

## 動物の運動と抵抗力推進

東大 宇航研 神部 兼

### § 1. はしがき

動物の運動の流体力学の確立、一大特徴は、外力ゼロの系であることである。流れ場に関して言えば、動物が体をくねらせてはいるが平均的に定常運動しているときに、動物を囲む閉曲面に関する momentum flux は平均的にゼロである。つまり單なる物体と異なり、体の運動によって推力を得てはいるが、<sup>その推力</sup>体にはたらく profile drag (粘性および圧力抵抗) とつり合って、合力は平均的にゼロになる。別の言い方をすると、運動する單なる物体には抵抗 (および揚力) がはたらくが、動物は体の運動によってその抵抗を減らし、ついにはゼロになったときに定常的推進運動が可能となり、更に推力がえたときに加速運動することになる。

動物の流体中推進法は2種を挙げることができる：(1) 抵抗力 (resistive-force) 推進、(2) 反動力 (reactive-

force) 推進 [含む、振動翼推進]。 (1) は流れの中の物体に作用する抵抗力を利用する方法で、細長い動物が体を横にうねらせる運動をするときに、体の各部に作用する抵抗力の方向が、必ずしも前述運動に抗する向きでなく、局部的には前向きにもなることを利用する。 (2) の反動力推進は、長い物体の近似 (elongated body approx.) が使えるばあい (2a) とか、横に長くて振動翼の取扱いができるばあい (2b) があり、いずれも vortex wake をつくり、渦運動に附隨した流体の運動量を後向きになるようにして、その反動の推力を得る。

(2a) は virtual mass 効果を主と (1) 利用し、(2b) は主とし (準定常的な) 翼のまわりの循環に伴う揚力効果を利用するが、いずれも抵抗力と違、流体力学的効率が高くなる。

(2a) の代表者はウナギなどは細長い魚などであり、(2b) の代表者は三枚骨形尾ビレを持つ水棲動物 (マグロ、カツオ、イルカ、クジラ、ある種のサメ、カジキ等)、空飛ぶ鳥・昆虫類などである。

ここでは抵抗力推進の方に焦点を合わせる。対象となるのは、鞭毛虫 ( $R \sim 10^3$ )、線虫 (nematode) ( $R \sim 1$ )、ヒル ( $R \sim 10^3$ )、水中のヘビ ( $R \sim 10^5$ ) などの細長い動物で、体の長さ  $l$  と推進速度  $U$  によるレイノルズ数  $R = Ul/\nu$  を定義している。  $R$  が広範囲にわたっているため、 $R$  の組合せ

よ、2抵抗法則にも違ひがある。抵抗力  $F$  は  $R \lesssim 1$  のときは  
は物体速度  $V_T$  に比例するが (Stokes の抵抗),  $R \gg 1$  のときは,  
 $V^{1.5}$  (粘性抵抗, 層流) 又は  $V^2$  (圧力抵抗ないし  
乱流) に比例することは知られてゐる (図1)。

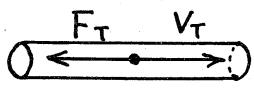
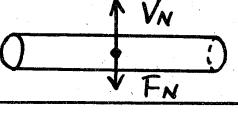
$R = Vd/\nu$		
(a) $R \lesssim 1$	$K_T V_T$	$K_N V_N$
(b) 層流 $R \gg 1$	$\frac{1}{2} \rho \frac{A_T}{\sqrt{R}} V_T^2$	$\frac{1}{2} \rho \left\{ C_{Dp} + \frac{A_N}{\sqrt{R}} \right\} V_N^2$
(c) 乱流	$\frac{1}{2} \rho C_f V_T^2$	$\frac{1}{2} \rho C_D V_N^2$

図1. 接線抵抗  $F_T$  および法線抵抗  $F_N$  の表式。  $V$  は  $V_T$  または  
 $V_N$  をとる。  $K_T, K_N, A_T, A_N, C_{Dp}, C_f, C_D$  は定数係数。

