

微生物の運動と流体力学：帆立貝定理とその破れ

京都大学・数理解析研究所

石本 健太^{*1} (Kenta Ishimoto), 山田 道夫^{*2} (Michio Yamada)

Research Institute for Mathematical Sciences,
Kyoto University

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仲間には繊毛と呼ばれる無数の体毛状の器官を外界の水に打ち付けることで移動している。

このような微生物の運動に関しては生物学者だけでなく、半世紀にわたり工学者や物理学者、応用数学者により研究が進められ、近年でも盛んに研究が行われている（古典的なレビューとしては [3], [18] など、最近のものとしては [15] 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) ([21]) がよく知られている。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。

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ついての研究が盛んに行われ ([17])。流体の弾粘性 ([16]) や、慣性 ([9], [14]) 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 ([6])。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が ([1], [20], [25], [26])、いずれも決定的な結果には至っていない。

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、[22], [13], [4]、物理学的な証明のスケッチとしては [5] や [15] などたくさんあるが、これらはいずれも慣性がある場合には定理

^{*1} ishimoto@kurims.kyoto-u.ac.jp

^{*2} yamada@kurims.kyoto-u.ac.jp

の意味が明確にならない。そこで、本論文では、帆立貝定理がどのような定理であるかを流体力学的な観点から、[12]に従って議論する。

2 座標系と支配方程式

まず変形によって移動する生物 \tilde{O} の運動を議論するため、仮想的に周りに流体が無いとした生物 O を考え、 O と \tilde{O} は（それら自身から見て）同じ変形を行うとする (Fig. 1)。特に、 O は運動量と角運動量を保存する。 O の質量中心を原点とする静止座標系を考え、その正規直交基底を $e_i (i = 1, 2, 3)$ とおく。同様に、 \tilde{O} の質量中心を原点とする正規直交基底 $\tilde{e}_i(t) (i = 1, 2, 3)$ を、 $\tilde{e}_i(t) = R(t)e_i$, $R(t) \in SO(3)$ とする。ここで $R(t)$ は O と \tilde{O} の質量中心を平行移動によって一致させたとき、 O を \tilde{O} に重ねる回転である。さらに O の時刻 t における形状を Lagrange 座標 $\mathbf{a} = (a_1, a_2, a_3)$ を用いて $f(\mathbf{a}, t)$ と表し ($f(\mathbf{a}, 0) = \mathbf{a}$)、 O の形状変化の速度を $\mathbf{u}' = \sum_i (\partial f_i / \partial t) e_i$ で定義する。生物 \tilde{O} の質量中心を $X(t)$ とし、 \tilde{O} の並進速度を $U = dX/dt$ 、 \tilde{O} の回転角速度 Ω を $d\tilde{e}_i/dt = \Omega \times \tilde{e}_i$ 、すなわち $\Omega = (1/2) \sum_i \tilde{e}_i \times \dot{\tilde{e}}_i$ で定義する。このとき、物体の表面の速度は $U + \Omega \times \tilde{f} + \tilde{u}'$ となる ($\tilde{f} = R(t)f$, $\tilde{u}' = R(t)u'$)。

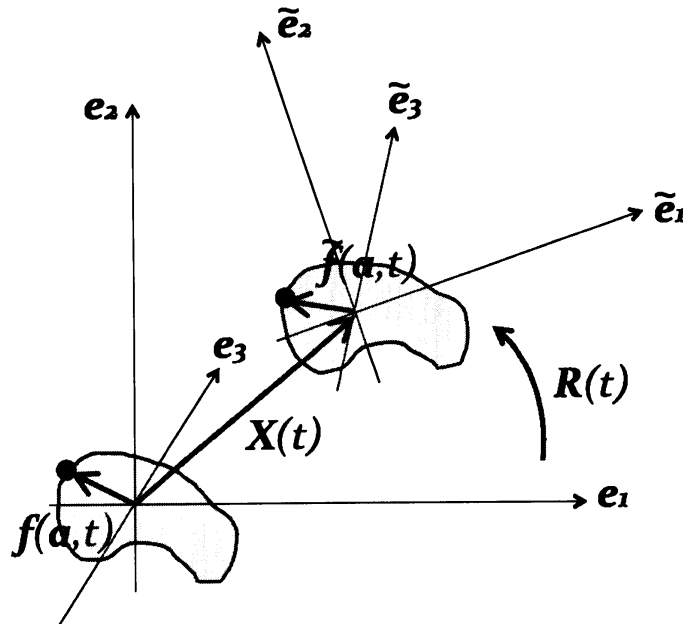


図1 生物 O と \tilde{O} の座標系 $\{e_i\}$ と $\{\tilde{e}_i\}$.

