数理解析研究所講究録
293巻 1977年 67-78

動物の運動と抵抗力推進

東大 宇航研　神部 勉

§1. はしがき

動物の運動の流体力学の際立った特徴は，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。つまり単なる物体と異なり，体の運動によって推力を得てはいるが，その推力は体にはたらく 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，運動する単なる物体には抵抗（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，更に推力が出たときに加速運動をすることになる。

動物の流体中推進法に2種を挙げることができる：(1) 抵抗力（resistive-force）推進，(2) 反動力（reactiveforce）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，必ずしも前進運動に抗する向きでなく，局所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，渦運動に附随した流体の運動量を後むきになるようにして，その反動の推力を得る。(2a) は virtual mass 効果を主として利用し，(2b) は主として（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って流体力学的効率が高くなる。(2a) の代表者はウナギないしは細長い魚などであり，(2b) の代表者は三ケ月形尾ビレを持った水棲動物（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 によってレイノルズ数 $R = Ul/\nu$ を定義している。R が広範囲にわたっているため，R の値に

よって抵抗法則にも違いがある。抵抗力 F は $R \lesssim 1$ のときは物体速度 V に比例するが（Stokesの抵抗），$R \gg 1$ のときは，$V^{1.5}$（粘性抵抗，層流の）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いる（図1）。

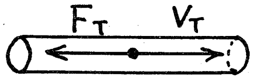
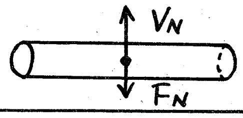
$R = Vd/\nu$			
(a) $R \lesssim 1$		$K_T V_T$	$K_N V_N$
$R \gg 1$	(b) 層流	$\frac{1}{2}\rho \frac{A_T}{\sqrt{R}} V_T^2$	$\frac{1}{2}\rho \left\{ C_{Dp} + \frac{A_N}{\sqrt{R}} \right\} V_N^2$
	(c) 乱流	$\frac{1}{2}\rho C_f V_T^2$	$\frac{1}{2}\rho C_D V_N^2$

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．

§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巾のうねり運動を行い，その波形を体に相対的に後方へ位相速度 V で送る運動を行って，x の負方向に速度 U で前進しているとする。以下この節では Lighthill (1975a)[1] に従う。波は流体に対し $(V-U)$ 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 軸に対し角度 θ をなすとす

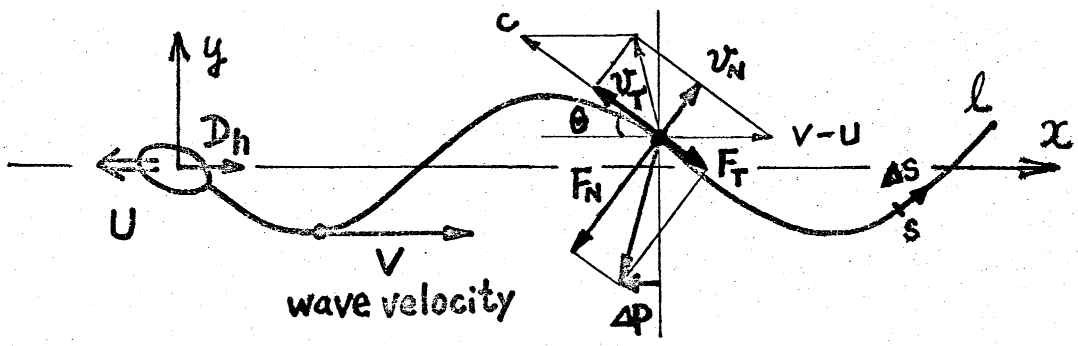


図 2.

