

球形微生物の運動における慣性の影響

京都大学・数理解析研究所 石本 健太*

Kenta Ishimoto

Research Institute for Mathematical Sciences,
Kyoto University

ゾウリムシやボルボックスのように繊毛を用いて遊泳する微生物に対する慣性の影響を流体中で微小な変形を行う球のモデル (squirmer) を用いて調べた。squirmer モデルを非定常 Stokes 流体中の場合に拡張し、生物が時間周期的な変形を行った場合の長時間後の平均推進速度と流体に対して行う平均の消費エネルギーを変形の振幅 ϵ に関して $O(\epsilon^2)$ まで摂動論を用いて計算した。

まず、慣性が無い場合の、力学的に最適な繊毛波パターンを考え、その結果各繊毛のストロークの向きと繊毛波全体の向きの間に力学的な特徴を見出した。次に、慣性の効果を踏まえた場合に、摂動論で得られた表式を用いてその影響を調べ、慣性の影響が繊毛波パターンではその影響は大きくないが、羽ばたき運動のような往復運動では大きくなることがわかった。

1 はじめに

細菌やプランクトンのような微生物の運動は、我々が目にする鳥や魚、昆虫といった生物とは大きく異なる運動形態を持っている。例えば、大腸菌のようなバクテリアは鞭毛と呼ばれる螺旋状の突起物をコルク抜きのように回転させることで推進力を得る。また、ゾウリムシのような大きな微生物の間は繊毛と呼ばれる無数の体毛状の器官を外界の液体に打ち付けることで推進力を得ている。いずれも、生物の体長が小さいために、Reynolds 数が小さい (< 1) ことが特徴である。このような微生物の運動に関する流体力学の研究の歴史は長く (例えば [31])、近年でも観測技術の発展や、医療等への応用への期待から盛んに研究が行われている (古典的なレビューとしては [7], [28] など、最近の研究のレビューとしては [23] や [17] が詳しい)。

微生物の運動を理解する際のマイルストーンとして、Purcell の帆立貝定理 (the scallop theorem) がよく知られている ([35])。この定理は微生物のまわりの流体運動が Stokes 方程式に従うとき、生物の形状変形が帆立貝のような時間反転可能な往復運動 (reciprocal motion) の場合、変形の速度に依らず変形の 1 周期での移動距離がゼロになるというものである。帆立貝定理に関しては、多くの証明が与えられており、幾何学的な観点からは、例えば、[38], [20], [8]、物理学的な証明のスケッチとしては [9] や [23] などたくさんある。しかし、これらはいずれも慣性がある場合には定理の意味が明確にならない。生物の慣性が存在する場合の定理の意味に関しては帆立貝定理を流体力学的な観点から示した [19] に詳しい。

一方で、現実の微生物は変形により移動することができるので、この定理が何らかの理由で破れている必要がある。実際には往復運動を行わないために運動が可能になっているのだが、近年、この定理が破れる条件に

* ishimoto@kurims.kyoto-u.ac.jp

ついでの研究が盛んに行われ ([25]). 流体の弾粘性 ([24]) や、慣性 ([15], [22]) による定理の破れが指摘されている。本論文では、この慣性による定理の破れに注目したい。

生物のサイズが大きくなるに従い慣性の影響が大きくなり、実際の帆立貝のように往復運動でも運動ができるようになるはずである。微生物とそうでないものの中間のサイズのものとして、例えばクリオネの幼体を考えると、これらは体長が数 mm 程度で体表面に繊毛をもつが、同時に羽ばたき運動のような往復運動に近い泳ぎも行う。これに関して Childress と Dudley は、ある臨界の Reynolds 数で帆立貝定理が破れると主張している ([10]). その後、流体実験や数値解析等による研究がいくつかなされている ([1], [30], [45], [46], [40]).

本研究は、これらの研究に動機を持ち、流体方程式の非線形性は小さく無視できる場合に流体の非定常性に起因する慣性の影響と、生物の質量による慣性の影響を考えことで、繊毛運動と羽ばたき運動の違いを力学的な観点から調べる。この線形化は [34] や [3] など微生物や小さな昆虫の運動における流体の非定常性を考える際に用いられており、本研究もこれに従う。実際の微生物に対する非定常性の効果として、球形の藻であるボルボックスを考える。近年のハイスピードカメラ等を用いた観測データ ([12], [13], [16]) によると、表面の繊毛の振動の時間スケールが全体の並進の時間スケールよりも短く、粘性散逸のスケールと同程度のオーダーになることが推測され、上で述べた線形化が妥当であると思われる。

ボルボックスのような繊毛による微生物の運動はしばしば squirmer モデルと呼ばれる数理モデルによって議論される。これは Lighthill によって導入された、定常 Stokes 流中の微小変形球モデルである ([27]). 後に Blake によって修正され、また繊毛を持つ微生物の運動に適用された ([5]). Blake の手法は繊毛の先端の放絡線を生物の形状と近似することで繊毛運動を記述するもので、envelope モデルとも呼ばれている。この squirmer モデルは近年でも生物の運動効率 ([39], [11], [33]) や複数の個体や混合の問題 ([32], [18], [29]) など、多くの系で用いられ、盛んに議論されている。

また、近年アメーバのような複雑な形状をした微生物が壁や障害物を這わずとも、水中で遊泳できることが観測され ([4], [44]), 形状の変化の観点から生物や細胞の運動を議論されはじめている ([2]). squirmer モデルは、今後さらにこれらの系でも用いられるであろう。

微生物の繊毛は繊毛波 (metachronal wave) と呼ばれる波状のパターンをしていることが知られている。大きく 2 つに分けると、波の進行方向と推進力を生む繊毛の有効打の運動方向が同じストロークは symplectic, 逆向きの場合は antiplectic と呼ばれる (例えば [7]). しかし、squirmer モデルの文脈では繊毛波パターンと運動の関係は筆者の知る限り、明確な議論はなされていない。

微生物の運動に対する慣性の影響に関しては、Taylor の swimming sheat モデル ([42]) に対して Reynolds ([36]) や Tuck ([43]) によって行われている。また、閉じた形状に対しては、Brennen が球状生物の表面が定常進行波の場合に境界層理論を用いて議論している ([6]). squirmer モデルに関しては Rao ([37]) が非定常 Stokes 流中で中立浮遊の条件のもと議論している。しかし、彼の議論では繊毛波のような非定常な形状変化を扱っておらず、慣性の影響が明らかになったとは言い難い。

本研究では、squirmer モデルを用いてボルボックスのような球形の微生物の運動を議論する。流体の非定常性と生物の質量を考慮して、これらの慣性の影響を調べる。まず、§2 で squirmer モデルの詳細と系の支配方程式を議論する。§3 で生物の運動方程式を解いて生物の運動速度を求める。得られた表式を用いて §4 では、まず慣性が無い場合に、squirmer モデルを用いて、最適な繊毛波のパターンを調べることで、これらの微生物における繊毛波の有効性をもう一度詳しく議論する。§5 で慣性を考慮した場合に、繊毛波がどのような影響を受けるのか、そして簡単な変形の場合での影響を考え、慣性の効果を議論する。

2 支配方程式

小さい生物のまわりの流体運動の支配方程式は一般には非圧縮 Navier-Stokes 方程式と連続の式である。系を生物の大きさ L 、生物の速度 U 、生物の周期運動の振動数 ω を使って方程式を無次元化すると、次の (1)~(3) 式のように表せる。

$$R_\omega \frac{\partial \mathbf{u}}{\partial t} + Re (\mathbf{u} \cdot \nabla) \mathbf{u} = \nabla \cdot \boldsymbol{\sigma} \quad (1)$$

$$\boldsymbol{\sigma} = -p\mathbf{1} + (\nabla \mathbf{u} + (\nabla \mathbf{u})^T) \quad (2)$$

$$\nabla \cdot \mathbf{u} = 0 \quad (3)$$

ここで、 Re は Reynolds 数、 R_ω は振動 Reynolds 数と呼ばれ Reynolds 数と Strohal 数の積に等しい。それぞれ $Re = UL/\nu$ 、 $R_\omega = L^2\omega/\nu$ である。ここで ν は流体の動粘性係数を表す。