### 3.2. 低レイノルズ数での運動

小さい生物では,  $R$  が 1 ないしは 1 以下になり, 体の各部の抵抗力はその速度に比例する。図2のように長さ  $l$  の細長い体が有限振幅のうねり運動を行ひ, その波形を体に相対的に後方へ位相速度  $V$  で送る運動を行ひ, 2,  $x$  の負方向に速度  $U$  で前进していくとする。以下この節では Lighthill (1975a)<sup>(1)</sup> に従う。波は流体に対して  $(V-U)$  で後方へ進み, 体自身は波に相対的にその接線方向に速さ  $c$  で移動する。ただし,  $c = V/\alpha$ ,  $\alpha = \frac{1}{l} \int_0^l \cos \theta \, ds$ , 体線分  $ds$  が  $x$  軸に対して角度  $\theta$  をなすとす

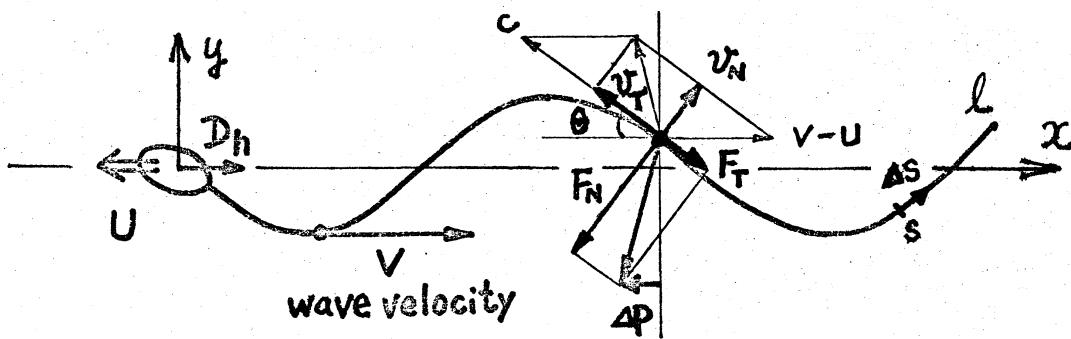


図2.

2. 図のよろに体線分が流体に对于接線速度  $v_T$ , 法線速度  $v_N$  をもつとすると, 拠抗力は抗する方向に  $F_T = K_T v_T$ ,  $F_N = K_N v_N$  であり, 局所推力(負  $x$  方向)は

$$dP = (K_N v_N \sin \theta - K_T v_T \cos \theta) ds$$

となるから, これを全体について積分すると, 全推力は

$$\begin{aligned} P &= \int_0^l dP \\ &= K_N l (V-U)(1-\beta) + K_T l \{(V-U)\beta - V\}, \end{aligned}$$

$\therefore \beta = \frac{1}{l} \int_0^l \cos^2 \theta ds$ .  $\therefore$  生物が大きな頭部をもち, 拠抗  $D_h$  を受けとると, 平均的定常運動の条件は,  $\bar{P} = D_h$  である。  $\bar{P}$  は  $P$  の時間平均。 降下, 頭部がないときは,  $D_h = 0$ , つまり,  $\bar{P} = 0$  である。これより

$$\xi \equiv \frac{U}{V} = \frac{(1-\beta)(1-r_K)}{1-\beta + r_K \beta}, \quad r_K \equiv \frac{K_T}{K_N} \quad \dots \textcircled{1}$$

を得る。  $r_K \leq 1$  はよ, も,  $\xi \geq 0$  となる。他方, 運動の往復率は

$$E = \int_0^l (K_N V_N^2 + K_T V_T^2) ds \\ = K_N l (V-U)^2 (1-\beta) + K_T l \left\{ (V-U)^2 \beta - 2(V-U)c\alpha + c^2 \right\}.$$

体を伸ばして gliding しているときの抵抗を  $D_0 (= K_T U l)$  とし、流体力学的推進効率  $\eta$  を  $D_0 U / E$  で定義すると、

$$\eta = \left[ \frac{1}{r_K} \left( \frac{V}{U} - 1 \right)^2 (1-\beta) + \left\{ \left( \frac{V}{U} - 1 \right)^2 \beta - 2 \left( \frac{V}{U} - 1 \right) \frac{V}{U} + \frac{1}{\alpha^2} \left( \frac{V}{U} \right)^2 \right\} \right]^{-1} \dots \textcircled{2}$$

