

低レイノルズ数の生き物*

エドワード・パーセル (著) 石本 健太[†] (訳)

Translated from E. M. Purcell, Life at low Reynolds number, AIP Conference Proceedings 28, 49 (1976), with the permission of AIP Publishing.

本論文は、エドワード・パーセル (Edward Purcell) の有名なレクチャーノート「Life at low Reynolds number」の邦訳です。元の原稿は、ヴィクター・ワイスコップ (Victor Weisskopf) を祝して催された会議「Physics and Our World: A Symposium in Honor of Victor F. Weisskopf」(1974年10月17日~18日, MIT) の会議録として出版されました。その後、American Journal of Physics からモリプリントが出版されています (Am. J. Phys. 45 (1977) 3-11)。

今回の講演は他の場所ではできそうにありません。これはヴィキ (Wiki)¹ に話そうと温めていた話です。ここいらっしやるみなさんと同じように、ヴィキと一緒に物理の研究を楽しんできました。また、それだけでなく、物理を使っているいろいろと探してみるのも、すばらしい経験でした。初等的な物理の知識しか持たないアマチュアのように、さまよい歩くのです。専門的な物理の研究には繋がらないとしても、最終的には、初等的な物理の理解を深めることとなります。さて、今回もそのようなテーマですが、ヴィキに話してみたい理由が他にもあります。というのもしばらく粘性について話そうと思うからです。液体の粘性がここでの主なテーマになります。ヴィキが、山の高さを含め、すべてを基礎定数で説明しようとするのはみなさんご存知でしょう。ヴィキも良く知っている通り、液体の粘性は一筋縄にはいきません。物質をほんの40ケルビン冷やすだけで、その粘性は100万倍も変化してしまいます。NMRのはじめのころ、グリセリンがスピンの緩和を調べるためにまさに必要なものだと分かったときは、流体の粘性には随分驚かされました。そこで、みなさんがグリセリンの中にいる小さなムシだとしてみましょう。辺りを見渡しても、グリセリンが冷えたところで、周囲の変化にあまり気づかないと思います。ヴィキなら、少なくとも粘性の対数くらいなら分かると言いきそうです。もちろん、その通りで、これらの活性化エネルギーによって粘性が変化するからです。ですから、その指数のオーダーを見積もることができます。でも、ヴィキ… もっと不思議なことに、CRCハンドブックの表を見ると、水より粘性の低い液体はほとんど無いんです。粘性には大きな幅があるけれど、あるところまでしか下がらないんです。どうも私には理解できないのです。これについては、ヴィキに任せたいと思います²。

*論文はテープ音源を元に編集され、もともとの講演のトーンが残っています。図には講演で用いられたOHPシートが用いられています。講演中の演示実験では、コーンシロップが入った透明の細長い長方形の管が、オーバーヘッドプロジェクタによって投影されました。いくつかの重要な手の動きは再現できませんでした。

[†]京都大学白眉センター / 数理解析研究所。E-mail: ishimoto@kurims.kyoto-u.ac.jp

¹[訳注] ヴィクター・ワイスコップの愛称。

²[AJP 版注] 聞いても誰も驚かないと思うが、ワイスコップ教授はこれをどのように説明できるかを最近私に教え

さて、物理学者として私たちがほとんど考えたこともないような世界の話をしてしたいと思います。物理学者も、高校でミリカン (Millikan) の油滴実験の再現実験の際に、粘性の話を書きますが、その後再び耳にすることはありません。少なくとも私が教えたことはありません。そして、レイノルズ数 (Reynolds number) なんて、工学者のためのものと思っているでしょう。さらに、低いレイノルズ数の領域は、工学の人でさえ興味を示さないでしょう。… ひょっとすると、流動層 (fluidized bed) との関係で、化学工学では違うかもしれません。MIT の化学工学の友人から聞いて、面白いトピックだと思いました。いずれにせよ、この低レイノルズ数の世界——この部屋の圧倒的多数の生物が住んでいる世界——にみなさんをお連れしたいと思います。私たちが直感を培ってきた世界とはこの世界は全く異なっています。

まず、この世界に引き込まれたきっかけについてです。後々のために、微生物がどのように泳いでいるかについて少しお話ししたいと思います。ただ、これだけが微生物における重要な問題でないことも後々わかります。私が興味を持ったのは、ハーバードでの私の元同僚であるハワード・バーグ (Howard Berg) の研究がきっかけです。バーグは水素メーザーの研究をしているノーマン・ラムゼー (Norman Ramsey) のもとで博士号を取得し、その後、彼が以前夢中になっていた生物学に戻って、細胞生理学の研究をしています。彼は現在ボルダー (Boulder) にあるコロラド州立大学にいますが、これからお話する問題について、最近、本当にびっくりするような発見をしました。ですから、大腸菌の軌跡を追って見つけた、彼の奇妙な発見こそ、私がこの初等物理の話題に夢中になったきっかけと言えるでしょう。