生物の運動は Newton の運動方程式に従う。かかる力とトルクを \mathbf{F} 、 \mathbf{T} として方程式を無次元化すれば、

$$R_S \frac{d}{dt} \begin{pmatrix} \mathbf{U} \\ \mathbf{I} \cdot \boldsymbol{\Omega} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \mathbf{F} \\ \mathbf{T} \end{pmatrix} \quad (4)$$

となる。ただし、ミクロの生物のような Reynolds 数の小さな極限を考えたいので、Stokes 抵抗を用いてスケールした。ここで、無次元パラメータ R_S は Stokes 数とも呼ばれる数で、流体の密度 ρ と、生物の密度 ρ_M を用いて $R_S = (\rho_M/\rho)R_\omega$ で表される。 \mathbf{U} と $\boldsymbol{\Omega}$ は生物の速度と角速度ベクトルで、 \mathbf{I} は生物の慣性モーメントテンソルを表す。

2.1 流体の運動方程式

球状生物の球の中心を中心とした極座標系 (r, θ, ϕ) で流体の運動方程式を表す。生物の形状が軸対称であることを仮定し、流体方程式にも軸対称性を仮定する。極座標系の北極を z 軸に取り、Stokes の流れ関数 ψ を導入すると、流体の速度場の動径方向と緯度方向成分 (u_r, u_θ) は

$$u_r = -\frac{1}{r^2} \frac{\partial \psi}{\partial \mu}, \quad u_\theta = -\frac{1}{r\sqrt{1-\mu^2}} \frac{\partial \psi}{\partial r}, \quad (5)$$

と表される。ただし、 $\mu = \cos \theta$ である。Navier-Stokes 方程式を無次元量で表すと

$$\left(R_\omega \frac{\partial}{\partial t} - D^2 \right) D^2 \psi = \frac{Re}{r^2} \left[\frac{\partial (D^2 \psi, \psi)}{\partial (r, \mu)} - 2D^2 \psi L \psi \right] \quad (6)$$

となる。ただし、 D^2 と L はそれぞれ、

$$D^2 = \frac{\partial^2}{\partial r^2} + \frac{1-\mu^2}{r^2} \frac{\partial^2}{\partial \mu^2}, \quad L = \frac{\mu}{1-\mu^2} \frac{\partial}{\partial r} + \frac{1}{r} \frac{\partial}{\partial \mu} \quad (7)$$

で表される微分演算子である。非線形項が他の項より小さい、すなわち $Re \ll R_\omega, Re \ll 1$ である場合には、

$$\left(R_\omega \frac{\partial}{\partial t} - D^2 \right) D^2 \psi = 0 \quad (8)$$

となり、これから議論する非定常 Stokes 方程式である。

2.2 境界条件・初期条件

流体方程式の境界条件としては、生物の表面での滑りなし境界条件を適応する。基準の変形していない球（半径 $r = 1$ ）の表面にあった $(1, \theta)$ の点が時刻 t で変形し、位置 $(R(\theta), \Theta(\theta))$ に移動したとする。

$$R = 1 + \epsilon \sum_{n=1}^{\infty} \alpha_n(t) Q'_n(\mu) \quad (9)$$

$$\Theta = \theta + \epsilon \sum_{n=1}^{\infty} \frac{n(n+1)}{\sqrt{1-\mu^2}} \beta_n(t) Q_n(\mu). \quad (10)$$

ここで、 $Q_n(\mu)$ は Legendre 多項式 $P_n(\mu)$ の原始関数、

$$Q_n(\mu) = \int_{-1}^{\mu} P_n(\mu') d\mu' \quad (11)$$

で、式 (9) の Q_n に付いているプライム記号は μ による微分を表す。 ϵ は繊毛の長さ と生物の体長の比のオーダーで、以下微小パラメータ ($\epsilon \ll 1$) とする。 $\alpha_n(t)$ と $\beta_n(t)$ が形状を表す係数で時間的に変化する。これらを用いると、滑りなし境界条件は

$$u(R, \Theta) = \dot{R} = \epsilon \sum_{n=1}^{\infty} \dot{\alpha}_n(t) Q'_n(\mu) \quad (12)$$

$$v(R, \Theta) = R\dot{\Theta} = \epsilon \left(1 + \epsilon \sum_{n=1}^{\infty} \alpha_n(t) Q'_n(\mu) \right) \sum_{n=1}^{\infty} \frac{n(n+1)}{\sqrt{1-\mu^2}} \dot{\beta}_n(t) Q_n(\mu). \quad (13)$$

で表される。この境界条件ではそのまま方程式を解くのが困難なので、この条件を満たすように新たに球の表面での条件

$$u_r(r=1) = \sum_{n=1}^{\infty} A_n(t) Q'_n(\mu) \quad (14)$$

$$u_\theta(r=1) = \sum_{n=1}^{\infty} \frac{n(n+1)}{\sqrt{1-\mu^2}} B_n(t) Q_n(\mu) \quad (15)$$

を導入する。係数 $A_n(t)$, $B_n(t)$ は式 (12), (13) から ϵ の各次数ごとに求めなければならない。無限遠での境界条件は、生物の並進速度 $V(t)$ を用いて、

$$\psi \sim -\frac{1}{2} V(t) r^2 (1 - \mu^2) \quad \text{as } r \rightarrow \infty \quad (16)$$

で与えられる。初期条件は生物が静止していることより、

$$D^2 \psi(t) = 0 \quad (17)$$

で表される。

2.3 流体方程式の解

境界条件・初期条件 (13)~(17) のもとで軸対称非定常 Stokes 方程式 (8) の解は Rao[37] によって, Laplace 変換した量として求められており, 流れ関数は

$$\bar{\psi} = \frac{-\bar{V}}{rR_\omega s} \left(3 + 3\sqrt{R_\omega} \sqrt{s} + R_\omega s(1 - r^3) - 3(1 + \sqrt{R_\omega} \sqrt{s} r)e^{-\sqrt{R_\omega} \sqrt{s}(r-1)} \right) Q_1 - \sum_{n=1}^{\infty} \frac{1}{r^n} \left[\bar{A}_n + \frac{K_{n+1/2}(\sqrt{R_\omega} \sqrt{s}) - r^{n+1/2} K_{n+1/2}(\sqrt{R_\omega} \sqrt{s} r)}{\sqrt{R_\omega} \sqrt{s} K_{n-1/2}(\sqrt{R_\omega} \sqrt{s})} (n\bar{A}_n + n(n+1)\bar{B}_n) \right] Q_n, \quad (18)$$

圧力場は,

$$\bar{p} = \left(rR_\omega s + \frac{3 + 3\sqrt{R_\omega} \sqrt{s} + R_\omega s}{2r^2} \right) \bar{V} Q'_1 + \sum_{n=1}^{\infty} \frac{ns}{r^{n+1}} \left[\frac{\bar{A}_n}{n(n+1)} + \frac{K_{n+1/2}(\sqrt{R_\omega} \sqrt{s})}{\sqrt{R_\omega} \sqrt{s} K_{n-1/2}(\sqrt{R_\omega} \sqrt{s})} \left(\frac{\bar{A}_n}{n+1} + \bar{B}_n \right) \right] Q'_n \quad (19)$$

