

微生物のべん毛運動

東大 生研 成瀬文雄

§ 1 序

微生物のべん毛運動については、G. I. Taylor^{1), 2)}の研究以来、多くの流体力学者によって流体力学的研究が進められてきた。本論文では、真核生物のべん毛運動に多いべん毛の平面波動運動による微生物の推進運動の流体力学的問題点を明らかにするとともに、それら問題を解明するためになされた壁効果およびべん毛の横断面の変形を考慮した理論的研究について述べてゆく。

まず、§ 2 では、本質的に非定常運動である微生物のべん毛運動を解析するために、基礎方程式としてどのような方程式が用いられるべきであるかについて説明されている。また、§ 3 では、従来の研究の問題点を吟味し、観測値とのより一致を得るためには壁効果およびべん毛の横断面の変形が考慮される必要があることが示されている。さらに、精子のよう

な微生物が、べん毛の平面波動運動を壁に平行な面内で行っているから、あるいは、壁に垂直な面内で行っているから進む場合の解析が §4 ~ §8 でなされている。すなわち、§4 では基礎方程式と解法の概略が、また、§5 ~ §6 では、振幅の小さいときの解が述べられ、§7 では、振幅の大きいときの解の構成法およびその精度についての議論がなされている。最後に、§8 では、§5 ~ §7 で導出された前進速度および壁に接近する速度の一般式に、うにの精子のデータと代入して得られた結果および観測値との比較が示され、壁効果および横断面の変形を考慮することによって明らかにされた種種の新しい知見が説明されている。

なお、Taylor の研究以来、どのような研究が行われているかについては、本文の適当な箇所では、その主要なものについて、概略が説明されている。

§2. 細長い物体の運動を解析する方法

まず、べん毛のような細長い物体が運動するときのレイノルズ数 R について考えて見る。細長い物体の全長を $2l$ 、横断面の大きさを $2b$ とし、 $b/l = \kappa \ll 1$ のときを考える。

レイノルズ数 $R = LU/\nu$ (L , U は代表的長さ、 ν は動粘性率) であるが、現在の場合、 L の代表的長さを l 、 b

があり、どれを取れば適切が考えさせられる。いま、物体外の一處を考へ、 r をこの處から物体までの最短距離とするとき、物体の近傍 ($r/b \sim O(1)$) では流れは2次元的であり、 $L=b$, $U=U_b$ (U_b は物体の代表的速度) と取ればよい。物体より離れた所 ($r/l_0 = O(1)$) では流れは3次元的で、この領域で誘起される速度のオーダーは εU_b ($\varepsilon = (-\log k)^{-1}$) であるから、この領域では、 $L=l_0$, $U=\varepsilon U_b$ と取れば適切である。いま作られた二つのレイノルズ数のうち、大きい方を、すなわち、 $R = \varepsilon l_0 U_b / \nu$ を細長い物体のレイノルズ数と考へる。精子の運動のとき、頭部の運動によるレイノルズ数は、普通、これより小さい。ういの精子のべん毛運動のレイノルズ数は、上記のように考へて 10^{-3} 程度となる。したがって、基礎方程式はストークス方程式であり。

べん毛運動のような細長い物体の運動を、ストークス方程式の境界値問題として直接解くことは普通難しい。しかし、物体の各部に働く力の成分を未知関数とする積分方程式をストークス方程式より導出し、このような積分方程式を解くことによって精度のよい結果が得られる。このような積分方程式は、定常流に対し、横断面を円と仮定して Hancock³⁾ によって、また、横断面は任意の形 (断面形の円への写像関数は既知) と仮定して筆者⁴⁾ によって導出された。さらに、後

者の場合が非定常流に拡張された。⁵⁾

べんもの波動運動による精子の運動は非定常運動である。しかるに、従来の研究は定常ストークス方程式を基礎として研究されてきた。それでよいか考えて見よう。非定常ストークス方程式を無次元化するとき、非定常項にパラメータ $M = L^2/\nu t$ 。 (L は代表的長さ、 t は時間変化の尺度) が現われ、 M の大きさによって非定常解の性質が変ってくる。いま、この精子のべんも運動に対する M は、 L として前出の l 、 t として波動運動の周期を取って、ほぼ 0.01 とする。したがって、 $M \ll 1$ のときの非定常解の性質を知る必要がある。非定常積分方程式を \sqrt{M} で展開して得られる方程式系から、非定常解を定常ストークス方程式の解のみを用いて表わすことができる。⁵⁾ その結果、定常解と非定常解の差は (i) 物体に働く力の合力 $F \neq 0$ のとき $O(\sqrt{M})$ であり、(ii) $F = 0$ のとき $O(M)$ であることが分る。この理論は 3 次元物体 (例えば精子の頭部など) が共存する場合に拡張することができ、その場合、合力 F は存在する物体全部に働く力の合力と考之ればよい。精子の運動の場合、その質量が微小であるため $F = 0$ と取ってよく、定常、非定常の解の差は $O(M)$ とする (微小な質量を持つことによる影響はつぎの理由で省略できる。精子に一定の力が働いて定常状態に到達するまでの時間が、波動運動の

周期 τ_0 と比較してはるかに小さいことによる。例えは、 γ に
 の精子の場合、その比は 10^{-3} 程度である)。したがって、
 $M = 0.01$ のときには、定常ストークスを用いるときと非定
 常ストークスを用いるときの差は 1% 程度となる。この程
 度の差は現状では問題にならなから、定常方程式を用いた
 のでよいが、 M の値によっては注意を要する。

さて、定常の積分方程式といえども、多くの未知関数に対
 する連立の積分方程式系を解く必要があり (54 参照)、こ
 れを厳密に解くことはなかなか難しい。最近になって、横断
 面の形として円を持つべん毛の平面波動運動により、精子が
 無限に広がる空間中を前進する場合について、これら積分方
 程式が数値的に解かれた^(6), 7)。しかし、数値的に解かれてい
 るのは極めて限られた場合のみである。文献 (6), (7) におい
 て、その精度が比較できる同一の場合にはただ一例である (第
 2 図参照)。この一例において、両者の前進速度に 5% 程度
 の差がある。このことは、前述の定常か非定常かの問題にお
 いて 1% 程度の差は問題にならなからとした理由の一つである
 とともに、関連の積分方程式系を数値的に解くことがかなか
 難しい問題であることを暗示している。数値解は前述のよ
 うに極めて限られた場合しか解かれていなり (例えは、観測
 結果の多いうにの精子の場合には解かれていなり) から、これ

らの数値解を参考にして、より一般的な表現に適した近似解を得ることが望ましい。

§3. Gray-Hancock の方法と問題点

ここで、ういの精子のべん毛運動の流体力学的研究のなかで最もよく知られている Gray-Hancock⁸⁾ (以下 G-H と略記) の研究について述べる。G-H は (1) 頭部は半径 a の球、べん毛の横断面は半径 b の円と仮定する。べん毛は波長 λ 、振幅 η の正弦波を伝播する。また、 a, b, λ, η, n (べん毛に含まれる波の数) については、ういの精子 89 個体の観測結果の平均値を用いる。(2) ういの精子は無限に広がる流体中で運動する。(3) べん毛の局所的な微小部分を考へ、その部分の接線および法線方向の拮抗係数を、それぞれ、 C_L, C_N で表わし、 $C_L = 2C_N, C_L = 2\pi\rho v / \{ \log(2\lambda/b) - \frac{1}{2} \}$ (ρ は密度) を仮定し、ういの精子の前進速度 \bar{U}_A (波の伝播速度 U によって無次元化されている) に対する理論値として 0.23 を得た。一方 89 個体の観測値から得られた前進速度の平均値も 0.23 となり、両者の一致が極めてよいことから、その後、多くの研究者によってこの方法が愛用された。

なお、前述の (3) で仮定された C_L, C_N は場所によらずに、べん毛の各所で同じ値をとることになっているが、実

際は場所によって変わり、どのように変るかは積分方程式で記述されている。いま、積分方程式を ϵ で展開して解く立場から見れば、(3)で仮定された C_L, C_N の精度は、展開の初項($O(\epsilon)$)のみが正しく、次項($O(\epsilon^2)$)は正しくない。仮定(1)、(2)を用いて、積分方程式をより正しく解けば、前進速度 \bar{U}_A は0.156(後述の筆者の近似解より)となり、G-Hの結果より相当低く、観測値との大幅な不一致を生ずる。

さて、ここで、上述の不一致の原因について考えて見ることとする。まず第一に、べん毛の波動運動の波形と波形の前進速度に及ぼす影響について考察しよう。G-Hは前述の観測において、正弦波の振幅や波長がべん毛の場所によって異なるものが多いことを報告している。さらに、正弦波の振幅が、べん毛の根本から先端へと指数関数的に増大している場合とその平均的振幅をもつ正弦波の場合について、前進速度を計算し、両者がよく一致していることを示した。Brokaw⁹⁾は、ういの精子を含む3種類の精子の運動を観測した結果、波形は正弦波と考えるよりも、二つの円弧を直線でつなげた形と考えた方が良いと述べている。また、この波形を用いて計算された前進速度は、これと同一の振幅と波長を持つ正弦波の場合のG-Hの計算による前進速度と比較して、ほとんど違わないことを示している。以上の計算は、いずれも、頭

部が有りとしたときのべん毛の前進速度についての報告であるが、頭部がある場合には、上記の一致はさらに良くなって悪くなることは有り。また、以上の計算は、いずれも G-H 的方法を用いて有りが、同一の方法を用いて計算された二つの結果の比較であるから、その結論は信頼できると考えられる（両者とも、正しい値から同じ程度にずれることとを期待して）。上記の結果から判断して、G-H の仮定 (1) のように、波動運動の波形は観測値の平均値より決定される正弦波として理論計算を進めていってよいと思われる。

つぎに、観測が顕微鏡のスライドガラス上の薄い液層中を運動する精子に対してなされたことを考慮すれば、上述の不一致の原因の一つは、壁効果を考慮することによって取りのぞかれると考えられる。Lighthill¹⁰⁾ は簡単なモデル計算より、壁効果による前進速度の増加を予想し、壁効果研究の重要性を主張して有り。A. J. Reynolds¹¹⁾、D. F. Katz¹²⁾ は無限に続く薄板状物体の波動運動に対する壁効果を研究し、微小な生物の平面波動運動に対する壁効果についての推論をよせて有り。また、筆者¹³⁾ は無限に続く細長い物体の平面波動運動（すなわち $\ell \rightarrow \infty$ の場合）に対し、壁効果および横断面の変形を考慮して前進速度の式を求め、線虫の観測結果との比較を試み、これらを考慮することの重要性を示して有り。上記

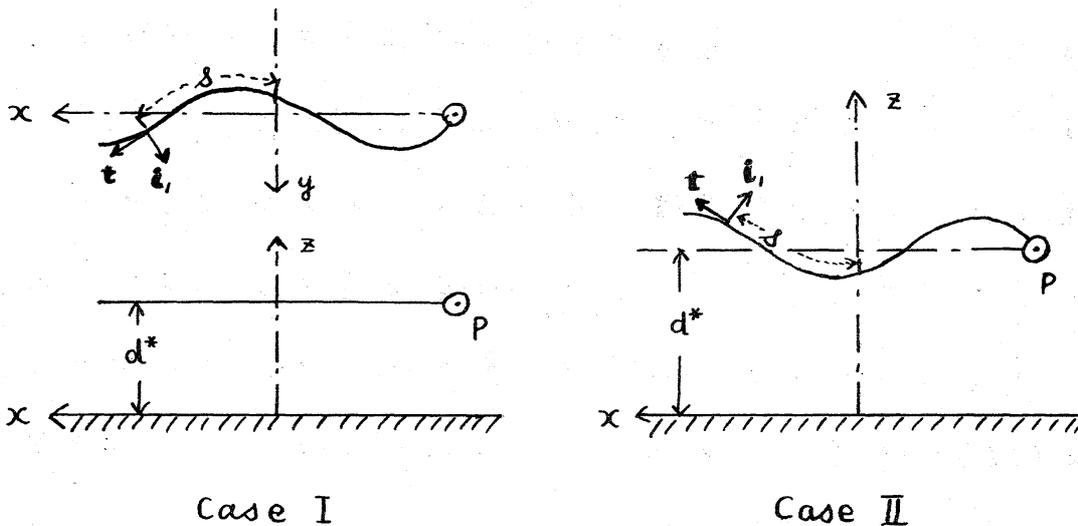
の研究は、いずれも精子のまゝに頭部をもつ微生物のべん毛運動に対する壁効果の研究では有り。頭部をもつときには壁効果による頭部の抵抗増加があるから、この抵抗増加とべん毛部分の推力増加の二つの相反する結果がどのように振舞うかが興味がある。したがって、頭部をもつような微生物のべん毛運動に対する壁効果の研究が推進されるべきである。

