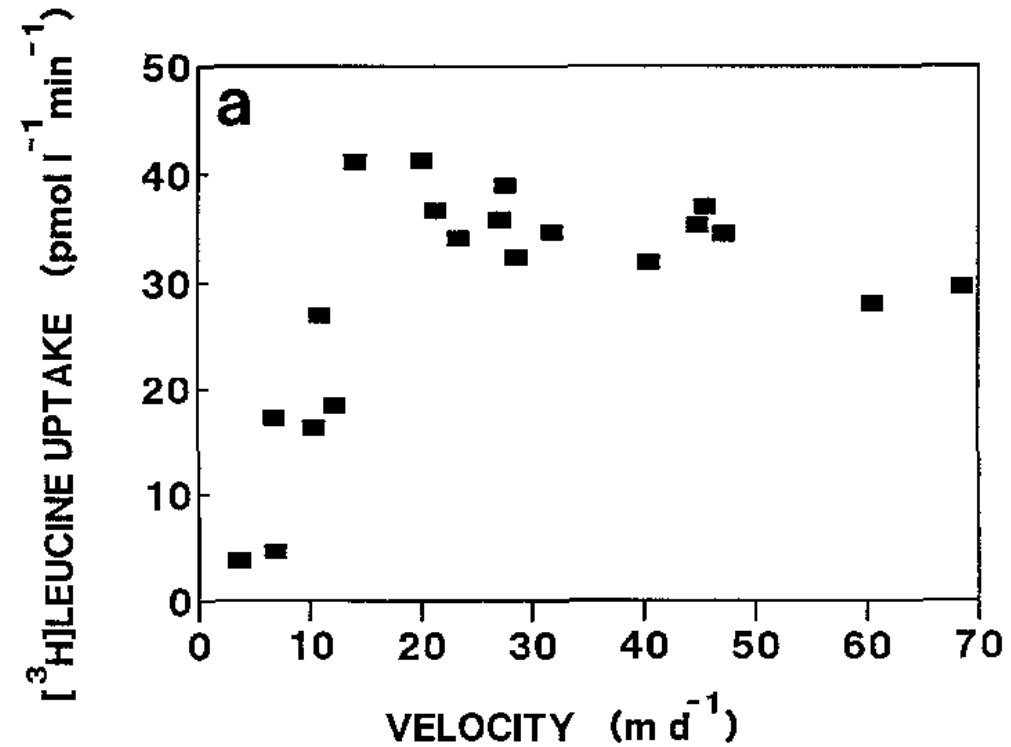
1 mm/s in *Ovobacter Propellens*)

Pequeño D (molecules with larger molecular weights in marine environments)

Forma no esférica (flagelos cambian estructura del flujo)

Nutrientes y movimiento

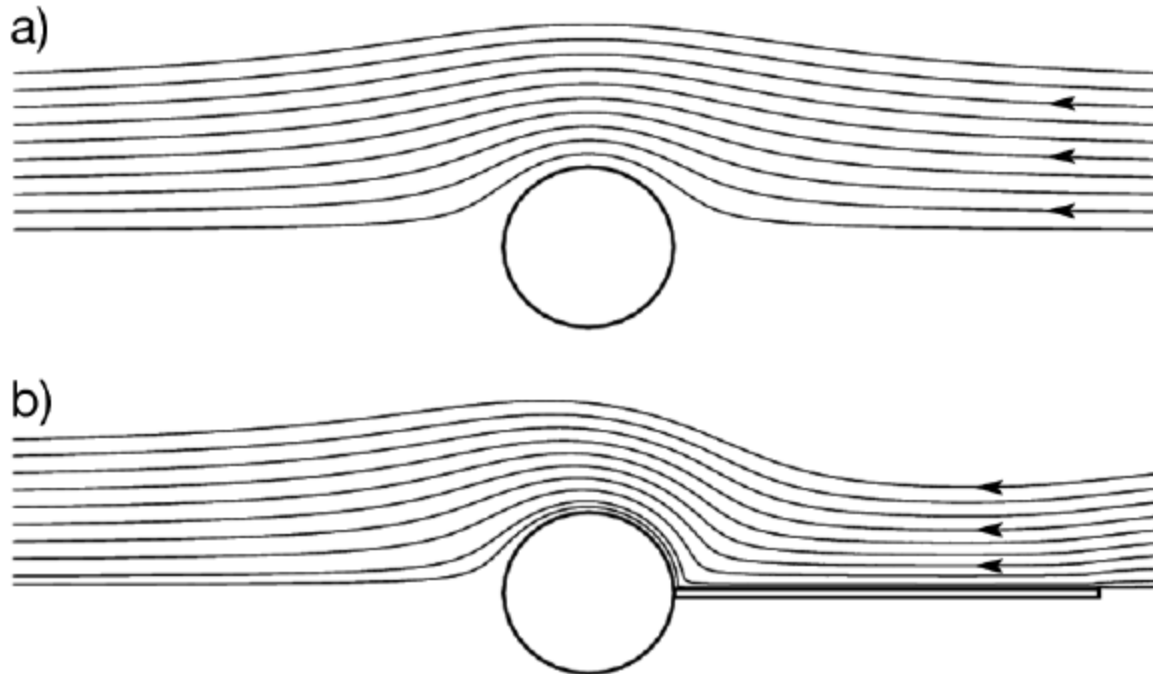
Leucine
absorption as a
function of the
fluid motion



Logan and Kirchman
Marine Biol. 111, 175 (1991)

Nutrientes y movimiento

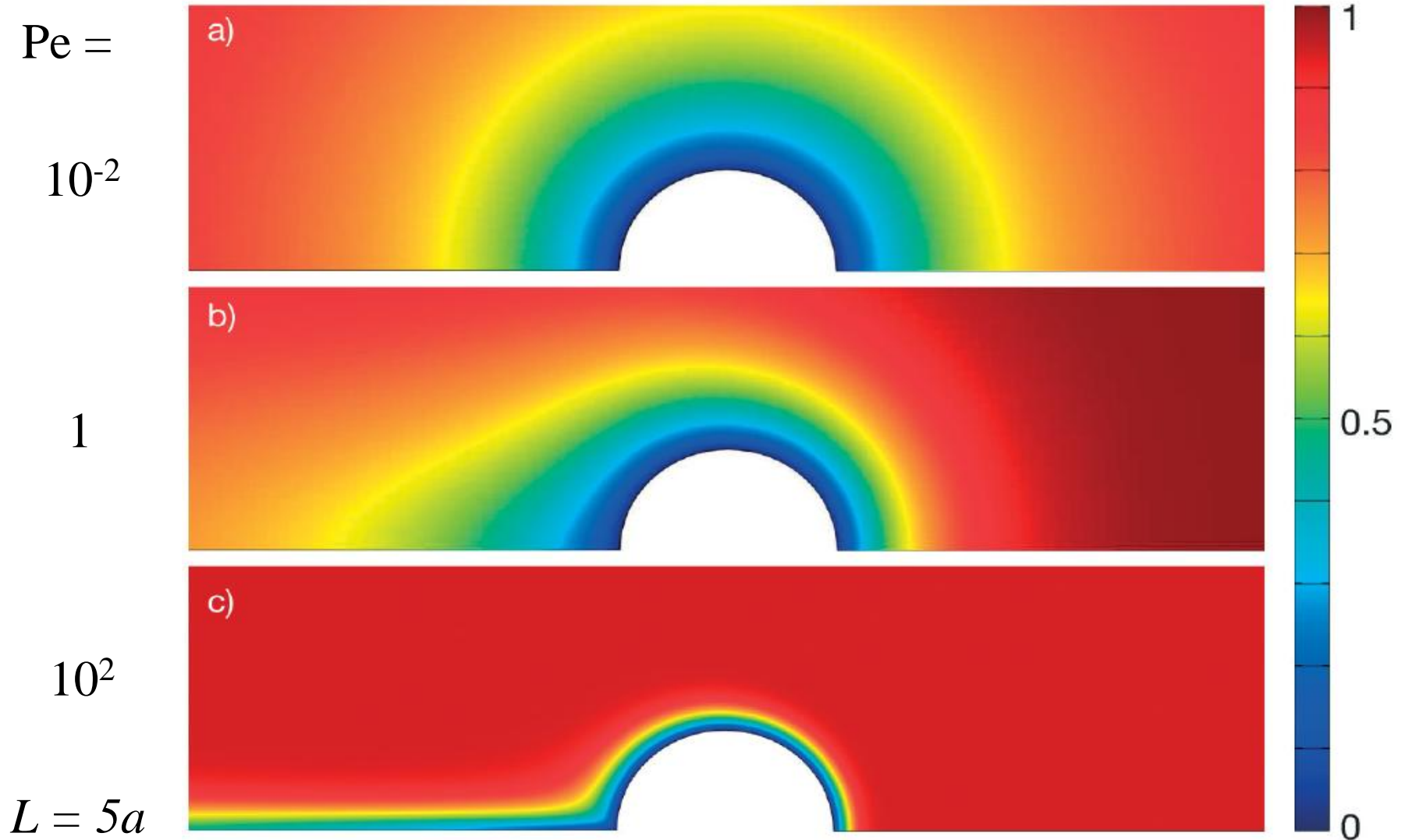
La introducción de un flagelo deforma las líneas de corriente