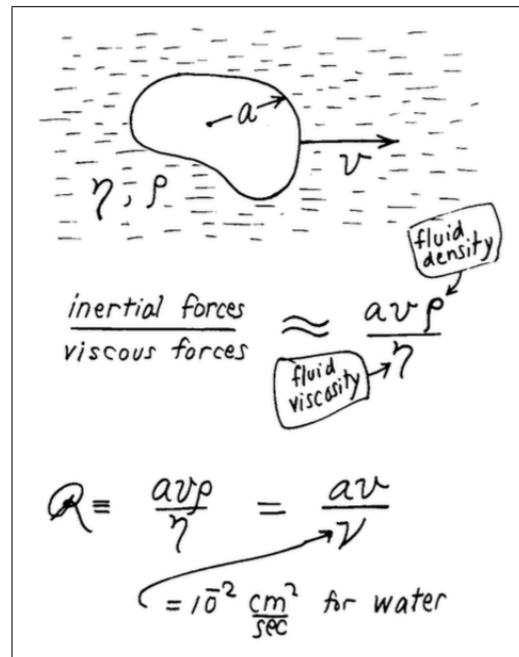


図 1:

では始めましょう。図 1 に速度 v で流体中を運動している物体がありますね。大きさは a です。ストークス則では、物体は球ですが、ここでは何でも構いません。 η と ρ は流体の粘性と密度です。慣性力と粘性力の比の値は、100 年近く前にオズボーン・レイノルズ (Osborne Reynolds) が指摘したように、 $av\rho/\eta$ 、あるいは av/ν となります。ここで、 ν は動粘性係数です。これの大きさを覚えるのは簡単で、水の場合 $\nu \approx 10^{-2} \text{cm}^2/\text{sec}$ です。この比はレイノルズ数と呼ばれ、その数が小さければ、粘性力が支配的になります。さて、始めは私も気づかなかったのですが、誰が小さなレイノルズ数に興味を持つかわかる簡単な方法があります。粘性 η を 2 乗して、密度で割れば、それは力になります (図 2)。 η^2/ρ は力を表し、他の次元は出てきません。水なら、 $\eta \approx 10^{-2}(\text{dyn}\cdot\text{sec}/\text{cm}^2)$ で、 $\rho \approx 1(\text{g}/\text{cm}^3)$ なので、 $\eta^2/\rho \approx 10^{-4} \text{dyn}$ です。これは、レイノルズ数が 1 のオーダーの時の、大きくても小さくてもよいのですが、何かを引っ張る力になります。つまり、潜水艦をレイノルズ数 1 で (球状の潜水艦なら、厳密には $1/6\pi$) 引っ張りたければ、 10^{-4}dyn の力で引っ張れば良いのです。ですから

てくれた。AJP の読者にも伝えて欲しい。

この場合、絶対的な意味で 小さな力 を考えるのであれば、小さなレイノルズ数に興味があるのは明らかです。それ以外に小さなレイノルズ数に興味があるのは、あったとしても、地球物理学者くらいでしょう。地球のマントルは 10^{21} ポアズほどの粘性³ を持っているそうです。ここで η^2/ρ を計算すれば、その力は 10^{41} dyn になります。これは地球の半分が残りの半分を引っ張る重力の 10^9 倍以上にもなります！つまり、地球のマントルの流れにおけるレイノルズ数は、とても小さい ということです。

$$\frac{\eta^2}{\rho} = \text{force}$$

for water, $\frac{\eta^2}{\rho} = 10^{-4}$ dynes

This force will tow anything, large or small, at $R \approx 1$

Earth's mantle has $\eta \approx 10^{21}$

$$\frac{\eta^2}{\rho} = 10^{41} \text{ dynes}$$

$$R \lll 1$$

図 2:

さて、液体の中を運動するものを考えてみましょう(図3)。水中を泳ぐヒトのレイノルズ数は、普通、 10^4 程度です。金魚や小さなグッピーなら 10^2 ほどまで小さくなります。我々が話題にしている生き物の場合、すぐ後で見ますが、 10^{-4} や 10^{-5} 程度です。これらの生き物にとっては、慣性はまったく重要ではありません。我々は当然、 $F = ma$ を知っているわけですが、彼らにとっては、ほとんどどうでもよいことでしょう。少しばかり、現実の生き物の絵をお見せします。といっても、今からお話するのはミクロンオーダーの小さなものですが(図4)。

図4にあるのは、ミクロのスケールの生き物です。糸ではありませんよ。水の中では、動粘性係数が $10^{-2} \text{ cm}^2/\text{sec}$ で、これらの生き物は通常 $30 \mu\text{m}/\text{sec}$ くらいで動きまわっています。その生き物を動かそう