最後に、べん毛の横断面の変形について考えて見よう。真核生物のべん毛、せん毛の構造は、中央に2本の微小管があり、この周辺に8の字形の9本の微小管が配置され(9+2構造と呼ばれる)、その回りは液状物質で、さらにその外側が膜で取り囲まれている。¹⁴⁾ その横断面の形は、静止のときは円に近いが、波動運動中は液状物質が流動してよりから一定でなく時間的に複雑に変化している(縦に長くなったり、また、横に長くなったり)と考えられる。境界条件として、横断面の形をどのように取り入れてよりが分らない現在、横断面が時間的に平均してどのような形をもつと仮定すれば理論値と観測値の良一致が得られるかの立場から研究を進めてゆくことにする。

つぎに、上述のまゝな壁効果および横断面の変形を考慮した研究について述べる。

3.4. 基礎方程式と解法の概要

無限に広がる一枚の壁を考え、べん毛の振動面が壁に平行な面内にある場合 (Case I) および振動面が壁に垂直な面内にあり、かつ、精子の中心線が壁に平行である場合 (Case II) の二つの代表的な場合について考える (第1図参照)。スライド



第1図 壁とべん毛の振動面との関係

ガラス上の精子の運動を上から観測して得られる G-H の観測結果⁸⁾ (カバーガラスは使用されていり模様) とは Case I の結果が比較されるべきであろう。

以下において、距離や振幅などの長さは $1/k$ (k は波数) で、速度は U (波の伝播速度) で無次元化する。また、物体の平均速度と同一の速度で動く座標系を選ぶ。第1図に示されるように、精子の中心線が壁に平行な状態を保ちながら運動する場合を考え、x軸はこの中心線に平行な方向にとる。

このとき、べん毛の波動は x 方向に速度 1 で伝播し、精子は $-x$ 方向に前進する。壁は $z = 0$ の面を表わし、座標の原点はべん毛部分の x 軸上への射影の中点にとり、精子の中心線は壁から d の距離にあるとする。ここで、べん毛の中心線に沿って座標 s をとり (第1図)、べん毛は s_0 から s_2 まで存在するとする。また、頭部を半径 a の球と考へ、その中心の位置を P とし、 P の座標を $X_A (X_A, 0, Z_A)$ とおく。

さて、べん毛各部の横断面の大きさをあよび頭部の半径は、べん毛の長さと比較して小さい場合を考へるとき、これらによって誘起される流れは、べん毛の中心線におかれた $C(s, t) \mathbf{e}'(s, t)$ (\mathbf{e}' は方向を示す単位ベクトル, t は時間) のストークス源と頭部の中心 X_A におかれた $a C(t)$ のストークス源によって表わされると考へてよい。 s_0 点での接線ベクトルを \mathbf{e}_t 、主法線ベクトルを \mathbf{e}_n 、陪法線ベクトルを \mathbf{e}_θ とし、

$$C(s, t) \mathbf{e}'(s, t) = (A \mathbf{e}_t + 2I \mathbf{e}_n + 2J \mathbf{e}_\theta) / 4 \quad (4.1)$$

で A, I, J を定義しよう。ただし、 A, I, J は s と t の関数である。いま、べん毛の ds 部分と頭部に働く力を $f ds$ と F_A とするに

$$f = 2\pi P \nu U (A \mathbf{e}_t + 2I \mathbf{e}_n + 2J \mathbf{e}_\theta) \quad (4.2)$$

$$F_A = 8\pi P \nu U (1/2) a C \quad (4.3)$$

が成立する。さて、この問題で決定すべき未知関数は $C(s, t)$ $\times \xi(s, t)$, C および精子の速度 V_A , 回転の角速度 ω_A の4ベクトルであるから、基礎方程式はベクトル形で4箇必要である。

(i) ベン毛上で満たすべき積分方程式

ベン毛の8点での A, I, J が満たすべき積分方程式は、頭部がないときの積分方程式(文献(13)の(14)式)を拡張して、つぎのようになる。

$$k + \eta'' + \eta_A = A(\lambda' - \frac{1}{2})\eta + [(\lambda' + \frac{1}{2} - \hat{b}_1(\xi_1))I - C(\xi_1)J]\xi_1 + [(\lambda' + \frac{1}{2} + \hat{b}_1(\xi_1))J - C(\xi_1)I]\xi_2 + U_B(s, t) - U(s, t) \quad (4.4)$$

ここで $\lambda' = (\log^2 \frac{2}{b_0 k})^{-1}$, $b, \hat{b}_1(\xi_1), C(\xi_1)$ はベン毛の横断面の形によって決定される断面係数(一般に8の関数)で、Appendixで説明される。 $U_B(s, t)$ はベン毛の8点での速度、 $U(s, t)$ は物体がないとしたときの8点での速度である。 k は ε_0 を微小量として

$$k = - \left\{ \int_{s_0}^{s-\varepsilon_0} + \int_{s+\varepsilon_0}^{s_2} \right\} C(s', t) \left\{ \frac{\xi(s', t)}{R} + \frac{(\xi(s', t) \cdot R)}{R^3} R \right\} ds' - (A\eta + I\xi_1 + J\xi_2) \log \varepsilon_0 \quad (4.5)$$

のよいな8に沿っての積分で、ベン毛各部の運動によって8点に誘起される速度の和を表わす。また、 η_A は頭部の運動によって8点に誘起される速度で、

$$\eta_A = -a \left\{ \frac{C}{R_A} + \frac{(C \cdot R_A)}{R_A^3} R_A \right\} \quad (4.6)$$

の如く表示される。ただし、 R, R_A は、 δ, δ' の座標、 $\delta(x, y, z), \delta'(x, y, z)$ の方に依り、 e_1, e_2, e_3 は x, y, z 方向の単位ベクトルとするとき、

$$R = (x-x)e_1 + (y-y)e_2 + (z-z)e_3, \quad R_A = (x-x_A)e_1 + y e_2 + (z-z_A)e_3 \quad (4.7)$$

である。なお、 q'' は壁面効果のため誘起される速度で、

$$C(\delta, t) q''(\delta, t) = C(\delta, t) (l' e_1 + m' e_2 + n' e_3)$$

で l', m', n' を定義するとき、 q'' の x, y, z 成分 U'', V'', W'' は

$$\begin{aligned} U'' = & \int_{\delta_0}^{\delta_2} C(\delta) \left[l' \left\{ \frac{1}{R'} + \frac{(x-x)^2 + 2Zz}{R'^3} - \frac{6(x-x)^2 Zz}{R'^5} \right\} + m' (x-x)(y-y) \left(\frac{1}{R'^3} - \frac{6Zz}{R'^5} \right) + n' (x-x) \left\{ \frac{Z-z}{R'^3} \right. \right. \\ & \left. \left. + \frac{6Zz(Z+z)}{R'^5} \right\} \right] d\delta + a C_x \left\{ \frac{1}{R'_A} + \frac{(x-x_A)^2 + 2ZZ_A}{R'_A{}^3} - \frac{6(x-x_A)^2 ZZ_A}{R'_A{}^5} \right\} + a C_y (x-x_A) Y \left(\frac{1}{R'_A{}^3} - \frac{6ZZ_A}{R'_A{}^5} \right) \\ & + a C_z (x-x_A) \left\{ \frac{Z-Z_A}{R'_A{}^3} + \frac{6ZZ_A(Z+Z_A)}{R'_A{}^5} \right\} \quad (4.8) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} V'' = & \int_{\delta_0}^{\delta_2} C(\delta) \left[l' (x-x)(y-y) \left(\frac{1}{R'^3} - \frac{6Zz}{R'^5} \right) + m' \left\{ \frac{1}{R'} + \frac{(y-y)^2 + 2Zz}{R'^3} - \frac{6(y-y)^2 Zz}{R'^5} \right\} + n' (y-y) \left\{ \frac{Z-z}{R'^3} \right. \right. \\ & \left. \left. + \frac{6Zz(Z+z)}{R'^5} \right\} \right] d\delta + a C_x (x-x_A) Y \left(\frac{1}{R'_A{}^3} - \frac{6ZZ_A}{R'_A{}^5} \right) + a C_y \left(\frac{1}{R'_A} + \frac{Y^2 + 2ZZ_A}{R'_A{}^3} - \frac{6Y^2 ZZ_A}{R'_A{}^5} \right) \\ & + a C_z Y \left\{ \frac{Z-Z_A}{R'_A{}^3} + \frac{6ZZ_A(Z+Z_A)}{R'_A{}^5} \right\} \quad (4.9) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} W'' = & \int_{\delta_0}^{\delta_2} C(\delta) \left[l' (x-x) \left\{ \frac{Z-z}{R'^3} - \frac{6Zz(Z+z)}{R'^5} \right\} + m' (y-y) \left\{ \frac{Z-z}{R'^3} - \frac{6Zz(Z+z)}{R'^5} \right\} + n' \left\{ \frac{1}{R'} + \frac{2Z^2}{R'^3} \right. \right. \\ & \left. \left. - \frac{(Z+z)(Z-z)}{R'^3} + \frac{6Zz(Z+z)^2}{R'^5} \right\} \right] d\delta + a C_x (x-x_A) \left\{ \frac{Z-Z_A}{R'_A{}^3} - \frac{6ZZ_A(Z+Z_A)}{R'_A{}^5} \right\} \\ & + a C_y Y \left\{ \frac{Z-Z_A}{R'_A{}^3} - \frac{6ZZ_A(Z+Z_A)}{R'_A{}^5} \right\} + a C_z \left\{ \frac{1}{R'_A} + \frac{2Z^2}{R'_A{}^3} - \frac{(Z+Z_A)(Z-Z_A)}{R'_A{}^3} + \frac{6ZZ_A(Z+Z_A)^2}{R'_A{}^5} \right\} \quad (4.10) \end{aligned}$$

で与えられる。ただし C_x, C_y, C_z は \mathbb{C} の x, y, z 成分で、

$$R' = (X-x)e_1 + (Y-y)e_2 + (Z+z)e_3, \quad R'_A = (X-X_A)e_1 + Y e_2 + (Z+Z_A)e_3 \quad (4.11)$$

である。

(ii) 頭部に働く力の式

頭部に働く力の式はつきのように与えられる。

$$C = (3/4)(W_A + V_{i1} + V_{i2}) \quad (4.12)$$

ここで、 W_A は頭部の速度であり、 V_{i1} は精子の中心線に分布されたストークス源 $C(s,t)\mathbf{e}'(s,t)$ によって壁が存在するとき X_A に誘起される速度である。いま、

$$R_a = (X_A - x)e_1 - y e_2 + (Z_A - z)e_3 \quad (4.13)$$

で R_a を定義するとき、 V_{i1} は

$$V_{i1} = - \int_{s_0}^{s_2} C(s',t) \left\{ \frac{\mathbf{e}'(s',t)}{R_a} + \frac{(\mathbf{e}'(s',t) \cdot R_a)}{R_a^3} R_a \right\} ds' \quad (4.14)$$

で表わされる。また、 V_{i2} は壁効果によって X_A に誘起される速度で、 V_{i2} の x, y, z 成分 U_{i2}, V_{i2}, W_{i2} は U'', V'', W'' に含まれる X, Y, Z を $X_A, 0, Z_A$ でおき換之ればそれぞれ得られる。

(iii) 精子に働く力の和およびモーメントの和が零の式

$$\int_{s_0}^{s_2} C(s,t)\mathbf{e}'(s,t) ds + aC = 0 \quad (4.15)$$

$$\int_{s_0}^{s_2} R(s,t) \times C(s,t)\mathbf{e}'(s,t) ds + R_A \times C = 0 \quad (4.16)$$

ここで、 $r(x,t)$ はモーメントをとるために選ばれた点から測られたべん毛上の点までの位置ベクトルであり、 r_A は P 点の位置ベクトルである。なお、頭部は小さいと仮定されているから、頭部の回転によるモーメント (a^3 に比例) は省略した。

さて、 $C(x,t)$ 、 $E(x,t)$ 、 c 、 v_A 、 ω_A を決定するために必要な基礎方程式は、いま導出された (4.4), (4.12), (4.15), (4.16) である。ここで、べん毛の波動運動は振幅 η の正弦波であると仮定し、本論文で扱われる解法の概略について説明しよう。精子は前進方向に対し直角方向に振動運動しながら、また、べん毛の振動面に直角な軸のまわりに回転振動しながら前進する。 η が小さい場合に、これらの振動運動は $O(\eta)$ で現われ、一方前進運動は $O(\eta^2)$ である。したがって η が小さいときには、上述の振動運動ばかり目立って、あまり前進しない。実際の運動では、当然 η は小さくなく、1 程度である。しかし、精子の運動速度に関する一般式を作る手順として、まず、 η が小さいとして $O(\eta^2)$ の速度を求め、さらに η が 1 程度のときに使えるように補正する。