Langlois, 2009

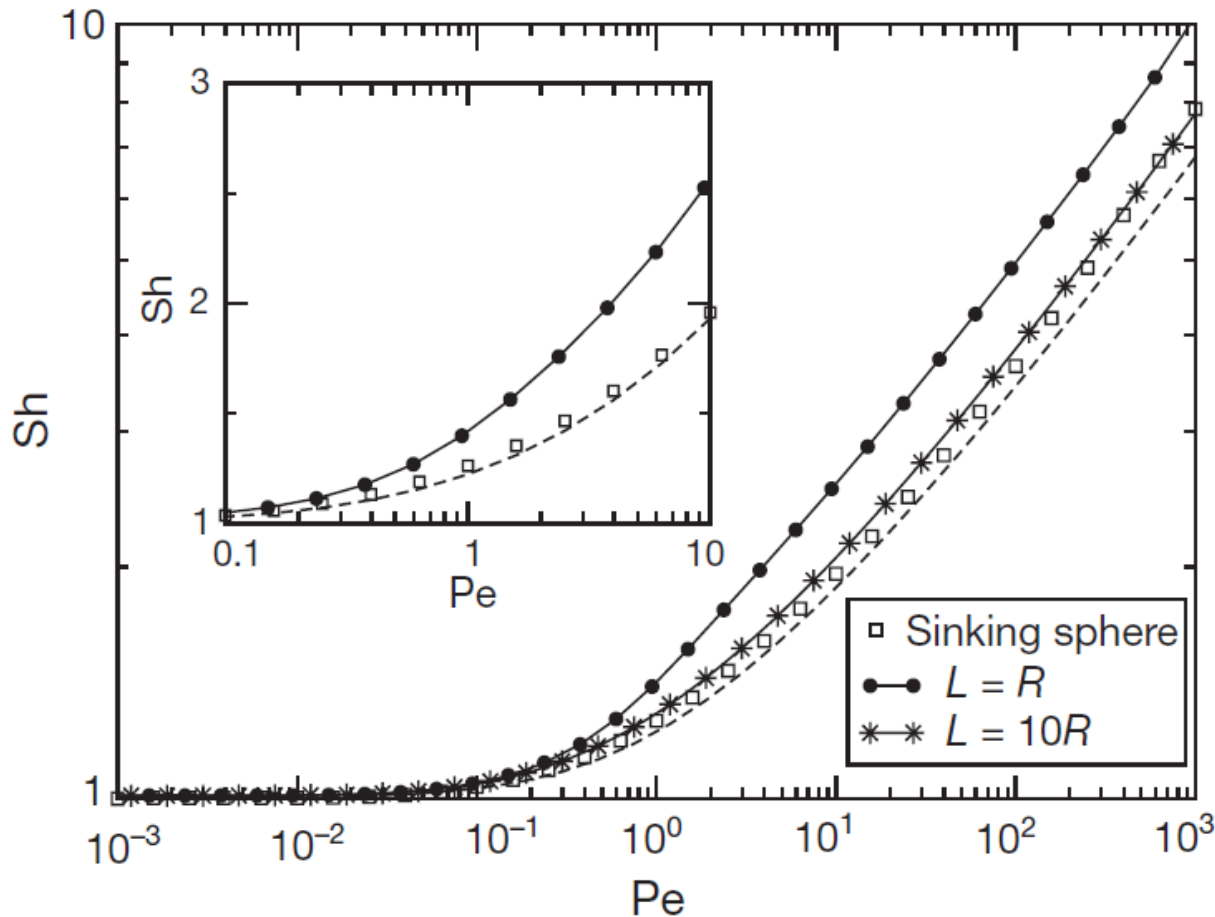
Nutrientes y movimiento

... cambiando la distribución de nutrientes



Nutrientes y movimiento

...y aumentando la absorción de nutrientes



$$Pe = av/D$$

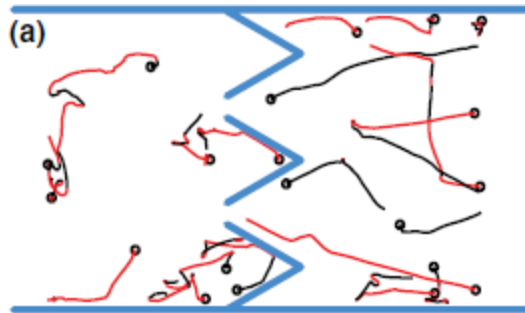
$$Sh = Q/Q_0$$

Q (Q_0): absorción
con (sin) advección

Rectificación

Estructuras microfabricadas pueden usarse para modificar la distribución espacial de las bacterias.

Las bacterias tienden a pegarse a la pared y a separarse sólo cuando ocurre un tumbido (si usan estrategia 1).



Rectificación

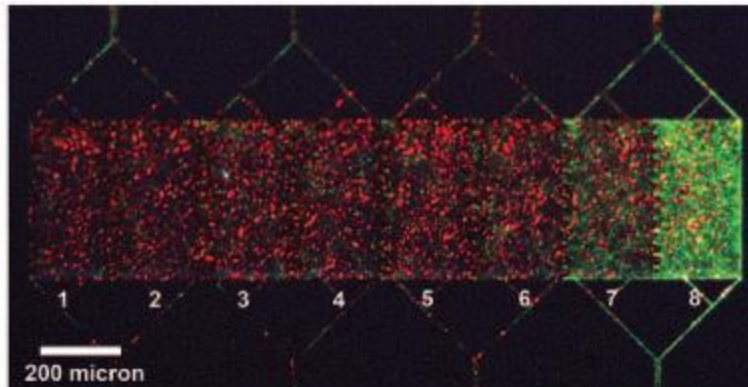
Una serie de barreras de embudos actúa como una bomba que remueve las bacterias de un extremo del sistema y los instala en el otro.
Se usa *E. coli*.