と押して、急に押すのを止めると、止まるまでにどれだけの距離を移動するのでしょうか？答えは約 0.1 オングストロームです。それに、止まるまで約 $0.6 \mu\text{sec}$ しかかかりません。これで、低レイノルズ数が何を意味するのかがはっきりすると思います。慣性は全くはたらしません。もし、み

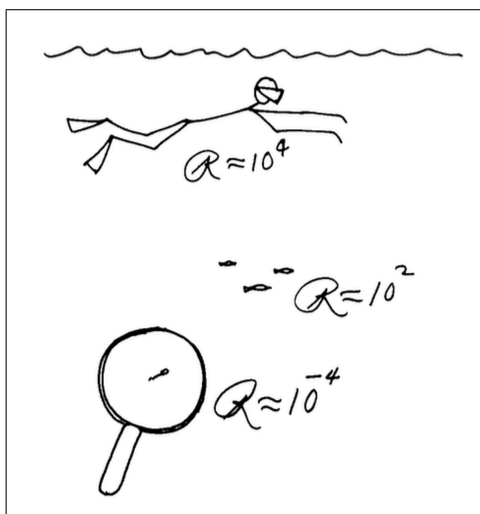


図 3:

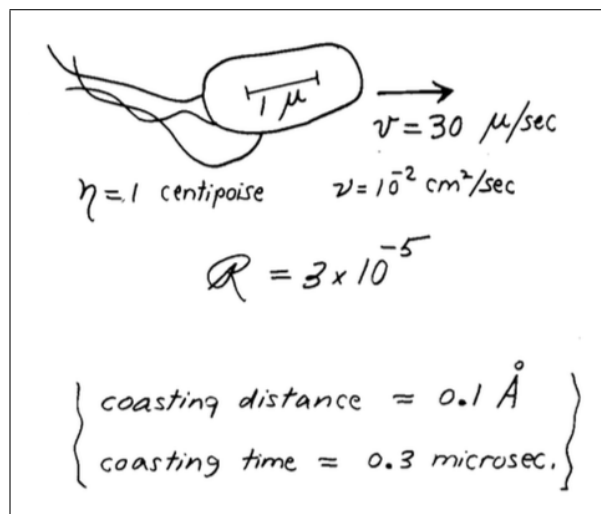


図 4:

³[訳注] P(ポアズ) は粘性の単位で $1P = 1 \text{ dyn}\cdot\text{sec}/\text{cm}^2$.

なさんが低レイノルズ数の世界にいれば、ある瞬間のみなさんの運動は、過去ではなく、みなさんに働く その瞬間の力によって決まるのです⁴。

ですから、自分の精子と同じレイノルズ数で泳ぐというのがどういう状況か、想像できます。そうですねえ、ハチミツでいっぱいのスイミングプールに入って、そして体のどの部分も 1cm/min より速く動かさないようにしましょう。そんな状況にみなさんがいると想像してください。ハチミツのプールの中にいて、時計の針のようにしか動けないと。そんな特別ルールのもとで、2, 3 週間かけて数メートルでも移動することができたなら、みなさんも立派な低レイノルズ数スイマー (low Reynolds number swimmer) です。

ここで、低レイノルズ数で泳ぐことの一般論について話をしたいと思います。泳ぐとはどういう意味でしょうか？そうですねえ、端的には何かしらの液体の中にいて、体を何かしらの方法で変形することを意味します。それしかできないわけです。動かして、そして戻して。もちろん、泳ぎつづけようとするれば、ある種の周期的な変形を選ぶでしょうし、最終的に移動がゼロになるような運動も全く役に立ちません。移動し続けなければならないのですから。というわけで、一般に、まわりの流体から働くトルクや力以外には外からは加わらないような状況での物体の周期的な変形を考えるわけです。図5に、実線で示された形の物体があります。これは、形状を破線の形に変化させ、そして、もとの形に戻ります。最終的にもとの形状、つまり点線の形、に戻ったとき、少し移動し回転しています。泳いだわけです。この1サイクルを行えば、変位が発生します。さらに、そのサイクルを繰り返せば、同じ変位が繰り返し発生するので、2次元なら円を描くでしょう。3次元なら、その最も一般的な軌道は、らせんで、1サイクルの変形のできる小さなねじれから形成されています。

低レイノルズ数の運動について、とてもおもしろいことがあります。それは、私が往復運動 (reciprocal motion) と呼んでいるある特別な泳ぎ方です。つまり、体のある種の形に変形させて、逆をたどって元の形に戻るというものです。低レイノルズ数では、すべてが綺麗に反転します。つまり、時間は全く重要ではなく、形状だけの問題になります。速く変形しようが、ゆっくり変形しようが、運動のパターンは全く同じになります。ナビエ・ストークス (Navier-Stokes) 方程式を