である. 式 (18), (19) の上線は Laplace 変換後の量であることを示しており, 以後も同様に用いる. $K_{n+1/2}$ は $n+1/2$ 次の第 2 種変形 Bessel 関数を表す. $R_\omega = 0$ の定常 Stokes 方程式の場合には Blake[5] によって速度場と圧力場が求められている:

$$u_r = -V \cos \theta + \frac{1}{2} \left[(A_1 + 2B_1 + 3V) \frac{1}{r} + (A_1 - 2B_1 - V) \frac{1}{r^3} \right] P_1 + \frac{1}{2} \sum_{n=2}^{\infty} \left[(nA_n + n(n+1)B_n) \frac{1}{r^n} - ((n-2)A_n + n(n+1)B_n) \frac{1}{r^{n+2}} \right] P_n \quad (20)$$

$$u_\theta = V \sin \theta - \frac{1}{4} \left[(A_1 + 2B_1 + 3V) \frac{1}{r} - (A_1 - 2B_1 - V) \frac{1}{r^3} \right] \sin \theta - \frac{1}{2} \sum_{n=2}^{\infty} \left[(n-2)(nA_n + n(n+1)B_n) \frac{1}{r^n} - n((n-2)A_n + n(n+1)B_n) \frac{1}{r^{n+2}} \right] \frac{Q_n}{\sqrt{1-\mu^2}} \quad (21)$$

$$p = \frac{1}{2r^2} (A_1 + 2B_1 + 3V) P_1 + \sum_{n=2}^{\infty} \frac{n(2n-1)}{n+1} (A_n + (n+1)B_n) \frac{1}{r^{n+1}} P_n \quad (22)$$

2.4 生物の運動方程式

無次元化された生物の運動方程式を生物に乗った座標系で表そう. 本研究では重力等の外力が無いと仮定する. 軸対称性から生物は z 軸方向にしか移動しないので, 方程式の z 成分のみを表すと,

$$(R_S - R_\omega) \dot{V}(t) = \frac{3}{2\pi} d(t). \quad (23)$$

となる. ここで, $d(t)$ は流体力で

$$d(t) = \int_{S(t)} (\mathbf{n} \cdot \boldsymbol{\sigma})_z dS \quad (24)$$

で表わされる. 表面積分は時刻 t での生物の表面での積分を意味している. この流体力 d を ϵ に関して $O(\epsilon^2)$ まで展開すると,

$$\begin{aligned}
\frac{d}{2\pi} &= \int_0^\pi (\mathbf{n} \cdot \boldsymbol{\sigma} \cdot \mathbf{e}_z) R^2 \sin \Theta d\Theta \\
&= \int_0^\pi (n_r \sigma_{rr} \cos \Theta - n_r \sigma_{r\theta} \sin \Theta) \sin \Theta d\Theta \\
&\quad + \int_0^\pi \left(n_r (R-1) \frac{\partial \sigma_{rr}}{\partial r} \cos \Theta - n_r (R-1) \frac{\partial \sigma_{r\theta}}{\partial r} \sin \Theta \right) \sin \Theta d\Theta \\
&\quad + \int_0^\pi (n_\theta \sigma_{\theta r} \cos \Theta - n_\theta \sigma_{\theta\theta} \sin \Theta) \sin \Theta d\Theta \\
&\quad + \int_0^\pi (n_r \sigma_{rr} \cos \Theta - n_r \sigma_{r\theta} \sin \Theta) 2(R-1) \sin \Theta d\Theta + O(\epsilon^3)
\end{aligned} \tag{25}$$

となる。式 (25) の最後の項のはじめの積分を d_s ，残り 3 つをまとめて d_d と書くことにする。 d_s は形状変化の情報が必要とせず， A_n と B_n だけで表すことができる。一方， d_d は生物の形状変化のために， A_n と B_n だけでは表すことができない。

3 球形微生物の運動

流体方程式の解 (18) と (19) を式 (25) に代入して，生物の運動方程式 (23) から生物の並進速度 $V(t)$ を求める。

3.1 流体力

まず， d_s を求める。式 (25) の積分から， A_n と B_n を用いて，

$$d_s = - \left[(3V + A_1 + 2B_1) + R_\omega \left(\dot{V} + \frac{\dot{A}_1}{3} \right) + \sqrt{R_\omega} \int_0^t \frac{3\dot{V}(\tau) + \dot{A}_1(\tau) + 2\dot{B}_1(\tau)}{\sqrt{\pi(t-\tau)}} d\tau \right] \tag{26}$$

と求められる。ここで，式 (26) の 1 項目は定常 Stokes 中での Stokes 則に対応した抵抗である。残りも標準的な流体力学の教科書（例えば [21]）に記されている非定常 Stokes 方程式中での球の抵抗法則と対応しており，2 項目の R_ω に比例した項は仮想質量の項，3 項目の $\sqrt{R_\omega}$ に比例した項は Basset 項にそれぞれ対応する。

A_1 ， B_1 は Taylor 展開

$$u_r(1, \theta) = u_r(R, \Theta) - (R-1) \left(\frac{\partial u_r}{\partial r} \right)_{r=1} - (\Theta - \theta) \left(\frac{\partial u_r}{\partial \theta} \right)_{r=1} \tag{27}$$

$$u_\theta(1, \theta) = u_\theta(R, \Theta) - (R-1) \left(\frac{\partial u_\theta}{\partial r} \right)_{r=1} - (\Theta - \theta) \left(\frac{\partial u_\theta}{\partial \theta} \right)_{r=1}, \tag{28}$$

から， $u_r(1, \theta)$ と $u_\theta(1, \theta)$ を $\alpha_n(t)$ と $\beta_n(t)$ で表すことで求めることができる。 $O(\epsilon^2)$ までの展開で，それぞれ

$$\begin{aligned}
A_1 = \epsilon \dot{\alpha}_1 + \epsilon^2 \sum_{n=1}^{\infty} \frac{3}{(2n+1)(2n+3)} &\left(2(n+1)\dot{\alpha}_n \alpha_{n+1} + 2(n+1)\alpha_n \dot{\alpha}_{n+1} - n(n+1)^2 \dot{\beta}_n \alpha_{n+1} \right. \\
&\left. - (n+1)^2 (n+2)\alpha_n \dot{\beta}_{n+1} - n(n+1)(n+2)\dot{\alpha}_n \beta_{n+1} - n(n+1)(n+2)\beta_n \dot{\alpha}_{n+1} \right)
\end{aligned} \tag{29}$$

$$\begin{aligned}
B_1 = & \epsilon \dot{\beta}_1 - \frac{3}{10} \epsilon V \alpha_2 - \frac{3}{10} \epsilon \sqrt{R_\omega} \left(\int_0^t \frac{\dot{V}}{\sqrt{\pi(t-x)}} dx \right) \alpha_2 + \frac{3}{2} \epsilon^2 \sum_{n=1}^{\infty} \frac{\alpha_n X_{n+1} - X_n \alpha_{n+1}}{(2n+1)(2n+3)} \\
& + \frac{3}{2} \epsilon^2 \sum_{n=1}^{\infty} \frac{1}{(2n+1)(2n+3)} \left(-n(n-2) \dot{\alpha}_n \alpha_{n+1} + (n-1)(n+1) \alpha_n \dot{\alpha}_{n+1} - n(n+1)(2n+1) \dot{\beta}_n \alpha_{n+1} \right. \\
& \left. + (n+1)(n+2)(2n+3) \alpha_n \dot{\beta}_{n+1} + n^2(n+1)(n+2) \dot{\beta}_n \beta_{n+1} - n(n+1)(n+2)^2 \beta_n \dot{\beta}_{n+1} \right) \quad (30)
\end{aligned}$$

となる。ただし、 α_n や β_n の上についたドットは時間微分を表す。ここで、 X_n は逆 Laplace 変換で定義された関数で、

$$X_n = \mathcal{L}^{-1} \left[\left(\sqrt{s} \frac{K_{n+1/2}(\sqrt{s})}{K_{n-1/2}(\sqrt{s})} - (2n-1) \right) (n\bar{A}_n + n(n+1)\bar{B}_n) \right] \quad (31)$$

で表される。 X_n は $R_\omega = 0$ でゼロになるよう定義してあるから、 d_s における流体の非定常性による修正は、 B_1 の第 4 項と第 5 項のみであることがわかる。