を得る。体のうねり波形を図3の如く変えたときの最大値  $\eta_m$  は  $(1 - \sqrt{r_K})^2$  であり、このとき  $\xi_m = 1 - \sqrt{r_K}$  となる。Gray & Hancock<sup>(2)</sup>によると、 $r_K = 0.5$  とし  $\alpha = 3$ 、観測で  $U/V$  は  $0.20 \sim 0.25$  であるが、 $\downarrow$  ①で与えられる  $U/V$  は  $0.23$  で、数値上よく一致してあるが、実はこれを Lighthill<sup>(3)</sup> (1975b) が指摘しているように、paradox が含まれてゐる(§4)。

図3は、体のうねり波を  $y = a \sin \frac{2\pi}{\lambda} (x - vt)$  とし、 $r_K$  を固定して、その複数振幅パラメータ  $\phi (= \tan^{-1} 2\pi a/\lambda)$  に対して示したもので、破線は  $r_K$  を固定したときの最大効率  $\eta_m$  を与える点を連ねた線である。○印はウニセイシに対する観測<sup>(2)</sup>、最大効率に近づくことがわかる。他方、 $x_{EP}$  は Taylor のモデル(らせん鞭毛)実験で、 $r_K > 0.5$  である( $0.5$ に近づく)ことからがえる( $\delta/\lambda \leq 0.01$ ,  $\delta$ : 鞭毛の断面半径, Hancock<sup>(4)</sup> Fig. 8)。 $\eta$  は②に従って計算した。

### § 3. 高レイノルズ数での運動

水中を泳ぐヘビ、またはヒルのように、体が大きくてレイノルズ数も高いばあいには、抵抗法則は図1の(b), (c) のように与えられる。図2のような運動のばあい、断面の直径を  $d$  とし、

$$F_N = \frac{1}{2} \rho d C_N V_N^2, \quad F_T = \frac{1}{2} \rho d C_T V_T^2 \quad \dots \quad (3)$$

と仮定すると(図1(c)), 平均的定常運動の条件  $\bar{P} = 0$  を表くと、

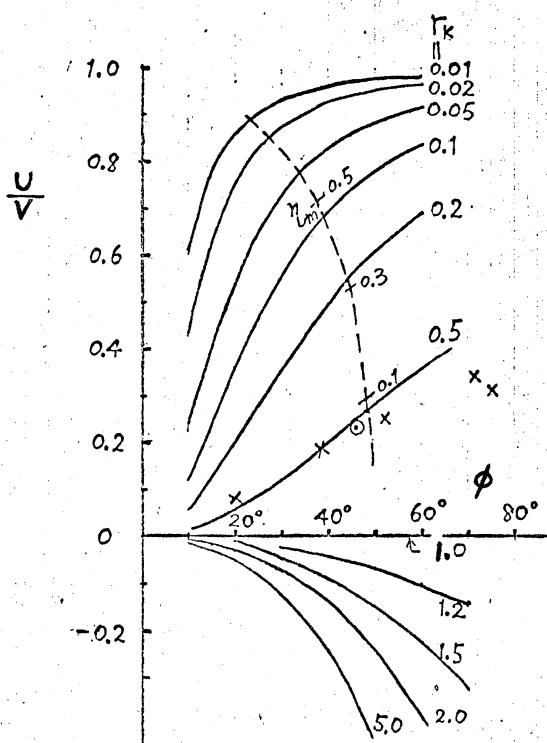
$$\theta = \int_0^l \{ F_N \sin \theta - F_T \cos \theta \} ds$$


図3. 線型抵抗.  $y = a \sin \frac{2\pi}{\lambda} (x - vt)$ ,  
 $\phi = \tan^{-1} \frac{2\pi a}{\lambda}$ , ○: セイモア, ×: Taylor モデル.