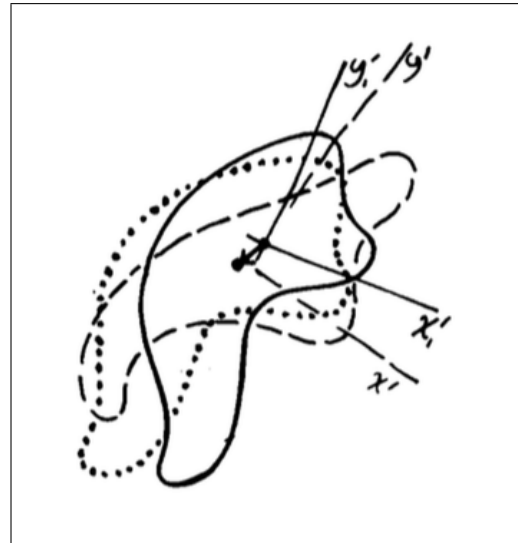


図 5:

Navier - Stokes:

$$-\nabla p + \eta \nabla^2 \vec{v} = \rho \frac{\partial \vec{v}}{\partial t} + \rho (\vec{v} \cdot \nabla) \vec{v}$$

If $Q \ll 1$:

Time doesn't matter. The pattern of motion is the same, whether slow or fast, whether forward or backward in time.

The Scallop Theorem

図 6:

⁴[AJP 版注] この世界では、アリストテレスの力学は 正しい! [1] を見よ。

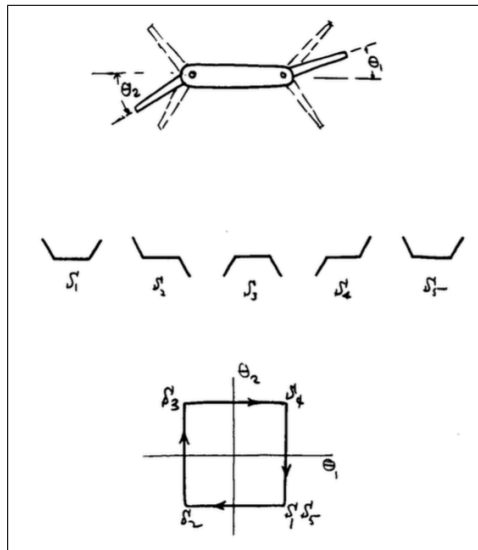


図 7:

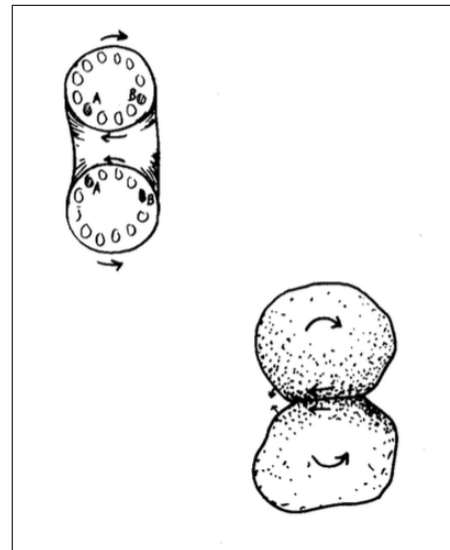


図 8:

もってきて、慣性項を落とすと、残るのは $\nabla^2 v = p/\eta$ です。ここで、 p は圧力です (図 6)。ですから、往復運動で泳ごうとしても、どこにも行けないわけです。速かろうが遅かろうが、もとの軌道を完璧にたどって、はじめの場所に戻ってきます。このよい例が帆立貝の運動です。ご存知のとおり、帆立貝はその貝殻をゆっくり開け、素早く閉めて水を吐き出します。ですから、低レイノルズ数での帆立貝は全くダメだということです。ひとつの蝶番 (ちょうつがい) しかないの、これでは動けません。形状空間に自由度がひとつしかなければ、往復運動をするしかありません。どうしようもありません。そんな風にして泳げる最も単純な生き物は、2つの蝶番をもつ生き物です。存在するかどうかは知りませんが、図 7 に仮定の生き物を示します。この生き物は、前と後ろに舵を持つボートのようで、他には何もありません。この生き物は低レイノルズ数でも泳げます。図に示された形状を辿って元の形状 S_5 に戻ってくれば良いのです。形状空間 (configuration space) は座標 θ_1 と θ_2 の 2 次元です。この場合、変形は形状空間でループを描くので、泳ぐことができます。実際、このモデルで遊んで見ましたが、対称性から、図に示されている方向に進みません。ここで、学生用の練習問題です。ではどうしてその方向だとわかるのでしょうか？⁵

