細長物体理論による細菌運動の数値解析*

後藤 知伸^{*1}, 稲岡 亮太^{*2}, 高野 泰 齊^{*1}

Numerical Analysis of Bacterium Motion Based on the Slender Body Theory

Tomonobu GOTO, Ryota INAOKA and Yasunari TAKANO

We calculated the speed and efficiency of bacterium swimming motion by use of the slender body theory developed by Higdon. A bacterium model consists of a spherical cell and a rotating helical flagellum is adopted. The results agree well with those of the boundary element method. The computational time of the slender body theory is about 1/400 of that of the boundary element method. We also carried out optimization of the shape of the flagellum with respect to the highest speed and the most efficient swimming. The difference of these two shapes is apparent in the radii of the flagellar helices, and associates with counter rotation of each cell that is keeping torque balance. The flagellar shape of the highest efficiency resembles the observed data for *Vibrio alginolyticus*. Flagella of the bacterium seem to be optimized for efficiency rather than swimming speed.

Key Words: Propulsion, Bio-fluid Mechanics, Numerical Analysis, Swimming Motion, Bacterium, Flagellum, Slender Body Theory

1. 緒 言

細菌は回転する螺旋べん毛を用いて遊泳する。この運動は、細菌に適した環境へ向かう移動であり、生存のために必要な行動である⁽¹⁾。細菌は下等生物であるが、長い年月をかけて現在の形状に到達しており、その活動を行う環境下において何らかの意味で最適化されていると考えられる。べん毛形状を決める因子としては、材料となる蛋白質の種類、生化学反応のエネルギー収支などが上げられるが、べん毛が運動器官であることから、その形状は力学的にも最適化されているものと想像できる。ここでは、細菌の運動を流体力学的な観点から数値解析し、形状と運動速度、効率の関係を求める。また、これらに関する最適形状を求め、べん毛形状について考察する。

細菌運動の解析には抵抗力理論⁽²⁾がよく用いられてきた^{(3)~(6)}。その主たる理由として、理論の簡便さが上げられる。抵抗力理論では、べん毛を微小部分に分割

して考え、それらの部分の流体力学的な相互干渉については考慮しない場合が多い。この場合、抵抗係数の選び方に曖昧さが残るため、定量的に正確な結果を得ることは難しい⁽⁷⁾。そこで、本論文では比較的正確な結果が得られる特異点法⁽⁸⁾の一種である細長物体理論⁽⁹⁾を用いる。

2. 運動解析

2.1 単毛性細菌のモデル 図1は、著者らが撮影したビブリオ菌の暗視野顕微鏡写真である。この菌は、菌体の一端に螺旋形のべん毛を一本もち、べん毛の根元にあるモータでべん毛の螺旋軸のまわりにこれを回転させて運動する。ここでは、図2に示すような、球形の菌体と螺旋形の一本べん毛からなる細菌モデルを考える。半径 r_b の菌体の中心を点 O_0 とする。べん毛は点 O_1 にあるモータにより角速度ベクトル ω で回転する。また、菌体中心 O_0 の速度ベクトルおよび角速度ベクトルを、それぞれ、 U_0 、 Ω_0 とする。べん毛の形状に関する詳細は、3.1節で説明する。

2.2 細長物体理論 ここでいう細長物体理論は、物体のまわりのストークス流れを特異点の分布で表す

* 原稿受付 1998年12月1日。

^{*1} 正員, 鳥取大学工学部 (☎ 680-8552 鳥取市湖山町南4-101)。^{*2} 学生員, 鳥取大学大学院 [現: (株)メイテック]。

E-mail: goto@mech.tottori-u.ac.jp

Fig. 1 Dark field image of *Vibrio alginolyticus*.

Fig. 2 Schematic of a bacterium model.