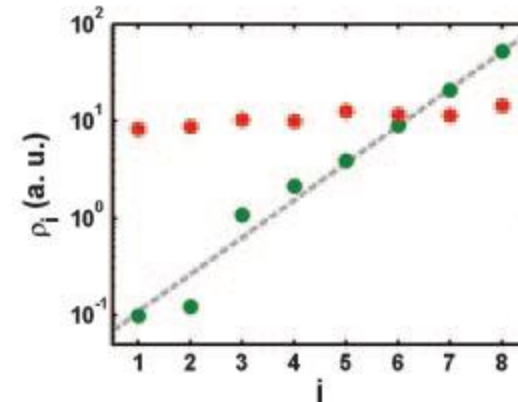
Galajda et al, 2007

Separación de microorganismos

(A)



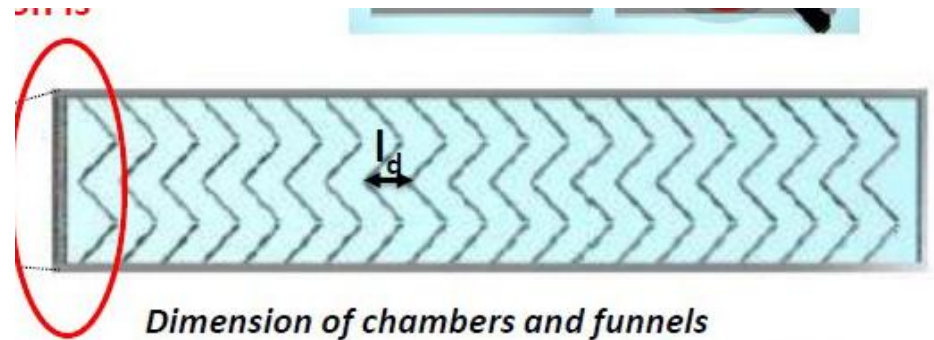
(B)



Se distribuyen uniformemente poblaciones de bacterias no móviles (rojas) y móviles (verdes) y se observan las distribuciones luego de 80 minutos.

Separación de bacterias en Córdoba

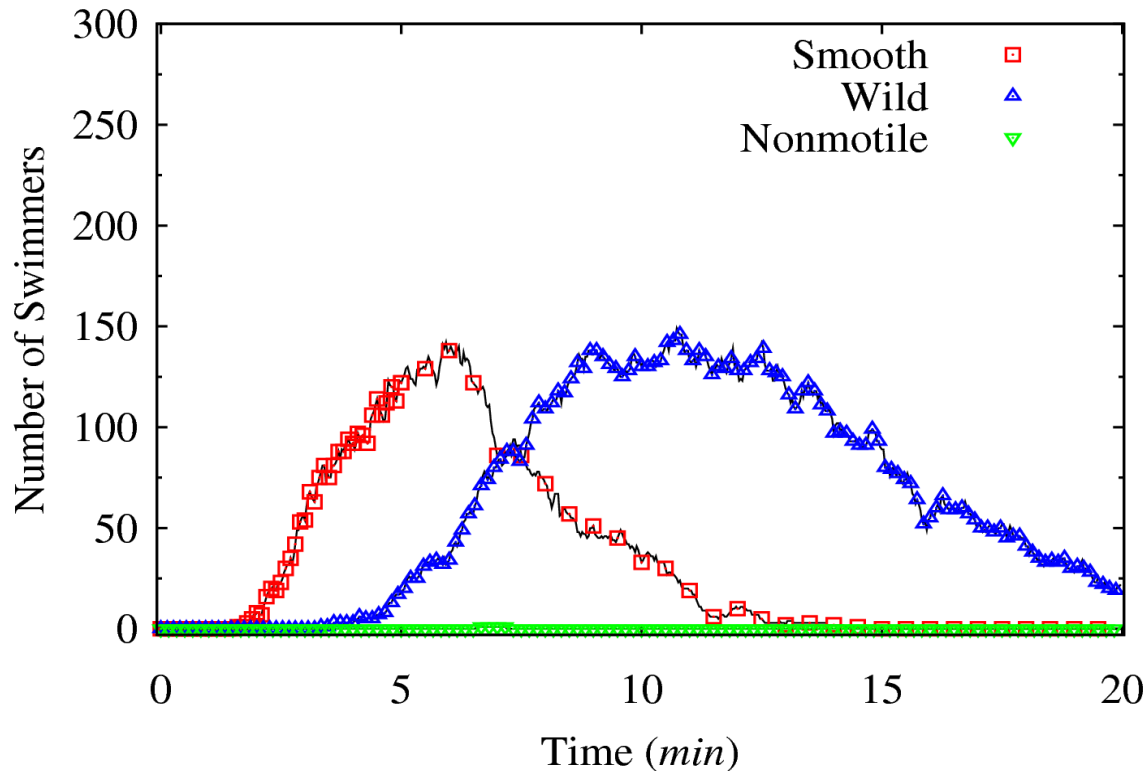
Las bacterias que no sufren tumbos se rectifican más rápido



Dimension of chambers and funnels

Chamber size:

Dimensions funnels:



Simulaciones:

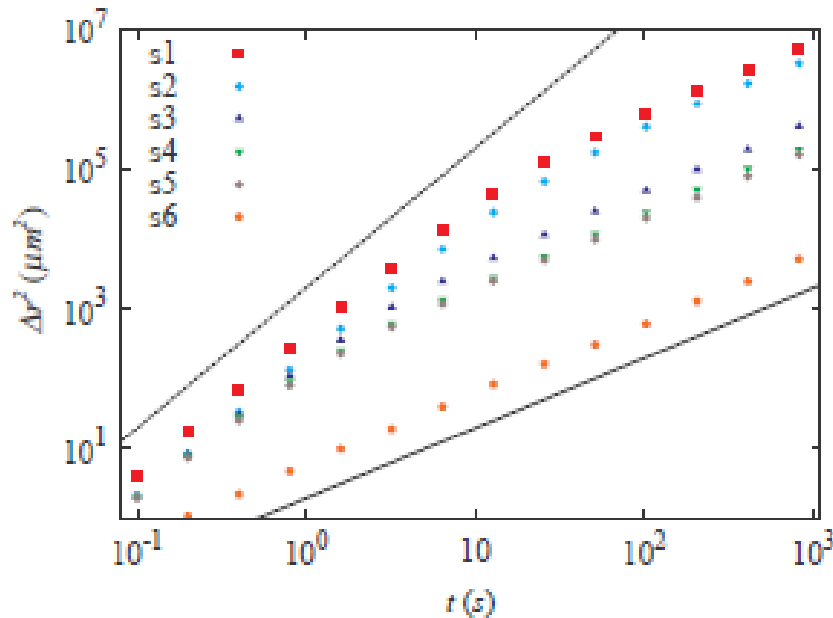
I. Berdakín,

V. Marconi

Separación de bacterias en Córdoba

Los experimentos indican que la salida del tubo en *E. coli* está sesgada hacia adelante: hay *persistencia*.
Se introdujo este elemento en la simulación.