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。

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

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

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

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 $Re = \rho UL/\mu$ 、 $R_\omega = \rho L^2\omega/\mu$ である。ここで ρ は流体の密度、 μ は流体の粘性係数を表す。

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、生物の密度 ρ_M を用いて $R_S = \rho_M L^2\omega/\mu$ 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を表す。

3 帆立貝定理

「1.はじめに」で述べた帆立貝定理は今の文脈に照らし合わせて表現すると、

$$(1) \text{ 生物の変形が往復運動 } (2) R_e = R_\omega = 0 \quad (3) R_S = 0$$

のとき、変形の1周期 T ののちに $\mathbf{R} = \mathbf{1}$ かつ $\mathbf{X} = \mathbf{0}$ が成立することを言う。

ただし、このままでは「往復運動」という述語は明確な意味を持たない。そこで、生物の往復運動を次のように定義する。

定義（往復運動）

生物 \mathcal{O} が $[0, T]$ で周期 T の往復運動をするとは、連続関数 $g(t)$ が存在し、 $\mathbf{f}(t) = \mathbf{f}(g(t))$ 、 $g(0) = g(T) = 0$ を満たすことである。

注意

まず、real swimmer の変形は virtual swimmer の形状だけで決定されていることに注意すべきである。関数 $g(t)$ は「行き」の時刻 t の形状と「帰り」の時刻 t' の間の対応付けを表している。この定義では、virtual swimmer の形状が「行き」と「帰り」で回転を含めて一致することを仮定しているように見えるが、次に示すように virtual swimmer の角運動量保存則より回転の自由度を残す必要がないことが分かる。

実際、往復運動を上関数 $g(t)$ に対して回転行列 $\mathbf{S}(t)$ が存在して $\mathbf{f}(t) = \mathbf{S}(t)\mathbf{f}(t')$ が成り立つものとした場合、virtual swimmer の角運動量 \mathbf{M}^V が保存することから、

$$\mathbf{M}^V = \int \rho_m \mathbf{f}(\mathbf{a}, t) \times \frac{\partial \mathbf{f}}{\partial t}(\mathbf{a}, t) d\mathbf{a} = \int \rho_m \mathbf{S} \mathbf{f}(\mathbf{a}, g(t)) \times \frac{\partial \mathbf{S} \mathbf{f}}{\partial t}(\mathbf{a}, g(t)) d\mathbf{a} = \mathbf{0}. \quad (5)$$

ここで、 $\rho_m = \rho_m(\mathbf{a}, t)$ は生物の質量密度である。式 (5) の3項目は、

$$\int \rho_m \mathbf{S} \mathbf{f}(\mathbf{a}, g(t)) \times \left(\boldsymbol{\omega} \times \mathbf{S} \mathbf{f}(\mathbf{a}, g(t)) + \frac{dg}{dt} \mathbf{S} \frac{\partial \mathbf{f}}{\partial t}(\mathbf{a}, g(t)) \right) d\mathbf{a} = \mathbf{I}^V(t) \boldsymbol{\omega}(t) + \frac{dg}{dt} \mathbf{S} \mathbf{M}^V \quad (6)$$

と変形できる。ここで、 \mathbf{S} に対する角速度 $\boldsymbol{\omega}$ を $d\mathbf{S}/dt = \boldsymbol{\omega} \times \mathbf{S}$ で導入した。また、 \mathbf{I}^V は virtual swimmer の慣性モーメントテンソルである。すると式 (5) は、

$$\mathbf{I}^V \boldsymbol{\omega} = \mathbf{0} \quad (7)$$

となり, 3次元の生物 \mathcal{O} に対して I^V が逆行列を持つことから $\boldsymbol{\omega} = \mathbf{0}$, 従って $g(0) = g(T) = 0$ から $S(t) = 1$ が示される.