特異点法の一つである。球や回転楕円体については、ストークス極、二重極、回転極などの分布によって、物体表面の境界条件を厳密に満足させることが可能である⁽¹⁰⁾。しかし、任意の物体形状を表すような特異点の分布を見つけることは、一般に困難である。細長物体理論では、細長い物体を扱い、長手方向に分布する特異点のうち、遠方の特異点の影響を無視することによって、物体表面の境界条件を近似的に満足させる^{(11)~(13)}。この方法は、Higdon^{(8),(9)}によって、べん毛を用いて泳ぐ微生物のまわりの流れの解析に応用され、べん毛上の特異点の分布を数値的に求めるモデルが提案されている。ここでは、べん毛の回転軸が球形菌体の中心を通らない場合も扱うことができるように一部改める他は、Higdon のモデルにしたがって解析を行う。

2.3 べん毛によって誘起される流れ べん毛上に分布するストークス極と二重極を考える。位置 $\mathbf{X}$ にあるストークス極と二重極によって、位置 $\mathbf{x}$ に誘起される流れを示すグリーン関数は、それぞれ

$$S_{ij}(\mathbf{x}, \mathbf{X}) = \frac{\delta_{ij}}{r} + \frac{(x_i - X_i)(x_j - X_j)}{r^3} \quad (1)$$

$$D_{ij}(\mathbf{x}, \mathbf{X}) = -\frac{\delta_{ij}}{r^3} + 3\frac{(x_i - X_i)(x_j - X_j)}{r^5} \quad (2)$$

と表される。ここで、 δ_{ij} はクロネッカーの記号である。また、 $r = |\mathbf{x} - \mathbf{X}|$ であり、下添字 j は極の方向を示す。強さ f_j のストークス極と、強さ d_j の二重極が、長

さ L のべん毛曲線上に分布するとき、位置 $\mathbf{x}$ に誘起される流れの速度ベクトル $\mathbf{u}(\mathbf{x})$ は、

$$u_i(\mathbf{x}) = \int_0^L \left\{ S_{ij}(\mathbf{x}, \mathbf{X}) \frac{f_j}{8\pi\mu} + D_{ij}(\mathbf{x}, \mathbf{X}) \frac{d_j}{4\pi} \right\} ds \quad (3)$$

となる。なお、下添字について総和規約を用いる。べん毛は細長いので、細長物体理論において通常なされるように、太さに比べて十分大きな距離だけ離れたストークス極からの影響を無視すると、上の曲線を中心軸とする半径 a のべん毛の微小長さ部分での境界条件は、二重極の強さを、

$$d = -\frac{a^2}{4\mu} \mathbf{f}_\perp \quad (4)$$

と選ぶことによって、満足させることができる⁽¹⁴⁾。ここで、 $\mathbf{f}_\perp$ はべん毛の中心軸に垂直な方向を向いたストークス極の成分を示す。

べん毛を N 個の線分で近似し、各々の微小線分上では、ストークス極と二重極の強さが一様であると仮定することにより、式 (3) は、

$$u_i(\mathbf{x}) = \sum_{n=1}^N [K_{ij}(\mathbf{x}, \mathbf{X}^n) f_j(\mathbf{X}^n)] \quad (5)$$

と近似することができる。ただし、 $\mathbf{X}^n$ は、 n 番目の線分の中心点の座標である。 K_{ij} は、式 (3) の積分を各々の線分上で解析的に行って求められる行列である。

2.4 菌体の影響 次に菌体の影響について考える。菌体は流れ場へ二種類の影響を及ぼす。第一は、境界としての影響であり、これを考慮するため、べん毛を表現する特異点の鏡像を考える。第二は、菌体自身の運動によって流れを引きずる影響である。

まず、第一の影響について考える。球に対するストークス極の鏡像は、解析的に与えられるので、各々の微小線分上で数値的に積分すると、鏡像によって誘起される流れの速度は、

$$u_i^*(\mathbf{x}) = \sum_{n=1}^N [K_{ij}^*(\mathbf{x}, \mathbf{X}^n) f_j(\mathbf{X}^n)] \quad (6)$$

と表すことができる。本研究では、 K_{ij}^* を求める数値積分に積分点を 8 点用いた Gauss の積分公式を用いている。

次に、菌体の運動によって生じる流れの速度を考える。菌体が速度ベクトル $\mathbf{U}_0$ 、角速度ベクトル $\boldsymbol{\Omega}_0$ で運動しているときに、まわりに誘起される流れの速度ベクトル $\mathbf{u}_b(\mathbf{x})$ は、

$$u_{bi}(\mathbf{x}) = \frac{3}{4} r_b \left\{ S_{ij}(\mathbf{x}, 0) - \frac{r_b^2}{3} D_{ij}(\mathbf{x}, 0) \right\} U_{0j} + \frac{r_b^3}{|\mathbf{x}|^3} \epsilon_{ijk} x_k \Omega_{0j} \quad (7)$$