さて、他にも低レイノルズ数で泳ぐのに困らない生き物を考えだすことができるでしょう。現にそのような生き物が存在するわけですから、できるはずですが、物理学者としてまず考えつくのは、トーラスでしょう。トーラス状の生き物がいるのかどうかは知りませんが、生理学的な問題があるとしても、きっと低レイノルズ数で泳げるはずですが (図 8)。他には、くっついた 2つの細胞でできていて、こっちで何らかしら引き合って、そっちで離れるという風に互いに回転することができるものです。それは“転がりながら”進むでしょう。以前は、キャタピラ式のトラクターや 2人乗りの自転車のように描いていましたが、それではうまくいきません。しかし、この低レイノルズ数の遊泳問題について、少なくとも 2つ、生物界にはもっとありふれた答えがあります (図 9)。ひとつ目は柔らかなオール (flexible oar) とでも呼びましょうか。ハチミツの中にいるような低レイノルズ数ではボートはこげませんよね。堅いオールなら反復運動しかできないので

⁵[訳注] パーセルが出したこの問題は比較的最近になって解かれた [2]。

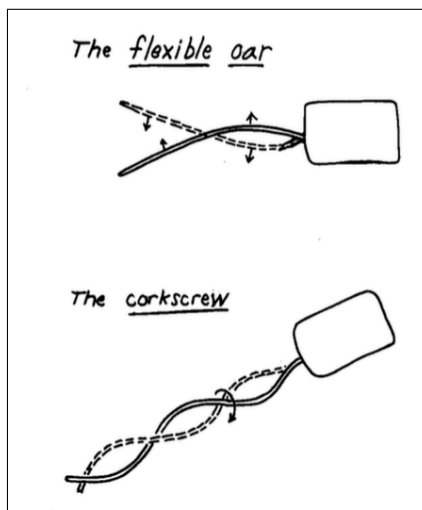


図 9:

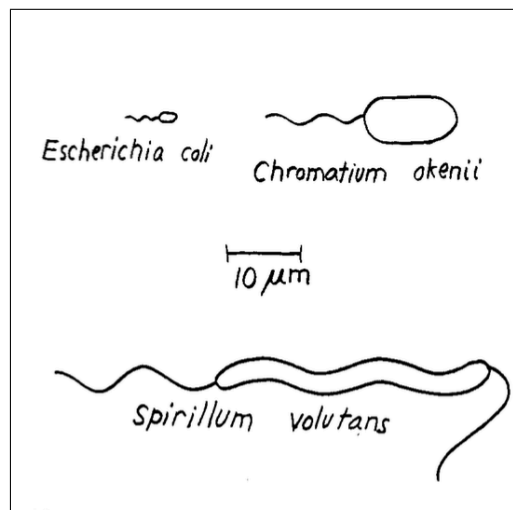


図 10:

すから、でもそのオールが柔らかければ、そうでもありません。この場合は、行きのストロークでオールの片側が曲がり、帰りにもう一方の側に曲がるわけです。帆立貝が満たす定理を避けるにはそれで十分です。もうひとつの方法は、コルク抜き (corkscrew) とでも呼びましょか。今から、こちらを主に話そうと思います。それを回し続ければ、形状空間では往復的な変化ではありませんから、進むことができます。ここで、このらせん推進で進める向きは非自明であると、納得してもらえますでしょうか。みなさんにはハチミツのスイミングプールに戻って、とてもとてもゆっくり動いてもらいましょう。ここでは、水を後ろ側に押し出すという直感は役立ちませんが、大したことはありません。みなさんのナイーブで素朴な考えが、実際には正しくないことに気づくはずですが、しかし、これはただ運が悪かっただけで、何かを学ぶ際はいつだってそんなものです。

では、実際の生き物をいくつか見てみましょう (図 10)。この図はハワード・バーグが送ってくれた彼の論文から取ってきたものですが、ここに、3つ、実際の生き物がいますね。今から最もたくさんお話しするのは、有名な生き物、大腸菌 *Escheria coli* で、このとても小さな生き物です。そして、大きめの生き物が2ついますね。それらのラテン名を絵の下に書きました。ここにいらっしゃるの中には昔から馴染みのある人もいるかもしれません。この生き物 (スピリルム・ボルタンス, *S. volutans*)⁶ は尻尾だけでなく、その体も波打たせて泳ぎ、大まかには、らせん状の波がその尻尾を伝わっていきます。左側のバクテリア、大腸菌は長さが約2ミクロンです。その尻尾が、我々の興味のある部分である、鞭毛 (flagellum) です。なかには、細胞の両端から鞭毛が生えているものもいます。何本か生えていたとしても、大抵それらを束ねています。また、動かない細胞もいて、それらには鞭毛がありません。それでも元気に生きています。ですから、この生き物の場合には、泳ぐことは必須ではありません。ただ、図のこの細胞は泳ぎます。鞭毛の直径は約130オングストロームしかありません。同じく重要な推進器である繊毛 (cilia) よりずっと細いです。繊毛に関しては、今月のサイエンティフィック・アメリカン誌にすばらしい記事 [3] があります。繊毛はその直径が約2000オングストロームで、中にはもっと精密な器官が入っています。

