

TRABAJO FIN DE GRADO

ESTADOS ATASCADOS Y TRANSICIONES DE FASE EN MATERIA ACTIVA: EL CASO DE LA SEPARACIÓN DE FASES INDUCIDA POR FOTOTAXIS.

Julia González San Juan

Grado de Física

Facultad de Ciencias

Año Académico 2019-20

ESTADOS ATASCADOS Y TRANSICIONES DE FASE EN MATERIA ACTIVA: EL CASO DE LA SEPARACIÓN DE FASES INDUCIDA POR FOTOTAXIS

Julia González San Juan

Trabajo de Fin de Grado

Facultad de Ciencias

Universidad de las Illes Balears

Año Académico 2019-20

Palabras clave del trabajo:

Chlamydomonas, transiciones de fase, fototaxis, materia activa.

Nombre Tutor/Tutora del Trabajo: Idan Tuval Gefen

autoriza la Universidad a incluir este trabaio en el Repositorio	Autor		Tutor	
Institucional para su consulta en acceso abierto y difusión en línea,	Sí	No	Sí	No
con fines exclusivamente académicos y de investigación	\boxtimes		\boxtimes	

Índice

"Lorem ipsum dolor sit amet, consectetur adipiscing elit, sed do eiusmod tempor incididunt ut labore et dolore magna aliqua. Ut enim ad minim veniam, quis nostrud exercitation ullamco laboris nisi ut aliquip ex ea commodo consequat.

Duis aute irure dolor in reprehenderit in voluptate velit esse cillum dolore eu fugiat nulla pariatur. Excepteur sint occaecat cupidatat non proident, sunt in culpa qui officia deserunt mollit anim id est laborum."

Índice de contenidos

1	Introducción	2
	1.1 Descripción Chlamydomonas reinhardtii	2
	1.2 Motivación	3
2	Métodos	4
	2.1 Cultivo	4
	2.2 Fotolitografía blanda y técnicas de microfluídica	4
	2.3 Experimentos y material usado	5
	2.4 Optical Flow	6
	2.4.1 Descripción del algoritmo	7
3	Análisis y resultados	9
-	3.1 Campos de velocidad	9
	3.2 Campos de vorticidad	10
		10
	3.3 Funciones de distribución de probabilidad	10 12
	3.3 Funciones de distribución de probabilidad 3.4 Funciones de autocorrelación de la velocidad	$10 \\ 12 \\ 13$
	3.3 Funciones de distribución de probabilidad 3.4 Funciones de autocorrelación de la velocidad 3.5 Enstrofía-energía cinética	10 12 13 14
	3.3 Funciones de distribución de probabilidad 3.4 Funciones de autocorrelación de la velocidad 3.5 Enstrofía-energía cinética 3.6 Transiciones de fase	$10 \\ 12 \\ 13 \\ 14 \\ 15$
4	3.3 Funciones de distribución de probabilidad 3.4 Funciones de autocorrelación de la velocidad 3.5 Enstrofía-energía cinética 3.6 Transiciones de fase Conclusión	10 12 13 14 15 18

Resumen

Las Chlamydomonas reinhardtii son organismos modelo muy usados en la biofísica gracias a su gran versatilidad. Una de sus características principales es el de la fototaxis, el movimiento del organismo hacia la luz. En este trabajo, se pretende estudiar como responden las C. reinhardtii cuando se hacen pasar a través de un microcanal con una fuente de luz en uno de los extremos. A medida que aumenta la concentración local de microalgas, la combinación de los campos de flujo microscópicos que generan y su confinamiento espacial conduce a estados atascados y transiciones de fase similares a las observadas en coloides pasivos al sedimentar.

1 Introducción

1.1 Descripción Chlamydomonas reinhardtii

Las *Chlamydomonas reinhardtii* son un tipo de microalga unicelular biflageladas muy usadas como organismo modelo dentro de la biología molecular y celular. Esto es debido a la facilidad de su cultivo en el laboratorio; su rápida adaptación a los ciclos diurnos/nocturnos de las incubadoras en las que se cultivan, provocando así la sincronización de grandes suspensiones macroscópicas y la facilidad para aislar y caracterizar mutantes [6].