となる。ここで、 ϵ_{ijk} は、

$$\epsilon_{ijk} = \begin{cases} 1 & (i, j, k) \text{ が } (1, 2, 3) \text{ の偶置換} \\ -1 & (i, j, k) \text{ が } (1, 2, 3) \text{ の奇置換} \\ 0 & \text{上以外のとき} \end{cases} \quad (8)$$

で定義されるエディントンの記号である。

2.5 ベン毛の運動速度 菌体中心 O_0 を原点とする位置ベクトル $\mathbf{x}$ で表されるベン毛上の微小部分の運動速度ベクトル $\mathbf{u}_f(\mathbf{x})$ は、菌体の速度ベクトル $\mathbf{U}_0$ と角速度ベクトル $\boldsymbol{\Omega}_0$ およびベン毛モータの角速度ベクトル $\boldsymbol{\omega}$ を使って、

$$\mathbf{u}_f(\mathbf{x}) = \mathbf{U}_0 + \epsilon_{ijk} \{x_k \Omega_{0j} + (x_k - r_{bk}) \omega_j\} \quad (9)$$

と表される。ここで、 $\mathbf{r}_b$ は菌体中心 O_0 からベン毛の付け根の点 O_1 までのベクトル $\overrightarrow{O_0 O_1}$ である。

ベン毛の運動速度と細菌の泳ぎによってベン毛表面に誘起される流れの速度は等しいので、式 (5), (6), (7) において、位置ベクトル $\mathbf{x}$ をベン毛上の m 番目の微小部分の中心点 $\mathbf{X}^m$ にとると、

$$\mathbf{u}_f(\mathbf{X}^m) = \mathbf{u}(\mathbf{X}^m) + \mathbf{u}^*(\mathbf{X}^m) + \mathbf{u}_b(\mathbf{X}^m) \quad (10)$$

が成立し、この式は、

$$\begin{aligned} & \Gamma_{ij}^1(\mathbf{X}^m) U_{0j} + \Gamma_{ij}^2(\mathbf{X}^m) \Omega_{0j} \\ & - \sum_{n=1}^N \left[\{K_{ij}(\mathbf{X}^m, \mathbf{X}^n) + K_{ij}^*(\mathbf{X}^m, \mathbf{X}^n)\} f_j(\mathbf{X}^n) \right] \\ & - \epsilon_{ijk} (x_k - r_{bk}) \omega_j = 0 \end{aligned} \quad (11)$$

と書き換えることができる。ただし、

$$\Gamma_{ij}^1(\mathbf{X}^m) = \delta_{ij} - \frac{3r_b}{4} \left\{ S_{ij}(\mathbf{X}^m, 0) - \frac{r_b^3}{3} D_{ij}(\mathbf{X}^m, 0) \right\} \quad (12)$$

$$\Gamma_{ij}^2(\mathbf{X}^m) = \left(1 - \frac{r_b^3}{|\mathbf{X}^m|^3} \right) \epsilon_{ijk} X_k^m \quad (13)$$

である。

ベン毛モータの回転角速度ベクトル $\boldsymbol{\omega}$ を与えるとき、式 (11) の未知数ベクトルは、 $\mathbf{f}(\mathbf{X}^n)$ ($n = 1 \sim N$)、 $\mathbf{U}_0$ 、 $\boldsymbol{\Omega}_0$ であり、それぞれ 3 成分あるので未知数の数は $3(N+2)$ 個である。一方、式 (11) は、 $m = 1 \sim N$ 、 $i = 1 \sim 3$ で $3N$ 個の連立方程式となるので、未知数を決定するには方程式が 6 個不足する。これらの不足する方程式は、次に示す力と力のモーメントの釣り合いの関係式から得られる。

2.6 力と力のモーメントの釣り合い 位置ベクトル $\mathbf{X}$ にあるストークス極の鏡像による力と力のモーメントの $\mathbf{X}$ 方向成分は、

$$\mathbf{F}_R = \left(-\frac{3r_b}{2|\mathbf{X}|} + \frac{r_b^3}{2|\mathbf{X}|^3} \right) \mathbf{f}_R \quad (14)$$

$$\mathbf{M}_R = 0 \quad (15)$$

また、 $\mathbf{X}$ に垂直な方向の力と力のモーメントの成分は、

$$\mathbf{F}_T = \left(-\frac{3r_b}{4|\mathbf{X}|} - \frac{r_b^3}{4|\mathbf{X}|^3} \right) \mathbf{f}_T \quad (16)$$

$$\mathbf{M}_T = -\frac{r_b^3}{|\mathbf{X}|^3} \mathbf{X} \times \mathbf{f}_T \quad (17)$$

