単毛性細菌の推進機構の解析*

高野 泰 齊^{*1}, 後 藤 知 伸^{*1}, 臼 井 由 和^{*2}Analyses on Propulsion Mechanism of Micro-Organism
with a Helical Flagellum

Yasunari TAKANO, Tomonobu GOTO and Yoshikazu USUI

The swimming motion of a micro organism is analyzed assuming that the micro-organism consists of a spherical body and a rotating helical flagellum. Forces acting on the flagellum and on the body are estimated by applying the resistive force theory based on hydrodynamics of low Reynolds-number flow. The relation between the velocity of the body and the angular velocity of flagellar motion can be determined for a given size of the body and flagellar shape by the present analyses. It is also shown that the spinning flagellum rotates around a fixed axis so that the micro organism moves along a helical trajectory.

Key Words: Biofluid Dynamics, Flagellar Motion, Flagellar Hydrodynamics, Helical Wave, Resistive Force Theory

1. ま え が き

ビブリオ菌のような単毛性細菌は単一のらせん形状をしたべん毛を菌体内のべん毛モータで回転させることによって水中を運動する。水中微生物には精子のように鞭毛を屈曲させて推進するものや、細菌（バクテリア）のようにらせん型べん毛を回転させて推進するものがあり、その推進機構の解析はこれまでも行われている。Gray と Hancock⁽¹⁾は波状に屈曲する鞭毛による推進機構を抵抗力理論を用いて解析した。国内では、小林ら⁽²⁾により鞭毛を模擬した多リンク要素の推進機構が調べられている。一方、本研究で扱うようならせん型べん毛による推進機構に対しては、Chwang と Wu⁽³⁾によるらせん軸方向の速度の解析、Keller と Rubinow⁽⁴⁾による球形菌体とらせんのべん毛によってモデル化された微生物の運動の解析がある。また、これらの理論に関する Lighthill⁽⁵⁾⁽⁶⁾による生物流体力学の立場からの解説や Brennen と Winet⁽⁷⁾による繊毛や鞭毛の流体力学の解説もある。さらに、Higdon⁽⁸⁾⁽⁹⁾は細長物体理論を適用

して波状に屈曲する鞭毛あるいはらせん型べん毛を伴う球形菌体に対する推進機構および流れ場の解析を行った。また、Phan-Thien ら⁽¹⁰⁾は境界要素法を適用してらせん型べん毛を伴う球形および回転楕円体形の菌体における推進機構の解析を行っている。細長物体理論や境界要素法による解析は、抵抗力理論における近似を解消し、流れ場に対する知見も得られるが、膨大な数値計算を必要とする。

本研究では、単毛性細菌を球形の菌体とらせん形状のべん毛からなるとモデル化し、その推進機構を抵抗力理論によって解析する。抵抗力理論による解析は、静止流体中を運動する球や細長回転楕円体に作用する力に対する抵抗係数を利用して細菌に負荷する力を評価するもので、細長物体理論による解析において考慮されている菌体とべん毛の相互作用が無視されている。また、抵抗係数の値の選び方にもあいまいさが残る。このように抵抗力理論は、細長物体理論に比べると近似も多いが、細菌の運動に対しては、わずかな数値計算で細長物体理論や境界要素法による方法に比較できる結果を得ることができる。特に、今回の解析は、べん毛形状として、らせん以外の空間曲線を対象とできる所に特長がある。

* 原稿受付 1995年5月29日。

^{*1} 正員、鳥取大学工学部（〒680 鳥取市湖山町南4-101）。^{*2} 学生員、鳥取大学大学院。

2. 解 析

2.1 細菌の速度および角速度

図1に示すようなべん毛に固定された座標系 $O' - \xi_1\xi_2\xi_3$ を考える. その原点 O' は球形の菌体の中心に一致するように取られており, 静止座標系 $O - x_1x_2x_3$ に対し位置ベクトル $\mathbf{R}$ によって表され, 速度 $\mathbf{V}$ および角速度 $\boldsymbol{\Omega}$ で相対運動すると仮定する. 座標系 $O' - \xi_1\xi_2\xi_3$ の基底ベクトル (単位ベクトル) を, $\mathbf{e}_i$ とすると, べん毛の形状は位置ベクトル $\mathbf{r}_f$ によって次式のように表される.