る。図のように体線分が流体に対して接線速度 V_T, 法線速度 V_N をもつとすると，抵抗力は速度に抗する方向に $F_T = K_T V_T$, $F_N = K_N V_N$ 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，これを体全体について積分すると，全推力は

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

ここで $\beta = \frac{1}{l}\int_0^l \cos^2\theta\, ds$。この生物が大きな頭部をもち，抵抗 D_h を受けているとすると，平均的定常運動の条件は，$\overline{P} = D_h$ である。$\overline{P}$ は P の時間平均。際だった頭部がないときには，$D_h = 0$，つまり，$\overline{P} = 0$ である。これより

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

を得る。$r_K \lessgtr 1$ によって，$\xi \gtrless 0$ となる。他方，運動の仕事率は

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

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

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

を得る。体のうねり波形をいろいろに変えたときの最大値 η_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[2] によると，$\boxed{r_K = 0.5 \text{ としたとき，}}$ 観測では U/V は 0.20〜0.25 であるが，①で与えられる U/V は 0.23 で，数値上よく一致しているが，実はここに Lighthill[3] (1975b) が指摘しているように，paradox が含まれている（§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，その値を振巾パラメータ $\phi \, (= \tan^{-1} 2\pi a/\lambda)$ 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 η_m を与える点を連ねた線である。⊙印はウニのセイシに対する観測で[2]，最大効率に近いことがわかる。他方，×印は Taylor のモデル（らせん鞭毛）実験で，$r_K > 0.5$ である（0.5 に近いが）ことがうかがえる（$\delta/\lambda \lesssim 0.01$，$\delta$：鞭毛の断面半径，Hancock[4] Fig. 8）。η 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)のように与えられよう。図2のような運動のばあい,断面の直径をdとして,

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

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

$$0=\int_0^l \{F_N \sin\theta - F_T \cos\theta\}\, ds$$

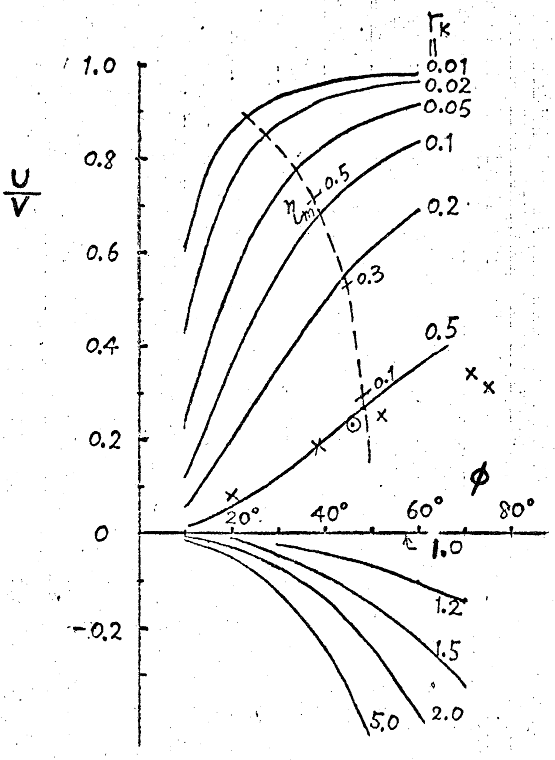


図3. 線型抵抗. $y=a\sin\frac{2\pi}{\lambda}(x-Vt)$, $\phi=\tan^{-1}\frac{2\pi a}{\lambda}$, ⊙ ウニのセイチュウ, × Taylorのモデル.