次に、 d_d の値を求める。先ほどと同様に (25) の積分を実行すれば、

$$\begin{aligned}
d_d = & R_\omega \epsilon^2 \sum_{n=1}^{\infty} \frac{1}{(2n+1)(2n+3)} \\
& \times \left(2(n+1) \alpha_n \ddot{\alpha}_{n+1} + 2(n+1) \ddot{\alpha}_n \alpha_{n+1} + 2(n+1)(n+2) \alpha_n \ddot{\beta}_{n+1} - 2n(n+1) \ddot{\beta}_n \alpha_{n+1} \right) \quad (32)
\end{aligned}$$

となる。 d_d は R_ω に比例し、流体の非定常性が無ければ流体力として寄与しないことが分かる。

3.2 並進速度

以上の表式を生物の運動方程式に代入すると $V(t)$ に関する常微分方程式が得られる。生物の並進速度も $O(\epsilon^2)$ まで展開し、 $V = \epsilon V^{(1)} + \epsilon^2 V^{(2)} + O(\epsilon^3)$ 、 ϵ の各次数ごとに並進速度を求める。これ以降、生物の変形は周期的 (周期 $T = 1$) とし、時刻 $t \rightarrow \infty$ の長時間後の振る舞いを R_ω に関する漸近展開によって表式を求める。

$V^{(1)}$ は

$$V^{(1)} \sim -\frac{1}{3}(\dot{\alpha}_1 + 2\dot{\beta}_1) + \frac{2}{27}(R_S - R_\omega)\ddot{\alpha}_1 + \frac{2}{27}(R_\omega + 2R_S)\ddot{\beta}_1 + \dots \quad (33)$$

と求めることができる。ただし“ \sim ”は時間無限大の漸近的な振る舞いを表し、“ \dots ”は R_ω の高次項を表している。ここで、時間無限大での漸近的な 1 周期での平均速度 $\langle V \rangle$ を考えよう。これは n を非負の整数として

$$\langle V \rangle = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_{nT}^{(n+1)T} V(t) dt \quad (34)$$

で定義される。式 (33) から、 $\langle V^{(1)} \rangle = 0$ となり、時間無限大の漸近的な平均速度は $O(\epsilon^2)$ であることがわかる。 $V^{(2)}$ を求めると、その平均速度は

$$\langle V^{(2)} \rangle = \langle V_0^{(2)} \rangle + \left(\frac{2}{135}(R_S - R_\omega)\langle \ddot{\alpha}_1 \alpha_2 \rangle + \frac{2}{135}(2R_S + R_\omega)\langle \ddot{\beta}_1 \alpha_2 \rangle \right) + O(R_\omega) \quad (35)$$

となることがわかる。ここで、 $\langle V_0^{(2)} \rangle$ は Blake[5] で得られている定常 Stokes 流中での 1 周期での平均速度に対応し、帆立貝定理を満たす項である。すなわち、形状が往復運動であれば、この値はゼロになる。2 項目は、生物の質量に比例する項を含んでおり、[19] で示されている、生物の慣性による帆立貝定理の破れを表している。この項は $n = 1$ のモードによって生じている。最後の $O(R_\omega)$ は流体の非定常性だけが原因で生じる項で、生物が往復運動をする場合には、平均速度が R_ω に比例することを示している。

3.3 エネルギー消費と運動効率

形状の変化により、生物は流体に仕事を行い、それにより推進力を得ている。この単位時間あたりのエネルギー消費 P は、 $O(\epsilon)$ までの展開で、

$$P = - \int_S (\mathbf{n} \cdot \boldsymbol{\sigma}) \cdot \mathbf{u} \, dS = -2\pi \int_{-1}^1 [(\mathbf{n} \cdot \boldsymbol{\sigma}) \cdot \mathbf{u}]_{r=1} \, d\mu + O(\epsilon^3) \quad (36)$$

で求めることができる。運動の 1 周期あたりのエネルギー消費を式 (36) の積分を実行し、先ほどと同様に R_ω に関する漸近解析の結果は

$$\begin{aligned} \frac{\langle P \rangle}{2\pi} &= \frac{8}{3} \epsilon^2 \left\langle (\dot{\alpha}_1 - \dot{\beta}_1)^2 \right\rangle + \epsilon^2 \sum_{n=2}^{\infty} \left\langle \frac{4n^2 + 6n + 8}{(n+1)(2n+1)} \dot{\alpha}_n^2 - \frac{12n}{2n+1} \dot{\alpha}_n \dot{\beta}_n + 2n(n+1) \dot{\beta}_n^2 \right\rangle \\ &+ O(\epsilon^3, R_\omega^{3/2}, R_\omega^{1/2} R_S) \end{aligned} \quad (37)$$

となる。式 (37) は $O(R_\omega)$ まででは消費エネルギーに関して、流体と生物の慣性による補正が無いことを示している。エネルギー消費の表式を用いて、生物の運動効率を定義することができる。本研究では、[9] や [33] などでも用いられている Froude 効率 η を考える。これは $\eta = \langle V \rangle \langle T \rangle / \langle P \rangle$ で定義される量である。 T は生物の生み出す推進力を表しており、 η は生物が流体に対して行った仕事のうち、定常的な並進運動に変換された割合を示している。今、生物の形状は球からの微小変形であるから推進力 T は ϵ の最低次の表式として $6\pi \langle V \rangle$ を用いる。すなわち、

$$\eta = \frac{6\pi \langle V \rangle^2}{\langle P \rangle} \quad (38)$$

である。

4 繊毛波の最適化問題

この節では $R_\omega = 0$ の定常 Stokes 流中の squirmer モデルを考え、生物の実際の変形として繊毛波を想定した定常進行波型の変形を与えたときの流体力学的に最適な形状パターンを調べる。繊毛の先端の位置を、

$$R = 1 + \epsilon \sqrt{2} \sin \theta \cos \left((1+K) \frac{\pi}{4} \right) \cos(k\theta - \omega t) \quad (39)$$

$$\Theta = \theta + \epsilon \sqrt{2} \sin \theta \sin \left((1+K) \frac{\pi}{4} \right) \cos(k\theta - \omega t + \delta) \quad (40)$$

で表す。形状を示すパラメータは 4 つある。変形の振幅を表す微小パラメータ ϵ 、繊毛波の波数 k 、各繊毛の動径方向と角度方向の変位に関する位相の違い δ ($0 \leq \delta \leq 2\pi$)、そして動径方向と角度方向の変位の比を表すパラメータ K ($-1 \leq K \leq 1$) である。今、 ϵ に関する摂動論の範囲では、生物の並進速度や運動効率などは ϵ を変化させても、最適なストロークを考える上では影響しない。以降は $\epsilon = 0.05$ に固定する。 $k > 0$ かつ $0 < \delta < \pi$ 、あるいは $k < 0$ かつ $\pi < \delta < 2\pi$ の場合は、波数方向と有効打のストロークの方向が同じ symplectic のストロークであり、 $k > 0$ かつ $\pi < \delta < 2\pi$ 、あるいは $k < 0$ かつ $0 < \delta < \pi$ の場合は、波数方向と有効打のストロークの方向が逆向きの antiplectic のストロークである。 $K = -1$ は各繊毛の先端の位置が動径方向のみに変化する場合に対応し、 $K = 1$ は角度方向のみに変化する場合に対応する。また、変形部分全体に $\sin \theta$ の因子がかかっているが、これは $\theta = 0, \pi$ で繊毛が交差するような非物理的な変形を除くためである。

これらのパラメータを変化させて、平均の速度 $\langle V \rangle$ あるいは運動効率 η を最大化するストロークを調べる。実際の生物を反映して、次の3つの制約条件のもとでこの最適化問題を考える。すなわち (i) ϵ のみを固定し、 k , δ , K を変化させる。 (ii) ϵ と k を固定し、 δ , K を変化させる。これは、繊毛波の波数が、別の物理的な理由で選ばれていることを意味している。具体的には、それぞれの繊毛が流体力学的な相互作用によって同期し (例えば)、波数が選択される状況を想定している。 (iii) ϵ と k を固定し、ある限界の $\langle P \rangle$ の値が存在し、そのあたり越えられないとする。この場合も変化するパラメータは δ , K である。これは、繊毛の変形が化学エネルギーを利用して生み出されており、消費エネルギーに対して制約がつくことを想定している。