$$\mathbf{r}_f(s, t) = \xi_1(s)\mathbf{e}_1(t) + \xi_2(s)\mathbf{e}_2(t) + \xi_3(s)\mathbf{e}_3(t) \quad (1)$$

ここで, s はべん毛に沿う長さ, t は時間を示す. 座標系 $O' - \xi_1\xi_2\xi_3$ は座標系 $O - x_1x_2x_3$ に対して角速度 $\boldsymbol{\Omega}$ で回転するので基底ベクトルは次の関係を満たす.

$$\dot{\mathbf{e}}_i = \boldsymbol{\Omega} \times \mathbf{e}_i, \quad i = 1, 2, 3 \quad (2)$$

ここで, ドットは時間 t に関する微分を表す. 式 (2) を式 (1) に代入すると, 次式を得る.

$$\begin{aligned} \dot{\mathbf{r}}_f(s, t) &= \xi_1(s)\dot{\mathbf{e}}_1(t) + \xi_2(s)\dot{\mathbf{e}}_2(t) + \xi_3(s)\dot{\mathbf{e}}_3(t) \\ &= \boldsymbol{\Omega} \times \mathbf{r}_f \end{aligned} \quad (3)$$

これを用いれば, 位置ベクトル $\mathbf{r}_f$ すなわち静止座標系 $O - x_1x_2x_3$ における位置ベクトル $\mathbf{r} (= \mathbf{R} + \mathbf{r}_f)$ で示されるべん毛の要素における速度 $\mathbf{v}$ は次のようになる.

$$\mathbf{v} = \dot{\mathbf{r}} = \dot{\mathbf{R}} + \dot{\mathbf{r}}_f = \mathbf{V} + \boldsymbol{\Omega} \times \mathbf{r}_f \quad (4)$$

ここで, $\mathbf{V} (= \dot{\mathbf{R}})$ は菌体の推進速度である. 座標系 $O' - \xi_1\xi_2\xi_3$ における位置ベクトル $\mathbf{r}_f$ における接線方向ベクトルを $\mathbf{t} (= \partial \mathbf{r}_f / \partial s)$, 主法線ベクトルを $\mathbf{n}$, 従法線ベクトルを $\mathbf{b} = \mathbf{t} \times \mathbf{n}$ とする. 速度 $\mathbf{v}$ の接線成分 v_t , 主法線成分 v_n , 従法線成分 v_b はそれぞれ次式で与えられる.

Fig. 1 Schematic diagram for a model of a micro-organism propelled by a helical flagellum.

$$v_t = \mathbf{v} \cdot \mathbf{t} = \sum_{j=1}^3 t_j V_j + \sum_{j=1}^3 \begin{vmatrix} \xi_{j+1} & \xi_{j+2} \\ t_{j+1} & t_{j+2} \end{vmatrix} \Omega_j \quad (5)$$

$$v_n = \mathbf{v} \cdot \mathbf{n} = \sum_{j=1}^3 n_j V_j + \sum_{j=1}^3 \begin{vmatrix} \xi_{j+1} & \xi_{j+2} \\ n_{j+1} & n_{j+2} \end{vmatrix} \Omega_j \quad (6)$$

$$v_b = \mathbf{v} \cdot \mathbf{b} = \sum_{j=1}^3 b_j V_j + \sum_{j=1}^3 \begin{vmatrix} \xi_{j+1} & \xi_{j+2} \\ b_{j+1} & b_{j+2} \end{vmatrix} \Omega_j \quad (7)$$

ここで, 添字の 4, 5 はそれぞれ 1, 2 に置き換えられる.

太さに比べて十分に長い回転楕円体が静止流体中で運動する時に受ける力が細長物体理論から求められ, 波状鞭毛に対する接線および法線方向の粘性抵抗係数が次式のように与えられている⁽⁶⁾⁽⁷⁾⁽¹¹⁾.

$$C_T = \frac{2\pi\mu}{\ln(2\lambda/a) - 0.5} \quad (8)$$

$$C_N = \frac{4\pi\mu}{\ln(2\lambda/a) + 0.5} \quad (9)$$

ここで, a は鞭毛断面半径, λ は波状鞭毛の波長, μ は流体の粘性係数である. 今回のらせん型べん毛に対する抵抗係数に対しても同じものを用いるが, λ をらせんピッチとしている.