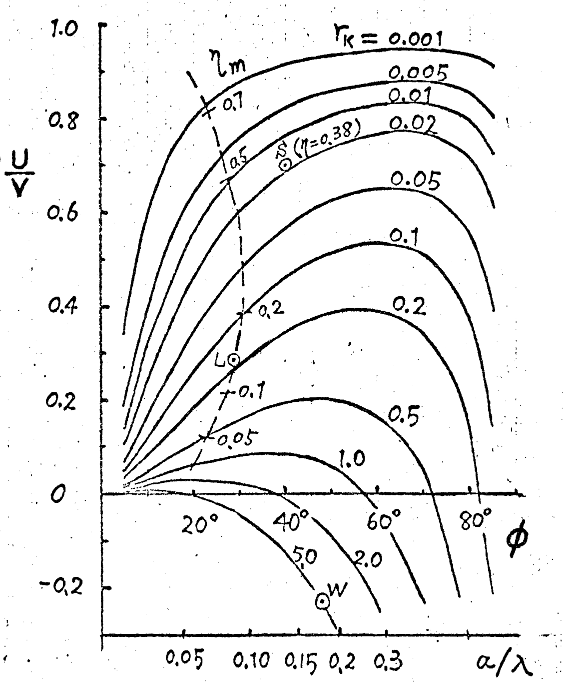


図4. 2乗抵抗. S:ヘビ, L:ヒル, W:ゴカイ

$$\therefore\ \frac{1}{r_K}(1-\xi)^2 B_3 - \frac{1}{\alpha^2}A_1 + \frac{2}{\alpha}(1-\xi)A_2 - (1-\xi)^2 A_3 = 0$$

ここで　$\xi = U/V$,　$r_K = C_T/C_N$,　$A_n = \frac{2}{\pi}\int_0^{\pi/2}\cos^{n-1}\theta\, dz$, $B_3 = \frac{2}{\pi}\int_0^{\pi/2}\sin^3\theta/\cos\theta\ dz$,　$y = a\sin z$, $\tan\theta = \frac{2\pi a}{\lambda}\cos z$, $z = (2\pi/\lambda)(x - Vt)$。ここでは一波長の部分だけに注目している。$\xi$について解けば,

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

,

を得る。前と同様に,仕事率Eとglidingの抵抗D_0は

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

$$D_0 = \frac{1}{2}\rho U^2 d\, C_T\, \lambda/\alpha\ .$$

従って,効率ηは

$$\eta = \frac{D_0 U}{E} = \xi^3\Big/\left(\frac{1}{\alpha^3} - \frac{2}{\alpha}(1-\xi) + (1-\xi)^2 A_2\right) \cdots ⑤$$

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の範囲にわたっている。破線は⑤の与える最大効率η_mの軌跡。Sは$l = 30$ cmのヘビ($R \sim 10^5$), Lは10 cmのヒル($R \sim 10^3$), Wは10 cmのゴカイ($R \sim 10^3$)。ヘビはr_Kが約0.02でC_NがC_Tに比べて非常に大きく,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(5)は図1(b)の層流のばあいにつ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，どういうわけか純粋に接線運動のときには $F_T = F_N = 0$ となる。乱流になるばあいも計算しており，そのときの接線抵抗の方は本節と若干異なっている。同じ paper において，ゴカイのような U/V が負となる運動の発見についての興味ある逸話が述べられている。

§4. 抵抗係数に関する‘Lighthill の paradox’！[3]

§2で扱われた低レイノルズ数のばあいの抵抗係数は，近似的に解析的手段で評価することができる。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 $\mathbb{F}$ があるときには

$$-\nabla p + \mu \nabla^2 \boldsymbol{u} + \mathbb{F}\,\delta(\boldsymbol{r}) = 0 \qquad \cdots⑥$$

および連続の式

$$\nabla \cdot \boldsymbol{u} = 0 \qquad \cdots⑦$$

である。ここに $\boldsymbol{u}$, p は速度および圧力，$\boldsymbol{r}$ は位置ベクトル。これを満たす解は，よく知られているように，Hancock[4] の呼称によれば Stokeslet である：

$$\boldsymbol{u}_S = \frac{\mathbb{F}}{8\pi\mu r} + \frac{1}{8\pi\mu r^3}(\mathbb{F}\cdot\boldsymbol{r})\boldsymbol{r} \qquad \cdots⑧$$

~~である~~ $(r = |\boldsymbol{r}|)$。また任意のポテンシャル流，$\boldsymbol{u} = \nabla\phi\ (\Delta\phi = 0)$，も，原点を除いて，⑥，⑦を満たす（このとき $p = \mathrm{const}$）。

原点に強さ$\mathbb{G}$のdipoleがあるときは，その場は

$$\boldsymbol{u}_D = -\frac{\mathbb{G}}{4\pi r^3} + \frac{3}{4\pi r^5}(\mathbb{G}\cdot\mathbb{r})\mathbb{r} \qquad \cdots\cdots ⑨$$