4.1 最適化問題 (i)

3つのパラメータ k , δ , K を変化させ、 K を $K = -0.8$, $K = -0.5$, $K = 0$, $K = 0.5$, $K = 0.8$ で固定したときの $k - \delta$ 面での平均速度の等値面を図1に示す。

K が -1 あるいは 1 に近づくと、symplectic であるか antiplectic であるかという各繊毛の運動には影響されず、平均速度は波数 k によって決まる。 $K = -1$ の動径方向のみの変形では繊毛波の波の進行方向と逆の並進速度を持つ。一方、 $K = 1$ の角度方向のみの変形では繊毛波の波の進行方向と常に同じ並進速度を持つ。 $K = 1$ の角度方向のみの変形は、形状としては球のままであることから方程式が簡単になるため、しばしば“spherical squirmer”として用いられるが (例えば [41] や [18] など)、この結果は繊毛波パターンのような非定常的な変形を議論する場合には、注意が必要であることを示している。

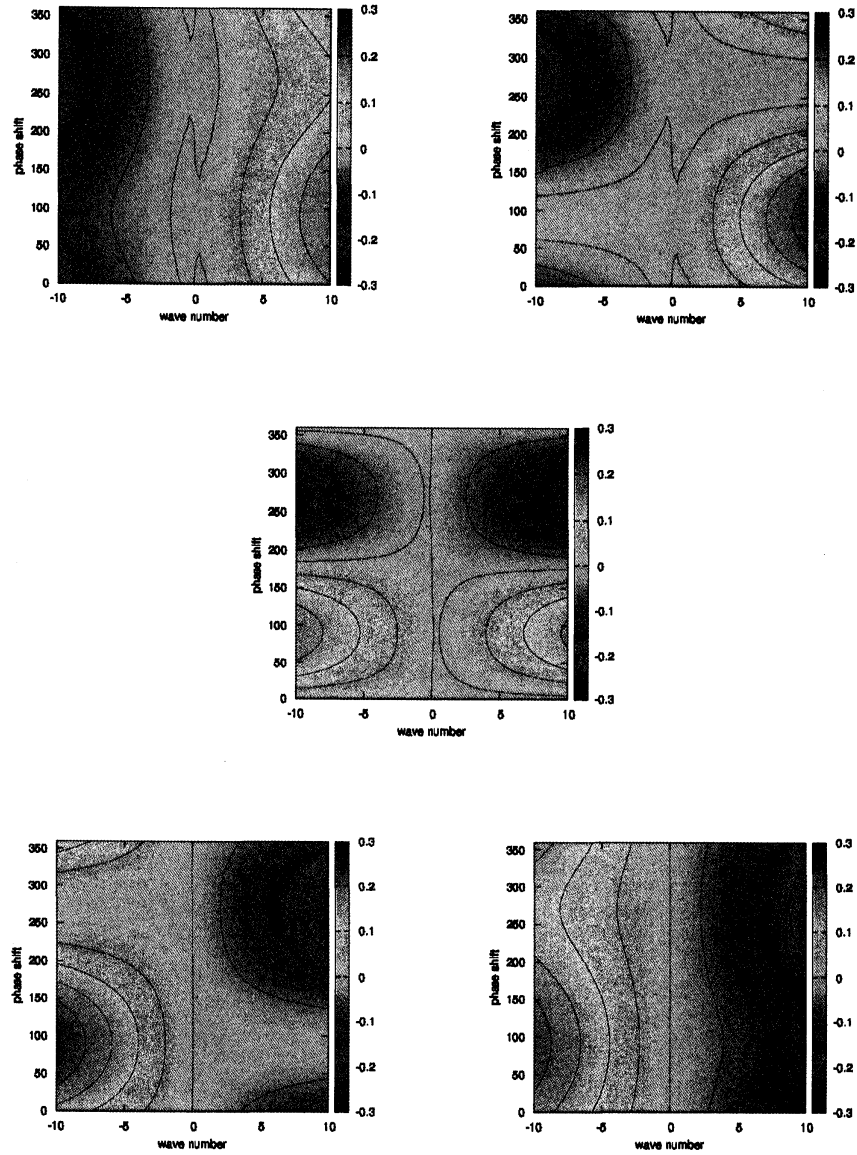


図1 K 固定したときの $k-\delta$ 面での平均速度 $\langle V \rangle$ の等値面. x 座標は波数 k ($-10 \leq k \leq 10$), y 座標は位相差 δ ($0 \leq \delta \leq 2\pi$) を表す. 上段は $K = -0.8$ (左), $K = -0.5$ (右), 中央は $K = 0$, 下段は $K = 0.5$ (左), $K = 0.8$ のそれぞれの断面図を表している. いずれ図の等値面も同じ値である.

各 K を固定した場合に最大の平均速度を与える位相差は $\delta = \pi/2$ である。図 2 に、 $\delta = \pi/2$ で固定したときの平均速度と運動効率の等値面を $k - K$ 平面に示す。

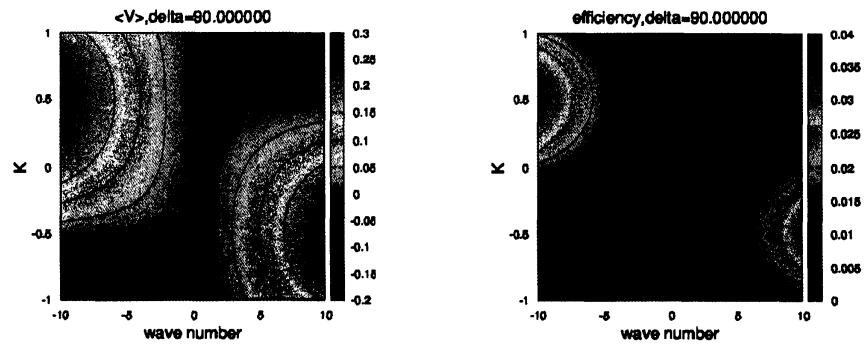


図 2 $\delta = \pi/2$ に固定したときの $k - K$ 面での平均速度 $\langle V \rangle$ (左) と運動効率 η (右) の等値面. x 座標は波数 k ($-10 \leq k \leq 10$), y 座標は K ($-1 \leq K \leq 1$) を表す。

いずれも、波数 k が大きくなるにつれて、平均速度も運動効率も大きくなるのが分かる。squirmers モデルでは力学的な観点から最適な繊毛波の波数を選ぶことはできない。平均速度、運動効率ともにおよそ波数 k に比例しており、これは Brennen の境界層理論を用いた結果 [6] と整合的である。

4.2 最適化問題 (ii)

次に、波数を固定した場合を考える。波数の選び方によって、最適なストロークはほとんど変わらないことから、 $k = 3$ を取り出して議論する。このときの平均速度と運動効率の $\delta - K$ 平面の等値面を図 3 に示す。

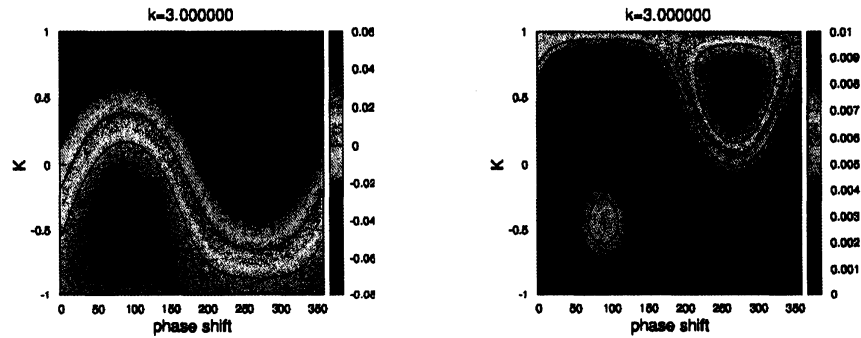


図 3 $k = 3$ に固定したときの $\delta - K$ 面での平均速度 $\langle V \rangle$ (左) と運動効率 η (右) の等値面. x 座標は波数 δ ($0 \leq \delta \leq 2\pi$), y 座標は K ($-1 \leq K \leq 1$) を表す。