Desplazamiento cuadrático
medio, sin barreras

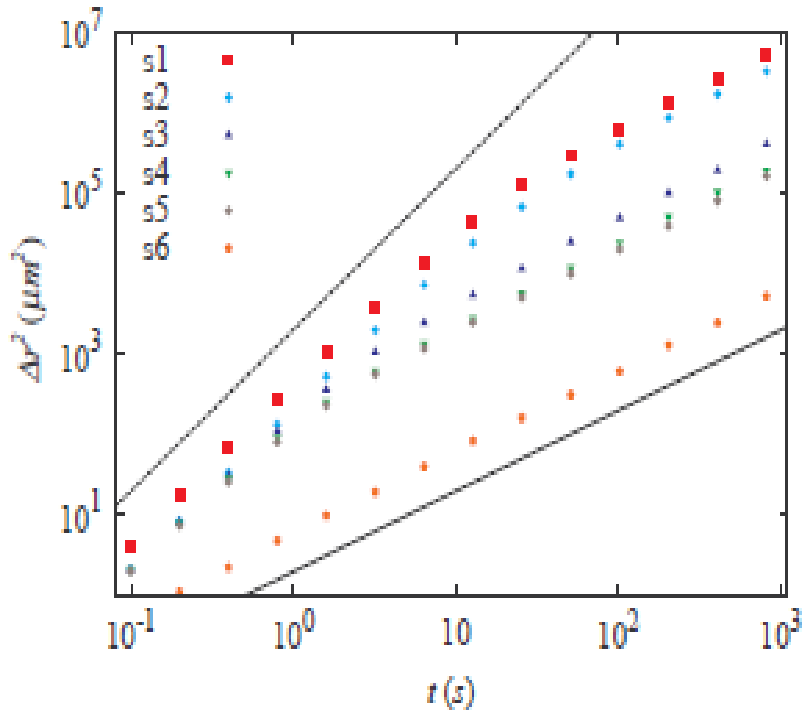


Swimmer	Mean change in direction [°C]	Mean run duration [s]	Mean speed [$\mu\text{m/s}$]	Rectification time [s]
s_1	33 ± 15	6.3	20 ± 4.9	8.5
s_2	68 ± 36	100	14.2 ± 3.4	8.1
s_3	68 ± 36	0.86	14.2 ± 3.4	21.8
s_4	74 ± 33	0.42	14.4 ± 3.9	33.1
s_5	180 ± 36	0.86	14.2 ± 3.4	32.5
s_6	68 ± 36	0.1	14.2 ± 3.4	96.9

$$\langle r^2(t) \rangle = 4Dt \quad (\text{difusivo})$$

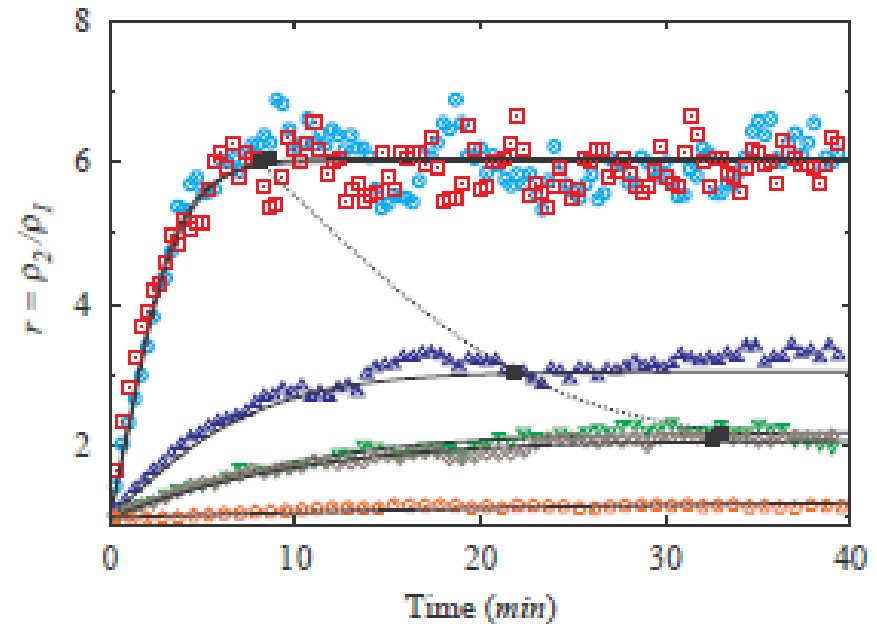
$$\langle r^2(t) \rangle = v^2 t^2 \quad (\text{balístico})$$

Separación de bacterias en Córdoba

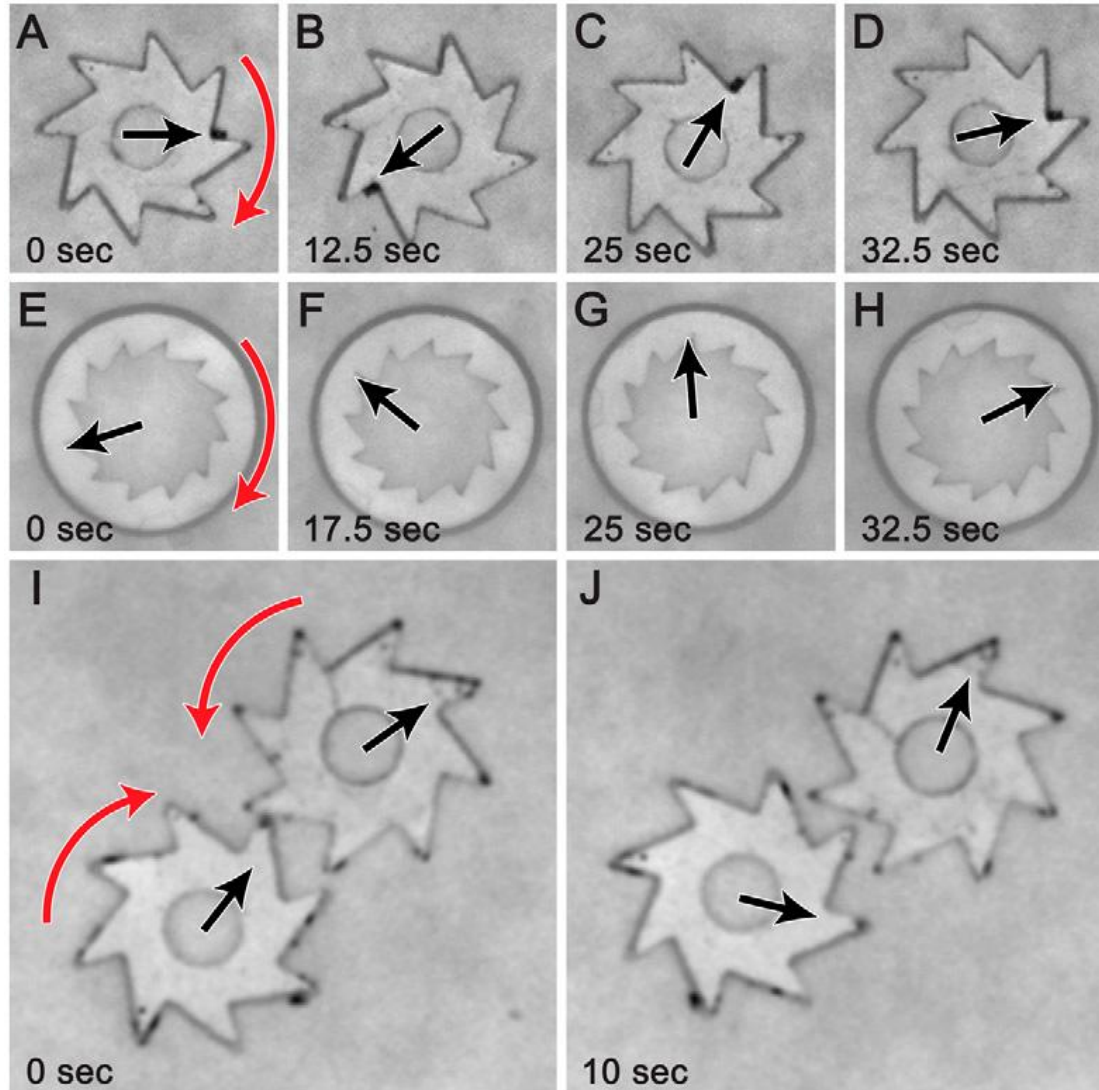


Galajda: círculos azules
Buen ajuste gracias a la inclusión
de la persistencia en la simulación.