すなわち、(i) η は小さいとして、積分方程式系で $O(\eta^3)$ を省略する。(ii) $O(\eta)$ で現われる上述の振動運動が $O(\eta^2)$ の前進速度に及ぼす影響は二次的である。精子が無限に広がる空間中を進む

とき、これら振動運動を取り入れた解析とこれらを省略した解析、両方を行って、両者の前進速度を比較し、2%以内の差で一致することを確認めた。壁がある場合にも、これら振動運動の影響は小さいとして、これらを省略して解析する。

(iii) 積分方程式の被積分項のうち、 n が無限大のときも一定と取り扱った項は n が無限大でなくとも一定として積分の外に出して、積分方程式を解く。この解法は n が無限大のときからの逐次近似解法(n が無限大のときには、 $O(\epsilon^2)$ を省略した積分方程式の厳密解が存在する。¹³⁾ また、 n が無限大のときと有限($n \geq 1$)のときとの前進速度の差は比較的小さい)であるが、 ϵ で積分方程式を展開して解く立場からいへば、

$O(\epsilon^2)$ までの精度は確保されており、この範囲内で精度の高い結果が期待される。(iv) 前述の方法で、 n が小さい場合の前進速度に対する一般式が得られるが、実際の運動では $\tau \sim O(1)$ であるから、前式に対する補正が必要である。いま、 n が無限大の場合には、 $\epsilon \rightarrow 0$ の極限において任意の n に対する前進速度を求めることができる。この場合における補正項を、 n が有限で、かつ、 ϵ が小さいが零でない現在においても用いる。上述のような解法によって構成される解を以下に示す。

§5. η が小さいときの近似解: Case I の場合

いま、べん毛は振幅 η の正弦波で振動していることが仮定されているから、べん毛の中心線上の点 Q の y, z 座標は

$$Y = \eta \sin X' \quad (X' = X - t), \quad Z = d \quad (5.1)$$

で表示され、また $d\delta/dx = B (= \sqrt{1 + \eta^2 \cos^2 X'})$ とすれば、

$$\mathbf{i} = \frac{1}{B} \mathbf{e}_1 + \frac{\eta \cos X'}{B} \mathbf{e}_2, \quad \mathbf{j}_1 = -\frac{\eta \cos X'}{B} \mathbf{e}_1 + \frac{1}{B} \mathbf{e}_2, \quad \mathbf{j}_3 = \mathbf{e}_3 \quad (5.2)$$

のようになる。いま、前述の座標系に対し、波の伝播速度 ($= 1$) で x 方向に進む座標系で見て (δ_0, δ_2 の x 座標を $-\pi, \pi$ とおく)

$$\omega_B = -Q\pi, \quad Q = \frac{1}{2\pi} \int_{-\pi}^{\pi} B dx \quad (5.3)$$

であるから、現在の座標系で見て、 ω_B, ω は

$$\left. \begin{aligned} \omega_B &= (1 - Q/B) \mathbf{e}_1 - \eta (Q/B) \cos X' \mathbf{e}_2 \\ \omega &= U_A \mathbf{e}_1 + V_A \mathbf{e}_2 + W_A \mathbf{e}_3 \end{aligned} \right\} (5.4)$$

で与えられる。ここで、 U_A, V_A, W_A は現座標系で見たときの無限遠点での速度を表わす。したがって、物体は静止流体中を、 $-x$ 方向に U_A 、 $-y$ 方向に V_A 、 $-z$ 方向に W_A の速度で進むことになる。なお、§4 の基礎方程式に現われる

$$\left. \begin{aligned} (x, y, z), \quad (x, y, z), \quad (x_A, 0, z_A) \\ (x, \eta \cos X', d), \quad (x, \eta \cos X', d), \quad (x_A, 0, d) \end{aligned} \right\} (5.5)$$

を代入すればよく、さうに、(4.8) ~ (4.10) の l', m', n' は

$$c(\delta', t)l' = \frac{1}{4B} (A - 2\eta I \cos x'), \quad C(\delta', t)m' = \frac{1}{4B} (\eta A \cos x' + 2I), \quad c(\delta', t)n' = \frac{J}{2} \quad (5.6)$$

のごとくとればよい。

§4の解法の概要 (iii) で述べられた近似および流れの対称性から、§4の基礎方程式の全部は必要でなく、(4.4) については3成分、(4.12)、(4.15) についてはそれぞれ2成分 (x, z 成分)、合計7箇の積分方程式で足りることに存す。これら7箇の積分方程式に(4.1)、(5.2)、(5.4)~(5.6)を代入して、 $I \sim O(\eta)$, $A, J, U_A, W_A, C_x, C_z \sim O(\eta^2)$, $V_A = C_y = 0$ を仮定し(§4の概要 (iii) の近似がなければ、 V_A, C_y には $\eta \cos t, \eta \sin t$ に比例する項が存在し、その項が $O(\eta^2)$ の前進速度に影響を及ぼす。しかし、この影響は小さいため省略される)、 $O(\eta^3)$ 以上を省略するとき、つぎの7箇の積分方程式が得られる。ただし、べん毛の横断面の形として振動面に対して対称な形であること(このため、(4.4)の $C_z(\theta, t) = 0$ と存す。Appendix参照)、および δ によって変化する量が仮定されている。

まず、(4.1)、(4.4)~(4.11)から、つぎの三つの積分方程式が得られる。

$$\bar{I}(\alpha + \log \varepsilon') = \eta \cos x' - \left\{ \int_{-\pi\pi}^{x-\varepsilon'} + \int_{x+\varepsilon'}^{\pi\pi} \right\} \frac{I}{2R} dx + \frac{1}{2} \int_{-\pi\pi}^{\pi\pi} I \left(\frac{1}{R'} + \frac{2d^2}{R'^3} \right) dx \quad (5.7)$$

$$\begin{aligned}
A(\beta + \log \varepsilon') &= U_A + \frac{\eta^2}{4} \left\{ 2 + \cos X' + \frac{\sin(2n\pi)}{2n\pi} \cos 2t \right\} - \left\{ \int_{-n\pi}^{x-\varepsilon'} + \int_{x+\varepsilon'}^{n\pi} \right\} \left[\frac{A + \eta I (\cos X' - \cos 2X')}{2R} + \frac{\eta I (\sin X' - \sin X)}{2(X-X)R} \right] dx \\
&+ \int_{-n\pi}^{n\pi} \left[\frac{(A - 2\eta I \cos X')}{2} \left\{ \frac{1}{R'} - \frac{d^2}{R'^3} - \frac{3d^2(X-X)^2}{R'^5} \right\} + \frac{\eta I}{2} (X-X) (\sin X' - \sin X) \left(\frac{1}{R'^3} - \frac{6d^2}{R'^5} \right) + \frac{6d^3 J(X-X)}{R'^5} \right] dx \\
&+ \eta \cos X' \int_{-n\pi}^{n\pi} \frac{I}{2} \left(\frac{1}{R'} + \frac{2d^2}{R'^3} \right) dx - 2a C_x \left(\frac{1}{x-X_A} - \frac{1}{R_A} + \frac{4d^2}{R_A^3} - \frac{12d^4}{R_A^5} \right) + 12d^3 a C_z \frac{(X-X_A)}{R_A^5} \quad (5.8)
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
J(\delta + \log \varepsilon') &= W_A - \left\{ \int_{-n\pi}^{x-\varepsilon'} + \int_{x+\varepsilon'}^{n\pi} \right\} \frac{J}{2R} dx - \int_{-n\pi}^{n\pi} \left[3d^3 (A - 2\eta I \cos X') \frac{(X-X)}{R'^5} + 6d^3 \eta I \frac{(\sin X' - \sin X)}{R'^5} \right. \\
&\left. - \frac{J}{2} \left(\frac{1}{R'} + \frac{2d^2}{R'^3} + \frac{24d^4}{R'^5} \right) \right] dx - 12d^3 a C_x \frac{(X-X_A)}{R_A^5} + a C_z \left(-\frac{1}{|X-X_A|} + \frac{1}{R_A} + \frac{2d^2}{R_A^3} + \frac{24d^4}{R_A^5} \right) \quad (5.9)
\end{aligned}$$

ここで (4.12) の x , z 成分に (4.1), (4.14) を代入して

$$\begin{aligned}
C_x &= \frac{3}{4} \left[U_A - \int_{-n\pi}^{n\pi} \left\{ \frac{A - 2\eta I \cos X'}{2R_A} + \frac{\eta I \sin X'}{2(X-X_A)R_A} \right\} dx + \int_{-n\pi}^{n\pi} \left[\frac{(A - 2\eta I \cos X')}{2} \left\{ \frac{1}{R_A'} - \frac{d^2}{R_A'^3} - \frac{3d^2(X_A-X)^2}{R_A'^5} \right\} \right. \right. \\
&\left. \left. - \frac{\eta I}{2} (X_A-X) \sin X' \left(\frac{1}{R_A'^3} - \frac{6d^2}{R_A'^5} \right) + 6d^3 J \frac{(X_A-X)}{R_A'^5} \right] dx + \frac{3a C_x}{4d} \right] \quad (5.10)
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
C_z &= \frac{3}{4} \left[W_A - \int_{-n\pi}^{n\pi} \frac{J}{2R_A} dx + \int_{-n\pi}^{n\pi} \left\{ 3d^3 (A - 2\eta I \cos X') \frac{(X-X_A)}{R_A'^5} + 6d^3 \eta I \frac{\sin X'}{R_A'^5} \right. \right. \\
&\left. \left. + \frac{J}{2} \left(\frac{1}{R_A'} + \frac{2d^2}{R_A'^3} + \frac{24d^4}{R_A'^5} \right) \right\} dx + \frac{3a C_z}{2d} \right] \quad (5.11)
\end{aligned}$$

また、 z 成分に (4.1) および (4.15) の x , z 成分が;

$$\int_{-n\pi}^{n\pi} (A - 2\eta I \cos X') dx + 4a C_x = 0 \quad (5.12)$$

$$\int_{-n\pi}^{n\pi} J dx + 2a C_z = 0 \quad (5.13)$$

が得られる。ただし、 $-\pi, \pi$ は δ_0, δ_2 の x 座標であり、
また、 α, β, δ および $R, R_A, R', R'_A, R''_A, X_A$ はつぎの式で表
わられる。

$$\alpha = \lambda' + \frac{1}{2} - \hat{b}_1, \quad \beta = \lambda' - \frac{1}{2}, \quad \delta = \lambda' + \frac{1}{2} + \hat{b}_1 \quad (5.14)$$

$$\left. \begin{aligned} R &= |x - x|, \quad R_A = |x - X_A|, \quad R' = \sqrt{(x-x)^2 + 4d^2}, \\ R'_A &= \sqrt{(x-X_A)^2 + 4d^2}, \quad R''_A = \sqrt{(X_A-x)^2 + 4d^2}, \quad X_A = \pi + a \end{aligned} \right\} (5.15)$$

上述の (5.7) ~ (5.13) から、これら方程式に現われる 7 箇の
未知関数 $I, A, J, U_A, W_A, C_x, C_z$ が決定できる。ここで、こ
れら未知関数に対し、(5.7) ~ (5.13) に矛盾しないうちに、つぎ
の形を仮定する。

$$I(x, t) = \eta (b_1(x) \cos x' + b_2(x) \sin x') + O(\eta^3) \quad (5.16)$$

$$A(x, t) = \eta^2 (a_0(x) + a_1(x) \cos 2x' + a_2(x) \sin 2x') + O(\eta^3) \quad (5.17)$$

$$J(x, t) = \eta^2 (e_0(x) + e_1(x) \cos 2x' + e_2(x) \sin 2x') + O(\eta^3) \quad (5.18)$$

$$U_A(t) = \eta^2 (U_{A0} + U_{A1} \cos 2t + U_{A2} \sin 2t) + O(\eta^3) \quad (5.19)$$

$$W_A(t) = \eta^2 (W_{A0} + W_{A1} \cos 2t + W_{A2} \sin 2t) + O(\eta^3) \quad (5.20)$$

$$C_x(t) = \eta^2 (c_{x0} + c_{x1} \cos 2t + c_{x2} \sin 2t) + O(\eta^3) \quad (5.21)$$

$$C_z(t) = \eta^2 (c_{z0} + c_{z1} \cos 2t + c_{z2} \sin 2t) + O(\eta^3) \quad (5.22)$$