Recientemente, han generado un gran interés en la comunidad matemática y física ya que pueden ser usados como modelos para la dinámica de fluidos biológica, que van desde propulsión flagelar, interacciones hidrodinámicas mediadas por paredes, absorción de nutrientes por organismos nadadores, dinámica colectiva y transporte dentro de suspensiones de micronadadores, el mecanismo de la fototaxis y la dinámica estocástica de la sincronización flagelar [3]

El cuerpo celular de estos microorganismos mide unos 10 micrómetros de diámetro y está unido a dos flagelos compuestos de diferentes tipos de proteínas y de 12 micrómetros de largo. Además de ser organismos fotosintéticos, es decir, que necesitan la luz para sobrevivir, han desarrollado unos ocelos u ojos simples que les lleva a nadar hacia la luz [3]. Este mecanismo se llama fototaxis y en las *C. reinhardtii*, el hecho de que solo conste de un ocelo supone que una visión limitada del espacio tridimensional en el que la célula navega y la imposibilidad de detectar la dirección de la luz, como podría ser en caso de que tuvieses más ocelos midiendo la intensidad de la luz en dos posiciones diferentes del cuerpo celular. Es por eso que, para resolver esta limitación, los organismos captan la intensidad de luz continuamente con el fin de ir modificando su dirección de nado hacia las zonas luminosas [5]. Además de moverse hacia la luz, precisan de un movimiento de rotación para poder identificar la dirección de la luz, de esta manera, pueden corregir la orientación relativa del ocelo respecto el plano flagelar [6].



Figura 1: Imágen de una C. reinhardtii. Fuente: National Academy of Sciences.

1.2 Motivación

La motivación principal de este estudio es el análisis de la dinámica colectiva de partículas motiles. Las *C. reinhardtii* son un ejemplo de materia activa, es decir, partículas que contienen grados de libertad internos con la habilidad para absorber y disipar energía, a la vez que ejecutan un movimiento. El comportamiento colectivo de "fluidos activos", compuesto de entidades con un movimiento autónomo ha generado gran interés dentro de la física estadística del no-equilibrio. El caso que se estudiará es el acumulamiento por confinamiento de estas partículas motiles.

Por este motivo se propone estudiar este comportamiento colectivo, muy común en sistemas vivientes -constituido por organismos vivos y sus interacciones- como organismos nadadores a colonias de bacterias o bancos de peces a bandadas de aves e intentar describir sus propiedades colectivas [8].

2 Métodos

2.1 Cultivo

Para la realización del experimento, es necesario que el cultivo se encuentre en la fase de crecimiento exponencial. Las cepas usadas en este experimento son la cepa natural (wild type, es decir, la mutación que se encuentra con más frecuencia en la naturaleza) de la especie de *C. reinhardtii* CC125 y la cepa mutada CC2905, que carece de flagelos. Han sido cultivados en flascos Erlenmeyer de forma axénicamente (sin la contaminación de otros microorganismos) a una temperatura de 24 °C y en medio Tris Acetato Fosfato (TAP). Para optimizar su crecimiento, han estado bajo una iluminación de luz fluorescente (con características OSRAM Fluora, 100 μ mol/m^2s PAR) siguiendo un ciclo diurno de 14h/10h luz/oscuridad y en agitación continua.

En el momento de realizar el experimento es necesario que las células estén en la fase de crecimiento exponencial, ya que es el momento óptimo para realizarlo. Además, es necesario que la densidad del cultivo sea de unas $5 \times 10^6 \ celulas/ml$.

2.2 Fotolitografía blanda y técnicas de microfluídica.

Gracias a sus excelentes propiedades ópticas, el Polidimetilsiloxano (PDMS), un elastómero con índice de refracción < 1.06, es usado a menudo en aplicaciones de microfluídica, como en este caso. Usando técnicas estándares de fotolitografia blanda, se pueden grabar largos canales rectangulares en uno de los lados de las placas delgadas de PDMS.