以上より, 帆立貝定理の内容は次のようにまとめられる.

定理 (帆立貝定理)

$Re = R_\omega = R_S = 0$ とき, 生物 $\tilde{\mathcal{O}}$ が周期 T の往復運動をすれば, $\mathbf{X}(T) = \mathbf{0}$ かつ $\mathbf{R}(T) = \mathbf{1}$ が成り立つ.

証明

まず, 仮定の $Re = R_\omega = 0$ より流体方程式は定常の Stokes 方程式である. [23] や [27] に従ってこの定常 Stokes 方程式を解こう. 定常の Stokes 方程式に関して, 次の Lorentz の相反定理 [19] が成り立つ:

$$\int_{\tilde{S}} (\mathbf{n} \cdot \tilde{\boldsymbol{\sigma}}) \cdot \tilde{\mathbf{u}} dS = \int_{\tilde{S}} (\mathbf{n} \cdot \hat{\boldsymbol{\sigma}}) \cdot \hat{\mathbf{u}} dS \quad (8)$$

ここで, $(\tilde{\mathbf{u}}, \tilde{\boldsymbol{\sigma}})$ と $(\hat{\mathbf{u}}, \hat{\boldsymbol{\sigma}})$ は同じ形状 \tilde{S} の任意の異なる2つの境界条件の方程式の解である. ここでは, 方程式の境界条件として $\tilde{\mathbf{u}}$ は real swimmer のそれを, $\hat{\mathbf{u}}$ として変形速度の無い仮想的な物体のそれを考える. すなわち, これらの解は境界 \tilde{S} で,

$$\begin{cases} \tilde{\mathbf{u}} = \mathbf{U} + \boldsymbol{\Omega} \times \tilde{\mathbf{f}} + \tilde{\mathbf{u}}' \\ \hat{\mathbf{u}} = \hat{\mathbf{U}} + \hat{\boldsymbol{\Omega}} \times \tilde{\mathbf{f}} \end{cases} \quad (9)$$

を満たす. また, 剛体運動の場合ストレステンソル $\hat{\boldsymbol{\sigma}}$ は並進運動部分と回転運動部分に分解できる [11]: $\hat{\boldsymbol{\sigma}} = \tilde{\boldsymbol{\Sigma}}_T \cdot \hat{\mathbf{U}} + \tilde{\boldsymbol{\Sigma}}_R \cdot \hat{\boldsymbol{\Omega}}$. ここで, $\tilde{\boldsymbol{\Sigma}}_T$ と $\tilde{\boldsymbol{\Sigma}}_R$ は形状 \tilde{S} に依存した3階のテンソルである. これらを相反定理の表式 (8) に代入すれば,

$$\begin{pmatrix} \mathbf{F} \\ \mathbf{T} \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} \hat{\mathbf{U}} \\ \hat{\boldsymbol{\Omega}} \end{pmatrix} = \int_{\tilde{S}} \begin{pmatrix} \mathbf{n} \cdot \tilde{\boldsymbol{\Sigma}}_T \\ \mathbf{n} \cdot \tilde{\boldsymbol{\Sigma}}_R \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} \hat{\mathbf{U}} \\ \hat{\boldsymbol{\Omega}} \end{pmatrix} \cdot \tilde{\mathbf{u}} dS \quad (10)$$

となる. 6行6列の抵抗テンソル $\tilde{\mathbf{K}}$ を

$$\tilde{\mathbf{K}} = \int_{\tilde{S}} \begin{pmatrix} \mathbf{n} \cdot \tilde{\boldsymbol{\Sigma}}_T & \mathbf{n} \cdot \tilde{\boldsymbol{\Sigma}}_R \\ \tilde{\mathbf{f}} \times (\mathbf{n} \cdot \tilde{\boldsymbol{\Sigma}}_T) & \tilde{\mathbf{f}} \times (\mathbf{n} \cdot \tilde{\boldsymbol{\Sigma}}_R) \end{pmatrix} dS \quad (11)$$