Rectificación r : una barrera



Micromáquinas



La asimetría puede usarse para construir micromáquinas que extraigan trabajo de las bacterias (*Bacillus subtilis*)

Sokolov et al, 2010

Otros microorganismos

¿Qué pasa con bacterias que usan otras estrategias de quimiotaxis?

Probar con *vibrio alginolyticus* (que tiene el “flick”).

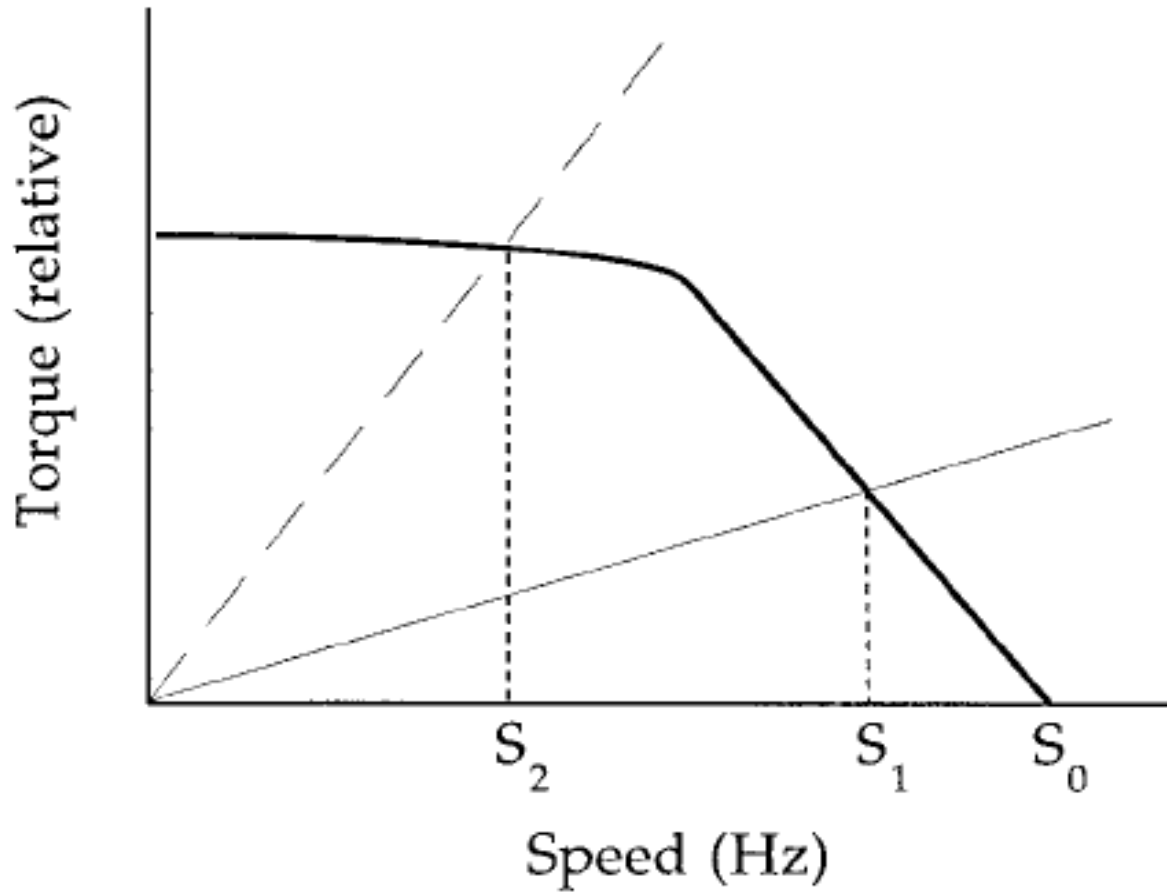
A hacerse en Lovaina.

¿Qué pasa con los espermatozoides?

Experimentos: tienden a alinearse con la pared.

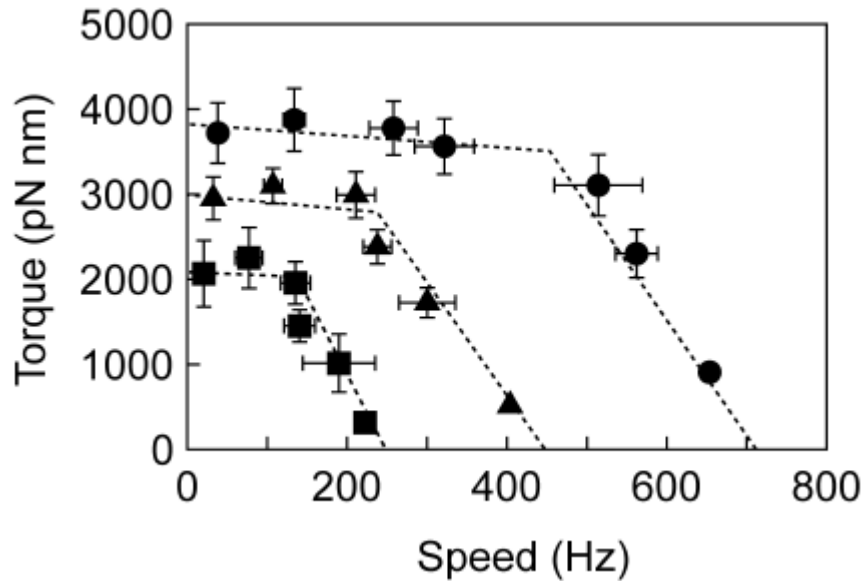
Rectificación: se estudia en CeBiCeM en la UNC.
(Guidobaldi, Giojalas). Póster de Iván Berdakín.

Torque medido, *E. coli*



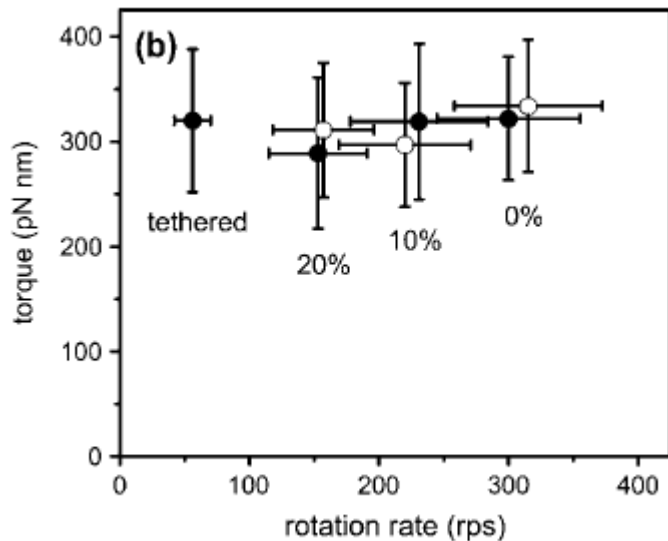
Escherichia coli
impulsado por H⁺
(poliflagelar)
Chen and Berg,
Biophys. J. 78, 1036
(2000)

