らせん状べん毛を有する微生物の最適形状*

藤田 達也^{*1}, 河合 達雄^{*2}

Optimum Shape of a Flagellated Microorganism

Tatsuya FUJITA and Tatsuo KAWAI^{*3}^{*3} Inst. of Engineering Mechanics and Systems, University of Tsukuba,
1-1-1 Tennoudai, Tsukuba, Ibaraki, 305-8573 Japan

The motion of microorganism with a flagellum is investigated with a view to applying its propulsion mechanism to the hydrodynamic driving of micro machines in future. Using the boundary element method in the Stokes flow, the speed of advance and the power consumption of the microorganism are numerically determined. Optimizations are done on six non-dimensional parameters that describe the shape of the flagellum and two non-dimensional parameters that represent the shape of the cell body. The optimum shape agrees well with the shape of the actual microorganism except for the cross-sectional shape of the flagellum. Low power consumption and high speed of advance are predicted when the cross section of the flagellum is elliptic with its major axis in the radial direction of the flagellum spiral.

Key Words: Bio-Fluid Mechanics, Viscous Flow, Numerical Analysis, Boundary Element Method, Flagella, Microorganism

1. 緒 言

微生物の中には、べん毛とよばれる細長い糸状の器官を動かすことによって運動しているものがある。これらの微生物の動きを流体力学的側面から解析することにより、実際の微生物の運動状況について知ることができ、工学的にはマイクロマシンへの応用等も考えることができる。

この分野はべん毛流体力学とよばれ、古くは抵抗力理論を用いて、また近年では境界要素法等の数値解析手法を用いて研究が行われてきた。

Chwang-Wu⁽¹⁾は、球形の頭部をもち、らせん状にべん毛を波うたせることにより推進する微生物の運動を抵抗力理論を用いて解析した。この際、彼らは実際にはらせん状となる微生物の運動の軌跡を直線であるとする仮定を用いている。Keller-Rubinow⁽²⁾は、らせん状のべん毛を有する微生物の運動の軌跡がらせん状であることを証明し、そのらせん軌道の半径と軸方向推進速度を導出した。Higdon⁽³⁾は細長物体理論を

用いて同様の問題について解析した。抵抗力理論では、近くにあるべん毛相互や、べん毛と菌体との相互作用について考慮することができない。細長物体理論はこの欠点を克服しているが、べん毛が細長くなくてはならないという適用限界が存在している。

Phan-Thien ら⁽⁴⁾は、この問題に対して境界要素法を適用することにより微生物の形状に制限を受けない解法を提案した。また、後藤ら⁽⁵⁾は、境界要素法を用いた計算と比較することで、抵抗力理論における抵抗係数の評価を行った。

本研究においては、Phan-Thien ら⁽⁴⁾の計算においては用いられなかったパラメータを加え、微生物の形状が運動に及ぼす影響について調べ、その最適形状を求めた。

記 号

- a : 頭部体積と同体積の球半径
- A : 頭部の x 軸最大断面の円半径
- b : べん毛断面積と同面積の円の半径
- b' : べん毛断面の寸法(従法線方向)
- b'' : べん毛断面の寸法(主法線方向)
- B : 頭部の x 軸最大断面点から前方の長さ
- B' : 頭部の x 軸最大断面点から後方の長さ

* 原稿受付 2000年7月27日。

^{*1} 正員, 筑波大学大学院(☎305-8573 つくば市天王台1-1-1)。^{*2} 正員, 筑波大学機能工学系。

E-mail: tfujita@kz.tsukuba.ac.jp

- F : 無次元パワー
 G_{ij}, H_{ij} : 基本解
 h : らせん半径
 k : らせんの波数
 k_E : 拡大係数
 L : べん毛長さ
 n : S の単位外向き法線ベクトル
 N_k : べん毛巻き数
 p : 圧力
 P : 微生物の消費パワー
 S : 流体境界面
 t_i : 表面力ベクトル
 u_i : 速度ベクトル
 U_i : 微生物の推進速度
 $\bar{U}$: 軸方向速度
 W : 無次元軸方向速度
 X_i, x_i : 位置ベクトル(大文字はソース点)
 ω_i : べん毛モータの角速度
 Ω_i : カウンタローテーションによる角速度