のように定義し, $\hat{\mathbf{U}}$ と $\hat{\boldsymbol{\Omega}}$ の任意性より,

$$\begin{pmatrix} \mathbf{F} \\ \mathbf{T} \end{pmatrix} = \tilde{\mathbf{K}} \begin{pmatrix} \mathbf{U} \\ \boldsymbol{\Omega} \end{pmatrix} + \int_{\tilde{S}} \begin{pmatrix} (\mathbf{n} \cdot \tilde{\boldsymbol{\Sigma}}_T)^T \cdot \tilde{\mathbf{u}}' \\ (\mathbf{n} \cdot \tilde{\boldsymbol{\Sigma}}_R)^T \cdot \tilde{\mathbf{u}}' \end{pmatrix} dS \quad (12)$$

を得る. 式 (12) の左辺の力とトルクは式 (4) の Newton の運動方程式と結びついている. すなわち,

$$R_S \frac{d}{dt} \begin{pmatrix} \mathbf{U} \\ \mathbf{I} \cdot \boldsymbol{\Omega} \end{pmatrix} = \tilde{\mathbf{K}} \begin{pmatrix} \mathbf{U} \\ \boldsymbol{\Omega} \end{pmatrix} + \int_{\tilde{S}} \begin{pmatrix} (\mathbf{n} \cdot \tilde{\boldsymbol{\Sigma}}_T)^T \cdot \tilde{\mathbf{u}}' \\ (\mathbf{n} \cdot \tilde{\boldsymbol{\Sigma}}_R)^T \cdot \tilde{\mathbf{u}}' \end{pmatrix} dS. \quad (13)$$

これは real swimmer の物理量で表された生物 $\tilde{\mathcal{O}}$ の運動方程式である. 左辺が生物の慣性項, 右辺1項目は生物の重心並進と剛体回転からの流体の抵抗力, 右辺2項目は生物の変形から生じる推進力を表している. 今, 往復運動の定義は virtual swimmer の形状 \mathbf{f} で定まっているので, \mathbf{R} を対角的に2つ並べた6行6列の行列 \mathbf{R} を用いて virtual swimmer の物理量の式に書き換える.

$$R_S \frac{d}{dt} \begin{pmatrix} \mathbf{U} \\ \mathbf{R} \mathbf{I}^V \mathbf{R}^{-1} \cdot \boldsymbol{\Omega} \end{pmatrix} = \mathbf{R} \tilde{\mathbf{K}} \mathbf{R}^{-1} \begin{pmatrix} \mathbf{U} \\ \boldsymbol{\Omega} \end{pmatrix} + \mathbf{R} \int_{\tilde{S}} \begin{pmatrix} (\mathbf{n} \cdot \tilde{\boldsymbol{\Sigma}}_T)^T \cdot \tilde{\mathbf{u}}' \\ (\mathbf{n} \cdot \tilde{\boldsymbol{\Sigma}}_R)^T \cdot \tilde{\mathbf{u}}' \end{pmatrix} dS. \quad (14)$$

$d\mathbf{X}/dt = \mathbf{U}$ と $d\mathbf{R}/dt = \boldsymbol{\Omega} \times \mathbf{R}$ を併せると、これらの式から、virtual swimmer の 1 周期の形状 $\mathbf{f}(t)$ あるいは $\partial\mathbf{f}/\partial t = \mathbf{u}'$ を与えたとき、流体中の real swimmer の並進・回転が得られる。

次に $R_S = 0$ の仮定より、

$$\begin{pmatrix} \mathbf{U} \\ \boldsymbol{\Omega} \end{pmatrix} = -\mathbf{R}(t)\mathbf{K}^{-1}(t) \begin{pmatrix} \int_S dS \mathbf{n} \cdot \boldsymbol{\Sigma}_T^T(t) \cdot (\partial\mathbf{f}_i/\partial t) \mathbf{e}_i \\ \int_S dS \mathbf{n} \cdot \boldsymbol{\Sigma}_R^T(t) \cdot (\partial\mathbf{f}_i/\partial t) \mathbf{e}_i \end{pmatrix} \quad (15)$$