Torque medido, otras bacterias



Vibrio alginolyticus
impulsado por Na⁺
(un motor)

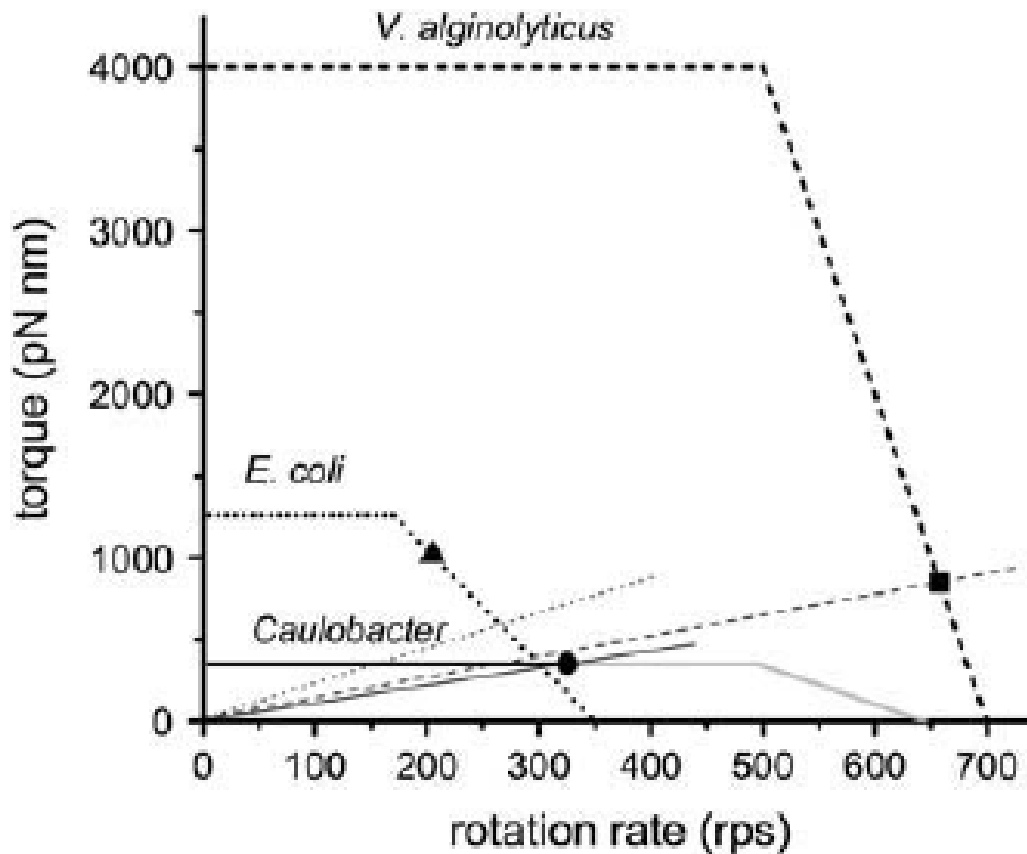
Y. Sowa et al. *J.Mol.Biol.* **27**,
1043 (2003).



Caulobacter crescentus
impulsado por H⁺
(un motor)

Li & Tang, *Biophys.*
J. **91**, 2726 (2006)

Torque medido



Li & Tang, *Biophys. J.* **91**, 2726 (2006)

La forma de la curva es general para las bacteria móviles.

¿Qué nos dicen los experimentos?

Potencia Π :

$$\Pi = \omega\tau \sim \omega ,$$

(excepto a ω muy altos)

Velocidad de nado v :

$$v \sim \omega ,$$

(Magariyama et al, Li and Tang)

$$\Pi(v) \sim v$$

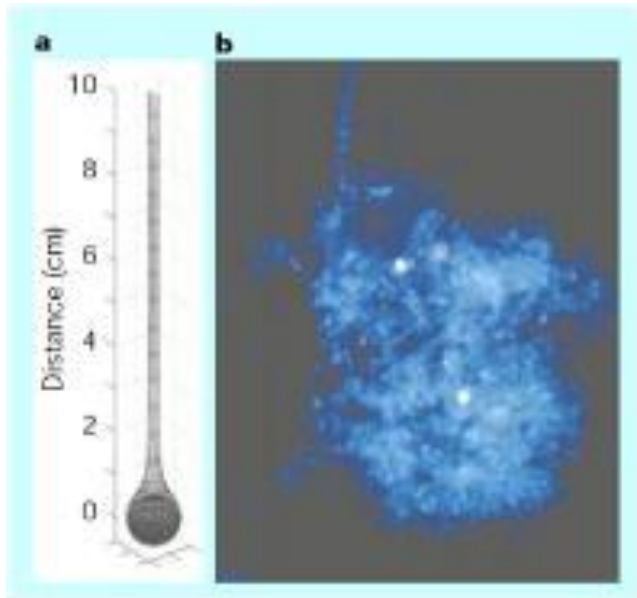
¿Por qué?

El ambiente en el océano



Nieve marina: formada por partículas orgánicas con altas concentraciones de nutrientes.

La rápida dispersión de los nutrientes requiere altas velocidades bacterianas y la capacidad de explorar volúmenes grandes .



Azam and Long, *Nature* **414**, 6863 (2001)

Evolución

Las bacterias evolucionaron en los océanos, que son ambientes oligotróficos que contienen regiones localizadas con altas concentraciones de nutrientes.

¿Cuán lejos pueden nadar las bacterias de oasis a oasis en su búsqueda de comida?

Modelo: el movimiento y la energía

Idea: *construir un modelo que relacione la energía y el movimiento.*

Debe ser lo suficientemente **general** como para que se puedan obtener conclusiones de aplicación amplia (esto requiere que sea **simple**).

Se deben tener en cuenta los **datos experimentales** (en particular, el valor de los parámetros relevantes).

Modificamos un modelo para el movimiento activo.

[Schweitzer, Ebeling, Tilch, *Phys. Rev. Lett.* **80**, 5044 (1998)]

Modelo: el movimiento y la energía

Hipótesis:

1. Nos interesa el movimiento sólo durante la corrida, de manera que consideraremos sólo desplazamientos unidimensionales (luego combinaremos las corridas).
2. El ruido Browniano se desprecia.
3. La potencia generada por los motores es: $\mathbf{d}_\xi \cdot \mathbf{v}^\xi$ (experimentos: $\xi \sim 1$).

Ecuaciones básicas

Tercera ley de Newton:

$$m \frac{dv(t)}{dt} = -\gamma v + E(t) d_{\xi} v(t)^{\xi-1}$$

fricción motores

Ecuación para la energía almacenada E :

$$\frac{dE(t)}{dt} = q_0 - cE(t) - d_{\xi} v(t)^{\xi} E(t)$$

nutrientes metabolismo motores

Aproximación cuasiestática

Estimación: Cambios importantes en la energía almacenada ocurren en un tiempo de horas.

Observación: Cambios importantes en la velocidad bacteriana ocurren en fracciones de segundo.

La velocidad es una variable **rápida**.