静止流体中を速度 $\mathbf{v}$ で運動するべん毛の微小長さ ds に作用する力の接線および法線方向成分は次式で与えられる.

$$d\mathbf{F}_T = -C_T v_t \mathbf{t} ds \quad (10)$$

$$d\mathbf{F}_N = -C_N (v_n \mathbf{n} + v_b \mathbf{b}) ds \quad (11)$$

従って, べん毛の微小長さ ds に作用する力は $d\mathbf{F}_f = d\mathbf{F}_T + d\mathbf{F}_N$ となる. べん毛全体に作用する力 $\mathbf{F}_f$ は, 全長にわたり積分すれば得られ, その i 成分は次のようになる.

$$F_{fi} = \sum_{j=1}^3 a_{ij} V_j + \sum_{j=1}^3 b_{ij} \Omega_j \quad (12)$$

ここで,

$$a_{ij} = - \int (C_T t_i t_j + C_N n_i n_j + C_N b_i b_j) ds \quad (13)$$

$$\begin{aligned} b_{ij} = - \int \{ & C_T t_i \begin{vmatrix} \xi_{j+1} & \xi_{j+2} \\ t_{j+1} & t_{j+2} \end{vmatrix} \\ & + C_N n_i \begin{vmatrix} \xi_{j+1} & \xi_{j+2} \\ n_{j+1} & n_{j+2} \end{vmatrix} \\ & + C_N b_i \begin{vmatrix} \xi_{j+1} & \xi_{j+2} \\ b_{j+1} & b_{j+2} \end{vmatrix} \} ds \end{aligned} \quad (14)$$

また, べん毛の微小長さ ds に作用する力のモーメントは, $d\mathbf{M}_f = \mathbf{r}_f \times d\mathbf{F}_f$ で与えられる. べん毛全体に作用する力のモーメント $\mathbf{M}_f$ は, 全長にわたり積分すれば得られ, その i 成分は次のようになる.

$$M_{fi} = \sum_{j=1}^3 c_{ij} V_j + \sum_{j=1}^3 d_{ij} \Omega_j \quad (15)$$

ここで、

$$c_{ij} = - \int \left\{ C_T \begin{vmatrix} \xi_{i+1} & \xi_{i+2} \\ t_{i+1} & t_{i+2} \end{vmatrix} t_j \right. \\ \left. + C_N \begin{vmatrix} \xi_{i+1} & \xi_{i+2} \\ n_{i+1} & n_{i+2} \end{vmatrix} n_j \right. \\ \left. + C'_N \begin{vmatrix} \xi_{i+1} & \xi_{i+2} \\ b_{i+1} & b_{i+2} \end{vmatrix} b_j \right\} ds \quad (16)$$

$$d_{ij} = - \int \left\{ C_T \begin{vmatrix} \xi_{i+1} & \xi_{i+2} \\ t_{i+1} & t_{i+2} \end{vmatrix} \begin{vmatrix} \xi_{j+1} & \xi_{j+2} \\ t_{j+1} & t_{j+2} \end{vmatrix} \right. \\ \left. + C_N \begin{vmatrix} \xi_{i+1} & \xi_{i+2} \\ n_{i+1} & n_{i+2} \end{vmatrix} \begin{vmatrix} \xi_{j+1} & \xi_{j+2} \\ n_{j+1} & n_{j+2} \end{vmatrix} \right. \\ \left. + C'_N \begin{vmatrix} \xi_{i+1} & \xi_{i+2} \\ b_{i+1} & b_{i+2} \end{vmatrix} \begin{vmatrix} \xi_{j+1} & \xi_{j+2} \\ b_{j+1} & b_{j+2} \end{vmatrix} \right\} ds \quad (17)$$

結局、べん毛全体に作用する力 $\mathbf{F}_f$ と力のモーメント $\mathbf{M}_f$ は次のように表される。

$$\mathbf{F}_f = \mathbf{A}\mathbf{V} + \mathbf{B}\boldsymbol{\Omega} \quad (18)$$

$$\mathbf{M}_f = \mathbf{C}\mathbf{V} + \mathbf{D}\boldsymbol{\Omega} \quad (19)$$