を得る。

さらに、生物の形状に関する往復運動の仮定より、時刻 t と時刻 $t' = g(t)$ で

$$\mathbf{R}^{-1}(t) \begin{pmatrix} \mathbf{U}(t) \\ \boldsymbol{\Omega}(t) \end{pmatrix} = \mathbf{R}^{-1}(g(t)) \begin{pmatrix} \mathbf{U}(g(t)) \\ \boldsymbol{\Omega}(g(t)) \end{pmatrix} \frac{dg}{dt} \quad (16)$$

の関係を得る。ここで、 $\mathbf{A} = \mathbf{R}^{-1}(d\mathbf{R}/dt)$ という新たな行列 \mathbf{A} を導入すると、

$$A_{ij}(t) = -\epsilon_{ikp} R_{li} R_{kj} \Omega_p(t) = -\epsilon_{ijk} (\mathbf{R}^{-1}(t) \boldsymbol{\Omega}(t))_k \quad (17)$$

と変形できる。ここで、行列式の定義より、 $\epsilon_{ikp} R_{li} R_{kj} R_{pq} = \det(\mathbf{R}) \epsilon_{ijq}$ となることと、回転行列の性質を用いた。式 (16) より $\mathbf{A}(t) = (dg/dt) \mathbf{A}(g(t))$ となることがわかり、 $d\mathbf{R}/dt = \mathbf{R}\mathbf{A}$ を直接 t で変形の 1 周期積分すれば、1 周期での生物の回転 $\mathbf{R}(T)$ について、

$$\mathbf{R}(T) = \mathbf{R}(0) \overline{\mathbf{T}} e^{\int_0^T \mathbf{A} dt} = \mathbf{1} \quad (18)$$

を得る。ここで、 $\overline{\mathbf{T}}$ は反時間順序積を表す記号である。さらに、(16) 式から $\mathbf{X}(T) = \mathbf{0}$ がわかり、帆立貝定理が証明される。

4 生物の質量による定理の破れ

次に、 $R_S \neq 0$ の場合を考える。簡単のため回転運動が無いとすると生物の運動は 1 次元に制限され、(7) 式は、 $R_S \dot{\mathbf{U}} = -\mathbf{K}(t)\mathbf{U} + \mathbf{F}_D(t)$ となる。 \mathbf{K} は生物の形状にのみ依存する関数である。この方程式は解析的に解け、解を R_S でベキ展開すると、 $O(R_S)$ で、 $\mathbf{U}^{(1)} = -\mathbf{K}^{-1} d\mathbf{U}^{(0)}/dt$ を得る。このとき、変位 $\mathbf{X}^{(1)}$ を求めると一般には往路と復路で変位はキャンセルせず、帆立貝定理は破れることがわかる。ただし、羽ばたき運動のような対称性が高い変形では、 $\mathbf{X}(T)$ は変形速度に依存する [12]。この場合、対称性が高くなれば $\mathbf{X}(T)$ は R_S の高次のオーダーになり 1 周期の変位がゼロであるという帆立貝定理の状況に近づく。

5 おわりに

流体中の生物の運動を Navier-Stokes 方程式と Newton 方程式の連立系と見なす観点から帆立貝定理を見直すと、生物の変形や回転あるいは往復運動を明確に定義する必要が出てくる。流体と生物の慣性がすべて無視できる場合 ($Re = R_\omega = R_S = 0$) には帆立貝定理が成り立つ。往復運動の場合でも、生物の慣性を無視しない場合 ($R_S \neq 0$) では生物の質量に比例して 1 周期の変位が現れる。

一方で、実際の微生物を考えてみると、流体と生物の質量密度はほとんど同じであるから $R_\omega \sim R_S$ となり、 R_ω と R_S の一方だけを無視するのは物理的ではない。そのため次のステップとして R_ω と R_S の両方を同時に無視しない場合に、帆立貝定理がどのように破れるのか調べる必要がある。非定常 Stokes 方程式中の一般形状の剛体にはたらく流体力の表式は [8] によって調べられているが、まだ変形を許した場合に関しては調べ

られていない。また、有限の Reynolds 数での帆立貝定理の破れについては Oseen 近似を用いて議論した研究 [14] があるが、生物の変形は取り入れられていない。