となる。

細菌に外部から働く力と力のモーメントは 0 なので、これらの鏡像による力と力のモーメントに、ベン毛上と菌体中心に分布しているストークス極による力と力のモーメントを加えると、

$$\begin{aligned} & \sum_{n=1}^N \left[\left\{ \left(1 - \frac{3r_b}{4|\mathbf{X}^n|} + \frac{r_b^3}{4|\mathbf{X}^n|^3} \right) \delta_{ij} \right. \right. \\ & \quad \left. \left. + \left(-\frac{3r_b}{4|\mathbf{X}^n|} + \frac{r_b^3}{4|\mathbf{X}^n|^3} \right) \frac{X_i^n X_j^n}{|\mathbf{X}^n|^2} \right\} f_i^n \Delta s \right] \\ & + 6\pi\mu r_b U_{0j} = 0 \end{aligned} \quad (18)$$

$$\sum_{n=1}^N \left\{ \left(1 - \frac{r_b^3}{|\mathbf{X}|^3} \right) \epsilon_{ijk} X_j f_k^n \Delta s \right\} + 8\pi\mu r_b^3 \Omega_{0i} = 0 \quad (19)$$

が成立する。ここで、 Δs は微小部分の長さを示す。

ベン毛モータの回転数ベクトル $\boldsymbol{\omega}$ を与えて、式 (11), (18), (19) から $\mathbf{U}_0$, $\boldsymbol{\Omega}_0$ と $\mathbf{f}(\mathbf{X}^n)$ が求められる。一旦これらの値が求められると、式 (5), (6), (7) から、細菌のまわりの流れの速度ベクトルを計算することができる。

3. 結果と議論

3.1 ベン毛形状とパラメータ 図 2 に示すように、ベン毛は波長 λ の螺旋形としている。ただし、菌体と滑らかに繋がるように、ベン毛の螺旋半径 $\alpha(x)$ は次式に従って変化している。

$$\alpha(x) = \alpha_0 \left\{ 1 - \exp \left[- (2.146 x / \lambda_\alpha)^2 \right] \right\} \quad (20)$$

α_0 はベン毛螺旋の最大半径であり、 x はベン毛の付け根からのベン毛螺旋の軸に沿った長さである。 λ_α は螺旋半径 α が小さくなっている部分の長さを示すパラメータであり、 $x = \lambda_\alpha$ のとき $\alpha = 0.99\alpha_0$ となる。

ベン毛の巻き数 n 、ベン毛螺旋のピッチ角 β 、ベン毛長さ L 、ベン毛太さ a および λ_α/λ をパラメータとし、効率および速度についてベン毛の最適形状を求めた。

螺旋形ベン毛の回転軸が菌体中心を通る場合、菌体中心の軌跡は、螺旋形を描く^{(15),(16)}。ここでは、細菌の代表的な速度として、軌跡の螺旋軸に沿った速度 U_m を用いた。また、効率は次式のように、菌体を速度 U_m

Fig. 3 Efficiency as a function of the flagellar parameters, (a) number of waves, (b) pitch angle, (c) length, (d) length of the joining part, (e) radius. o, SBT; •, BEM.

で並進運動させるときに必要な仕事率と細菌の運動に伴う流体力学的な仕事率 P との比として定義した。

$$\eta = \frac{6\pi\mu r_b U_m^2}{P} \quad (21)$$

ここで、 P は細菌表面の微小面積部分にかかる力と速度の内積を細菌表面全体で積分したものであり、べん毛モータの仕事率に等しい。また、 μ は細菌のまわりの流体の粘性係数である。

なお、べん毛部分は長さ方向に 60 個または 40 個の微小部分に分割して計算した。

3.2 効率 図 3(a)~(e) にべん毛形状のパラメータと効率 η の関係を示す。これらの図中には、細長物体理論 (SBT) の結果に加え、境界要素法 (BEM)⁽⁷⁾ の結果も示してある。なお、図 3(a)~(e) において、横軸のパラメータ以外のパラメータは、効率が最大となる形状の値にしている。