ここで、 $\mathbf{A}, \mathbf{B}, \mathbf{C}, \mathbf{D}$ は、それぞれ、 $a_{ij}, b_{ij}, c_{ij}, d_{ij}$ を成分とする 3 行 3 列の行列を示す。

半径 r_b の球形の菌体が粘性係数 μ の流体中を速度 $\mathbf{V}$ で進む時に菌体に働く力は、Stokes の抵抗則として知られ、 $\mathbf{F}_b = -6\pi\mu r_b \mathbf{V}$ と表される。また、球形の菌体が静止流体中で角速度 $\boldsymbol{\omega}$ で回転する時に菌体に働く力のモーメントは、 $\mathbf{M}_b = -8\pi\mu r_b^3 \boldsymbol{\omega}$ で与えられる。細菌全体が流体から受ける力および力のモーメントは 0 であるので次式が導かれる。

$$\mathbf{F}_f + \mathbf{F}_b = 0 \quad (20)$$

$$\mathbf{M}_f + \mathbf{M}_b = 0 \quad (21)$$

従って、次のような関係が得られる。

$$\begin{bmatrix} A - 6\pi\mu r_b I & B \\ C & D - 8\pi\mu r_b^3 I \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \mathbf{V} \\ \boldsymbol{\Omega} \end{bmatrix} \\ = \begin{bmatrix} \mathbf{0} \\ -8\pi\mu r_b^3 \boldsymbol{\Omega}_0 \end{bmatrix} \quad (22)$$

ここで、 I は 3 行 3 列の単位行列を、また、 $\boldsymbol{\Omega}_0 = \boldsymbol{\Omega} - \boldsymbol{\omega}$ はべん毛モータの角速度を示し、この $\boldsymbol{\Omega}_0 = \Omega_0 \mathbf{e}_3$ を独立なパラメータとして与えると、式 (22) より $\mathbf{V}$ および $\boldsymbol{\Omega}$ が決まる。すなわち、べん毛に固定された座標系 $O' - \xi_1 \xi_2 \xi_3$ では、一定値の $\boldsymbol{\Omega}_0$ に対し、時間的に変化しない一定の $\mathbf{V}$ および $\boldsymbol{\Omega}$ が得られる。

2.2 細菌の運動

次に、静止座標系 $O - x_1 x_2 x_3$ におけるべん毛（に固定された座標系）の運動を調べる。この座標系 $O - x_1 x_2 x_3$ においても、 $\boldsymbol{\Omega}$ が時間的に変化せず一定であると仮定すると、式 (2) より次の関係が得られる。

$$\frac{d^3 \mathbf{e}_i}{dt^3} + |\boldsymbol{\Omega}|^2 \frac{d\mathbf{e}_i}{dt} = 0, \quad i = 1, 2, 3 \quad (23)$$

この方程式の一般解は次式のように表される。

$$\mathbf{e}_i(t) = \mathbf{a}_i \cos |\boldsymbol{\Omega}|t + \mathbf{b}_i \sin |\boldsymbol{\Omega}|t + \mathbf{c}_i, \quad i = 1, 2, 3 \quad (24)$$

ここで、 $\mathbf{a}_i, \mathbf{b}_i, \mathbf{c}_i$ は一定の係数ベクトルである。 $\mathbf{e}_i$ が単位ベクトルであることを考慮すると、ベクトル $\mathbf{a}_i, \mathbf{b}_i, \mathbf{c}_i$ はそれぞれ直交し、 $|\mathbf{a}_i| = |\mathbf{b}_i|$ となり、 $\mathbf{c}_1, \mathbf{c}_2, \mathbf{c}_3$ は、一定の方向を向くことが示される。また、 $\boldsymbol{\Omega} = \Omega_1 \mathbf{e}_1 + \Omega_2 \mathbf{e}_2 + \Omega_3 \mathbf{e}_3$ は座標系 $O - x_1 x_2 x_3$ において時間的に一定で $\mathbf{c}_i$ ($i = 1, 2, 3$) の方向を向くベクトルであることが示され仮定が満足される。

仮に、時刻 $t = 0$ においてべん毛に固定されている座標系 $O' - \xi_1 \xi_2 \xi_3$ が静止座標系 $O - x_1 x_2 x_3$ に一致するとする。すなわち、 $t = 0$ において、

$$\mathbf{e}_1 = \mathbf{i}, \quad \mathbf{e}_2 = \mathbf{j}, \quad \mathbf{e}_3 = \mathbf{k} \quad (25)$$