Los moldes usados para obtener las placas de PDMS fueron creados usando láminas de cristal convencional, sobre las cuales se imprimió el patrón opuesto gracias al fotoresistente SU-8 (GM 1060; Gersteltec Sàrl). El patrón usado fue generado con MATLAB y se puede ver en la Figura 2. A continuación, se realizan dos agujeros de 1mm, uno a cada lado del canal para permitir la entrada y salida del fluido.



Figura 2: Máscara de los chips de microfluídica.

2.3 Experimentos y material usado

Debido al confinamiento durante la COVID-19, en lugar de realizar experimentos propios en el laboratorio, se usaron los datos de experimentos preliminares que describiré en este apartado.

En primer lugar se deben pasivar con una solución de albúmina de suero bovino (proteína extraída del suero bovino) los canales microfluídicos que se usarán. A continuación, se introduce el fluido en el sistema de microcanales, que tienen un grueso de $15\mu m$. Debido a que las células tienen un tamaño de unos 10 μm nos aseguramos que no habrá solapamientos de células, es decir que lo que estudiaremos será una monocapa.

En este trabajo me centraré exclusivamente en uno de los microcanales rectangulares, como el de la Figura 3, que solo está abierto por uno de los lados extremos y donde se puede ver como se produce la acumulación por confinamiento de las células. Las dimensiones de este canal son de $W = 50 \mu m$ de alto y $L = 2150 \mu m$ de largo.



Figura 3: Parte del canal que se estudiará. Se pone la luz por el extremo izquierdo.

Para la visualización de las microalgas se usó un microscopio invertido (TE2000-U, Nikon) conectado a un objetivo con un a 10 Plan Apo (NA 0.45) y una cámara CCD (Pike, AVT). La velocidad de grabación de la cámara con la que se registró la motilidad fototáxica de las células era de 12.2 fps y el tiempo de grabación fue de 50 s. La visualización de la imagen se hizo a través de una iluminación de pseudo campo oscuro a 635 nm (FLDR-i70A-R24, Falcon Lighting).

Con el fin de obtener la mayor fototaxis es necesario usar un tipo de luz en concreto. Para el experimento se iluminó uno de los extremos del microcanal con luz actínica proporcionada por un LED de 470 nm LED (Thorlabs M470L2) a través de una fibra óptica multimodal con un diámetro de 200 μm (FT200EMT, Thorlabs).

2.4 Optical Flow

En el artículo Dhruv et al, se hace una comparación entre los diferentes métodos usados para la visualización de flujos aplicados a los sistemas biológicos. Usando fotogramas tomados cada cierto intervalo de tiempo, es posible estudiar y parametrizar el movimiento de un flujo intramaterial [2].

En primer lugar, se presenta el método single-particle tracking (STP), usado principalmente en ensayos clínicos sobre la cicatrización de heridas, para monitorizar las células de forma individual. La principal limitación que tiene este método ocurre cuando el desplazamiento de las partículas entre fotograma y fotograma supera la distancia entre ellas, ya que se hace imposible diferenciarlas y se puede atribuir a motivos como la desaparición o la unión/división de partículas. La manera más eficiente de solucionar estas deficiencias se basa en el análisis y la identificación de posibles movimientos promedios en subregiones de la imagen. El método más popular en la biofísica y biología molecular es el de la velocimetría de imágenes de partículas (PIV). El PIV es usado en multitud de casos, como el mapeo del flujo de citoplasma en embriones, estudios relacionados con el cáncer o el comportamiento de suspensiones densas de bacterias similares a fluidos, entre otros.