図 3(a) はべん毛巻き数 n と効率 η の関係である。べ

ん毛巻き数 $n \approx 2$ まで効率の値は急増していく。これは、 $n \leq 1$ では、べん毛螺旋が形成されていないことと菌体との接合部の螺旋半径が小さくなっていることによる。また、べん毛長さ L を一定にしているので、巻き数 n が増加するとべん毛の螺旋半径 a_0 が小さくなり、効率は漸減する。 $n \approx 2.5$ のとき効率の値は最大となる。

図 3(b) にべん毛螺旋の傾き (ピッチ角 β) の影響を示す。効率は、 $\beta \approx 42^\circ$ のとき最大となる。

図 3(c) から、べん毛長さ L を増していくと、効率は $L/r_b \approx 12$ で最大となることがわかる。べん毛の巻き数 n とピッチ角 β を一定にしているので、ここでのべん毛長さの変化は、べん毛螺旋の大きさをを相似的に変化させることに相当する。べん毛が大きくなると、螺旋半径が増し、べん毛の各微小部分の流体に対する相対速度が大きくなるので推進力が増す。しかし、菌体はべん毛と逆方向に回転して力のモーメントの釣り合いをとっており、べん毛によって生じる力のモーメントがあまり大きくなると、菌体の逆回転の速度が大きくなって効率は下がることになる。

べん毛付け根部分の螺旋半径が小さくなっている部分の長さ (λ_α) の影響を、図 3(d) に示す。付け根部分の形状は、観察でも把握することが困難で、未確定な部

Fig. 4 Swimming speed as a function of the flagellar parameters, (a) number of waves, (b) pitch angle.

Fig. 5 Optimum shapes of the bacterium model. They are optimized with respect to (a) efficiency, and (b) swimming speed.

分であるが、このパラメータは効率には、ほとんど影響を及ぼさないことがわかる。

図3(e)は、べん毛太さ a と効率の関係を示している。効率は太さとともに漸減する。そこで、ここではビブリオ菌の観察結果⁽⁴⁾を参考にし、最適なべん毛太さを $a/r_b = 0.03$ とした。

図3(a)~(e)のいずれにおいても、細長物体理論による解析結果と境界要素法による解析結果はよく一致していることがわかる。境界要素法による解析は、細長物体理論による解析に比べて仮定も少なく、現時点においては最も信頼できる結果を与える。また、任意形状の細菌の解析が可能である。ただし、細長物体理論

Table 1 Parameters of flagellar shapes.

		n	β	L/r_b	λ_α/λ
Optimum	Efficiency	2.40	42.1°	12.3	3.03
	Speed	1.54	44.4°	15.4	1.58
<i>Vibrio alginolyticus</i> (Observed)		2.76	29.1°	9.4	—

Fig. 6 Schematic of a bacterium, *Vibrio alginolyticus*, which is drawn according to the mean values of the observed data⁽⁴⁾.

による解析に比べて多くの要素が必要のため、計算時間が長くなる。今回の計算では細長物体理論による解析に要する計算時間は、境界要素法による解析に要する計算時間の約 1/400 であった。

3.3 運動速度 図4(a),(b)は、それぞれ、べん毛巻き数 n およびピッチ角 β と運動速度 U_m の関係を示す。図4(a)においては n 、図4(b)においては β 以外のパラメータは、速度が最大となる形状の値に固定している。効率の変化と同様、速度は各パラメータに対して極大をもつような変化をしている。しかし、速度は巻き数 $n \simeq 1.5$ 、ピッチ角 $\beta \simeq 45^\circ$ で最大となり、これらの値は効率が最大となる n, β の値(図3(a),(b))とはかなり異なっている。ここでは示さないが、他のパラメータについても速度が最大となる値と効率が最大になる値は異なっている。

3.4 最適形状 図5(a),(b)は、それぞれ効率 η および運動速度 U_m が最大になるときの細菌形状の模式図である。両者の差異は、べん毛の螺旋半径に大きく表れている。図3(c)で説明したように、べん毛螺旋半径が大きくなると速度は大きくなるが、あまり大きくなると菌体の逆回転の影響が大きくなり効率が低下する。表1は、ここで得られた効率および運動速度に関する最適形状のパラメータを示したものである。べん毛長さ L がほぼ同じ値になっているので、べん毛螺旋半径の違いは、巻き数 n に大きく表れている。