ここで、 $\mathbf{i}, \mathbf{j}, \mathbf{k}$ は静止座標系 $O - x_1 x_2 x_3$ における基底ベクトルを示す。すると、式 (24) の係数ベクトルは次式のように表される。

$$\mathbf{a}_1 = \mathbf{i} - \Omega_1 \boldsymbol{\Omega} / |\boldsymbol{\Omega}|^2, \quad \mathbf{b}_1 = \boldsymbol{\Omega} \times \mathbf{i} / |\boldsymbol{\Omega}|, \\ \mathbf{c}_1 = \Omega_1 \boldsymbol{\Omega} / |\boldsymbol{\Omega}|^2 \quad (26)$$

$$\mathbf{a}_2 = \mathbf{j} - \Omega_2 \boldsymbol{\Omega} / |\boldsymbol{\Omega}|^2, \quad \mathbf{b}_2 = \boldsymbol{\Omega} \times \mathbf{j} / |\boldsymbol{\Omega}|, \\ \mathbf{c}_2 = \Omega_2 \boldsymbol{\Omega} / |\boldsymbol{\Omega}|^2 \quad (27)$$

$$\mathbf{a}_3 = \mathbf{k} - \Omega_3 \boldsymbol{\Omega} / |\boldsymbol{\Omega}|^2, \quad \mathbf{b}_3 = \boldsymbol{\Omega} \times \mathbf{k} / |\boldsymbol{\Omega}|, \\ \mathbf{c}_3 = \Omega_3 \boldsymbol{\Omega} / |\boldsymbol{\Omega}|^2 \quad (28)$$

この時、静止座標系 $O - x_1 x_2 x_3$ における菌体の速度ベクトルは次式で与えられる。

$$\mathbf{V}(t) = V_1 \mathbf{e}_1(t) + V_2 \mathbf{e}_2(t) + V_3 \mathbf{e}_3(t)$$

$$\begin{aligned}
&= (V_1 \mathbf{a}_1 + V_2 \mathbf{a}_2 + V_3 \mathbf{a}_3) \cos |\boldsymbol{\Omega}|t \\
&\quad + (V_1 \mathbf{b}_1 + V_2 \mathbf{b}_2 + V_3 \mathbf{b}_3) \sin |\boldsymbol{\Omega}|t \\
&\quad + (V_1 \mathbf{c}_1 + V_2 \mathbf{c}_2 + V_3 \mathbf{c}_3) \\
&= \left(\mathbf{V} - \frac{\mathbf{V} \cdot \boldsymbol{\Omega}}{|\boldsymbol{\Omega}|^2} \boldsymbol{\Omega} \right) \cos |\boldsymbol{\Omega}|t \\
&\quad + \frac{\boldsymbol{\Omega} \times \mathbf{V}}{|\boldsymbol{\Omega}|} \sin |\boldsymbol{\Omega}|t \\
&\quad + \frac{\mathbf{V} \cdot \boldsymbol{\Omega}}{|\boldsymbol{\Omega}|^2} \boldsymbol{\Omega} \quad (29)
\end{aligned}$$

ここで, $\cos |\boldsymbol{\Omega}|t$ および $\sin |\boldsymbol{\Omega}|t$ の係数ベクトルである $\mathbf{V} - (\mathbf{V} \cdot \boldsymbol{\Omega})\boldsymbol{\Omega}/|\boldsymbol{\Omega}|^2$ と $\boldsymbol{\Omega} \times \mathbf{V}/|\boldsymbol{\Omega}|$ は直交し, それぞれの絶対値は等しく, $(\mathbf{V} \cdot \boldsymbol{\Omega})\boldsymbol{\Omega}/|\boldsymbol{\Omega}|^2$ は, それらに直交することが分かる. 結局, 図 2 に示されるように, べん毛に固定された座標系 $O' - \xi_1 \xi_2 \xi_3$ および菌体の中心にとられている原点 O' の速度ベクトル $\mathbf{V}$ は $\boldsymbol{\Omega}$ のまわりを角速度 $|\boldsymbol{\Omega}|$ で回転する.