2. モデル

本研究では、微生物のモデルを、図1に示すような頭部と1本のらせん状のべん毛を有するものとする。

モデルの頭部の形状は、 x 軸に関して軸対称であって、これの x 軸に垂直な断面の面積は一つの x 位置

Fig. 1 Model of microorganism

Fig. 2 Enlarged view of D of flagellum

で極大となる。この極大断面の半径を A として、その断面より前方の長さを B 、後方の長さを B' とする。これらの前方および後方部分は、それぞれ(x 軸周りの)回転だ円体の半分であり、極大断面位置で接合されている。頭部の細長率を表すパラメータとして B/A を、前後方向の長さ比を表すパラメータとして B/B' を採用した。二つのパラメータを変化させる際には、頭部の体積を半径 a の球と同一に保つようにし、この a を頭部のスケールを表すパラメータとした。

べん毛の中心線の形状を式(1)のように定めた。

$$r = \{x, hE(x)\cos kx, hE(x)\sin kx\} \quad \dots\dots (1)$$

$$E(x) = 1 - \exp\{-(k_E x)^2\}$$

ここで、 h はらせんの最大半径を、 k は波数を表す。 k_E は、らせんの半径の拡大の度合いを表す拡大係数である。これに、図2に示すようなだ円状の太さをもたせたものをべん毛のモデルとした。 b' はべん毛中心線に関する従法線方向の太さ(の半分)であり、 b'' は主法線方向の太さ(の半分)で、これを用いてべん毛の偏平率を表すパラメータ b'/b'' を定義した。 b'/b'' を変化させる際には、べん毛の断面積を半径 b の円の面積と同一に保ち、この b をべん毛太さを表すパラメータとした。また、べん毛の巻き数を N_k 、べん毛の長さを L とする。

これらの微生物の形状を表すパラメータを整理することにより、以下に示す八つの無次元パラメータを得ることができる。すなわち、べん毛の巻き数 N_k 、らせん半径 hk 、拡大部長さ k/k_E 、べん毛半径 b/a 、べん毛長さ L/a 、頭部細長比 B/A 、頭部前後長さ比 B/B' 、べん毛偏平率 b'/b'' である。なお、このうち頭部前後長さ比とべん毛偏平率は Phan-Thien ら⁽⁴⁾ の計算では考慮されなかったパラメータである。

3. 計算方法

計算の前提として、微生物は無限に広い静止流体中を一定の角速度で回転するべん毛モータの作り出す推進力のみで運動をしているものとする。微生物の大きさと推進速度をもとにしたレイノルズ数は 10^{-5} のオーダーであるので、微生物周りの流体の方程式にはストークス近似を適用することができる。微生物が一定の力を受けて定常状態に達するまでの時間とべん毛モータの回転周期の比は、 10^{-4} のオーダーであるので、微生物周りの流れは、各瞬間において定常ストークス流れとみなすことができる⁽⁵⁾。また境界条件としては、微生物表面での粘着条件と、微生物から無限に離れた点での静止条件があげられる。これらの条件を式で表す

と次のようになる。

$$\text{流体内 } u_{i,i}=0 \quad \dots\dots\dots (2)$$

$$\text{流体内 } p_i=\mu u_{i,ii} \quad \dots\dots\dots (3)$$

$$\text{微生物表面 } u_i=\bar{u}_i \quad \dots\dots\dots (4)$$

$$\text{微生物から無限遠の点 } u_i \rightarrow 0, p \rightarrow 0 \quad \dots\dots (5)$$

ここで、 u_i は速度ベクトルを、 p は圧力を示し、また $u_{i,i}$ は $u_{i,i}=\partial u_i/\partial x_i$ で示される空間微分である。また $\bar{u}_i$ は微生物表面の速度ベクトルである。