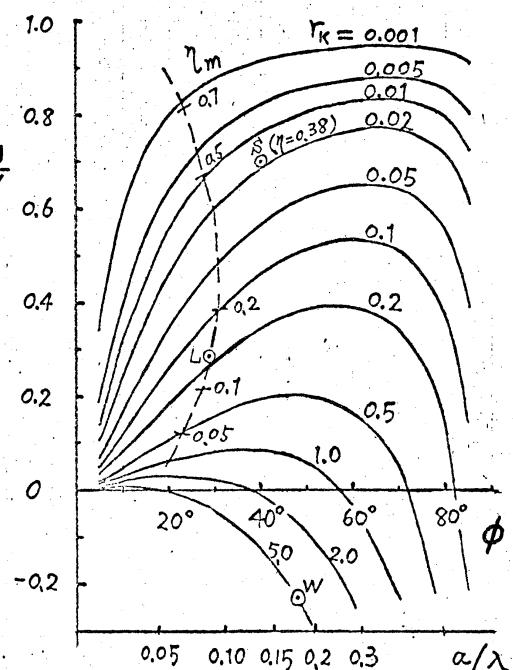


図4. 2乗抵抗. S: 17°, L: ヒル, W: イカ

$\therefore \frac{1}{r_K} (1-\xi)^2 B_3 - \frac{1}{\alpha^2} A_1 + \frac{2}{\alpha} (1-\xi) A_2 - (1-\xi)^2 A_3 = 0$   
 $\therefore \because \xi = U/V, \quad r_K = C_T/C_N, \quad A_n = \frac{2}{\pi} \int_0^{\pi/2} \cos^{n-1} \theta \, d\theta,$   
 $B_3 = \frac{2}{\pi} \int_0^{\pi/2} \sin^3 \theta / \cos \theta \, d\theta, \quad y = a \sin z, \quad \tan \theta = \frac{2\pi a}{\lambda} \cos z,$   
 $z = (2\pi/\lambda) (x - vt). \quad \therefore \text{これは一波長の部}/\rho T^2 \text{に注目し}\}$   
 $\xi$  について解けば、

$$\xi = 1 - \frac{1}{\alpha} \cdot \frac{-A_2 \pm \sqrt{A_2^2 + A_1 \left( \frac{B_3}{r_K} - A_3 \right)}}{B_3/r_K - A_3}, \quad \dots \quad \textcircled{4}$$

を得る。前と同様に、仕事率  $E$  と gliding の抵抗  $D_o$  は

$$E = \frac{1}{2} \rho U^3 d C_T \frac{\lambda}{\alpha} \xi^{-3} \left\{ \frac{1}{\alpha^3} - \frac{2}{\alpha} (1-\xi) + (1-\xi)^2 A_2 \right\},$$

$$D_o = \frac{1}{2} \rho U^2 d C_T \lambda / \alpha.$$

従って、効率  $\eta$  は

$$\eta = \frac{D_o U}{E} = \xi^3 / \left( \frac{1}{\alpha^3} - \frac{2}{\alpha} (1-\xi) + (1-\xi)^2 A_2 \right) \dots \textcircled{5}$$

となる。

図4は④から得られる  $\xi - \phi$  図 ( $\phi = \tan^{-1} 2\pi a / \lambda$ ),  $r_K$  の値は 0.001 ~ 5.0 の範囲にわたってある。破線は⑤の与えられた最大効率  $\eta_m$  の軌跡。S は  $l = 30 \text{ cm}$  のビル ( $R \sim 10^5$ ), L は 10 cm のビル ( $R \sim 10^3$ ), W は 10 cm のゴカイ ( $R \sim 10^3$ )。ビルは  $r_K$  が約 0.02 で  $C_N$  が  $C_T$  に比べて非常に大きい、ゴカイは逆に  $r_K$  が約 5 で、 $C_T$  の方が大きい。これは外形とも一致する。

Taylor<sup>(5)</sup>は図1(b)の層流のはよりに基づいて計算しているが、

接線抵抗については独特の式を使い、どうへうわけか純粹に接線運動のときは  $F_T = F_N = 0$  となる。乱流になるとばあく計算しきおり、そのときの接線抵抗の方は本節と若干異なる。同じ paper におけるゴカイのような  $U/V$  が負となる運動の発見については興味ある逸話が述べられてる。