⁶[訳注] らせん菌の一種。

一方、鞭毛⁷の内部にはそのような器官が入る余裕はありません。

鞭毛がどのように機能しているかは、長年の関心事でした。この分野の古典的な仕事は1951年頃のもので、みなさんの中には覚えている方もいると思いますが、ケンブリッジの有名な流体力学者、サー・ジェフリー・テイラー (Sir Geoffrey I. Taylor) による研究です。以前、ナショナルアカデミーで彼のすばらしい講演⁸を聴きました。その講演で、彼はポケットから自分の研究している模型を取り出したんです。それは円柱状で、中にあるゴムバンドのモーターによって、らせん形の尻尾が動く仕組みでした。彼はそれをグリセリンの中で動かしました。尻尾は、回転するコルク抜きのような簡単なものではありませんでした。尻尾を回転させるためには、生き物の後ろに回転するジョイント部が必要になるため、当時は皆、尻尾は回転するのではなく、波打つと信じきっていたのです。ですから、彼は回転するらせんを、本体に固定されているゴムチューブで隠していました。また、本体にキール⁹がありました。サー・ジェフリー・テイラーが講演の中で、始めはキールを付けず、後でそれが必要だと分かって恥ずかしかったと言っていた記憶があります。それ以来、このテーマについては膨大な文献があり、私もほんの一部しか知りません。その中で、当時の G. I. テイラーの Proceedings of the Royal Society の論文 [5] には、H. ラム・流体力学 (*Hydrodynamics*)、G.I. テイラー (彼の以前の論文)、G.N. ワトソン・ベッセル関数 (*Bessel Function*) の、わずか3つの参考文献しかありません。まさに、この分野の草分けと言えるでしょう。

さて、最近の研究に戻って、これらの生き物の泳ぎを追跡した写真をお見せします。これはハワード・バークの研究です。まずは、彼がやったこととお話ししましょう。彼はハーバードにいる頃に、装置を作り始めました。彼は実際の遊泳メカニズムの研究には全く興味が無く、もっとおもしろい問題、つまり、なぜこれらの生き物が泳ぐのか、そして、どこに泳いでいくのか、ということに興味を持っていました。特に彼は、エサが偏った状態での振る舞いを見て、大腸菌の走化性 (chemotaxis) を研究しようとしていました。そこで、彼は1匹のバクテリアを x, y, z 座標で追跡するような、小さな装置を作りました。単に光で追跡するだけですが、それで彼は、エサの偏りの無い通常状態のバクテリア1匹を追跡できるようになりました。ひょっとすると何かしらの勾配に影響

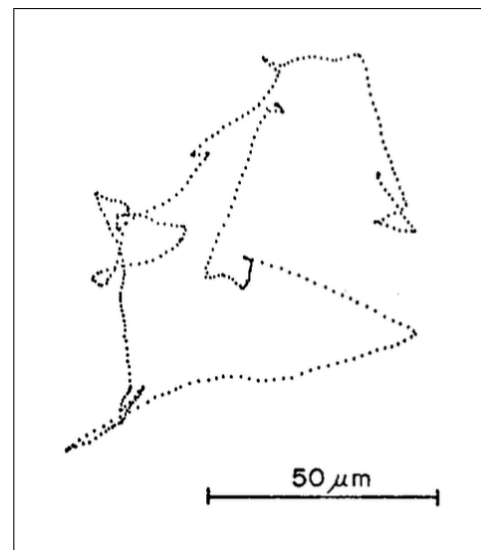


図 11:

を受けているかもしれませんが、大腸菌などを使った研究での大きな利点は、よく知られたミュータント株が多くあるために、それぞれの研究で異なるミュータントを用いることができることです。

⁷[訳注] 精子やミドリムシといった真核生物が有する細長い遊泳器官も鞭毛 (flagellum) と呼ばれるが、その構造は本質的には繊毛 (cilia) と同じであり、原核生物 (バクテリアを含む) の鞭毛 (バクテリア鞭毛、細菌鞭毛とも呼ばれる) とは異なっている。真核生物の鞭毛と繊毛の名前の区別は、習慣的なもので、数が少ない場合には鞭毛、複数あるいは多数ある場合には繊毛と呼ばれる。

⁸[訳注] 文中の講演かどうかは不明だが、G. I. Taylor の低レイノルズ数流れに関するレクチャーが National Committee for Fluid Mechanics Film のシリーズとして公開されており、YouTube からでも見る事ができる [4]。