平均速度、運動効率ともに symplectic と antiplectic に対応する 2 つのピークが確認できる。symplectic の場合、平均速度は $\delta = 90.0^\circ$, $K = -0.48$ で最大値 $\langle V \rangle = 0.0485$ を運動効率は $\delta = 90.0^\circ$, $K = -0.43$

で最大値 $\eta = 0.0055$ をもつ。一方, antiplectic の場合は, 平均速度は $\delta = 270.0^\circ$, $K = 0.48$ で最大値 $| \langle V \rangle | = 0.0739$ を運動効率は $\delta = 270.0^\circ$, $K = 0.54$ で最大値 $\eta = 0.0093$ をもつ。最適化パターンで比較すると, symplectic パターンより, antiplectic パターンの方が平均速度で 53%, 運動効率が 69% 有利である。symplectic の場合は動径方向の変形が, antiplectic の場合は角度方向の変形が推進により大きな寄与をもたらす。このことは, Brennen[6] の結果と定性的に一致している。Brennen[6] は, 実際の生物に観察されるストロークと比較しており, それによると, symplectic に近いオパリナのストロークは $K < 0$ であり, antiplectic に近いゾウリムシは $K > 0$ のストロークをしている。この結果は K や δ の定義が異なっているが, 定性的に同等の結果を与えている。

4.3 最適化問題 (iii)

単位時間あたりの消費エネルギー $\langle P \rangle$ を制限した場合を考えよう。 $k = 3$ に固定したときの $\delta - K$ 面でのエネルギー消費 $\langle P \rangle$ の等値面を図 4 の左側に示す。先の節で述べたように symplectic は antiplectic のストロークに比べて平均速度や運動効率が劣るが, 必要な単位時間あたりの消費エネルギーも少ない。そのため, エネルギー消費に対する制限 $\langle P \rangle \leq \langle P \rangle_{\max}$ に関して $\langle P \rangle_{\max}$ の値によって最適なストロークが変化する。平均速度に関する最適なストロークに対応する K の値を図 4 の右側に示す。

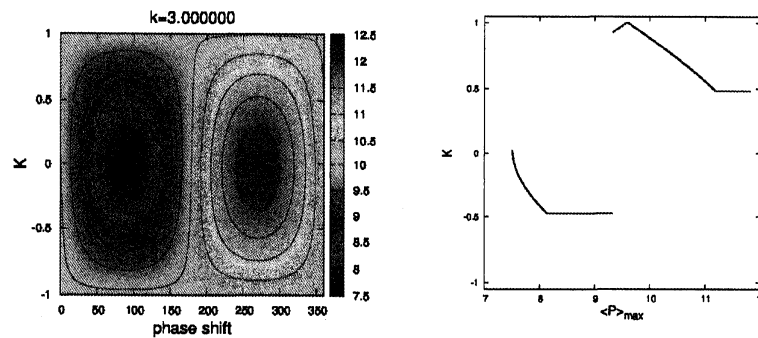


図 4 $k = 3$ に固定したときの $\delta - K$ 面でのエネルギー消費 $\langle P \rangle$ の等値面 (左) と $\langle P \rangle_{\max}$ を変化させたときの平均速度に対する最適ストロークの K の値 (右). $\langle P \rangle$ の等値面は x 座標に位相差 δ ($0 \leq \delta \leq 2\pi$) を, y 座標に K ($-1 \leq \delta \leq 1$) を取っている。

$k = 3$ の場合は, $\langle P \rangle_{\max} \leq 9.32$ までは最適ストロークの位相差は $\delta = \pi/2$ で, 最適化問題 (ii) の symplectic のストローク $K = -0.48$ が最適ストロークである。しかし, $\langle P \rangle_{\max} = 9.32$ を境に最適な K の値が急激に変化する。このときの K は -0.48 から 0.92 に変化し, 最適ストロークが symplectic パターンから, ほとんど角度方向の変化のみの “spherical squirmer” のパターンになる。最適ストロークの K が $K = 1$ を境に, 最適なストロークの位相差 δ が $\delta = 3\pi/2$ になり, $\langle P \rangle_{\max}$ が増加するにつれ, 最適化問題 (ii) の symplectic ストローク $K = 0.48$ が最適パターンになる。これらから, エネルギー消費に関する制限がある場合には, 大きく 3 つのパターンが存在することが分かる。すなわち, (a) 動径方向の変形が有意である ($K < 0$) の “symplectic” パターン, (b) 変形がほとんど角度方向成分の “tangential” パターン, (c) 接線方向の変形が有意である ($K > 0$) の “antiplectic” パターンの 3 つである。(a) と (b) の間はある臨界の消費エネルギーの値

で急激に変化するが、(b) と (c) の間は連続的に変化する。

以上の結果を Brennen[6] で理論と比較されている生物の繊毛と比較すると、オパリナとゾウリムシで symplectic と antiplectic で繊毛パターンが異なっているのはゾウリムシの方が、力学的に可能な消費エネルギーの制限値が大きく、より平均速度、運動効率のよい運動ができるからではないかと考えることができる。

5 慣性の影響

この節では、§3 で求めた平均速度の R_ω の修正が squirmer の運動にどのような影響を及ぼすか議論する。

5.1 繊毛波

まず、繊毛波パターンのストロークを持っている場合の慣性の影響を考える。ここでも、§4 の (40) と (40) の変形を考える。 $K = 0$ に固定したときの、 $R_\omega = R_S = 1$ での $\delta - K$ 面での平均速度 $\langle V \rangle$ の等値面 (左) と $R_\omega = R_S = 0$ との差分の等値面 (右) を図 5 に示す。差分は $R_\omega = R_S = 1$ での $\langle V \rangle$ から $R_\omega = R_S = 0$ での $\langle V \rangle$ の値を引いたものである。ここでの $\langle V \rangle$ の値は式 (35) で $O(R_\omega)$ までの摂動論で得られた表現を用いている。

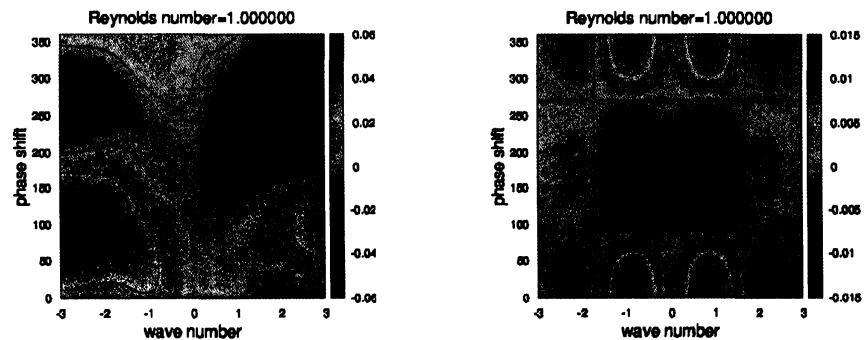


図 5 $K = 0$ に固定したときの、 $R_\omega = R_S = 1$ での $\delta - K$ 面での平均速度 $\langle V \rangle$ の等値面 (左) と $R_\omega = R_S = 0$ との差分の等値面 (右)。いずれも x 座標は波数 k ($-3 \leq k \leq 3$)、 y 座標は位相差 δ ($0 \leq \delta \leq 2\pi$) を示している。