Finalmente se plantea el uso del método de Lucas-Kanade como una alternativa al PIV, ya que debido al extenso uso de este último método, no se han desarrollado otros que pueden ser mejores. El método de Lucas-Kanade es un tipo de método diferencial para la estimación de flujo óptico y nos referiremos a él de ahora en adelante como Optical Flow Constraint [2]. Se basa en descripción física/matemática para transporte de fluidos usando la ecuación de advección. Cuando usamos imágenes microscópicas, hay una relación directa entre la posición de los objetos y la intensidad en la imagen que vemos. El movimiento de una partícula de manera local y con una velocidad v supondrá un cambio en el perfil de la intensidad de la imagen I. Por lo tanto, podemos describir el cambio de la intensidad durante cortos intervalos de tiempos finitos como:

$$\frac{\Delta I}{\delta t} = \frac{I(t + \Delta t) - I(t)}{\Delta t} = (\mathbf{v}) \cdot \nabla I \tag{2.1}$$

Para que esta ecuación sea válida, los movimientos entre cada Δt de las partículas deben ser pequeños. Usando una función gaussiana con desviación estándar se pueden difuminar las imágenes de manera que sirva también para desplazamientos mayores.

En este caso de estudio del movimiento de las C. reinhardtii hemos usado el código únicamente el Optical Flow Constraint ya que, como hemos dicho, es un mecanismo poco utilizado en el campo de la biofísica.

2.4.1 Descripción del algoritmo

El código de MATLAB del Optical Flow se puede encontrar en el artículo anterior y es de uso libre.

Los datos de entrada necesarios para este algoritmo son una secuencia de imágenes en time-lapse (en este caso usamos vídeos con formato AVI), una máscara binaria que define la región de interés donde la velocidad va a ser computada y otros parámetros, que serán descritos más adelante, que servirán para desenfocar la imagen, determinar los tamaños de la subregión y la densidad del vector de velocidad. Las imágenes de la secuencia son analizadas en parejas, es decir, el primer fotograma con el segundo, el segundo con el tercero, etc. Con el fin de solucionar posibles diferencias entre la iluminación de diferentes imágenes, se substrae el fondo de las imágenes ajustando el perfil de intensidad a una función cúbica usando un algoritmo de mínimos cuadrados.

Cada imagen en la pareja es difuminada usando un desenfoque gaussiano radial simétrico, un efecto que sirve para suavizar el mapa de bits, con un kernel de un tamaño determinado y una desviación estándar BlurSTD. El desenfoque extiende el perfil de intensidades sobre una distancia comparable a los desplazamientos característicos de las partículas de las imágenes.

Si los intervalos de tiempo son finitos, se puede aproximar la ecuación de advección (3.1). Usando métodos como la aproximación por diferencia central y la minimización de errores y seleccionando algunos parámetros, como el tamaño de la subregión donde la velocidad será computada, el tamaño de la desviación estándar para el difuminado gaussiano, la escala para convertir los píxels en micrómetros, el intervalo temporal entre fotogramas y el ancho del área filtrado cerca de los bordes llegaremos al resultado final.

El algoritmo nos genera dos vectores columna y dos matrices, ambos dobles, ya que analizan los fotogramas por parejas. Los vectores columnas, llamados X e Y, indican la posición que llamamos de cada uno de los puntos estudiados. En este caso, el orden de los puntos está ordenado de arriba abajo y de izquierda a derecha. Por otro lado, obtenemos dos matrices con tamaño MxN que nos indican las velocidades Vx y Vy, cada fila corresponde a las posiciones espaciales definidas en X e Y, mientras las columnas se refieren al tiempo, en este caso se corresponden a cada uno de los fotogramas analizados. Consecuentemente, el número de filas de X, Y, Vx y Vy es el mismo.

A partir de estos datos, se pueden encontrar diferentes cantidades que podremos comparar dependiendo de la distancia de la fuente de luz. Para ello, en primer lugar, creamos una cuadrícula (grid) que contenga todos los píxeles que hay en X,Y, que llamaremos xi,yi. Esta matriz va de píxel, mientras que las otras, van de dos en dos. A continuación, podemos encontrar dos funciones, una para cada componente de la velocidad, que interpole tres valores, las posiciones X, Y y esa componente de velocidad a lo largo del tiempo. A partir de estas funciones, podemos luego obtener la velocidad de cada componente con variables dependientes xi e yi.