で与えられる。今，長さ$2q$，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の場は，上記2つの特異解$\boldsymbol{u}_S$，$\boldsymbol{u}_D$をその軸上に分布させることによって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 $\mathbb{F}=(F_x, F_y, 0)$ および dipole $\mathbb{G}=(0, -\frac{a^2}{4\mu}F_y, 0)$ がx軸上の区間$(-q, +q)$に分布しているとする（F_x, F_y：定数）。このときの速度場は重ね合わせにより

$$\boldsymbol{u}(x, y, z) = \int_{-q}^{q}\left[\boldsymbol{u}_S(x-X, y, z) + \boldsymbol{u}_D(x-X, y, z)\right]dX$$

で表わせ，積分の結果，$x=0$の円柱表面上では

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

を得る。円柱にはたらく単位長さ当りの抵抗力は，軸方向にF_x，直角方向にF_yであって，各方向の抵抗係数は⑩より得ることができる：

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

接線抵抗係数，　$K_T = \frac{F_x}{u_T} = \frac{2\pi\mu}{\ln\frac{2q}{a} - \frac{1}{2}}$.　…⑫

円柱に対するこれらの抵抗係数 K_N, K_T を，波長λのうねりを行うべん毛運動に適用するときには，$q \ll \lambda$ とするのが合理的であるが，Gray & Hancock[2] によると，ウニのセイシのばあい，$q = \lambda$ としたとき

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

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，うねり波の振巾が小さくて stokeslet の強さが e^{ikx} のように周期的に変化するばあいには，$q \approx 0.09\lambda$ $(= e^{-\gamma}/k;\ k = 2\pi/\lambda,\ \gamma = 0.577)$ とするのが適当であることがわかる。しかしながら，この値では $r_K \approx 0.7$ となってしまい，観測からはかえってずれてしまう。

他方，Lighthill[3] [1975b] はこの点に特別の注意をはらいながら，べん毛運動を数学的・流れ学的（生物学的にも）に survey している。らせん鞭毛運動の解析の結果もやはり，$q/\Lambda \fallingdotseq 0.09$（$\Lambda$ 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て，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 はゼロとしてあるから，K_Tの式⑫の分母の $-\frac{1}{2}$ は他に由来する。Stokeslet は long-range の場であるから（$u_s \propto \frac{1}{r}$，$r \to \infty$），遠方で振動している 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，Hancock によるもっと正確な速度表式を使うと，

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

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。

$q = 0.09\Lambda$ という長さは，‘影響半径’ないしは‘流れ場のスケール’とみることができる。これは体のうね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，[6] 局所場であることがうかがえる。半波長毎に体に付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，際立った後流が見られないことである。[6]

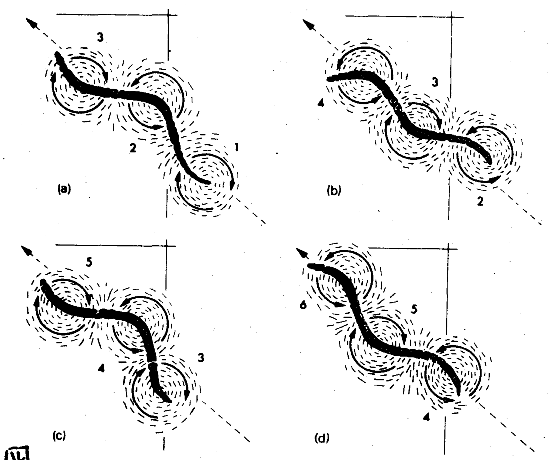


図5 *This Figure 16.12 from Gray (1968) gives a determination of flow directions (suggesting the streamline pattern) in the fluid flow around a swimming nematode.*

以上で考察してきたのは，主に大きな頭部をもたない動物のばあいであるが，定常的な推進のとき，そのばあい，うねり運動による合力の平均はゼロである。頭があると，合力の平均は，頭部の抵抗D_hに見合うゼロでない値をとらねばならない。このようなときの影響半径は，らせん鞭毛運動のばあい，$\Lambda/6$ でスケールが大きくなる。[3]

参考文献

(1) Lighthill, Sir James 1975a Mathematical Biofluiddynamics.

(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).