菌体の中心に取られている運動座標系の原点 O' の位置ベクトル $\mathbf{R}$ は式 (29) を時間積分することによって, 次のように得られる.

$$\begin{aligned}
\mathbf{R}(t) &= \left(\mathbf{V} - \frac{\mathbf{V} \cdot \boldsymbol{\Omega}}{|\boldsymbol{\Omega}|^2} \boldsymbol{\Omega} \right) \frac{1}{|\boldsymbol{\Omega}|} \sin |\boldsymbol{\Omega}|t \\
&\quad - \frac{\boldsymbol{\Omega} \times \mathbf{V}}{|\boldsymbol{\Omega}|^2} \cos |\boldsymbol{\Omega}|t \\
&\quad + \frac{\mathbf{V} \cdot \boldsymbol{\Omega}}{|\boldsymbol{\Omega}|^2} \boldsymbol{\Omega} t \quad (30)
\end{aligned}$$

なお, $\sin |\boldsymbol{\Omega}|t$ および $\cos |\boldsymbol{\Omega}|t$ の係数ベクトルは, 互いに直交し, それぞれの絶対値は相等しく, これらの係数ベクトルと第 3 項の $(\mathbf{V} \cdot \boldsymbol{\Omega})\boldsymbol{\Omega}/|\boldsymbol{\Omega}|^2$ は互いに直交することから, 菌体の中心はらせん軌道を描くことが分かる.

結局, 細菌の平均推進速度は次式で表される.

$$V_m = (\mathbf{V} \cdot \boldsymbol{\Omega})/|\boldsymbol{\Omega}| \quad (31)$$

また, 菌体の中心の描くらせんのピッチおよび半径は, それぞれ次のように表される.

$$\Lambda = 2\pi(\mathbf{V} \cdot \boldsymbol{\Omega})/|\boldsymbol{\Omega}|^2 = 2\pi V_m/|\boldsymbol{\Omega}| \quad (32)$$

Fig. 2 Schematic diagram for movement of the coordinate fixed with the flagellum of the micro-organism.

Table 1 Data of micro-organisms

Radius of cell body	$r_b = 1\mu m$	
Cross-sectional radius of flagellum	$a = 0.01\mu m$	
Frequency of flagellar motor	$m = 100c/s$	
Extension No. of helical flagellum	$n = 0.1 \sim 20$	
Viscosity coefficient	$\mu = 1.3\mu g/\mu m \cdot s$	
Case	Helical amplitude $\rho_0, \mu m$	Wave length $\lambda, \mu m$
1	0.2	2
2	0.5	2
3	1	2
4	0.5	4
5		2

$$h = |\boldsymbol{\Omega} \times \mathbf{V}|/|\boldsymbol{\Omega}|^2 \quad (33)$$

3. 計算結果

左巻きのらせん型べん毛を有する細菌の運動を解析結果に当てはめて計算する. まず次式で表されるようなピッチが一定のらせん型べん毛を考える.

$$\xi_1 = \rho \cos \theta, \quad \xi_2 = \rho \sin \theta, \quad \xi_3 = r_b - \lambda \theta / 2\pi \quad (34)$$

$$\rho = \rho_0 \{1 - \exp(2\theta/\pi)\} \quad (35)$$

ここで, $\theta (< 0)$ はらせんの回転角である. 式 (13), (14), (16), (17) などから行列 A, B, C, D が決まり, 式 (22) より, $\mathbf{V}, \boldsymbol{\Omega}$ を求めることができる. 数値例として示す細菌の特性値を表 1 に示す. また, その概略図を図 3 に示す.

図 4 にケース 2 の場合のべん毛らせんの巻数 $n (= \theta/2\pi)$ と座標系 $O' - \xi_1 \xi_2 \xi_3$ における速度成分 V_1, V_2, V_3 の関係を示す. ここで, $V_L (= \lambda m)$ はらせん波の伝播速度を示

Fig. 3 Schematic diagrams for micro-organisms with single flagellum.

Fig. 4 Relation of velocity components with extension number of a helical flagellum for Case 2.