Los cálculos realizados son los mismos que se mencionan en el artículo de Dunkel et al. para una suspensión densa de bacterias [7]. Algunos de estos son la velocidad promedio, vorticidad, energía y enstrofía, así como analizarlos de forma gráfica.

3 Análisis y resultados

Para el análisis del vídeo, he usado los 50 primeros fotogramas y he escogido tres métodos distintos para hacerlo. En primer lugar he seleccionado tres partes del canal con un tamaño igual de 50x239 μm que equivalen a 1/9 parte de la longitud total de este, como se puede ver en la Figura 4. Este método ha sido usado para los apartados 3.1 al 3.4.



Figura 4: Atascamiento por confinamiento en función de la posición. La fuente de luz está en el lado izquierdo.

Por otro lado, he estudiado el canal entero para ver la relación entre la energía cinética media y la enstrofía media.

Finalmente, para analizar la existencia de transiciones de fase, he usado una ventana móvil a lo largo de toda la longitud del microcanal de un tamaño de $50 \times 120 \ \mu m$.

3.1 Campos de velocidad

En la siguiente figura están representados los campos de velocidades. Los valores del módulo de velocidad en cada punto están descritos de forma cromática y con líneas están representadas la dirección y magnitud (relacionado con la longitud de este) del vector velocidad.





Figura 5: Campos de velocidad con el campo vectorial. Escala vector=0.08

En la Figura 5 se pueden ver que hay más actividad en la parte central ya que hay mayor densidad de vectores de velocidad. Esto puede significar que las C. reinhardtii que se mueven van más rápido, que hay un mayor número de ellas en movimiento o ambas cosas. La longitud de los vectores ha sido reescalada multiplicándola por 0.08 para que se viesen mejor las líneas así como los vórtices que estas crean.

3.2 Campos de vorticidad

La vorticidad es un campo pseudovectorial que describe el movimiento de rotación de un fluido alrededor de un punto. En este apartado se ha representado en una escala cromática en la dirección z, ya que son valores escalares, cuya fórmula es:

$$\omega_z = \frac{\partial v_y}{\partial x} - \frac{\partial v_x}{\partial y} \tag{3.1}$$





Figura 6: Campos de vorticidad

En la figura 6 (a) y (b) hay cierta vorticidad en algunos puntos a lo largo del segmento donde el color es azul más oscuro o amarillo. Esto nos indica que se producen vórtices en esos puntos. Además, podemos comparar las posiciones con la figura 5 del apartado anterior y se ve como en los puntos en que hay vorticidad, hay menos líneas de los vectores de velocidad, hay mayor vorticidad, ya que las células giran alrededor de él.

En la parte final la vorticidad se ve que es prácticamente nula, por tanto, los movimientos de las C. reinhardtii son aleatorios ya que están tan lejos de la luz que no van hacia ella. Por lo tanto, siguen una dinámica browniana.

3.3 Funciones de distribución de probabilidad

Los histogramas que representan las distribuciones de probabilidad de las tres partes del canal son los siguientes:



Figura 7: Distribución de probabilidades de las componentes de la velocidad en tres partes distintas del canal usando 91 bins (columnas en la discretización).

En el eje y está representado el número de píxels que se han recogido con la misma velocidad, por lo que las columnas más altas significan que hay más células con esa velocidad. Debido a que había una gran cantidad de valores cercanos a 0, he escogido solo los cálculos con aquellas velocidades que tenían un valor mayor a 1 imponiendo un umbral.

Podemos ver que todos los perfiles de la densidad de velocidad de las *C. reinhardtii* son Gaussianas com un ligero ensanchamiento debido al nado activo. La diferencia más notable entre cada una de las partes es la amplitud de las diferentes curvas, sobre todo en la final, Figuras 7 (e) y (f), donde es más estrecha. Esto es debido a que la mayoría de los resultados de la velocidad son cercanos a la velocidad promedio. En cambio, en el caso de la Figura 7 (c), las velocidades tienen medidas más diferentes entre ellas.