### § 4. 抵抗係数に関する 'Lighthill's paradox' <sup>(3)</sup>

§ 2 で扱われた低レイノルズ数のばあくの抵抗係数は、近似的に解析的手段で評価可能となることができる。このときの支配方程式は慣性項を省略した Stokes 方程式で、原点に集中した力  $F$  があるときには

$$-\nabla p + \mu \nabla^2 u + F \delta(r) = 0 \quad \dots \text{⑥}$$

$$\text{および連続の式} \quad \nabla \cdot u = 0 \quad \dots \text{⑦}$$

である。ここで  $u$ ,  $p$  は速度および圧力,  $r$  は位置ベクトル。これを満たす解は、よく知られてるようには Hancock<sup>(4)</sup> の呼称によれば Stokeslet である:

$$u_s = \frac{F}{8\pi\mu r} + \frac{1}{8\pi\mu r^3} (F \cdot r) r \quad \dots \text{⑧}$$

~~ただし~~ ( $r = |r|$ )。また任意のボテンシャル流,  $u = \nabla \phi$  ( $\Delta \phi = 0$ ), 且し原点を除いて, ⑥, ⑦を満たす ( $\nabla \cdot u = 0$ ,  $p = \text{const}$ )。

原点に強さ  $G$  の dipole があるときは、その場は

$$u_D = -\frac{G}{4\pi r^3} + \frac{3}{4\pi r^5} (G \cdot r) r \quad \cdots \textcircled{9}$$

と表わされる。今、長さ  $2g$ 、半径  $a$  の円柱を考え、この円柱が粘性流体中をゆっくり運動するときは、上記 2 つの持異解  $u_S$ ,  $u_D$  をその軸上に分布させることにより、 $x$  軸上に表わすことができる。円柱の軸を  $x$  軸に選び、一様な強さの Stokeslet  $\bar{F} = (F_x, F_y, 0)$  および dipole  $G = (0, -\frac{a^2}{4\mu} F_y, 0)$  が  $x$  軸上の区间  $(-g, +g)$  に分布してあるとする ( $F_x, F_y$ : 定数)。このときの速度場は重ね合わせにより

$$u(x, y, z) = \int_{-g}^g [u_S(x-x, y, z) + u_D(x-x, y, z)] dx$$

と表わせ、積分の結果、 $x=0$  の円柱表面上では

$$\begin{aligned} u_T &\equiv u_x(x=0, y^2+z^2=a^2) = \frac{F_x}{8\pi\mu} \left( 4 \ln \frac{2g}{a} - 2 \right) + O\left(\frac{a^2}{g^2}\right), \\ u_N &\equiv u_y(x=0, y^2+z^2=a^2) = \frac{F_y}{8\pi\mu} \left( 2 \ln \frac{2g}{a} + 1 \right) + O\left(\frac{a^2}{g^2}\right), \\ u_z &("") = 0 \end{aligned} \quad \textcircled{10}$$

を得る。円柱にはたらく単位長さ当たりの抵抗力は、軸方向に  $F_x$ 、直角方向に  $F_y$  である。各方向の抵抗係数は  $\textcircled{10}$  より得るところである：

$$\text{法線抵抗係数}, \quad K_N = \frac{F_y}{u_N} = \frac{4\pi\mu}{\ln \frac{2g}{a} + \frac{1}{2}} \quad \cdots \textcircled{11}$$

$$\text{接線抵抗係数}, \quad K_T = \frac{F_x}{U_T} = \frac{2\pi\mu}{\ln \frac{2g}{a} - \frac{1}{2}} \quad \dots \quad (12)$$

円柱に対するこれらの抵抗係数  $K_N, K_T$  を、波長入のう  
れりを行ふベん毛運動に適用するときは、 $g \ll \lambda$  とする  
のが合理的であるが、Gray & Hancock<sup>(2)</sup>によると、ウニの  
セイシのはあい、 $g = \lambda$  としたとき

$$r_K = \frac{K_T}{K_N} \approx 0.6 \quad (\frac{\lambda}{a} = \frac{24\mu}{0.2\mu} = 120)$$

となって、測定とよく一致する。

ところが Lighthill [1975a, Chap.3] によると、うねり波  
の振幅が小さくて Stokeslet の強さが  $e^{ikx}$  のようにな周期的  
に変化するばあいには、 $g \approx 0.09\lambda$  ( $= \bar{e}^\gamma/k$ ;  $k = 2\pi/\lambda$ ,  
 $\gamma = 0.577$ ) とするのが適当であることがわかる。しかしながら  
之、この値では  $r_K \approx 0.7$  となってしまい、観測からはず  
る、これまで(ま)。