さて、平均速度 U_{A0}, W_{A0} を求めるためには (5.16) ~ (5.22) に現
われるすべての係数を決定する必要はなく、 $b_1, b_2, a_0, e_0,$
 c_{x0}, c_{z0} を決定すれば充分である。まず、(5.16) を (5.7) に
代入し、被積分項中に現われる $b_1(x), b_2(x)$ (これらは $\pi \rightarrow \infty$

のときは定数となる) を平均値 \bar{b}_1, \bar{b}_2 で置きかえ、定数とみなして積分し、つぎに、両辺の $\cos x', \sin x'$ に比例する項を比較することによって、 $b_1(x), b_2(x)$ は

$$b_1(x) = \frac{1}{\alpha} \left[1 + \frac{\bar{b}_1}{2} \left\{ 2\sigma - C_i(n\pi+x) - C_i(n\pi-x) + A_{11} + 2d^2 A_{13} \right\} + \frac{\bar{b}_2}{2} \left\{ S_i(n\pi+x) - S_i(n\pi-x) + B_{11} + 2d^2 B_{13} \right\} \right] \quad (5.23)$$

$$b_2(x) = \frac{1}{2\alpha} \left[\bar{b}_1 \left\{ S_i(n\pi-x) - S_i(n\pi+x) - B_{11} - 2d^2 B_{13} \right\} + \bar{b}_2 \left\{ 2\sigma - C_i(n\pi+x) - C_i(n\pi-x) + A_{11} + 2d^2 A_{13} \right\} \right] \quad (5.24)$$

のように決定される。ここで、 σ はオイラーの定数であり、

$$C_i(z) = \int_0^z \frac{\cos t}{t} dt, \quad S_i(z) = \int_0^z \frac{\sin t}{t} dt, \quad A_{1n} = \int_{-n\pi}^{n\pi} \frac{\cos(x-x')}{R_1^n} dx, \quad B_{1n} = \int_{-n\pi}^{n\pi} \frac{\sin(x-x')}{R_1^n} dx \quad (5.25)$$

である。つぎに、(5.23), (5.24) を平均して次式が得られた。

$$\bar{b}_1 = (\alpha - \sigma + C_i(l) - \sin l/l + A_1)^{-1}, \quad \bar{b}_2 = 0 \quad (5.26)$$

ただし

$$A_1 = (C_2 + 2d^2 C_4)/l - C_1 - 2d^2 C_3, \quad l = 2n\pi \quad (5.27)$$

$$C_1 = \int_0^l \frac{\cos z}{\sqrt{z^2 + 4d^2}} dz, \quad C_2 = \int_0^l \frac{z \cos z}{\sqrt{z^2 + 4d^2}} dz, \quad C_3 = \int_0^l \frac{\cos z}{(z^2 + 4d^2)^{3/2}} dz, \quad C_4 = \int_0^l \frac{\sin z}{(z^2 + 4d^2)^{3/2}} dz$$

である。さらに、(5.16) ~ (5.22) を (5.8), (5.9) に代入し、

$b_1(x), b_2(x)$ を求めたときと同じ方法で積分し、両辺の時間による各項を比較して、 $a_0(x), e_0(x)$ がつぎのように決まる。

$$a_0(x) = \frac{1}{\beta} \left[\frac{1}{2} + U_{A0} + \frac{1}{2} (\bar{b}_1 - \bar{a}_0) \left\{ \log(n^2\pi^2 - x^2) - E_1 + 4d^2 E_3 - 12d^4 E_5 \right\} \frac{\bar{b}_1}{4} \left\{ 2 - \frac{\sin(n\pi+x)}{n\pi+x} - \frac{\sin(n\pi-x)}{n\pi-x} \right. \right. \\ \left. \left. + 4\delta + 2C_i(n\pi+x) + 2C_i(n\pi-x) + D_{13} - 6d^2 D_{15} - A_{11} - 2d^2 A_{13} \right\} + 6d^3 \bar{e}_0 F_{15} \right. \\ \left. - 2a C_{x0} \left(\frac{1}{x-x_A} - \frac{1}{R_A} + \frac{4d^2}{R_A^3} - \frac{12d^4}{R_A^5} \right) + 12d^3 a C_{z0} \frac{(x-x_A)}{R_A^5} \right] \quad (5.28)$$

$$e_0(x) = \frac{1}{\delta} \left[W_{A0} + \frac{\bar{e}_0}{2} \left\{ \log(n^2\pi^2 - x^2) - E_{11} - 2d^2 E_{13} - 24d^4 E_{15} \right\} + 3d^3 \left\{ \bar{b}_1 B_{15} - (\bar{a}_0 - \bar{b}_1) F_{15} \right\} \right. \\ \left. + 12d^3 a C_{x0} \frac{(x-x_A)}{R_A^5} - a C_{z0} \left(\frac{1}{|x-x_A|} - \frac{1}{R_A} - \frac{2d^2}{R_A^3} - \frac{24d^4}{R_A^5} \right) \right] \quad (5.29)$$

∴ τ''

$$D_{1n} = \int_{-n\pi}^{n\pi} \frac{(x-x) \sin(x-x)}{R'^n} dx, \quad E_{1n} = \int_{-n\pi}^{n\pi} \frac{dx}{R'^n}, \quad F_{1n} = \int_{-n\pi}^{n\pi} \frac{(x-x)}{R'^n} dx \quad (5.30)$$

τ'', \bar{a}_0, \bar{e}_0 は $a_0(x), e_0(x)$ の平均値 τ'' あり。最後に、(5.23) ~

(5.30) を (5.10) ~ (5.13) に代入し、前述の方法と同じ方法で、

$\bar{a}_0, \bar{e}_0, C_{x0}, C_{z0}, U_{A0}, W_{A0}$ は τ'' の f) に決まる。τ'', \bar{a}_0, \bar{e}_0 は

$$\bar{e}_0 = 0, \quad \bar{a}_0 = B_1^{-1} \left[\frac{1}{2} + U_{A0} + \frac{\bar{b}_1}{2} \left(2B_1 - 2\beta - 1 + S_i(l)/l + 2\delta + 2 \sin l/l \right. \right. \\ \left. \left. - 2C_i(l) + A_2 \right) - 2\bar{a} C_{x0} B_2 + \bar{a} C_{z0} B_3 \right] \quad (5.31)$$

τ'' と之らね、τ'' τ'' L, $\bar{a} = a/l$ τ'', τ''

$$\left. \begin{aligned} A_2 &= \frac{K}{2} \sin l + 2C_1 - \left(\frac{1}{ld} - K \cos l + \frac{5}{2} C_2 - C_4 \right) / l, \quad \bar{d} = 2d/l \\ B_1 &= \beta + \log l - 1 - \sinh^{-1} \left(\frac{1}{\bar{d}} \right) - \frac{n\pi K}{2} + \frac{\eta}{4lK} - \frac{7}{4} \bar{d}, \quad K = (l \sqrt{1+\bar{d}^2})^{-1} \\ B_2 &= \log \frac{1+\bar{a}}{\bar{a}} - \log \left(\frac{1+\bar{a}+Y}{\bar{a}+X} \right) + \frac{1}{4} \left\{ \frac{1+\bar{a}}{Y} + \frac{(1+\bar{a})^3}{Y^3} - \frac{\bar{a}}{X} - \frac{\bar{a}^3}{X^3} \right\} \\ B_3 &= \frac{\bar{d}^3}{2} \left(\frac{1}{X^3} - \frac{1}{Y^3} \right), \quad X = \sqrt{\bar{a}^2 + \bar{d}^2}, \quad Y = \sqrt{(1+\bar{a})^2 + \bar{d}^2} \end{aligned} \right\} \quad (5.32)$$

τ'' あり、τ'' τ'', $U_{A0}, W_{A0}, C_{x0}, C_{z0}$ は

$$U_{A0} = \frac{(2B_0 - 3\bar{a}B_2)U_{00}}{2\{B_0 - 3\bar{a}(B_2 - B_1)\}} ; U_{00} = \frac{1 + \hat{\epsilon} \left\{ -\frac{1}{2} - \sigma + \hat{b}_1 - (S_i(\ell) + \sin \ell) \frac{1}{\ell} + C_i(\ell) - A_1 - A_2 \right\}}{2 \left\{ 1 + \hat{\epsilon} \left(\frac{1}{2} - \sigma - \hat{b}_1 - \frac{\sin \ell}{\ell} + C_i(\ell) + A_1 \right) \right\}} \quad (5.33)$$

$$W_{A0} = 3\bar{a}B_3 U_{A0} / 2(2B_0 - 3\bar{a}B_2) \quad (5.34)$$

$$C_{x0} = 3U_{A0} / 2(2B_0 - 3\bar{a}B_2), \quad C_{z0} = 0 \quad (5.35)$$

となる。ここで、 $\hat{\epsilon} = 1/\lambda$ 、 $B_0 = 1 - (9a/16d)$ である。 B_0' は一つの球が壁に平行に運動するときの拘抗の増加率を示し、頭部が壁に非常に近い所 ($a/d < 0.7$) では、 B_0 の代りに

$$B_0' = 1 - \frac{9}{16} \frac{a}{d} + \frac{4}{29} \left(\frac{a}{d} \right)^3 - \frac{45}{256} \left(\frac{a}{d} \right)^4 - \frac{1}{16} \left(\frac{a}{d} \right)^5 \quad (5.36)$$

を用いた方がよい。上式は $a/d < 0.95$ の領域で Goldman etc. の結果¹⁵⁾ とよく一致するようには Faxen の 5 次式¹⁶⁾ を若干変形したものである。

さて、(5.33)、(5.34) のように U_{A0} 、 W_{A0} が決定されるから、振幅が小さいときには、時間的に平均して、精子は $\gamma^2 W_{A0}$ の速度で壁に接近しながら、 $\gamma^2 U_{A0}$ の速度で $-x$ 方向に前進する。とくに、線虫のように頭部が有る物体では、壁に接近する速度 W_{A0} は零で、時間的に平均して、 $\gamma^2 U_{00}$ の速度で前進する。ここで U_{00} は (5.33) で与えられている。なお、 $n \rightarrow \infty$ のときには (i) 横揺れ振動や回転振動を含む、各速度成分に含まれる時間的振動項はなくなり、一定の速度で前進する、

(ii) 頭部があってもなくても、同一結果となるなどの特徴があり、前に得られた結果⁽¹³⁾ ($O(\eta^2)$ を省略した積分方程式の厳密解)と一致する。

§6. η が小さいときの近似解; Case IIの場合

Case Iと同じように、べん毛は振幅 η の正弦波で振動していると仮定するとき、べん毛上の点の y, z 座標は

$$Y=0, \quad Z=d+\eta \sin x' \quad (6.1)$$

で表示される。また、

$$\pi(s) = \frac{1}{B} \mathbf{e}_1 + \frac{\eta \cos x'}{B} \mathbf{e}_3, \quad \mathbf{l}(s) = -\frac{\eta \cos x'}{B} \mathbf{e}_1 + \frac{1}{B} \mathbf{e}_3, \quad \mathbf{j}_1 = \mathbf{e}_2 \quad (6.2)$$

であるから、 \mathbf{u}_B, \mathbf{w} はCase Iのときと同じように

$$\left. \begin{aligned} \mathbf{w}_B &= \left(1 - \frac{Q}{B}\right) \mathbf{e}_1 - \frac{Q}{B} \eta \cos x' \mathbf{e}_3 \\ \mathbf{w} &= u_A \mathbf{e}_1 + v_A \mathbf{e}_2 + w_A \mathbf{e}_3 \end{aligned} \right\} \quad (6.3)$$

で与えられる。さらに、§4の基礎方程式に現われる (x, Y, Z) , (x, y, z) , $(X_A, 0, Z_A)$ に対しては

$$(x, 0, d + \eta \sin x'), \quad (x, 0, d + \eta \sin x'), \quad (X_A, 0, d) \quad (6.4)$$

を代入してやればよく、さらに、(4.8)~(4.11)の l', m', n' は

$$c(s', t) l' = \frac{1}{4B} (A - 2\eta I \cos x'), \quad c(s', t) m' = \frac{J}{2}, \quad c(s', t) n' = \frac{1}{4B} (\eta A \cos x' + 2I) \quad (6.5)$$

のようにとればよい。

Case IIの場合、べん毛の横断面に対しCase Iと同一の仮定

(振動面に対する対称性および δ によるものこと) をすれば、
 流れの対称性から $J = V_y = C_y = 0$ ととってよく、また、§4
 の (iii) の近似から (4.16) は不要となる。このまゝにして、
 (4.4), (4.12), (4.15), それぞれの x, z 成分、合計6箇の積
 分方程式が必要となる。これら6箇の積分方程式に (4.1), (6.2)
 \sim (6.5) を代入し、 $I, A \sim O(\eta)$ 、 $C_x, C_z, U_A, W_A \sim O(\eta^2)$ を仮定し
 (もし、§4の (iii) の近似がなければ、 C_x, C_z, U_A, W_A に $\eta \cos t$,
 $\eta \sin t$ に比例する項が含まれる)、 $O(\eta^3)$ 以上の項を省略す
 るとき、つぎの6箇の積分方程式が得られる。