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る [2] など形状の変化の観点から、生物や細胞の運動を議論する気運が高まりつつある。また、観測技術の発達により、微生物周りの流体場の時刻プロファイルが得られるようになり ([7],[10])、今後微生物周りの流れ場やそれに関する物質輸送など多くの問題が明らかになると期待される。

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] N. P. Barry and M. S. Bretscher, “Dictyostelium amoeba and neurophilis can swim”, *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **107** (2010) 11376-11380.
- [3] C. Brennen and H. Binet, “Fluid mechanics of propulsion by cilia and flagella”, *Annu. Rev. Fluid Mech.*, **9** (1977) 339-398.
- [4] T. Chambrion and A. Munnier, “Generalized scallop theorem for linear swimmers”, arXiv Preprint (2010) 1008.1098v1[math-ph].
- [5] S. Childress, *Mechanics of Swimming and Flying*, (1981) Cambridge University Press, New York, USA
- [6] 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.
- [7] 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.
- [8] E. Gavze, “The accelerated motion of rigid bodies in non-steady stokes flow”, *Int. J. Multiphase Flow*, **16** (1990) 153-166.
- [9] D. Gonzalez-Rodriguez and E. Lauga, “Reciprocal locomotion of dense swimmers in Stokes flow”, *J. Phys.: Condens. Matter*, **21** (2009) 204103.
- [10] 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.
- [11] J. Happel and H. Brenner, *Low Reynolds Number Hydrodynamics*, (1965) Engelwood Cliffs.
- [12] K. Ishimoto and M. Yamada, *submitted*, arXiv Preprint (2011) 1107.5938v1[Physics.flu-dyn].
- [13] L. Koiler, K. Ehlers and R. Montgomery, “Problems and progress in microswimming”, *J. Nonlinear Sci.*, **6** (1996) 507-541.
- [14] E. Lauga, “Continuous breakdown of Purcell’s scallop theorem with inertia”, *Phys. Fluids*, **19** (2007) 061703.
- [15] E. Lauga and T. Powers, “The hydrodynamics of swimming microorganisms”, *Rep. Prog. Phys.*, **72** (2009) 096601.
- [16] E. Lauga, “Life at high Deborah number”, *Euro. Phys. Lett.*, **86** (2009) 64001.
- [17] E. Lauga, “Life around the scallop theorem”, *Soft Matter*, **7** (2011) 3060-3065.
- [18] J. Lighthill, “Flagellar hydrodynamics”, *SIAM Rev.*, **18** (1975) 161-203.

- [19] H. A. Lorentz, "Ein allgemeiner Satz, die Bewegung einer reibenden Flüssigkeit betreffend, nebst einigen Anwendungen desselben", *Abhandl. theoret. Phys.*, **1** (1906) 23
- [20] X-Y. Lu and Q. Liao, "Dynamic responses of a two-dimensional flapping foil motion", *Phys. Fluids*, **18** (2006) 098104.
- [21] E. M. Purcell, "Life at low Reynolds number", *Am. J. Phys.*, **1** (1977) 3-11.
- [22] A. Shapere and F. Wilczek, "Geometry of self propulsion at low Reynolds number", *J. Fluid Mech.*, **198** (1989) 557-586.
- [23] H. A. Stone and A. D. T. Samuel, "Propulsion of microorganisms by surface distortions", *Phys. Rev. Lett.*, **77** (1996) 4102-4104.
- [24] S. G. Taylor, "Analysis of the swimming of microscopic organisms", *Proc. R. Soc. Lond. Ser. A*, **209** (1951) 447-461.
- [25] N. Vandenberghe, J. Zhang and S. Childress, "Symmetry breaking leads to forward flapping flight", *J. Fluid Mech.*, **506** (2004) 147-155.
- [26] N. Vandenberghe, S. Childress and J. Zhang, "On unidirectional flight of a free flapping wing", *Phys. Fluids*, **18** (2006) 014102.
- [27] E. Yariv, "Self-propulsion in a viscous fluid: arbitrary surface deformations", *J. Fluid Mech.*, **550** (2006) 139-148.