Aproximación cuasiestática

The energía almacenada $E(t)$ satisface la ecuación separada,

$$\frac{dE(t)}{dt} = q_0 - d_{\xi}^{2\psi} \gamma^{-\xi\psi} E^{2\psi}(t) - cE(t)$$

$$\psi = (2 - \xi)^{-1}$$

La velocidad cuasiestática es,

$$v_Q(t) = v_0 \left[\frac{E(t)}{E_0} \right]^{\frac{1}{2-\xi}}$$

Movimiento en un medio sin nutrientes

Buscaremos el valor de ξ que optimiza el proceso de búsqueda en un medio oligotrófico.

Método: estudiar cuán lejos va la bacteria si $q_0 = 0$.

Importante: $\xi < 1$ está prohibido,

porque $\tau(\omega) = \Pi(\omega)/\omega \sim \omega^{\xi-1}$

implicaría un torque mecánicamente imposible para ω pequeño

Solución analítica

En la aproximación cuasiestática encontramos, para todo $0 < \xi < 2$,

$$E_Q(t) = \left[\left(\frac{d_\xi^{\frac{2}{2-\xi}} \gamma^{-2(2-\xi)}}{c} + E_0^{1-\frac{2}{2-\xi}} \right) e^{c \left(\frac{2}{2-\xi} - 1 \right) t} - \frac{d_\xi^{\frac{2}{2-\xi}} \gamma^{-2(2-\xi)}}{c} \right]^{\frac{\xi-2}{\xi}}$$

$$v_Q(t) = v_0 \left(\frac{E_Q(t)}{E_0} \right)^{\frac{1}{2-\xi}}$$

Las predicciones de estos resultados se confirmaron mediante simulaciones

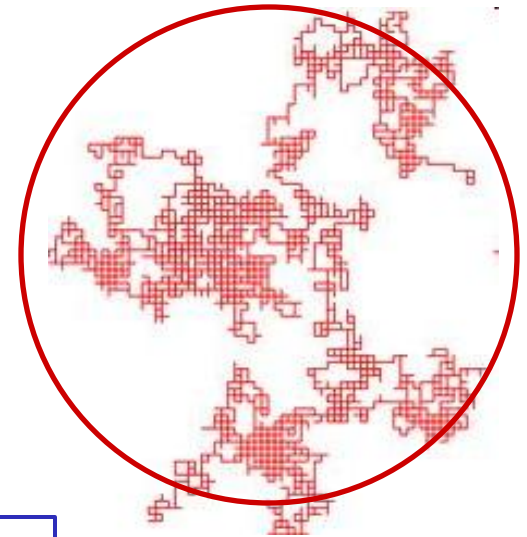
Desplazamiento cuadrático medio

Suponiendo una estrategia de corridas y vuelcos, la bacteria lleva a cabo una *caminata al azar*.

Una medida del tamaño de la región que explora está dada por el **desplazamiento cuadrático medio** $\langle r^2(t) \rangle$.

Suponiendo que la duración θ de la corrida es constante (no hay señales exteriores que la alteren), pero permitiendo que la rapidez baje con el tiempo, tenemos,

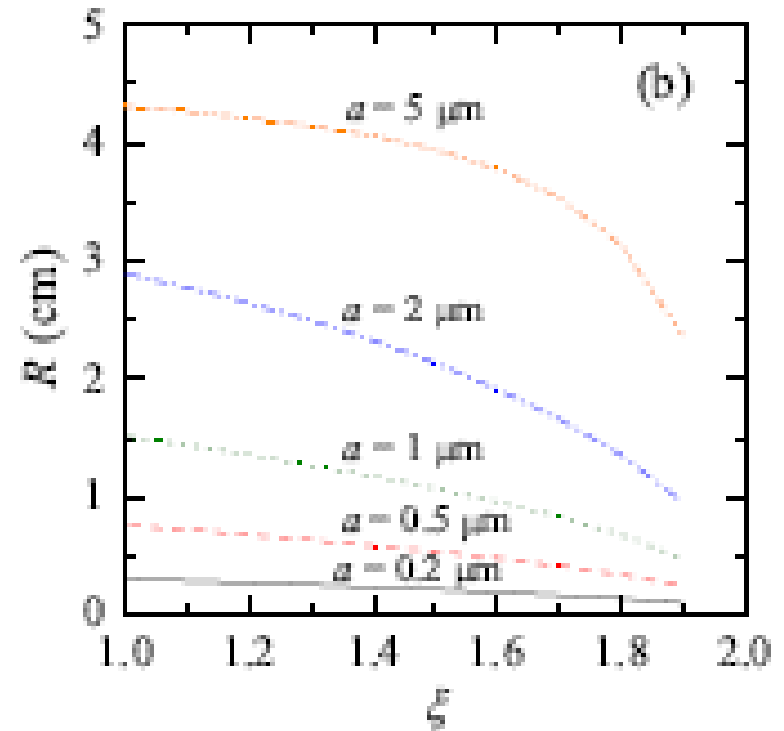
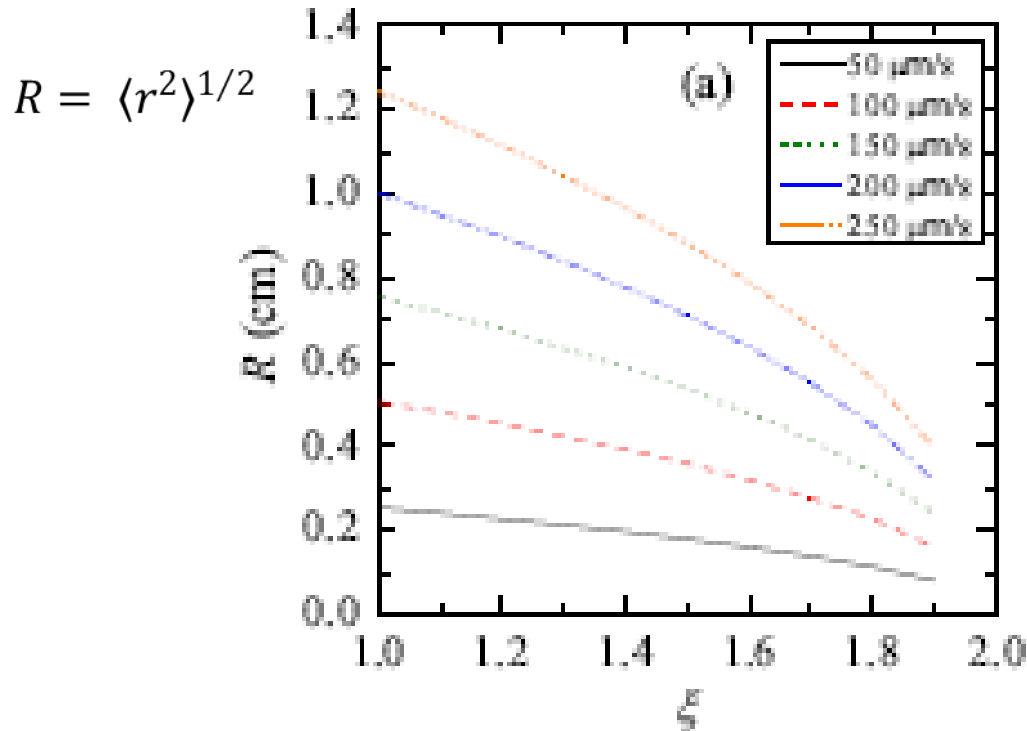
$$\langle r^2(t) \rangle = 2n \int_0^t D(t') dt' = \frac{1}{\theta} \int_0^t \left[\int_{t'}^{t'+\theta} v(t'') dt'' \right]^2 dt'$$