式(3)を発散定理を用いて整理すると、以下の積分方程式を得ることができる。

$$u_j(X_i)=\int_S G_{ij}(x_i, X_i) t_i(x_i) dS(x_i) \\ - \int_S H_{ij}(x_i, X_i) u_i(x_i) dS(x_i) \quad \dots\dots\dots (6)$$

ここで、 x_i は観測点を、 X_i はソース点を表す位置ベクトルである。 $t_i=\{\delta_{ij}p+\mu(u_{i,j}+u_{j,i})\}n_j$ は表面力ベクトルである。 $G_{ij}(x_i, X_i)$ と $H_{ij}(x_i, X_i)$ は、基本解を重み関数として用いて発散定理を行った結果として出てくる、 t_i と u_i の相互影響関数で、その形式は以下に示される。

$$G_{ij}(x_i, X_i)=\frac{1}{8\pi\mu r}\left(\delta_{ij}+\frac{r_i r_j}{r^2}\right) \\ H_{ij}(x_i, X_i)=-\frac{3}{4\pi\mu r^5}r_i r_j \mathbf{r} \cdot \mathbf{n} \quad \dots\dots\dots (7)$$

ここで、 $r_i=x_i-X_i$ 、 $r=|r_i|$ であり、 $\mathbf{n}$ は S の単位外向き(流体からの)法線ベクトルである。

次に、式(6)のソース点を境界上にもってこることにより、積分方程式を境界のみで表すことが可能となる。

$$C_{ij}(X_i)u_i(X_i)+\int_S H_{ij}(x_i, X_i)u_i(x_i)dS(x_i) \\ =\int_S G_{ij}(x_i, X_i)t_i(x_i)dS(x_i) \quad \dots\dots\dots (8)$$

ここで、

$$C_{ij}=\lim_{\epsilon \rightarrow 0} \int_{S_\epsilon} H_{ij}(x_i, X_i) dS(x_i)$$

であり、 S_ϵ は中心を X_i とする半径 ϵ の半球の表面である。

本研究における離散化には三角形一定要素を用いた。一定要素では、要素上での速度ベクトルと表面力ベクトルが一定であるので、式(8)の積分中の u_i 、 t_i は積分の外に出すことができる。境界 S を N 個の要素に分割して、ソース点を (k) 要素上に置いた場合の離散化境界積分方程式は以下ようになる。

$$C_{ij}u_i^{(k)}+\sum_{n=1}^N u_i^{(n)} \int_{S_n} H_{ij}(x_i, X_i) dS(x_i) \\ =\sum_{n=1}^N t_i^{(n)} \int_{S_n} G_{ij}(x_i, X_i) dS(x_i) \quad \dots\dots\dots (9)$$

括弧付きの指標は要素番号を表しており、点 X_i は要

素 (k) に、点 x_i は要素 (n) に属している。要素(1)～(N)までについて式(9)と同様の式を導き、これをまとめてマトリックス表示することにより以下の式を得る。

$$[H][u]=[G][t] \quad \dots\dots\dots (10)$$

この式から、速度ベクトルと表面力ベクトルの関係を得ることができる。

微生物の運動を表すには、微生物全体としての推進速度ベクトル U_i とべん毛の回転によって頭部に誘起されるカウンタローテーションベクトル Ω_i を、べん毛モータの回転角速度 ω_i のパラメータとして得ることができればよい。この三つのベクトルを用いると、微生物の表面の速度は以下のように表される。

$$\bar{u}_i=U_i+\Omega_i \times x_i \quad \text{頭部要素上} \\ \bar{u}_i=U_i+(\Omega_i+\omega_i) \times x_i \quad \text{べん毛要素上} \quad \dots\dots (11)$$

式(11)を式(10)の $[u]$ に代入することで、各要素上の表面力ベクトル $t_i^{(n)}$ を U_i 、 Ω_i 、 ω_i の関数で表すことができる。