Respecto las diferencias entre las componentes de la velocidad se puede ver como en la componente horizontal es más ancha porque hay más desviación típica y por tanto los valores de la velocidad son más diferentes entre ellos.

3.4 Funciones de autocorrelación de la velocidad

En este apartado también se analizaran las tres ventanas definidas anteriormente. Las funciones de autocorrelación son aquellas que demuestran la correlación entre una señal y una copia de ella misma retrasada en el tiempo en función del tiempo de retraso. Es usado para encontrar patrones repetidos en el tiempo.

La formula para el cálculo de la función de autocorrelación de la velocidad es:

$$VACF = \langle \vec{v}(t)\vec{v}(0) \rangle = \langle \vec{v}(t)\vec{v}(0) \rangle - \langle \vec{v}(t) \rangle \langle \vec{v}(0) \rangle$$
(3.2)

donde $\vec{v}(t)$ es el vector velocidad en función del fotograma analizado, $\vec{v}(0)$ es la velocidad del primer fotograma analizado y $\langle \cdot \rangle$ es el promedio espacial



Figura 8: Funciones de autocorrelación de la velocidad

Comparando los resultados, vemos que en (c), no llega prácticamente a 0 en el primer mínimo, y por tanto, se pierde la correlación. El punto de colapso está entre 1 y 2 segundos, siendo el más grande en la primera parte y menor en la última. Por tanto, relacionando estos resultados con los observados en el apartado (3.1), vemos que cuando no hay demasiada vorticidad, la autocorrelación es menor. Una vez se llega al punto de colapso, la función oscila alrededor de 0.

3.5 Enstrofía-energía cinética

Otra relación de interés es la que hay entre la enstrofía y la energía cinética. Se define la enstrofía como la cantidad directamente relacionada a la energía cinética en el modelo del flujo que corresponde a efectos de disipación en el fluido. Es un vector escalar que mide intrínsecamente el campo de vorticidad sin la implicación de componentes vectoriales. La formula de la energía cinética es la siguiente:

$$E_{xy}(t) = <\frac{(v_x^2 + v_y^2)}{2} >$$
(3.3)

y la de la enstrofía en la dirección z es:

$$\Omega_z(t) = <\frac{\omega_z^2}{2}> \tag{3.4}$$

donde ω_z es la componente vertical de la vorticidad y $<\cdot>$ es el promedio espacial.



Figura 9: Enstrofía en función de la energía cinética

Vemos que la relación entre la energía cinética promedio en el tiempo y la enstrofía media en el tiempo tiene cierta correlación, aunque en la parte de menor energía la pendiente es mayor a la total y hay poca dispersión, mientras que a partir de valores superiores a 2000 $\mu m^2/s$ hay más dispersión entre los puntos.

3.6 Transiciones de fase

Para estudiar la existencia de transiciones de fase dependiendo de la distancia de la fuente de luz, analizaremos como cambian diferentes valores a lo largo del canal y si hay alguna relación entre estos valores y la distancia que hay respecto la luz.

Para conseguirlo, he usado de una ventana móvil creando 60 regiones de interés (ROI) diferentes en los que se calculan las variables de forma arbitraria y donde el

programa ya calcula el solapamiento necesario entre regiones de forma automática.

El ancho y grueso de la ventana es el mismo que el del canal, mientras que la longitud en la dirección x es de 102 μm . Para cada una de las ventanas, hacemos el promedio temporal y espacial de la variable de la ventana entera, así de esta manera, solo habrá un solo valor para cada ventana. Finalmente he hecho la representación en función de la distancia de la fuente de luz, siendo x = 0 el punto más cercano.



Figura 10: Diferentes variables en función de la distancia a la luz.