図 5 から分かるように、 $k = \pm 1$ の“羽ばたき運動”様の繊毛波パターンを除いて R_ω や R_S に比例する慣性による修正は非常に小さい。それゆえ、波数が十分大きい ($k > 3$ 程度) 繊毛波パターンで運動している実際の微生物に対する慣性の影響はほとんど考慮する必要がないと言える。しかし、外敵から逃れるため ([26]) や羽ばたき運動の場合には、非定常性の影響が現れることを示している。また、差分の図を見ると、 $\delta = 0, \pi$ にピークを持っているが、これは定常 Stokes 流中の繊毛波パターンでの $\delta = \pi/2, 3\pi/2$ のピークとちょうど位相が $\pi/2$ だけずれている。この事実が何を意味しているのか理解するため、次節では、簡単な例題を考える。

5.2 例：2モードスイマー

非定常性の効果の特徴づけるために、変形が次の式 (41), (42) で表されるような、動径方向の2つの変形モードしか持たない簡単な変形の生物を考える (以下, 2モードスイマーと呼ぶことにする)。

$$R = 1 + \epsilon(A_1 \cos(\omega t)P_1 + A_2 \cos(\omega t + \Delta)P_2) \quad (41)$$

ただし,

$$\alpha_1 = A_1 \cos(\omega t), \quad \alpha_2 = A_2 \cos(\omega t + \Delta) \quad (42)$$

である。ここで, $A_1 \geq 0$ と $A_2 \geq 0$ は変形の大きさを表し, Δ ($0 \leq \Delta \leq 2\pi$) は2つのモード間の位相差を表す。振動数 ω は無次元のためにここでは $\omega = 2\pi$ である。

ここでも, 式 (35) で $R_\omega = R_S$ として, $O(R_\omega)$ までの摂動論で得られた表現を用いることで, 平均速度は

$$\langle V \rangle = -\frac{\epsilon^2}{45} \left\{ 20 \langle \dot{\alpha}_1 \alpha_2 \rangle + 15 \langle \alpha_1 \dot{\alpha}_2 \rangle - R_\omega (4 \langle \alpha_1 \ddot{\alpha}_2 \rangle + \langle \ddot{\alpha}_1 \alpha_2 \rangle) \right\} + O(\epsilon^3, R_\omega^{3/2}, R_\omega^{1/2} R_S), \quad (43)$$

また, 1周期での消費エネルギーの平均量は,

$$\frac{\langle P \rangle}{2\pi} = \epsilon^2 \left(\frac{8}{3} \langle \dot{\alpha}_1^2 \rangle + \frac{12}{5} \langle \dot{\alpha}_2^2 \rangle \right) + O(\epsilon^3, R_\omega^{3/2}, R_\omega^{1/2} R_S) \quad (44)$$

と求めることができる。

ここで, §4 の最適化問題 (iii) と同様に, エネルギー消費に関する制限 ($\langle P \rangle \leq \langle P \rangle_{\max}$) を課そう。この条件の下で, A_1, A_2, Δ を変化させ, $\langle V \rangle$ と η を最大にするストロークを調べる。条件付きの極値問題を解くことによって, $\langle V \rangle$ と η の最大値はそれぞれ,

$$\langle V \rangle_{\max} = \frac{\sqrt{10}}{1440\pi} \sqrt{9 + 25\omega^2 R_\omega^2} \cdot \langle P \rangle_{\max} \quad (45)$$

$$\eta_{\max} = \frac{9 + 25\omega^2 R_\omega^2}{34560\pi} \langle P \rangle_{\max}, \quad (46)$$

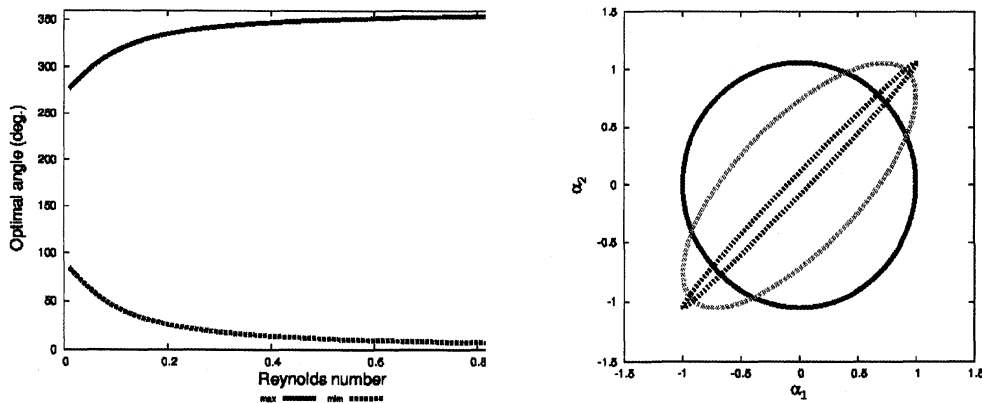


図6 R_ω の関数と見たときの, 最大あるいは最小の平均速度を与える位相差 Δ のグラフ (左) とそのときのパラメータ空間 (α_1, α_2) の変形の1周期での軌道の様子 (右). 左側の Δ のグラフでは, $\langle V \rangle$ の最大値と最小値を与える Δ をそれぞれ実線と破線で示している. 右側のパラメータ空間での軌跡の図では, 実線が $R_\omega = 0$, 破線が $R_\omega = 0.1$, 点線が $R_\omega = 1$ での軌跡を表している。

と求まる。いずれの最大値もエネルギー消費の限界値 $\langle P \rangle_{\max}$ に比例する。これらの最大値はいずれも $A_2 = (\sqrt{10}/3)A_1$ かつ $\Delta = \tan^{-1}(3/5\omega R_\omega)$ ($\pi \leq \Delta \leq 2\pi$) の時に達成される。この位相差 Δ を振動 Reynolds 数の関数としてプロットすると、図 6 の左側のようになる。また、最適なストロークに対する、変形に関する自由度 α_1 と α_2 からのパラメータ空間での変形の 1 周期での軌道を図 6 の右側に示す。

図 6 からわかるように、振動 Reynolds がゼロの定常 Stokes 流中での運動では、パラメータ空間の面積が最大になるようなストロークが最大の平均速度を与える。しかし、 R_ω が増加するにつれて、2つの位相差がゼロに近づき、パラメータ空間での軌跡もその面積がゼロに近づいている。パラメータ空間での面積がゼロであることは、変形が往復運動であると同値であること ([38]) に注意すれば、流体の非定常性という慣性の影響によって力学的に最適な変形パターンが羽ばたき運動のような往復運動に変化していることが示唆される。

6 おわりに

本研究では、ゾウリムシやボルボックスのような繊毛を使って遊泳する生物の運動を調べるため、squirmer モデルの基本的な性質を再考した。Brennen[6] の境界層理論を用いた理論と定性的に一致する結果が得られ、繊毛波の波数が大きくなれば、並進速度も運動効率も大きくなることが分かった。ただし、各繊毛の運動方向と繊毛波の進行方向が同じ (=symplectic) 場合と異なる (=antiplectic) 場合では、antiplectic のストロークの方が消費エネルギーが大きいの得られる並進速度も運動効率も大きくなる。

さらに、squirmer モデルを非定常 Stokes 流へ拡張することで、流体の非定常性と生物の質量による慣性の効果を調べた。慣性の影響は波の波数が $k = \pm 1$ の羽ばたき運動のような変形では影響を与えるが、波数が大きくなるとその影響は小さくなり、実際の微生物の繊毛波パターンには慣性の影響はほとんど無視できる程度である。しかし、生物周りの流体の Reynolds 数が $O(1)$ 程度で、実際に観測される生物の遊泳パターンが繊毛波を用いたものよりも、ひれや突起物による羽ばたき運動がよく見られることを踏まえると、流体の非定常を中心とした慣性の羽ばたき運動への影響が、この2つの遊泳パターンの違いを理解する上での鍵となると思われる。

謝辞

本研究にあたっては京都大学・数理解析研究所の山田道夫教授、オックスフォード大学・数理生物センターの Eamonn Gaffney 博士の両氏から議論を通して貴重な助言と暖かい励ましを戴いた。また、著者は日本学術振興会の特別研究員奨励費により支援を受けている。

参考文献

- [1] S. Alben and M. Shelley, “Coherent locomotion as an attracting state for a free flapping body”, Proc. Natl. Acad. Sci., **102** (2005) 11163-11166.
- [2] A. J. Bae and E. Bodenschatz, “On the swimming of dictyostellium amoebae”, Proc. Natl. Acad. Sci., **107** (2010) E165-E166.
- [3] E. Barta, “Motion of slender bodies in unsteady Stokes flow”, J. Fluid Mech., to appear
- [4] N. P. Barry and M. S. Bretscher, “Dictyostelium amoeba and neurophilis can swim”, Proc. Natl. Acad. Sci., **107** (2010) 11376-11380.