まず、(4.1), (4.4) ~ (4.11) の x, z 成分から

$$\begin{aligned}
 I(\alpha + \log \varepsilon') = & W_A + \eta \cos x' - \left\{ \int_{-\pi}^{x-\varepsilon'} + \int_{x+\varepsilon'}^{\pi} \right\} \left[\frac{A\eta(\cos x' - 2\cos x') + 2I}{4R} + \frac{A\eta(\sin x' - \sin x')}{4(x-x)R} \right] dx \\
 & + \int_{-\pi}^{\pi} \left[\frac{(A - 2\eta I \cos x')(x-x)}{4} \left\{ \frac{12d^3}{R'^5} - \frac{\eta(\sin x' - \sin x')}{R'^3} + 6d^2\eta(\sin x' + \sin x') \left(\frac{3}{R'^5} - \frac{20d^2}{R'^7} \right) \right\} \right. \\
 & + \frac{(2I + \eta A \cos x')}{4} \left\{ \frac{1}{R'} + \frac{2d^2}{R'^3} + \frac{24d^4}{R'^5} + 12d^3\eta(\sin x' + \sin x') \left(\frac{3}{R'^5} - \frac{20d^2}{R'^7} \right) \right\} - \eta \cos x' \left\{ \frac{A}{2} \left(\frac{1}{R'} \right. \right. \\
 & \left. \left. - \frac{4d^2}{R'^3} + \frac{12d^4}{R'^5} \right) + \frac{6d^3 I(x-x)}{R'^5} \right\} \Big] dx - \frac{12d^3 a C_x (x-x_1)}{R_a'^5} + a C_z \left(-\frac{1}{|x-x_1|} + \frac{1}{R_a'} + \frac{2d^2}{R_a'^3} + \frac{24d^4}{R_a'^5} \right) \quad (6.6)
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 A(\beta + \log \varepsilon') = & U_A + \frac{\eta^2}{4} \left\{ 2 + \cos x' + \frac{\sin(2\pi\eta)}{2\pi\eta} \cos 2t \right\} - \left\{ \int_{-\pi}^{x-\varepsilon'} + \int_{x+\varepsilon'}^{\pi} \right\} \left[\frac{A + \eta I(\cos x' - \cos 2x')}{2R} + \frac{\eta I(\sin x' - \sin x')}{2(x-x)R} \right] dx \\
 & + \int_{-\pi}^{\pi} \left[\frac{(A - 2\eta I \cos x')}{2} \left\{ \frac{1}{R'} - \frac{4d^2}{R'^3} + \frac{12d^4}{R'^5} - 6d\eta(\sin x' + \sin x') \left(\frac{1}{R'^3} - \frac{8d^2}{R'^5} + \frac{20d^4}{R'^7} \right) \right\} \right.
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
& + \frac{(2I + 7A \cos x')(x-x)}{2} \left\{ \frac{6d^3}{R'^5} + \frac{7(\sin x' - \sin x)}{2R'^3} + 3d^2 7(\sin x' + \sin x) \left(\frac{3}{R'^5} - \frac{20d^2}{R'^7} \right) \right\} + 7 \cos x' \left\{ \frac{3d^3(x-x)A}{R'^5} \right. \\
& \left. + \frac{I}{2} \left(\frac{1}{R'} + \frac{2d^2}{R'^3} + \frac{24d^4}{R'^5} \right) \right\} dx - 2a C_x \left(\frac{1}{|x-x_A|} - \frac{1}{R'_A} + \frac{4d^2}{R'_A{}^3} - \frac{12d^4}{R'_A{}^5} \right) + \frac{12d^3 a(x-x_A) C_z}{R'_A{}^5} \quad (6.7)
\end{aligned}$$

が得られ、つぎに、(4.12)の x, z 成分に(4.1), (4.14)などを代入して

$$\begin{aligned}
C_x = & \frac{3}{4} \left[U_A - \int_{-\pi}^{\pi} \left[\frac{A - 27I \cos x'}{2R_A} + \frac{7I \sin x'}{2(x-x_A)R_A} \right] dx + \int_{-\pi}^{\pi} \left[\frac{(A - 27I \cos x')}{2} \left\{ \frac{1}{R'_A} - \frac{4d^2}{R'_A{}^3} + \frac{12d^4}{R'_A{}^5} \right. \right. \right. \\
& \left. \left. - 67d \sin x' \left(\frac{1}{R'_A{}^3} - \frac{8d^2}{R'_A{}^5} + \frac{20d^4}{R'_A{}^7} \right) \right\} + \frac{(2I + 7A \cos x')(x_A - x)}{2} \left\{ \frac{6d^3}{R'_A{}^5} - \frac{7 \sin x'}{2} \left(\frac{1}{R'_A{}^3} - \frac{18d^2}{R'_A{}^5} + \frac{120d^4}{R'_A{}^7} \right) \right\} dx + \frac{3a C_x}{4d} \right] \quad (6.8)
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
C_z = & \frac{3}{4} \left[W_A - \int_{-\pi}^{\pi} \left[\frac{A 7 \cos x' + 2I}{4R_A} + \frac{A 7 \sin x'}{4(x-x_A)R_A} \right] dx + \int_{-\pi}^{\pi} \left[\frac{(A - 27I \cos x')(x-x_A)}{4} \left\{ \frac{12d^3}{R'_A{}^5} + 7 \sin x' \left(\frac{1}{R'_A{}^3} \right. \right. \right. \right. \\
& \left. \left. + \frac{18d^2}{R'_A{}^5} - \frac{120d^4}{R'_A{}^7} \right\} + \frac{(2I + 7A \cos x')}{4} \left\{ \frac{1}{R'_A} + \frac{2d^2}{R'_A{}^3} + \frac{24d^4}{R'_A{}^5} + 12d^3 7 \sin x' \left(\frac{3}{R'_A{}^5} - \frac{20d^2}{R'_A{}^7} \right) \right\} dx + \frac{3a C_z}{2d} \right] \quad (6.9)
\end{aligned}$$

が求まる。さらに、(4.1)および(4.15)の x, z 成分から

$$\int_{-\pi}^{\pi} (A - 27I \cos x') dx + 4a C_x = 0 \quad (6.10)$$

$$\int_{-\pi}^{\pi} (A 7 \cos x' + 2I) dx + 4a C_z = 0 \quad (6.11)$$

が導出される。(6.6) ~ (6.11)に含まれる $\alpha, \beta, \delta, R, R_A, R', R'_A, R'_A, x_A$ は(5.14), (5.15)で与えられる。

上述の6箇の方程式(6.6) ~ (6.11)より、6箇の未知関数

$A(x, t), I(x, t), C_x(t), C_z(t), U_A(t), W_A(t)$ が決定できる。こ

こで、これらの未知関数に対して、つぎの形を仮定する。

$$I(x, t) = \eta (b_1(x) \cos x' + b_2(x) \sin x') + \eta^2 (b_0(x) + b_3(x) \cos 2x' + b_4(x) \sin 2x') + O(\eta^3) \quad (6.12)$$

$$A(x, t) = \eta (a_1(x) \cos x' + a_2(x) \sin x') + \eta^2 (a_0(x) + a_3(x) \cos 2x' + a_4(x) \sin 2x') + O(\eta^3) \quad (6.13)$$

$$C_x(t) = \eta^2 (C_{x0} + C_{x1} \cos 2t + C_{x2} \sin 2t) + O(\eta^3) \quad (6.14)$$

$$C_z(t) = \eta^2 (C_{z0} + C_{z1} \cos 2t + C_{z2} \sin 2t) + O(\eta^3) \quad (6.15)$$

$$U_A(t) = \eta^2 (U_{A0} + U_{A1} \cos 2t + U_{A2} \sin 2t) + O(\eta^3) \quad (6.16)$$

$$W_A(t) = \eta^2 (W_{A0} + W_{A1} \cos 2t + W_{A2} \sin 2t) + O(\eta^3) \quad (6.17)$$

なお、平均速度 U_{A0} , W_{A0} を決定するたのには、 $b_1, b_2, b_0, a_1, a_2, a_0, C_{x0}, C_{z0}$ を決めるわけである。まず、(6.12), (6.13) を (6.6), (6.7) に代入し、Case I の場合と同じやり方で計算する。つまり、これらの式の $\cos x', \sin x'$ の項を比較することによって、 $b_1(x), b_2(x), a_1(x), a_2(x), \bar{b}_1, \bar{b}_2, \bar{a}_1, \bar{a}_2$ などの以下の式に導く。

$$b_1(x) = \frac{1}{\alpha} \left[1 + \frac{\bar{b}_1}{2} (2\delta - C_i(n\pi+x) - C_i(n\pi-x) + A_{11} + 2d^2 A_{13} + 24d^4 A_{15}) + \frac{\bar{b}_2}{2} (S_i(n\pi+x) - S_i(n\pi-x) + B_{11} + 2d^2 B_{13} + 24d^4 B_{15}) - 3d^3 (\bar{a}_1 C_{15} + \bar{a}_2 D_{15}) \right] \quad (6.18)$$

$$b_2(x) = \frac{1}{\alpha} \left[\frac{\bar{b}_1}{2} (S_i(n\pi-x) - S_i(n\pi+x) - B_{11} - 2d^2 B_{13} - 24d^4 B_{15}) + \frac{\bar{b}_2}{2} (2\delta - C_i(n\pi+x) - C_i(n\pi-x) + A_{11} + 2d^2 A_{13} + 24d^4 A_{15}) + 3d^3 (\bar{a}_1 D_{15} - \bar{a}_2 C_{15}) \right] \quad (6.19)$$

$$a_1(x) = \frac{1}{\beta} \left[6d^3 (\bar{b}_1 C_{15} + \bar{b}_2 D_{15}) + \frac{\bar{a}_1}{2} (2\delta - C_i(n\pi+x) - C_i(n\pi-x) + A_{11} - 4d^2 A_{13} + 12d^4 A_{15}) + \frac{\bar{a}_2}{2} (S_i(n\pi+x) - S_i(n\pi-x) + B_{11} - 4d^2 B_{13} + 12d^4 B_{15}) \right] \quad (6.20)$$

$$a_2(x) = \frac{1}{\beta} \left[6d^3 (\bar{b}_2 C_{15} - \bar{b}_1 D_{15}) + \frac{\bar{a}_1}{2} (S_i(n\pi-x) - S_i(n\pi+x) - B_{11} + 4d^2 B_{13} - 12d^4 B_{15}) + \frac{\bar{a}_2}{2} (2\delta - C_i(n\pi+x) - C_i(n\pi-x) + A_{11} - 4d^2 A_{13} + 12d^4 A_{15}) \right] \quad (6.21)$$

ただし、

$$C_{1n} = \int_{-n\pi}^{n\pi} \frac{(x-x) \cos(x-x)}{R'^n} dx \quad (6.22)$$

であり、また、 $\bar{b}_1, \bar{b}_2, \bar{a}_1, \bar{a}_2$ は (6.18) ~ (6.21) の平均をとって

$$\bar{b}_1 = \frac{\beta'}{\alpha'\beta' - H_2^2/2}, \quad \bar{a}_2 = \frac{H_2}{\alpha'\beta' - H_2^2/2}, \quad \bar{b}_2 = \bar{a}_1 = 0 \quad (6.23)$$

のごとく決まる。ここで

$$\left. \begin{aligned} \alpha' &= \alpha - \delta - \sin l/l + C_i(l) - H_3 \\ \beta' &= \beta - \delta - \sin l/l + C_i(l) - H_1 \\ H_1 &= (1+d^2)(C_1 - C_2/l) - 2d^2(C_3 - 2C_4/l) + d^2(\cos l)K/l - d/2l \\ H_2 &= dC_2/l + 4d^3(C_3 - C_4/l) - d(\sin l)K \\ H_3 &= (1+2d^2)(C_1 - C_2/l) + 2d^2(3C_3 - C_4/l) + 2d^2(\cos l)K/l - d/l \end{aligned} \right\} (6.24)$$