Los gráficos 10 (a), (c) y (d) tienen una forma muy parecida. En estos se pueden distinguir tres zonas principales, una primera en el que la media de la velocidad, la energía y la enstrofía es plana, una zona central en la que hay un pico, y una última donde decrece de forma monótona. Aún así, es necesario destacar que hay oscilaciones de un tamaño considerable y la forma del gráfico no es el de una transición de fase perfecta. Por otro lado, la curva de la vorticidad no sigue el mismo patrón. Comparando este resultado con el de los apartados 3.1 y 3.2 vemos que hay una concordancia. Por un lado, ya se ha visto que la zona en que hay más actividad es en la central, por lo tanto tiene sentido que el módulo de la velocidad de cada una de las ventanas sea mayor, ya sea por que hay más células en movimiento o porque van más rápido. Respecto la vorticidad, ya se ha visto que no hay mucha diferencia entre las zonas de en medio y final, por lo que no se puede apreciar la existencia de una transición de fase.

4 Conclusión

En este trabajo se ha analizado los estados atascados y las transiciones de fase en la materia activa. Las *C. reinhardtii* realizan un proceso de fototaxis, que significa que nadan hacia regiones de intensidad de luz óptima mediante la regulación del batido activo de sus dos flagelos anteriores. Por tanto este movimiento es autónomo, no depende de fuerzas externas, y se estudia dentro de la categoría de "materia activa". Se analiza a partir de técnicas biofísicas experimentales y enfoques teóricos tomados de la dinámica de fluidos, la mecánica estadística y la teoría de sistemas dinámicos no lineales.

A partir de los resultados concluidos podemos ver como la velocidad y la vorticidad son mayores donde hay más densidad de células. Respecto a la regiones donde hay menor actividad y menor vorticidad, se ha llegado a la conclusión de que la variación entre sus velocidades es menor, ya que el ancho de sus distribuciones gaussianas es más pequeño que en otras zonas.

En cuanto a la existencia de transiciones de fases, se ha llegado a la conclusión de que sí se producen en el confinamiento de C. reinhardtii, aunque en el caso de la vorticidad no se puede hacer tal afirmación. La transición de fase en el módulo de la velocidad también se puede observar gráficamente en el apartado 3.1. Estas transiciones de fase se pueden observar en la sedimentación de suspensiones coloidales activas [8].

A Bibliografía

[1] Matthieu Martin, Alexandre Barzyk, Eric Bertin, Philippe Peyla, Salima Rafai. Photofocusing: Light and flow of phototactic microswimmer suspension. *Phys. Rev.* E 93, 051101, 2016.

[2] Dhruv K. Vig, Alex E. Hamby, and Charles W. Wolgemuth. On the Quantification of Cellular Velocity Fields. *Biophysical Journal* 110, 1469-1475, 2016.

[3] Raymond E. Goldstein. Green Algae as Model Organisms for Biological Fluid Dynamics. Annu. Rev. Fluid Mech, 47:343-75, 2015.

[4] Sriram Ramaswamy. The Mechanics and Statistics of Active Matter. Annual Review of Condensed Matter Physics. Vol. 1:323-345 (2010)

[5] Knut Drescher, Raymond E. Goldstein, and Idan Tuval. Fidelity of adaptive phototaxis. *PNAS* 107 (25) 11171-11176, 2010.

[6] Raphaël Jeanneret, Matteo Contino, and Marco Polina. A brief introduction to the model microswimmer Chlamydomonas reinhardtii. *Eur. Phys. J. Special Topics*, 225, 2141-2156, 2016.

[7] Jörn Dunkel, Sebastian Heidenreich, Knut Drescher, Henricus H. Wensink, Markus Bär, and Raymond E. Goldstein. Fluid dynamics of bacterial turbulence. *Phys. Rev. Lett.* 110:228102, 2013.

[8] Jérémie Palacci, Cécile Cottin-Bizonne, Christophe Ybert, and Lydéric Bocquet. Sedimentation and Effective Temperature of Active Colloidal Suspensions. *Phys. Rev. Lett.* 105:088304, 2010.