Tamaño de la región explorada

(a) Fijo el radio $a = 0,5 \mu\text{m}$

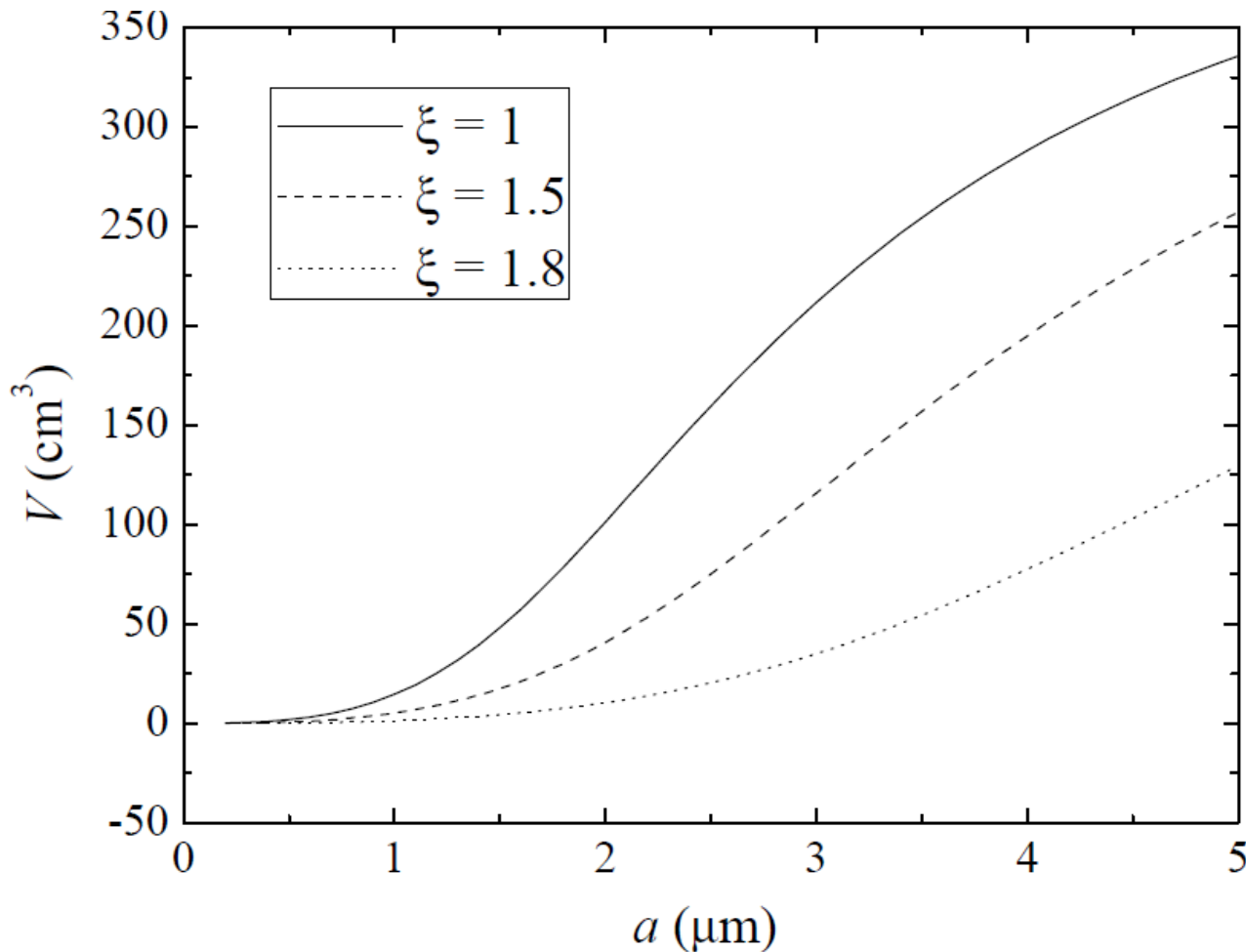
(b) Fijo $v_0 = 150 \mu\text{m/s}$



¡ $\xi < 1$ está prohibido!

$\xi = 1$ da siempre el radio máximo

Volumen explorado



El volumen de la región explorada es maximizado para

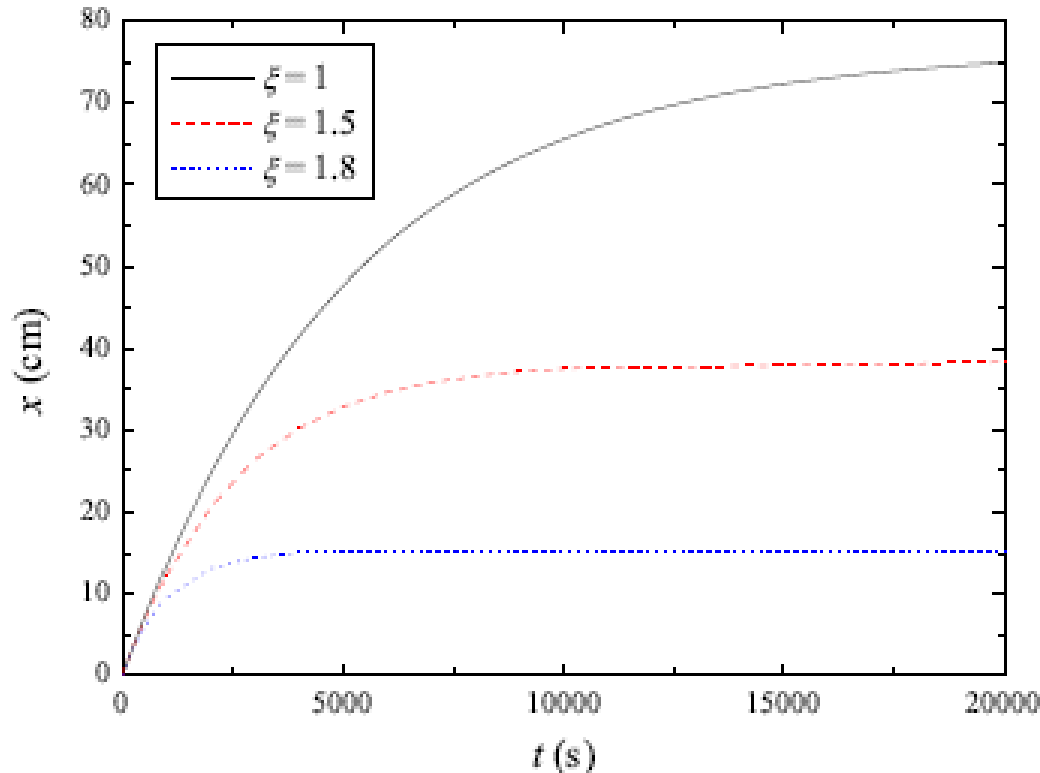
$$\xi \approx 1$$

¡pero $\xi \approx 1$ es lo que se observa!!

$$v_0 = 150 \mu\text{m/s}$$

Longitud de la trayectoria

Longitud de la trayectoria “estirada”, para
 $a = 0,5 \mu\text{m}$ y $v_0 = 150 \mu\text{m/s}$



Sugiere que $\xi = 1$ es óptima independientemente de la estrategia.

Conjetura

Estos resultados sugieren que la independencia de τ con respecto a ω que es observada en las bacterias puede haber sido seleccionada por la evolución de manera de maximizar la búsqueda de nutrientes en el océano.

El movimiento bacteriano (y el de otros microorganismos) es un tema interdisciplinario de notable interés actual, donde aparecen continuamente nuevos resultados experimentales y se generan nuevos modelos para describirlos.

FIN