す。なお、 λ はべん毛ら旋のピッチであり、 m はべん毛モーターの単位時間当たりの回転数である。ら旋の中心軸方向の成分 V_3 の絶対値はら旋の巻数が少ない間は、その巻数に応じて増加する。これは巻数に比例して推進力が増加するためである。しかし、べん毛の長さが長くなれば抵抗もそれだけ増えるために、速度が増加し続けることはなく、 $n=7$ 付近で極大をとり、巻数がそれ以上になると速度は減少する。また、ら旋の中心軸以外の速度成分 V_1, V_2 も生じており、べん毛の巻数の変化に応じて生じるアンバランスを反映して、ら旋ピッチを周期として変化する。

図5にケース2の場合のべん毛ら旋の巻数 n と座標系 $O'-\xi_1\xi_2\xi_3$ における角速度成分 $\Omega_1, \Omega_2, \Omega_3$ の関係を示す。ここで、 $\Omega_0 (= 2\pi m)$ はべん毛モーターの角速度である。べん毛ら旋の中心軸まわりの角速度 Ω_3 は、べん毛の巻数が少ない場合には、べん毛モーターの角速度に相当する値をとるが、べん毛の巻数の増加に応じて減少する。これは、回転するべん毛によって発生するトルクをバランスさせるために生じる菌体の逆方向の回転のためである。なお、菌体の角速度成分 ω_3 はべん毛モーターの角速度 Ω_0 から Ω_3 を差し引いたものにな

Fig. 5 Relation of angular velocity components with extension number of a helical flagellum for Case 2.

Fig. 6 Relation of average speed and angular velocity with flagellar length for Case 1 - 3.

る。べん毛の巻数が1～2程度の間は中心軸以外に大きな角速度成分 Ω_1, Ω_2 が生じるが、べん毛の巻数が5以上になると無視できるものとなっている。

ケース2の細菌の最大推進速度は、 $n=7$ の付近で達成される。 $V_m/V_L \sim 0.17$ 、 $V_L = 200 \mu\text{m/s}$ より、 $V_m \sim 34 \mu\text{m/s}$ となる。また、細菌の描くら旋軌道のピッチと半径を、 $n=2$ の場合に評価すると、ら旋のピッチは $\Lambda = 2\pi V_m/\Omega$ と表されるので、 $\Omega/\Omega_0 \sim 0.93$ 、 $V_m/V_L \sim 0.11$ より、 $\Lambda \sim 0.2 \mu\text{m}$ になる。 V と Ω がほとんど同方向のベクトルであれば、式(33)は $h \sim (\Omega_1^2 + \Omega_2^2)^{1/2} V_m/\Omega^2$ とできるので、 $(\Omega_1^2 + \Omega_2^2)^{1/2}/\Omega \sim 0.015$ より、 $h \sim 0.5 \text{ nm}$ になることが分かる。

図6にら旋のピッチが同じで半径が異なるケース1～3の場合のべん毛ら旋に沿う長さ L と平均推進速度 V_m およびべん毛ら旋の角速度 Ω との関係を示す。平均速度はべん毛の長さが短い間は、その長さに応じて増加する。これはべん毛の長さに応じて推進力も増加するためであると考えられる。また、べん毛ら旋の半径が大であるほど、べん毛長さに応じて角速度の減少の割合が大となっているが、これは半径に対応して発生トルクが大となるためである。その結果、ら旋半径が大のもの

Fig. 7 Relation of average speed and angular velocity with flagellar length for Case 2 and 4.

Fig. 8 Relation of velocity components with extension number of a helical flagellum for Case 5.

程、べん毛長さに応じて推進速度が減少する。

図7にら旋の半径が同じでピッチが、それぞれ2および4 μm と異なるケース2、4の場合を比較して、べん毛に沿う長さと平均推進速度および角速度との関係を有次元で示す。両者の角速度の変化がほとんど一致することから、角速度に対するべん毛ら旋のピッチの効果は半径に比べ無視できることが分かる。平均推進速度の最大値がケース4の方が大であることから、べん毛ら旋のピッチは平均推進速度に影響することが示されている。

図8に図3(5)に示すような形状のケース5の結果を示す。この曲線は次式で表される。

$$\rho = \rho_0 \theta / 2\pi, \quad \rho_0 = 0.2 \mu\text{m}, \quad \lambda = 2 \mu\text{m} \quad (36)$$

この場合は、ら旋半径が一定値にならず増大するが、一定値となるら旋型に比べて、推進速度が最大値をとって後、急速に低下する。これは、ら旋半径が大になるほど抵抗力の効果が卓越し、べん毛の角速度が著しく低下し、推進力が得られなくなるためと考えられる。

これまで、抵抗力理論に基づく解析結果の数値例を表1および図3に示した細菌に対して与えた。次に、細

Fig. 9 Relation of average speed with extension number of a helical flagellum.