である。また、前述の式で“時間”によらない項を比較することによって、 a_0, b_0 および \bar{a}_0, \bar{b}_0 はつきのように得られる。

$$\begin{aligned} a_0(x) &= \frac{1}{\beta} \left[U_{A0} + \frac{1}{2} - \bar{a}_0 (\log \sqrt{n^2\pi^2 - x^2} - E_{11}/2 + 2d^2 E_{13} - 6d^4 E_{15}) + \bar{b}_0 (\log \sqrt{n^2\pi^2 - x^2} \right. \\ &\quad \left. + \delta - \frac{1}{2} - \frac{1}{2} C_i(n\pi+x) - \frac{1}{2} C_i(n\pi-x) + \frac{\sin(n\pi+x)}{4(n\pi+x)} + \frac{\sin(n\pi-x)}{4(n\pi-x)} - \frac{E_{11}}{2} + 2d^2 E_{13} \right. \\ &\quad \left. - 6d^4 E_{15} - D_{13}/4 - 9d^2 D_{15}/2 + 30d^4 D_{17} + A_{11}/4 + d^2 A_{13}/2 + 6d^4 A_{15} \right) \\ &\quad \left. - \frac{3}{2} d \bar{a}_2 (A_{13} - 8d^2 A_{15} + 20d^4 A_{17} + E_{13} - 8d^2 E_{15} + 20d^4 E_{17} + d^2 D_{15}) \right. \\ &\quad \left. - 2a C_{x0} \left(\frac{1}{|x-x_A|} - \frac{1}{R'_A} + \frac{4d^2}{R'_A{}^3} - \frac{12d^4}{R'_A{}^5} \right) + a C_{z0} (x-x_A) \frac{12d^3}{R'_A{}^5} \right] \quad (6.25) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 b_0(x) = & \frac{1}{\alpha} \left[W_{A0} + \frac{\bar{b}_0}{2} \left(-\log(n^2\pi^2 - x^2) + E_{11} + 2d^2E_{13} + 24d^4E_{15} \right) + 3d^3\bar{b}_1(F_{15} - 3B_{15} \right. \\
 & + 20d^2B_{17} - C_{15}) + \frac{\bar{a}_2}{8} \left(\frac{1}{n\pi-x} - \frac{1}{n\pi+x} + \frac{\cos(n\pi+x)}{n\pi+x} - \frac{\cos(n\pi-x)}{n\pi-x} - S_i(n\pi+x) \right. \\
 & + S_i(n\pi-x) - 18d^2C_{15} + 120d^4C_{17} - 2B_{11} + 8d^2B_{13} + 24d^4B_{15} + C_{13} - F_{13}) \\
 & \left. - 3d^3\bar{a}_0F_{15} - 12d^3aC_{x0} \frac{(x-x_A)}{R_A^{15}} + aC_{z0} \left(-\frac{1}{|x-x_A|} + \frac{1}{R_A} + \frac{2d^2}{R_A^3} + \frac{24d^4}{R_A^5} \right) \right] \quad (6.26)
 \end{aligned}$$

おとす。

$$\begin{aligned}
 \bar{a}_0 = & \frac{1}{\beta} \left[U_{A0} + \frac{1}{2} + (\bar{b}_1 - \bar{a}_0)(B_1 - \beta) + \bar{b}_1 \left(r - \frac{1}{2} + \frac{S_i(l)}{2l} + \frac{\sin l}{l} - C_i(l) + \frac{H_3}{2} + H_4 \right) \right. \\
 & \left. + \bar{a}_2 \left(H_2/4 + H_5 \right) - 2\bar{a}C_{x0}B_2 + \bar{a}C_{z0}B_3 \right] \quad (6.27)
 \end{aligned}$$

$$\bar{b}_0 = [\alpha + \log l - 1 - D_1]^{-1} (W_{A0} - \bar{a}C_{x0}B_3 + \bar{a}C_{z0}D_2) \quad (6.28)$$

こゝで、

$$\begin{aligned}
 H_4 = & (1-2d^2)C_1/2 - (1-4d^2)C_2/4l + d^2C_3 + (1-8d^2)C_4/2l + d/2l - 1/4dl \\
 & + k(\cos l/2l - \sin l/4 - d^2\cos l/l + k^2d^2\sin l) \\
 H_5 = & d \left\{ C_1 - 3C_2/2l - (1+d^2)C_3 + (3+d^2)C_4/l \right\} + 1/4l + k \left(\frac{\sin l}{2} + \frac{5\cos l}{4l} \right. \\
 & \left. - l/4d - 2d/l \right) + k^3 \left(\frac{d^3}{l} - l\cos l/4 \right) \quad (6.29)
 \end{aligned}$$

$$D_1 = \sinh^{-1} (1/\bar{a}) + lk/2$$

$$D_2 = -\log\left(\frac{1+\bar{a}}{\bar{a}}\right) + \log\left(\frac{1+\bar{a}+Y}{\bar{a}+X}\right) + 2 \left\{ \frac{1+\bar{a}}{Y} - \frac{\bar{a}}{X} - \frac{(1+\bar{a})^3}{4Y^3} + \frac{\bar{a}^3}{4X^3} \right\}$$

である。なお、(6.12) ~ (6.29) を (6.8) ~ (6.11) に代入すれば、

U_{A0} , W_{A0} , C_{x0} , C_{z0} が決定できる。まず、 U_{A0} は

$$U_{A0} = \frac{(2B_0 - 3\bar{a}B_2)U_{00} + 3\bar{a}(2B_1 - B_2)U_{01}}{2\{B_0 - 3\bar{a}(B_2 - B_1)\}} - U_{02}$$

$$U_{00} = \frac{1}{2} \frac{\{1 - \hat{\epsilon}(\frac{1}{2} + \delta + \frac{\sin \theta}{\ell} - C_i(\ell) + H_1)\} \{1 - \hat{\epsilon}(\frac{1}{2} + \delta - \hat{b}_i(\ell) + S_i(\ell)/\ell + \frac{\sin \theta}{\ell} - C_i(\ell) + 2H_4)\} - \hat{\epsilon}^2 2H_2 H_5}{\{1 + \hat{\epsilon}(\frac{1}{2} - \delta - \hat{b}_i(\ell) - \frac{\sin \theta}{\ell} + C_i(\ell) - H_3)\} \{1 - \hat{\epsilon}(\frac{1}{2} + \delta + \frac{\sin \theta}{\ell} - C_i(\ell) + H_1)\} - \hat{\epsilon}^2 H_2^2 / 2}$$

$$U_{01} = 3\bar{a}_2 D_3 / 8d, \quad U_{02} = \frac{3}{8} \bar{a} \bar{a}_2 B_3 D_4 / D_5$$

$$D_3 = \frac{1}{4} \left(\frac{1+\bar{a}}{Y} - \frac{\bar{a}}{X} \right) - \frac{1}{6} \left(\frac{(1+\bar{a})^3}{Y^3} - \frac{\bar{a}^3}{X^3} \right) + \frac{1}{4} \left(\frac{(1+\bar{a})^5}{Y^5} - \frac{\bar{a}^5}{X^5} \right)$$

$$D_4 = \frac{1}{8\pi\eta} \left\{ \frac{1}{\bar{a}} (B_4 + 3B_3 - 3B_5) - \frac{1}{\bar{a}} + \frac{1}{1+\bar{a}} \right\}$$

$$D_5 = 1 - \frac{9}{8} \frac{a}{d} + \frac{3}{2} \bar{a} (\alpha + \log \ell - 1 - D_1 - D_2)$$

$$B_4 = \bar{a} \left(\frac{1}{X} - \frac{1}{Y} \right), \quad B_5 = \frac{\bar{a}^5}{2} \left(\frac{1}{X^5} - \frac{1}{Y^5} \right)$$

(6.30)

で表示され、 C_{x0} , C_{z0} , W_{A0} は

$$C_{x0} = \frac{3(U_{A0} - U_{01} - U_{02})}{2(2B_0 - 3\bar{a}B_2)}, \quad C_{z0} = \frac{3\bar{a}_2 D_4}{8D_5}$$

$$W_{A0} = \frac{3\bar{a}B_3(U_{A0} - U_{01} - U_{02})}{2(2B_0 - 3\bar{a}B_2)} - \frac{3\bar{a}\bar{a}_2 D_4}{4D_5} \left(\alpha + \log \ell - 1 - D_1 + \frac{D_2}{2} \right)$$

(6.31)

のように表わされる。したがって、 η が小さいときには、時間的に平均して、精子は $\eta^2 W_{A0}$ の速度で壁に近付きながら、 $\eta^2 U_{A0}$ の速度で $-x$ 方向に前進する。また、頭部が小さいときには、壁に接近する速度 W_{A0} は零で、時間的に平均して、 $\eta^2 U_{00}$ の速度で進む。ここで、 U_{A0} , W_{A0} , U_{00} は (6.30), (6.31)

で与えられている。 $n \rightarrow \infty$ のときの前進速度は、Case I の場合と同様の特徴をもち、前に得られた結果¹³⁾ ($O(\eta^3)$ を省略した積分方程式の厳密解) と一致する。

§7. η が $O(1)$ のときの解の構成と数値解との比較

§5, §6 で導かれた精子の速度は η が小さいときに成立つものであるから、 $\eta \sim O(1)$ のときには、これに対する補正を考慮しなくてはならない。まず、壁がなく、 $\varepsilon \rightarrow 0$, $n \rightarrow \infty$ のとき、任意の η に対する前進速度 U_A が Hancock³⁾ によってつぎのように求められている。

$$U_A = \frac{I}{J}, \quad I = \int_0^{2\pi} \frac{\eta^2 \cos^2 x}{\sqrt{1 + \eta^2 \cos^2 x}} dx, \quad J = \int_0^{2\pi} \frac{1 + 2\eta^2 \cos^2 x}{\sqrt{1 + \eta^2 \cos^2 x}} dx \quad (7.1)$$

なお、 η が小さい場合には、 I/J は $\eta^2/2$ となる。また一方、(5.33)、(6.30) においても $n \rightarrow \infty$, $\varepsilon \rightarrow 0$ であれば、 U_A は $\eta^2/2$ となる。したがって、(7.1) は壁がある場合でも、 $n \rightarrow \infty$, $\varepsilon \rightarrow 0$ の条件で成立つことを期待してよい。

さて、 η が小さいときの結果に就いて、 η が大きいときでも使えるようにする補正因子 $f(\eta)$ は、 $n \rightarrow \infty$, $\varepsilon \rightarrow 0$ のとき

$$f(\eta) = 2I/\eta^2 J \quad (7.2)$$

となる。Hancock³⁾ は、 I/J に対し、 η が 1 付近 (微生物の運動において、 η は 1 付近が多い) で成立つよい近似として、

$I/J = \eta^2 / 2(1+\eta^2)$ を用いている。この値を用いるとき、

$$f(\eta) = 1 / (1+\eta^2) \quad (7.3)$$

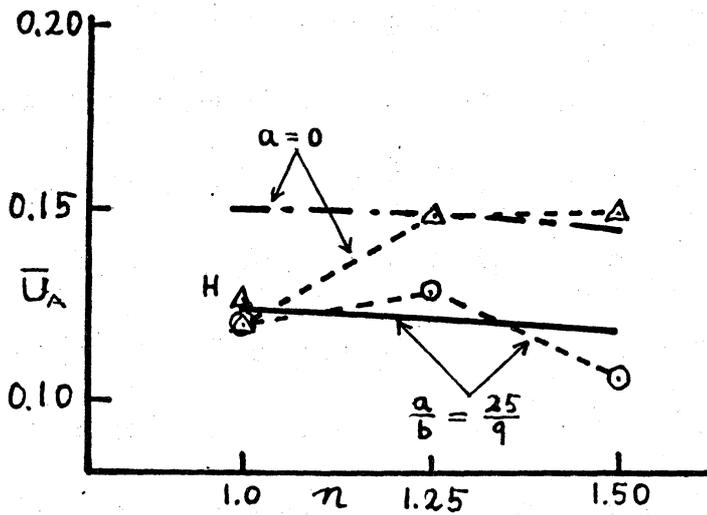
のように簡単な形となる。 $\eta^2 / 2(1+\eta^2)$ は正確に計算された I/J と比較して、 η が 1 付近で 4~5% 高ののであるが、以下の理由で (7.3) を現在の場合の補正因子として採用する。実際の補正因子は a, n, ε, d などによって変わっており。例えば、G-H の解析結果を利用して補正因子を推測すれば、 $a \rightarrow 0$ のときの補正因子は I/J で、 a が大きくなるとともに I/J よりも大きくなっていくから、(7.3) は a がそう大きくなる時には、適切な補正因子であることが期待される。したがって、 η が 1 付近のとき、 $-x$ および $-z$ 方向の平均速度 \bar{U}_A, \bar{W}_A は

$$\bar{U}_A = \eta^2 U_{A0} / (1+\eta^2), \quad \bar{W}_A = \eta^2 W_{A0} / (1+\eta^2) \quad (7.4)$$