慣性力が無視できるので、各瞬間において外部から微生物に加えられる力とモーメントの和は零である⁽⁵⁾。

$$\left. \begin{aligned} \sum_{n=1}^N S_n t_i^{(n)} &= 0 \\ \sum_{n=1}^N S_n x_i^{(n)} \times t_i^{(n)} &= 0 \end{aligned} \right\} \quad \dots\dots\dots (12)$$

この式に $t_i^{(n)}$ を代入することによって、 ω_i をパラメータとして六つの未知数 U_i 、 Ω_i が求まる。

らせん状のべん毛を回転させて運動する微生物の泳ぐ軌跡は、それ自身もらせん状である。速度のらせん軸方向成分が微生物の実質的な運動速度であり、これを軸方向速度 $\bar{U}$ と定義する。軸方向速度は以下の式で表すことができる⁽²⁾。

$$\bar{U}=U_i \cdot \frac{(\Omega_i+\omega_i)}{|\Omega_i+\omega_i|} \quad \dots\dots\dots (13)$$

これをべん毛モータが回転することによってらせん波が後方に伝わっていく見掛けの速度 ω_i/k で無次元化したものを無次元軸方向速度 W と定義する。

$$W=\bar{U} \frac{k}{\omega_i} \quad \dots\dots\dots (14)$$

微生物が消費するパワーは、

$$P=-\sum_{n=1}^N S_n t_i^{(n)} \cdot u_i^{(n)} \quad \dots\dots\dots (15)$$

で求めることができる。頭部の体積と同じ大きさの球を一方方向に速さ $\bar{U}$ で運動させるのに必要なパワー $6\pi\mu a \bar{U}^2$ で無次元化したものを、無次元パワー

$$F=\frac{P}{6\pi\mu a \bar{U}^2} \quad \dots\dots\dots (16)$$

と定義する。微生物の形状パラメータをさまざまに変

化させた場合における無次元軸方向速度 W と無次元パワー F の値を比較することによって、微生物の形状が運動に及ぼす影響について調べた。また、各種パラメータの最適条件については、無次元パワーの小さなものが最適であるとした。

式(9)における積分には144点のガウス積分公式を用い、行列計算にはガウス-ジョルダンの対角化法を用いた。

4. 結果と検討

微生物の最適形状を求める際には、八つの無次元パラメータの値の組合せの全パターンについて計算して導出すべきである。しかし、境界要素法は計算に非常に時間のかかる方法であるので、現在のコンピュータの性能では、この方法は現実的ではない。そこで、八つのパラメータのうち七つを固定して、一つのパラメータによる影響を調べるという作業によって、そのパラメータ変化が運動に及ぼす影響を調べ、これを順に行うことによって最適値に近いパラメータの組合せを探索することとする。

4.1 ベン毛巻き数 $L/a=5$ と $L/a=10$ のベン毛長さの場合について、ベン毛巻き数 N_λ による無次元軸方向速度と無次元パワーの変化を図3に示す。無次元軸方向速度は、 $L/a=5$ の場合は、 $N_\lambda=1.5$ で最大値をとった後に減少している。 $L/a=10$ の場合は、図3には示していないが、 $N_\lambda=3$ 以降で減少に転じている。無次元パワーは、 $L/a=5, 10$ の両方でそれぞれ $N_\lambda=1, 1.5$ で最小値をとった後に、増加に転じている。

ベン毛らせん形状を相似に保って巻き数を増加させたとき、らせん半径と波長は減少する。巻き数が小さい間は巻き数の増加が大きならせん半径を適度な値に減少させ、無次元軸方向速度を増加、無次元パワーを

Fig. 3 W and F with N_λ
($hk=1, k/k_E=1, b/a=0.02,$
 $B/A=1, B/B'=1, b'/b''=1$)