長物体理論に基づく Higdon⁽⁸⁾による厳密解との比較を示す。比較する細菌のら旋型べん毛の形状は、彼に従い、次式のものを採用する。

$$\rho = \rho_0 \{1 - \exp(-\theta^2)\} \quad (37)$$

図9に、べん毛長さ L を一定にとり、べん毛ら旋の最大半径 ρ_0 とピッチ λ を $\lambda = 2\pi\rho_0$ の関係を保ちながら変化させる時の、べん毛の巻数と平均推進速度との関係に対し、細長物体理論の厳密解と本解析における抵抗力理論の結果を比較する。式(8)および(9)による抵抗係数を用いた抵抗力理論の結果は、細長物体理論の厳密解に比べて1.2～1.5倍程大きな推進速度を予測する。本解析では回転楕円体の抵抗係数から、ら旋型べん毛の抵抗係数を評価している。また、抵抗力理論では菌体とべん毛の相互作用を無視している。以上の理由によって、本解析の結果と細長物体理論の厳密解との差が生じたものと思われる。細長物体理論の厳密解や境界要素法の数値解に適合するような、より適切な抵抗係数を求めることは今後の課題の一つであろう。著者らは、Phan-Thien ら⁽¹⁰⁾ に倣い境界要素法による細菌まわりの流れの数値解析を行っており⁽¹²⁾、抵抗力理論の結果と境界要素法の結果の比較から、抵抗係数および菌体とべん毛の相互作用を検討したいと考えている。

4. あ と が き

本研究では、ら旋形状のべん毛を回転させることによって水中を推進する細菌をモデル化して抵抗力理論に基づいた解析を行った。その結果、空間曲線の形式で与えられたべん毛を有する細菌の推進速度、角速度および軌跡を求めることが出来た。今回のモデルは、特にら旋に拘らず任意の空間曲線を軸まわりに回転させる場合の結果が容易に得られる所が特長である。

おわりに、本研究を通じてご指導いただいた京都大学・赤松映明教授に深く感謝します。

文 献

- (1) Gray, J. and Hancock, G.J., The propulsion of sea-urchin spermatozoa. *J. Exp. Biol.*, 32 (1955), 802-814.
- (2) 小林, 音波, 池谷, 屈曲運動生物を模倣した水中推進機構のシミュレーション(べん毛運動の場合), *機論(C編)* 58巻548号, (1992), 1075-1079.
- (3) Chwang, A.T. and Wu, T.Y., A note on the helical movement of micro-organisms. *Proc. Roy. Soc. Lond. B.* 178 (1971), 327-346.
- (4) Keller, J.B. and Rubinow, S.I., Swimming of flagellated microorganisms. *Biophysical J.* 16 (1976), 151-170.
- (5) Lighthill, J., *Mathematical Biofluidynamics*. SIAM (1975), cf Chap.3.
- (6) Lighthill, J., *Flagellar Hydrodynamics*. SIAM Review 18 (1976), 161-230.

- (7) Brennen, C. and Winet, H., Fluid mechanics of propulsion by cilia and flagella. *Ann. Rev. Fluid Mech.* 9 (1977), 339-398.
 - (8) Higdon, J.J.L., The hydrodynamics of flagellar propulsion: helical waves. *J. Fluid Mech.* 90-2 (1979), 331-351.
 - (9) Higdon, J.J.L., A hydrodynamic analysis of flagellar propulsion. *J. Fluid Mech.* 90-4 (1979), 685-711.
 - (10) Phan-Thien, N. Tran-Cong, T. and Ramla, M., A boundary-element analysis of flagellar propulsion. *J. Fluid Mech.* 184 (1987), 553-549.
 - (11) Chwang, A.T. and Wu, T.Y., Hydromechanics of low-Reynolds-number flow. Part 2. Singularity method for Stokes flows. *J. Fluid Mech.* 67-4 (1975), 787-815.
 - (12) 後藤, ほか 3 名, B E Mによるバクテリアのまわりの流れ解析, 数値流体力学シンポジウム講演論文集, (1994), 583-586.
-