で与えられると考えてよい。ここで、 U_{A0}, W_{A0} としては、Case I の場合には (5.33), (5.34) を、Case II の場合には (6.30), (6.31) をもってあげればよい。

さて、(7.4) で得られた解 (以下において現在の解と呼ぶ) と数値解^{6), 7)} との比較を行う。文献⁽⁶⁾ は $n=1$ の場合しか計算してはいるが、実際のべん毛運動の n は 1.2 ~ 1.5 程度であるから、文献⁽⁷⁾ との比較が好都合である。現在の解に Dresdner etc. の数値解のデータ (壁なし、横断面は円、

$a=0$, あるいは, $a/b = 25/9$, $b/l_0 = 0.02$, $n=1$) を入れて得られた \bar{U}_A (壁がないから $\bar{W}_A = 0$) と数値解の \bar{U}_A との比較が第2図に示されている。ここで、現在の解は実線と鎖線で、



数値解は点線で示されている。また、H は Higdon の数値解 ($a=0, b/l_0=0.02, \eta=1$) である。この図から、両者の一致は、 $a=0$ で、かつ、 $n < 1.2$ を除

第2図 現在の解と数値解の比較

いて、極めてよいこと、および、現在の解はうにの精子の場合 ($a/b = 2.5$, $b/l_0 = 0.0105$, $n = 1.3$, $\eta = 1.05$) にも充分よい精度をもつことが期待されることなどが分る。

なお、頭部が大きいときには ($a/b \geq 4$)、例えば、G-H の解析結果を利用して導出することができる補正因子

$$f(\eta) = \frac{1 - \frac{3a}{2n\pi} \left(\log \frac{b}{4\pi} + \frac{1}{2} \right)}{(1+\eta^2) \left\{ 1 - \frac{\sqrt{1+\eta^2}}{1+\eta^2} \left(\frac{3a}{2n\pi} \right) \left(\log \frac{b}{4\pi} + \frac{1}{2} \right) \right\}} \quad (7.5)$$

を用いる方が、(7.3) を用いるよりよい結果が得られるのではないかとと思われる。

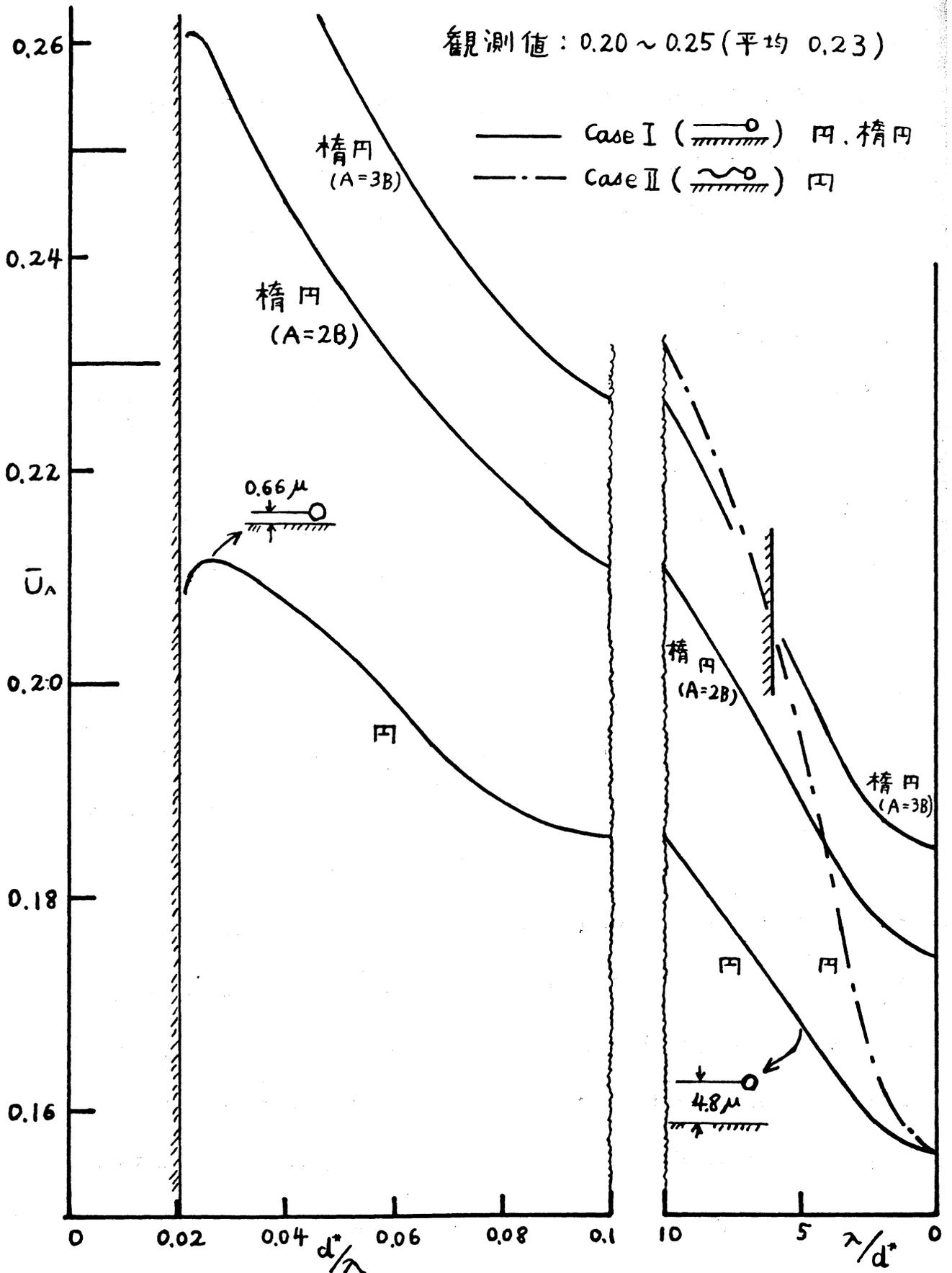
予 現在の解で $d \rightarrow \infty$, $\hat{b}_1 = 0$ とする。このとき $A_1 = A_2 = 0$, $B_0 = 1$, $B_1 = \beta + \log l - 1$, $B_2 = \log \left\{ (1+\bar{a})/\bar{a} \right\}$ のようになる。

§ 8. 結果

壁効果と横断面の変形の影響を見るため、現在の解にういの精子のデータ (G-Hの観測の平均値、 $a = 0.5 \mu$, $b = 0.2 \mu$, $\lambda = 24 \mu$, $\eta = 1.05$, $n = 1.3$) を代入して得られる結果を紹介する。

(I) 前進速度 \bar{U}_A について

第3図に \bar{U}_A と d^*/λ (d^* は壁と精子の中心線との間の無次元化された中心距離) の関係が示されている。ここで、横断面の形を、Case I では円および $A=2B$, $A=3B$ の楕円 (A, B は半長軸および半短軸の長さ、円と楕円の面積は同一) と、Case II では円と仮定している。また、 δ は頭部またはバクセルが壁に接する位置を示す。この図から、(i) 壁に接近するとともに前進速度は著るしく増加し、壁に相当近い所で最大値をとる。壁にごく近い所では、頭部の拮抗増加が甚だしく、速度は減少する。(ii) 横断面の形を扁平にすればする程、速度は増加する。(iii) d^* が同一であるとき、Case II の方が前進速度は大きいなどの結果が分る。また、観測値の \bar{U}_A は 0.20 と 0.25 の間にあり、その平均が 0.23 である。観測値は Case I の \bar{U}_A と比較すべきであるが、スライドガラスからどの程度離れた位置を精子が運動しているかについては観測されていないのははっきりしたことは分らない。しかし、時間



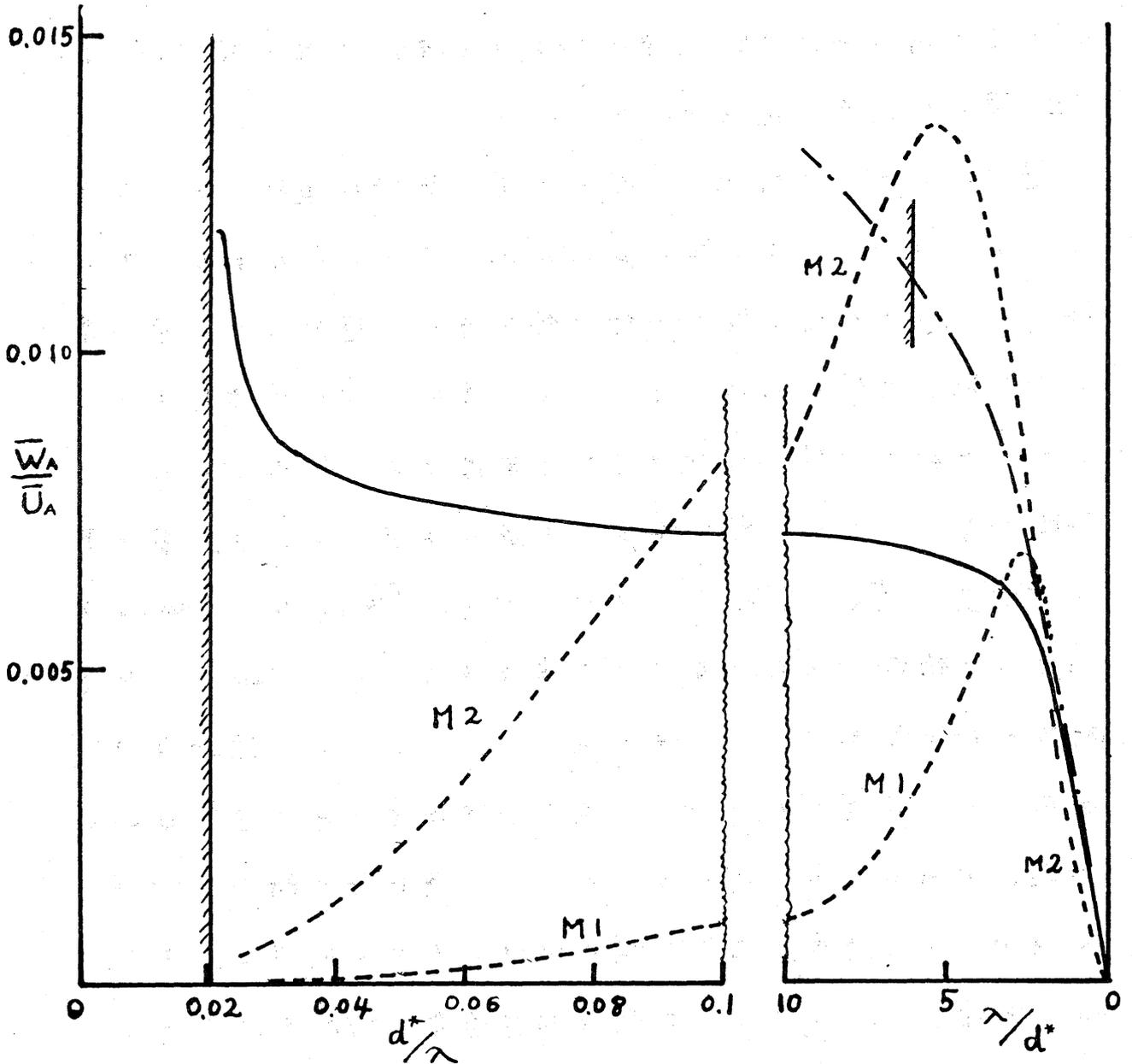
第3図 前進速度と壁からの距離の関係

的に平均された横断面の形として、円と考えるのは適当でなく、 $A=2B$ または $A=3B$ 程度の楕円 (平均して、 $d^*/\lambda = 0.1$ 付近の位置を運動してゐると仮定すれば、 $A=3B$ 程度の楕円) と考える方が適切であるように思われる。上述の様子は、文献(13)で得られた結果と、壁のごく近くを除き、大体一致してゐる。

(II) 壁に接近する速度 \bar{w}_A について

壁効果のつぎの特徴は、精子が壁に平行に運動しようとするとき、side force (壁に直角方向の力) を受ける点にある。精子がその中心線を壁に平行に保ちながら進むとき、壁効果により精子を壁に近づけようとする方向の流れが誘起され、このため精子は壁に近づきながら前進する (線出のように、頭部がないときは、壁に接近する速度は零である)。第4図に \bar{w}_A/\bar{u}_A と d^*/λ の関係が示されてゐる。 \bar{w}_A/\bar{u}_A は、Case I の場合には横断面の形が變つても変化しないが、Case II では横断面の形が變れば、ごく僅か變化する。ここでは、横断面の形は円として計算されてゐる。波の伝播速度の平均値⁸⁾は $828 \mu/\text{sec}$ であるから、 $d^* < \lambda/2$ のとき、運動中の精子は $0.7 \sim 2 \mu/\text{sec}$ の速度で自然に壁に近づきながら前進し、また、壁に近づくことによつて大幅な前進速度の増加が得られる (自然の妙と云ふべきか)。この図の真線 (M1, M2) は、運動中の精子を互いに反対方向に \bar{u}_A で進む同じ大きさの二