減少させるように働く。しかし、巻き数が大きくなると、この効果はらせん構造に対するべん毛太さの増加や隣接するべん毛同士の相互干渉によって相殺されてしまう。

巻き数の最適値は、 $L/a=5, 10$ でそれぞれ 1, 1.5 であり、 L/a の値に左右されることがわかる。

4.2 らせん半径 無次元らせん半径 hk による変化について図4に示す。 $L/a=5, 10$ の両方で無次元軸方向速度は hk とともに上昇している。それに対し、無次元パワーは $hk=1$ で最小値をとった後に増加に転じている。

無次元らせん半径 hk の値が上昇すると、らせん半径が大きく波長が短くなる。 hk が小さいと推進に十分な力を発生させることができず、逆に大きすぎると大きなトルクが必要となるため効率が悪化してしまう。

このパラメータの最適値はべん毛長さによらず 1 である。

4.3 拡大部長さ 拡大部長さ k/k_E による変化に

Fig. 4 W and F with hk
($k/k_E=1, b/a=0.02, B/A=1$
 $B/B'=1, b'/b''=1$
 $N_\lambda=1$ for $L/a=5, N_\lambda=1.5$ for $L/a=10$)

Fig. 5 W and F with k/k_E
($hk=1, b/a=0.02, B/A=1$
 $B/B'=1, b'/b''=1$
 $N_\lambda=1$ for $L/a=5, N_\lambda=1.5$ for $L/a=10$)

ついて図5に示す。無次元軸方向速度は拡大部長さの増加に従って減少し、無次元パワーはべん毛長さによらず $k/k_E=2$ で最小値をとっている。

拡大部長さが長くなると、べん毛が有効に推進力を得るのに必要ならせん半径をもつ領域が少なくなるため、無次元軸方向速度は低下する。無次元パワーは $k/k_E=2$ までは、らせんの立上りが緩やかになることで、べん毛に発生する抵抗力が小さくなるため減少する。しかし、それ以降は推進力を発生する有効半径をもつ領域が減少するために増加する。

このパラメータの最適値は2である。

4.4 べん毛太さ べん毛太さ b/a による変化について図6に示す。無次元軸方向速度はべん毛太さの変化に対してあまり変化していない。無次元パワーはべん毛太さの増加によって単調に増加している。

このパラメータは小さければ小さいほどよく、最適値は存在しない。しかし、自然界に存在する微生物の代表的な b/a の値が0.02であることから、これがべん毛が剛体を保つのに必要な太さであると判断する。

4.5 べん毛長さ $N_\lambda=1.5, 2, 2.5$ の場合のべん毛長さ L/a による変化について図7に示す。無次元

軸方向速度は、べん毛長さの増大とともに増加した後、減少に転じる。無次元パワーはその逆である。

図7から、最適なべん毛長さは、べん毛の巻き数が多いほど長くなることがわかる。Phan-Thien ら⁽⁴⁾ は、 $N_\lambda=1.5$ における $L/a=10$ を最適値としたが、これ以外の計算を行っていない。今回、 $N_\lambda=2, 2.5$ の場合についても計算したことで、 $N_\lambda=2$ における $L/a=12$ のほうが無次元パワーが小さいことがわかる。

4.6 頭部細長比 頭部細長比 B/A による変化について図8に示す。無次元軸方向速度は $B/A=1$ で極大となり、無次元パワーは $B/A=1.4$ で極小値をとっていることがわかる。

このことより、推進速度という面では、頭部は球形が最も都合がよいが、パワーについては進行方向に対する断面積がある程度小さなほうがよいといえる。

このパラメータの最適値は1.4である。

4.7 頭部前後長さ比 頭部前後長さ比 B/B' による変化について図9に示す。無次元速度は頭部前後長さ比の増加とともに上昇しているが、その上昇率は減少している。無次元パワーは $B/B'=1$ で極小値をとった後に、増加に転じている。

Fig. 6 W and F with b/a
 $(hk=1, k/k_E=2, B/A=1, B/B'=1, b'/b''=1)$
 $(N_\lambda=1 \text{ for } L/a=5, N_\lambda=1.5 \text{ for } L/a=10)$

Fig. 8 W and F with B/A
 $(N_\lambda=2, hk=1, k/k_E=2, b/a=0.02, L/a=12.0, B/B'=1, b'/b''=1)$