他方、Lighthill<sup>(3)</sup> [1975b] はこの点に特別の注意をはら  
ながり、ベん毛運動を数学的・流れ学的(生物学的にも)の  
survey している。らせんベん毛運動の解析の結果より、  
 $g/\lambda \approx 0.09$  ( $\lambda$  はらせんに沿う波長) とするのが適当であ  
ることが結論される。更に、上記の paradox は、抵抗係数  $K_T$   
の導出法に問題があることが発見され、解明されることが

わかった。つまり、 $K_N$  の式⑪の分母の  $+\frac{1}{2}$  は、法線stokeslet  $F_y$  に伴う法線dipole  $G_y$  に由来するが、他方接線方向には dipole  $G_x$  はゼロとし得るから、 $K_T$  の式⑫の分母の  $-\frac{1}{2}$  は他に由来する。Stokeslet は long-range の場合であるから ( $U_S \propto \frac{1}{r}$ ,  $r \rightarrow \infty$ ), 遠方の振動によって Stokeslet の場を省略できない。それを省略した結果現われたのが、 $K_T$  の  $-\frac{1}{2}$  であり、遠方の振動場を考慮すると、 $-\frac{1}{2}$  項は  $K_T$  から消える。実際、らせん運動については、Hancock によると、正確な速度表式を使うと、

$$K_N = \frac{4\pi\mu}{\ln \frac{2g}{a} + \frac{1}{2}}, \quad K_T = \frac{2\pi\mu}{\ln \frac{2g}{a}}, \quad g = 0.09\lambda$$

とするのがより妥当な式であることがわかる。 $\lambda/a = 120$  とすると、 $r_K = 0.58$  となり、観測に非常に近い数値が得られる。

$g = 0.09\lambda$  という長さは、「影響半径」ないしは流れ場のスケールとみるこができる。これは体のうちより波の波長に比べるとかなり小さく、影響が局所的であることになる。図 5 は運動中の線虫 (nematode,  $R \sim 1$ ) のまわりの流線模様を示すが<sup>(6)</sup>、局所場であることがうかがえる。半波長毎に体に附着した渦運動が見られる。しかし高レイノルズ数での運動との違いは、独立した後流が見られないことである。<sup>(6)</sup>

以上で考察してきたのは、主に大きな頭部をもつ分か動物のばくらであるが、定常的な推進のとき、そのばくら、うねり運動による合力の平均はゼロである。頭かくると、合力の平均は、頭部の抵抗  $D_h$  に見合ったゼロでない値をとらねばならない。このようになると影響半径は、らせん鞭毛運動のばくら、 $1/6$  ブーストル <sup>(3)</sup> が大きくなる。

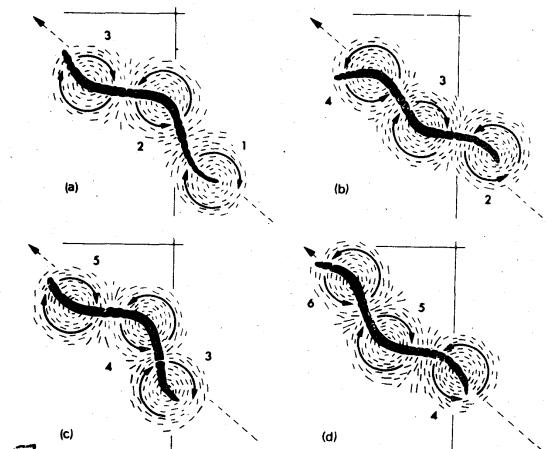


図 5 This Figure 16.12 from Gray (1968) gives a determination of flow directions (suggesting the streamline pattern) in the fluid flow around a swimming nematode.

### 参考文献

- (1) Lighthill, Sir James 1975a Mathematical Biofluidynamics,
- (2) Gray, J. & Hancock, G. J. 1955 J. Exptl. Biol. 32 802-814.
- (3) Lighthill, Sir James 1975b Flagellar Hydrodynamics.
- (4) Hancock, G. J. 1953 Proc. Roy. Soc. A 217 96-121.
- (5) Taylor, G. I. 1952 Proc. Roy. Soc. A 214 158-183.
- (6) Gray, James 1968 Animal Locomotion (Weidenfeld & Nicolson, London).