- [5] J. R. Blake, “A spherical envelope approach to ciliary propulsion”, *J. Fluid Mech.* **46** (1971) 199-208.
- [6] C. Brennen, “An oscillating-boundary-layer theory for ciliary propulsion”, *J. Fluid Mech.* **65** (1974) 799-824.
- [7] C. Brennen and H. Binet, “Fluid mechanics of propulsion by cilia and flagella”, *Annu. Rev. Fluid Mech.*, **9** (1977) 339-398.
- [8] T. Chambrion and A. Munnier, “Generalized scallop theorem for linear swimmers”, arXiv Preprint (2010) 1008.1098v1[math-ph].
- [9] S. Childress, *Mechanics of Swimming and Flying*, (1981) Cambridge University Press, New York, USA
- [10] S. Childress and R. Dudley, “Transition from ciliary to flapping mode in a swimming mollusc: flapping flight as a bifurcation in Re_ω ”, *J. Fluid Mech.*, **498** (2004) 257-288.
- [11] J. Delgado and J. S. González-Galcía, “Evaluation of spherical shapes swimming efficiency at low Reynolds number with application to some biological problems”, *Physica D*, **168** (2002) 365-378.
- [12] K. Drescher, K. C. Leptos, I. Tuval, T. Ishikawa, T. J. Pedley, and R. E. Goldstein, “Dancing *Volvox*: hydrodynamic bound state of swimming algae”, *Phys. Rev. Lett.*, **102** (2009) 168101.
- [13] K. Drescher, R. E. Goldstein, N. Michel, M. Polin and I. Tuval, “Direct measurement of the flow field around swimming microorganisms”, *Phys. Rev. Lett.*, **105** (2010) 168101.
- [14] R. Golestanian, J. M. Yeomans and N. Uchida, “Hydrodynamic synchronization at low Reynolds number”, *Soft Matter*, **7** (2011) 3074-3082.
- [15] D. Gonzalez-Rodriguez and E. Lauga, “Reciprocal locomotion of dense swimmers in Stokes flow”, *J. Phys.: Condens. Matter*, **21** (2009) 204103.
- [16] J. S. Guasto, K. A. Johnson and J. P. Gollub, “Oscillatory flows induced by microorganism swimming in two dimensions”, *Phys. Rev. Lett.*, **105** (2010) 168102.
- [17] J. S. Guasto, R. Rusconi and R. Stocker, “Fluid mechanics of planktonic microorganisms”, *Annu. Rev. Fluid Mech.*, **44** (2012) 373-400.
- [18] T. Ishikawa, M. P. Simmonds and T. J. Pedley, “Hydrodynamical interaction of two swimming model microorganisms”, *J. Fluid Mech.*, **568** (2006) 119-160.
- [19] K. Ishimoto and M. Yamada, “A rigorous proof of the scallop theorem and a finite mass effect of a microswimmer”, arXiv Preprint (2011) 1107.5938v1[Physics.flu-dyn].
- [20] L. Koiler, K. Ehlers and R. Montgomery, “Problems and progress in microswimming”, *J. Nonlinear Sci.*, **6** (1996) 507-541.
- [21] L.D.Landau and E.M.Lifshitz, *Fluid Mechanics, 2nd edition*, (1987), Butterworth-Heinemann.
- [22] E. Lauga, “Continuous breakdown of Purcell’s scallop theorem with inertia”, *Phys. Fluids*, **19** (2007) 061703.
- [23] E. Lauga and T. Powers, “The hydrodynamics of swimming microorganisms”, *Rep. Prog. Phys.*, **72** (2009) 096601.
- [24] E. Lauga, “Life at high Deborah number”, *Euro. Phys. Lett.*, **86** (2009) 64001.
- [25] E. Lauga, “Life around the scallop theorem”, *Soft Matter*, **7** (2011) 3060-3065.
- [26] E. Lauga, “Emergency cell swimming”, *Proc Natl. Acad. Sci.*, **108** (2011) 7655-7656.
- [27] M. J. Lighthill, “On the squirming motion of nearly deformable bodies through liquids at very small

- Reynolds numbers”, *Commun. Pure Appl. Math* **5** (1952) 109-118.
- [28] J. Lighthill, “Flagellar hydrodynamics”, *SIAM Rev.*, **18** (1975) 161-203.
- [29] Z. Lin, J.-L. Thiffeault and S. Childress, “Stirring by squirmers”, *J. Fluid Mech.*, **669** (2011) 167-177.
- [30] X.-Y. Lu and Q. Liao, “Dynamic responses of a two-dimensional flapping foil motion”, *Phys. Fluids*, **18** (2006) 098104.
- [31] W. Ludwig, “Zur Theorie der Flimmerbewegung (Dynamik, Nutzeffekt, Energiebilanz)”, *J. Comp. Physiol. A*, **13** (1930) 397-504.
- [32] V. Magar and T. J. Pedley, “Average nutrient uptake by a self-propelled unsteady squirmer”, *J. Fluid. Mech.*, **539** (2005) 93-112.
- [33] S. Michilin and E. Lauga, “Efficiency optimization and symmetry-breaking in a model of ciliary locomotion”, *Phys. Fluid*, **22** (2010) 111901.
- [34] C. Pozrikidis, “A singularity method for unsteady linearized flow”, *Phys. Fluids A*, **1** (1989) 1508-1520.
- [35] E. M. Purcell, “Life at low Reynolds number”, *Am. J. Phys.*, **1** (1977) 3-11.
- [36] A. J. Reynolds, “The swimming of minute organisms”, *J. Fluid Mech.*, **23** (1965) 241-260.
- [37] R. M. Rao, “Mathematical model for unsteady ciliary propulsion”, *Mathl. Comput. Modelling*, **10** (1988) 839-851.
- [38] A. Shapere and F. Wilczek, “Geometry of self propulsion at low Reynolds number”, *J. Fluid Mech.*, **198** (1989) 557-586.
- [39] A. Shapere and F. Wilczek, “Efficiencies of self-propulsion at low Reynolds number”, *J. Fluid Mech.* **198** (1989) 587-599.
- [40] A. E. Spagnolie, L. Moret M. J. Shelley, and J. Zhang, “Surprising behaviors in flapping locomotion with passive pitching”, *Phys. Fluids*, **22** (2010) 041903.
- [41] H. A. Stone and A. D. T. Samuel, “Propulsion of microorganisms by surface distortions”, *Phys. Rev. Lett.*, **77** (1996) 4102-4104.
- [42] S. G. Taylor, “Analysis of the swimming of microscopic organisms”, *Proc. R. Soc. Lond. Ser. A*, **209** (1951) 447-461.
- [43] E. O. Tuck, “A note on a swimming problem”, *J. Fluid Mech.*, **31** (1968) 305-308.
- [44] P. J. M. van Haastert, “Amoeboid cells use protrusions for walking, gliding and swimming” *PLoS ONE*, **6** (2011) e27532.
- [45] N. Vandenberghe, J. Zhang and S. Childress, “Symmetry breaking leads to forward flapping flight”, *J. Fluid Mech.*, **506** (2004) 147-155.
- [46] N. Vandenberghe, S. Childress and J. Zhang, “On unidirectional flight of a free flapping wing”, *Phys. Fluids*, **18** (2006) 014102.