- Case I ($\frac{\langle \bar{u} \rangle}{\lambda}$)
- - - Case II ($\frac{\langle \bar{u} \rangle}{\lambda}$)
- - - Model I ($\frac{\langle \bar{u} \rangle}{\lambda}$)
- : II ($\frac{\langle \bar{u} \rangle}{\lambda}$)



第4図 壁に近づく速度と壁からの距離の関係

この球でおき換えたときの \bar{w}_A/\bar{u}_A と d^*/λ の関係である。ただし、球の大きさは精子の頭部と同じ大きさで、 Σ 方向には力は働かないとし、2球間の距離は $M1$ では $n\pi$ 、 $M2$ では $n\pi/2$ ととってある。これらのモデル計算は、壁から遠い所では一致を示すが、精子が壁に接近するとあまり合わなくなる。なお、精子がその中心線を壁に平行に運動し得るためには、 \bar{w}_A は若干の修正を必要とする。

(四) 運動の安定性について

さて、ここで精子はその中心線を壁に平行に保ちながら前進運動をすることができようかどうかについて考えて見よう。これを知るためには、精子の中心線を壁に平行に保って運動している状態で、物体に働いている y 軸のまわりのトルクの定性的性質を調べればよい。

(i) Case I の場合

y 軸のまわりの無次元化されたトルクは、振幅による因子を除けば

$$T = - \int_{-n\pi}^{n\pi} e_0(x) x dx - 2a c_{20} x_A \quad (8.1)$$

であるから、 T を調べることによって定性的性質が分ると考えてよい。 T を計算するためには、 $e_0(x)$ として (5.29) を用いるよりも、(5.29) が導出されるもとになった式、すなわち、

$$\begin{aligned}
 e_0(x) = \frac{1}{\delta} \left[W_{A0} + \frac{\bar{e}_0}{2} \left\{ \log(\pi^2 \pi^2 - x^2) - \int_{-\pi}^{\pi} \left(\frac{1}{R'} + \frac{2d^2}{R'^3} + \frac{24d^4}{R'^5} \right) dx \right\} + 3d^3 \int_{-\pi}^{\pi} \frac{(a_0 - b_1)(x-x) + b_1 \sin(x-x) + b_2}{R'^5} dx \right. \\
 \left. - 12d^3 a c_{20} \frac{(x-x_A)}{R_a'^5} + a c_{20} \left\{ -\frac{1}{|x-x_A|} + \frac{1}{R_a} + \frac{2d^2}{R_a'^3} + \frac{24d^4}{R_a'^5} \right\} \right] \quad (8.2)
 \end{aligned}$$

を用いた方が精度がよい。この式の \bar{e}_0 , c_{20} は (5.31), (5.35) より零とおいてよく、また、 a_0, b_1, b_2, c_{20} には (5.23), (5.24), (5.26), (5.28), (5.35) より導出される式を用いて、(8.1)を計算することができる。代表例として $d^*/\lambda = 0.1$ を選び、計算するとき $T = 0.0083$ とする。このことは、壁効果のため、ごく僅か、頭を上げる方向のトルクが働いていることになる。現在の計算では精子の中心線を壁に平行に運動しているとして計算されているから、上記のようなトルクを打ち消すトルクが外力として働いていると考之ればよい。しかし、実際の運動では外力は働かないから、精子は少し頭を上げるような形で運動を続けることになる。また、(II)で説明されたように精子は全体として壁に近付きながら進むことを併せ考之れば、Case I の場合は壁に沿って進むには安定なタイプであると考之られる。

(ii) Case II の場合

(8.1) に相当する式として

$$T = - \int_{-\pi}^{\pi} b_0(x) x dx - 2a(z_0 X_A) \quad (8.3)$$

が与えられる。 $b_0(x)$ に対しては (6.26) を、式中に現われる $\bar{b}_1, \bar{a}_2, \bar{a}_0, \bar{b}_0, W_{A0}, C_{x0}, C_{z0}$ に対しては (6.23), (6.27), (6.28), (6.30), (6.32) をそれぞれ用いて、Case I と同じく、 $d^*/\lambda = 0.1$ の場合を代表例に選び、 T を計算すると、 $T = -0.0456$ となる。これは Case I の場合と比較して、絶対値は数倍程度の大きさで、かつ、方向が反対である。したがって、この場合には、頭を下げる姿勢で進むことになる。また、精子全体として壁に近付きながら進むことおよびその近づく速度が Case I より大まきことになるを併せ考之れば、精子は壁に頭から衝突し方向を大まき変えるようになる、すなわち、壁に沿って進行するには不安定なタイプであると思われる。

§9. 結言

まず、本質的に非定常運動である微生物のべんもの波動運動による流れを解析するためには、パラメータ $M = L^2/\nu t_0$ が重要で、 M が 1 より小さいければ、定常ストークス方程式より導出された積分方程式が有用であることが注意された。

つぎに、べんもの平面波動運動による微生物の推進の場合、従来の理論と観測値の比較から、壁効果および横断面の変形

を考慮した研究の重要性が示された。

さらに、べん毛の波動運動の波形を正弦波と仮定して、べん毛の振動面が壁に平行な面内にあるとき (Case I) および壁に垂直な面内にあるとき (Case II) の二つの場合が連立積分方程式を用いて解析され、前進速度および壁に接近する速度の一般式が導かれた。Dresdner etc. の数値解 (壁がないとき) との比較から、頭部が可成り大きい場合を除けば、これらの式は充分よい精度をもつことが示された。この式にういの精子のデータを代入して得られる精子の前進速度、壁への接近速度、精子に働くトルクなどから、以下の結果が導かれる。

(i) 壁があるとき、頭部自身の拮抗は増加するが、べん毛部分の推力の増加の方が大きく (べん毛各部各部お互いの干渉効果による)、精子は壁に近付くときにも前進速度が著しく増加する (最大で約 36% の増加が期待される)。壁のごく近くでは、頭部の拮抗増加が甚だしく、速度は減少する。

(ii) べん毛の横断面は、時間的に平均して考え、円と考えるよりも、楕円 ($A=2B$ または $A=3B$) のような偏平な形になっていると考える方が、前進速度の理論値と観測値のより一致が期待される。

(iii) 精子が壁に沿って進むとき、精子を壁に近付ける方向の side force が働くため、壁に接近しながら前進する (壁に接

近する速度の最大は $2\mu/\text{sec}$ 程度である)。壁に近づくこと
 によって前進速度はさらに増加するから、このような side
 force が働くことは精子にとってははなはだ好都合なことと
 思われる。

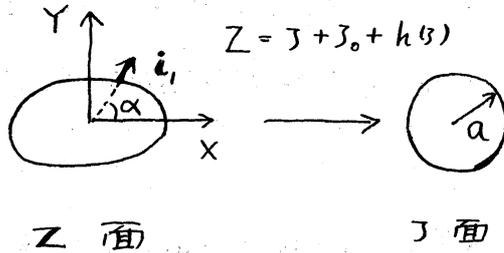
(iv) べん毛の振動面が壁に平行な面内にある Case I の場合は、
 壁に沿って安定に前進することができると考えられる。また一方、振動面
 が壁に垂直な面内にある Case II の場合は、壁に頭から衝突し、
 大きく方向を変えるような運動が予想され、したがって、壁
 に沿って進むには不安定なタイプと考えられる。

以上、べん毛の平面波動運動、とくに、うたの精子の運動
 を中心に話を進めてきたが、バクテリアのべん毛運動などに
 多いべん毛の螺旋運動に興味のある方は文献(17)~(19)を参
 照されたい。べん毛の螺旋運動では、壁効果は平面の波動運
 動のときほど重要でなく、まだまだ研究されていなければならない
 と思われる。

Appendix

細長い物体の横断面の形によって決まる断面係数¹³⁾は二次
 元物体の断面の形から決定される断面係数²⁰⁾と、断面の形が
 両者同一であれば、全く同じであり、つぎのようにして求め
 ることができる。乙面上で与えられてくる横断面の形が実像

関数 $Z = z + z_0 + h(z)$ ($z \rightarrow \infty : h(z) \rightarrow 0$) で z 面の半径 a



の円に写像されるとき、
 $b, \hat{b}_1(\rho_1), c_1(\rho_1)$ (前記文
 献の記号および定義と少
 し異なっている) は次式
 で与えられる。

$$b = a, \quad \hat{b}_1(\rho_1) = -\frac{\rho_1'}{2} \cos(\beta + 2\alpha), \quad c_1(\rho_1) = \frac{\rho_1'}{2} \sin(\beta + 2\alpha)$$

ここで、

$$\rho_1 e^{i\beta} = \frac{1}{2\pi a} \int_0^{2\pi} \frac{\bar{h}(ae^{-i\theta}) - ae^{-i\theta} h'(ae^{i\theta})}{e^{i\theta} \{1 + h'(ae^{i\theta})\}} d\theta$$

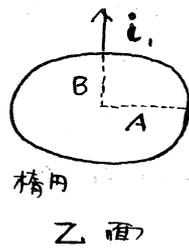
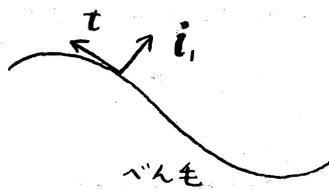
であり、 α は z_1 と X 軸のなす角である。また、これらの断面
 係数は断面の形が楕円、円弧形、正 n 角形、矩形、二等辺三
 角形、楔形、菱形、レンズ形などである場合には計算されて
 いる。

なお、§5、§6 においては断面の形が振動面に関して対称
 な形と仮定されている。このとき、 z_1 を Y 軸と一致させて
 考えて (すなわち $\alpha = \pi/2$ とする)、断面形は Y 軸に関して
 対称な形になる。その結果 $\beta = 0$ となり、次式が得られる。

$$b = a, \quad \hat{b}_1(\rho_1) = \frac{\rho_1'}{2}, \quad c_1(\rho_1) = 0$$

とくに、断面の形が、つぎの図のように、半長軸、半短軸
 の長さが A, B である楕円であるときには、

$$b = (A+B)/2, \quad \hat{b}_1 = (A-B)/2(A+B), \quad \hat{c}_1 = 0$$



である。断面の形が
半径 b_0 の円であるとき
きには $b = b_0$,
 $\hat{b}_1 = \hat{c}_1 = 0$ である。

文 献

- 1) G. I. Taylor : Proc. Roy. Soc. (London) Ser. A 209 (1951) 447
- 2) G. I. Taylor : Proc. Roy. Soc. (London) Ser. A 211 (1952) 225
- 3) G. J. Hancock : Proc. Roy. Soc. (London) Ser. A 217 (1953) 96
- 4) 成瀬文雄 : 数理解析研究所講究録 302号 (1977) 58
- 5) 成瀬文雄 : 日本物理学会秋の分科会講演 1980 (10月)
- 6) J. J. L. Higdon : J. Fluid Mech. 90 (1979) 685
- 7) R. D. Dresdner, D. F. Katz and S. A. Berger : J. Fluid Mech. 97 (1980) 591
- 8) J. Gray and G. J. Hancock : J. Exp. Biol. 32 (1955) 802
- 9) C. J. Brokaw : J. Exp. Biol. 43 (1965) 155
- 10) J. Lighthill : Mathematical Biofluidynamics (SIAM, 1975) 128
- 11) A. J. Reynolds : J. Fluid Mech. 23 (1965) 241
- 12) D. F. Katz : J. Fluid Mech 64 (1974) 33
- 13) 成瀬文雄 : 数理解析研究所講究録 335号 (1978) 42

- 14) 日本動物学会編：細胞運動 (学会出版センター 1974)
91, 119
- 15) A.J. Goldman, R.G. Cox and H. Brenner: Chem. Engng. Sci.
22 (1967) 637
- 16) H. Faxén: Arkiv. Mat. Astron. Fys. 17 (1923) 1
- 17) A.T. Chwang and T.Y. Wu: Proc. Roy. Sci. (London) Ser. B
178 (1971) 327
- 18) J. Lighthill: SIAM Review 18 (1976) 161
- 19) J. J. L. Higdon: J. Fluid Mech. 94 (1979) 331
- 20) 成瀬文雄: 数理解析研究所講究録 234 (1975) 4