Fig. 7 W and F with L/a
 $(hk=1, k/k_E=2, b/a=0.02, B/A=1, B/B'=1, b'/b''=1)$

Fig. 9 W and F with B/B'
 $(N_\lambda=2, hk=1, k/k_E=2, b/a=0.02, L/a=12, B/A=1.4, b'/b''=1)$

Fig. 10 W and F with b'/b''
 $(N_\lambda=2, hk=1, k/k_E=2, b/a=0.02,$
 $L/a=12, B/A=1.4, B/B'=1)$

頭部がとがってくると速度が速くなるが、抵抗もそれにつれて大きくなるため、パワーの面では前後長さに偏りが無い場合がよいといえる。

このパラメータの最適値は1である。

4.8 べん毛偏平率 べん毛偏平率 b'/b'' による変化について図10に示す。無次元軸方向速度は単調減少、無次元パワーは単調増加となっている。

したがって、 b'/b'' が小さい状態、換言すればべん毛の断面形状がねじのねじ山のように立っている状態が、速度、パワーの両面において優れていることがわかる。

このパラメータの最適値は存在せず、小さければ小さいほどよいといえる。自然界に存在する微生物のべん毛は構造上その断面は円形であり、このパラメータ変化に対応するような形状の変化はない。しかし、工学的に微生物の運動を模したマイクロマシン等を作成する際には、べん毛の断面形状を変化させることで効率を上昇させることができる。

5. 結 論

らせん状べん毛を有する微生物の運動を境界要素法によって解析し、八つの無次元パラメータが運動に及ぼす影響とその最適値を求めた。今回の計算における最適値は $N_\lambda=2, hk=1, k/k_E=2, L/a=12, B/A=1.4, B/B'=1, b/a$ と b'/b'' は可能な限り小さくという結果

Fig. 11 Optimum shape of microorganism

$$\left(\begin{array}{l} N_\lambda=2, hk=1, k/k_E=2, \\ b/a=0.02, L/a=12, \\ B/A=1.4, B/B'=1, b'/b''=0.2 \end{array} \right)$$

となった。計算により求めた微生物の形状を図11に示す。その際、 b/a には自然界に存在する微生物のべん毛の典型的な値を、 b'/b'' には今回の計算の範囲における最適値の0.2を用いた。これは実際に自然界に存在する微生物の典型的な形状 $N_\lambda \approx 2, hk \approx 1.3, b/a \approx 0.02, L/a \approx 10, B/A \approx 1, B/B' \approx 1, b'/b'' = 1^{(6)}$ と近い値である。このことから、自然界に存在する微生物の形状は運動効率の面で優れていると判断することができる。

本論文で導入したパラメータであるべん毛偏平率は微生物においてはべん毛の構造上1という値しかとれない。しかし、マイクロマシンへの応用を考えると、べん毛偏平率を小さくするように加工することによって速度、効率の向上をはかることができる。

文 献

- (1) Chwang, A. T. and Wu, T. Y., A Note on the Helical Movement of Micro-Organisms, *Proc. R. Soc. Lond., Ser. B*, **178** (1971), 327-346.
- (2) Keller, J. B. and Rubinow, S. I., Swimming of Flagellated Microorganisms, *Biophys. J.*, **16** (1976), 151-170.
- (3) Higdon, J. J. L., The Hydrodynamics of Flagellar Propulsion: Helical Waves, *J. Fluid Mech.*, **94** (1979), 331-351.
- (4) Phan-Thien, N., T-Tran-Cong and Ramia, M., A Boundary-Element Analysis of Flagellar Propulsion, *J. Fluid Mech.*, **184** (1987), 533-549.
- (5) 後藤知伸・多賀康博・高野泰斉, 境界要素法によるべん毛の抵抗力理論の検討, *機論*, **63**-605, B (1997), 188-193.
- (6) 微生物学ハンドブック編集委員会編, 微生物学ハンドブック, (1957), 90-91.