図6に観察結果⁽⁴⁾に基づいて描いた、ビブリオ菌の形状を示す。表1には、この形状のデータも併せて示してある。個体差があるので、観察結果ではべん毛長さの標準偏差が大きいこと、菌体形状は球形ではなく偏長回転楕円体もしくは俵形であることなどから、観察結果と本解析の結果を直接比較するには問題がある

が、実際の細菌のべん毛螺旋半径は比較的小さく、流体力学的な観点から見ると、細菌の形状は効率重視の形状であると推察される。

4. 結 言

細長物体理論を用いて単毛性細菌の運動を解析し、効率および速度を求めた。細長物体理論による解析の特徴は以下のようにまとめられる。

(1) 細長物体理論によって得られた結果は、これに比べて仮定の少ない境界要素法による結果と非常によく一致し、細菌の運動を解析するのに適している。また、細長物体理論による解析に要する計算時間は、境界要素法のものよりも、2桁ほど少ない。

(2) ただし、細長物体理論による解析では、菌体の影響を考慮するのに鏡像を用いているため、一般的な形状の菌体には適用が困難である。

また、細菌形状の効率および速度に関する最適化を行い、以下の知見を得た。

(3) 効率を最大とする形状と速度を最大とする形状の主たる違いは、べん毛の螺旋半径の大きさである。これは、運動に伴う菌体の逆回転と密接な関係がある。

(4) 観察されているビブリオ菌のべん毛形状は、流体力学的な観点から見ると、速度最大の形状よりも効率最大の形状に近い。

本研究の一部は文部省科学研究費補助金（奨励研究 09750194、基盤研究(B) 09450077、萌芽的研究 10875058）を用いて行なわれた。また、図1に示したビブリオ菌は、名古屋大学大学院理学研究科 本間道夫教授のグループから分譲頂いた。ここに記して感謝の意を表す。

文 献

- (1) 香川, 岩波講座-分子生科学7 エネルギーの生産と運動 (4 バクテリアの運動と行動, 今栄), 岩波書店 (1990), 93-119.
- (2) Gray, J. and Hancock, G. J., The propulsion of sea-urchin spermatozoa, *J. Exp. Biol.*, 32 (1955), 802-814.
- (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) Magariyama, Y., et al., Simultaneous measurement of bacterial flagellar rotation rate and swimming speed, *Biophysical J.*, 69 (1995), 2154-2162.
- (5) Goto, T., Itou, M. & Takano, Y., An application of the resistive force theory to helical flagellar motions, *Proc. on JSME International Conference in Fluid Engineering, Tokyo*, (1997), 1819-1824.
- (6) Goto, T., Itou, M. & Takano, Y., Analysis of Motion of Bacteria with Rotating Flagella, *JSME Int. J.* 41 B (1998) 60-66.
- (7) 後藤, 多賀, 高野, 境界要素法によるべん毛の抵抗力理論の検討, 機論, 63, B (1997), 188-193.
- (8) Higdon, J. J. L., A hydrodynamic analysis of flagellar propulsion, *J. Fluid Mech.*, 90 (1979), 685-711.
- (9) Higdon, J. J. L., The hydrodynamics of flagellar propulsion: helical waves, *J. Fluid Mech.*, 94 (1979), 331-351.
- (10) Chwang, A. T. and Wu, T. Y., Hydromechanics of low-Reynolds-number flow. Part2. Singularity method for Stokes flows, *J. Fluid Mech.*, 67 (1975), 787-815.
- (11) Batchelor, G. K., Slender-body theory for particles of arbitrary cross-section in Stokes flow, *J. Fluid Mech.*, 44 (1970), 419-440.
- (12) Cox, R. G., The motion of long slender bodies in a viscous fluid Part 1. General theory, *J. Fluid Mech.*, 44 (1970), 971-810.
- (13) Keller, J. B. & Rubinow, S. I., Slender-body theory for slow viscous flow, *J. Fluid Mech.*, 75 (1976), 705-714.
- (14) Lighthill, J., Flagellar hydrodynamics, *SIAM Review*, 18 (1976), 161-230.
- (15) Keller, J. B. & Rubinow, S. I., Swimming of flagellated microorganisms, *Biophysical J.*, 16 (1976), 151-170.
- (16) 高野, 後藤, 臼井, 単毛性細菌の推進機構の解析, 機論, 62, B (1996), 211-217.