⁹[訳注] 船の底にある水中の構造物のこと。

次の図 11 は彼が追跡したもの一例です。1 匹のバクテリアの軌跡を平面に射影したものを示しています。小さな点は約 0.1 秒間隔です。1 秒か 2 秒くらいある辺にそって動いていて、典型的な速さは $20\text{--}40\mu\text{m}/\text{sec}$ です。しばらく泳いで、その後止まって向きを変えていることに注目してください。あとで、これが何を示唆しているのを見ることにします。1 年前、ハワード・バークが思い切って、ネイチャーに論文 [6] を書きました。そこでは、得られた証拠を元に、大腸菌は鞭毛を波打たせているのではなく、回転させて泳いでいるに違いないと議論しています。このことは、その年の間に、カルフォルニア大学サンディエゴ校のシルバerman (Silverman) とサイモン (Simon) のとてもエレガントな実験 [7, 8] によって示されました。彼らが実験で使用したミュータントは、鞭毛が全くありませんでした。ただ、本来なら鞭毛がくっついている根元部分のフック (proximal hook) は持っていました。彼らは、抗フック抗体を用いると、これらが互いにくっつくことに気がきました。しばらくすると、あるバクテリアのフックが顕微鏡のスライドガラスにくっついて、細菌体が一定の角速度で回りました。そして、2 つのフックがくっつくと、思ったとおり、2 つの細菌体が反対向きに回り出したのです。なんとも見事な技です。さて、ハワードが彼の追跡したものを用意してくれました。次の図 12 は、このように付着した、ある菌体の端を追跡したものです [10]。抗体によって、本来なら鞭毛がある場所が、顕微鏡のスライドガラスに張り付いています。図には、2 つの速度成分 V_x と V_y がプロットされています。2 つの速度成分は 90 度位相がずれているので、追跡された点は円を描きます。図の中央で、1 成分だけ位相が 90 度変化したのが見えますね。回転が逆向きになったのです。数百回一定のスピードで回転し、ターンして逆向きに回ります。どうやらこの生き物は実際に回転ジョイントを持ち、中にモーターがあるのです。それによって両方向に鞭毛が回転するのです。本当に驚くべきからくりです。

私は、回転するコルク抜きでの推進の仕組みに興味を持ちました。らせんの軸方向だけの 1 次元の運動を考えましょう (図 13)。らせんは並進し、また、回転できるとします。つまり、それに力とトルクを加えることができるということです。速度は v 、角速度は Ω としましょう。さて、ここで低レイノルズ数では全てが線形であることを思い出して下さい。全てが線形といえば、行列が関係すると思うでしょう。力とトルクも、速度や角速度と定係数の行列で関係し

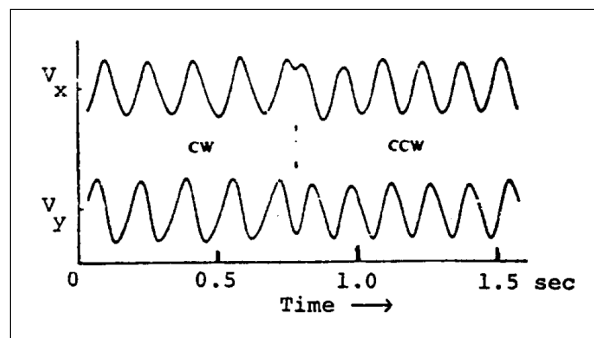


図 12:

ています。この小さな 2×2 行列を推進行列 (propulsion matrix) と呼ぶことにします。もし、その成分 A, B, C, D を知っていれば、このらせんの回転でどれだけ推進できるかがわかるでしょう。

さあ、いくつか仮定をおいて、話を続けましょう。同軸上に、例えばコルク抜きが 2 つ十分離れて置かれているとして、それらの速度場に相互作用がなければ、全体の推進行列はただの足し算になります。この仮定を認めるとすれば、かなり上手に—説明する時間はありませんが—推進行列が対称行列になることを示すことが出来ます¹⁰ (図 14)。ですから、実際には、運動は 4 つでなく、3 つの定数で記述され、しかも、とても簡単に計測できます。この生き物の模型を作って、

¹⁰[訳注] 例えばローレンツの相反定理 (Lorenz' reciprocal theorem) を用いればよい。詳しくは [9] を見よ。

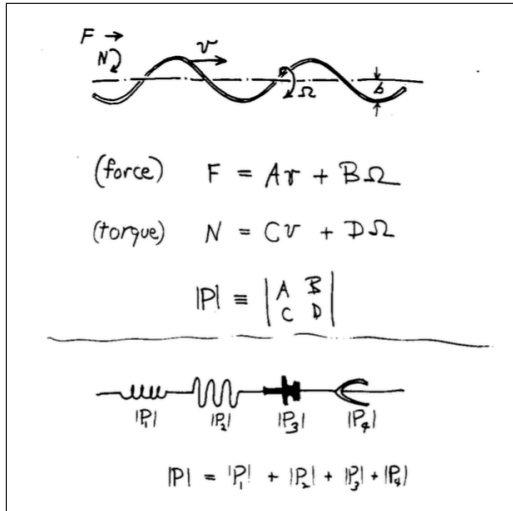


図 13:

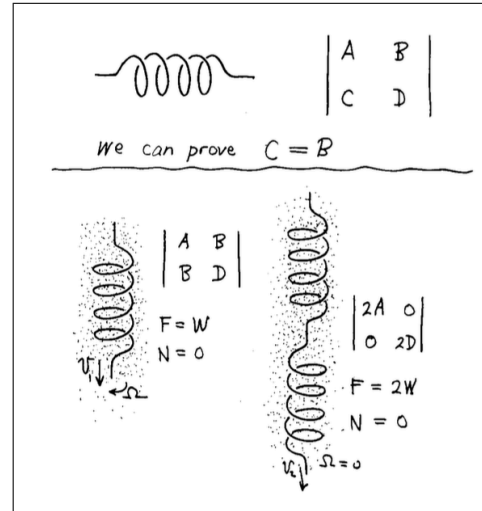


図 14:

好きな流体に落とすだけでいいのです．これらの定数はその流体と独立に決まりますからね．と
 ということで，やってみました．これが私の演示実験です．この一連の講演ではひとつは実験を行
 うべきだと思っていました．それでは，やってみましょう．これは．グリセリンでなく，コーンシ
 ロップのタンクです．そのほうが安く，一様です，粘度も水の 5000 倍の 50 ポアズもあります．さ
 らに嬉しいことに，実験材料を指につけて舐めても大丈夫です．

低レイノルズ数での運動は安定して，ゆっくりとして
 いて，そして規則的です．模型はほんの僅かですが，実
 際には回っています．それが，コルク中のコルク抜き
 の運動だったら，当然見た目の形状は変わらないでしょう．
 その場合，まさに滑っているわけで，今の模型とは随
 分と異なっています．そのため，1 回転する間に，数波
 長ほど沈んでしまいます．もし推進行列が対角的ならば，
 その模型は全く回転しないでしょう．ですから，あとは，
 沈降に対してどれだけ回転しているかを見て，非対角成
 分を手に入れればよいだけです．他の成分を決定するに
 は，まず，ひとつらせんを用意し，もうひとつ，2 つの
 らせんを逆向きにしてくっつけたものを用意します．こ
 れらを動かしてみるとうまくいきます．行列は足し算に
 なり，逆向きの 2 つのらせんによって，推進行列は対角
 行列になるはずですが (図 14) ．すると，回転しなくなりますが，これでいいのです．

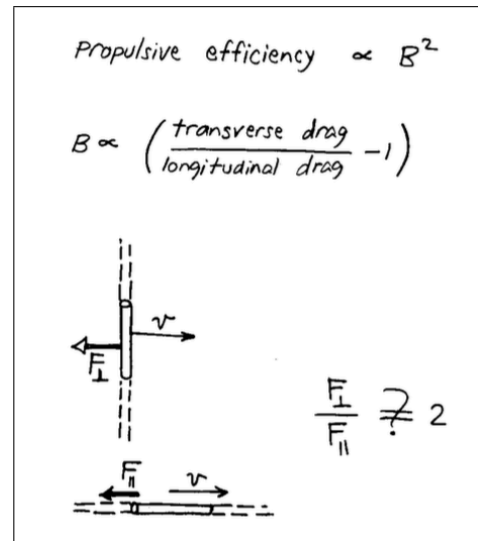


図 15:

推進効率 は行列の非対角成分の 2 乗にだいたい比例します．非対角成分は，ワイヤーにはたらく
 効力の垂直成分と平行成分の差に依存します (図 15) ．これらはある極限で，2 倍だけ異なる¹¹

¹¹[訳注] 細長い形状の物体に働くストークス抵抗は，速度の向きによって異なる．図 15 の記号に従うと，ワイヤー
 に対して垂直な向きと平行な向きの，単位長さあたりにはたらく流体抵抗は， $F_{\perp} = C_{\perp}v$ ， $F_{\parallel} = C_{\parallel}v$ と速さ v に比例
 する．比例定数は，それぞれ $C_{\perp} = 4\pi\mu/(\log(d/L) + O(1))$ ， $C_{\parallel} = 2\pi\mu/(\log(d/L) + O(1))$ となる．ここで， L は物
 体の長さ， d は物体断面の長さスケールである．そのため，細長い極限 $d/L \rightarrow 0$ で 2 つの抵抗力の比 F_{\perp}/F_{\parallel} は 2 に
 近づく．例えば，[11, 12] を見よ．

と考えられています。しかし、私が用いたモデルでは、その値は1.5くらいでした。この式の-1の因子¹²が効いてくるので、かなり効率が悪くなります。やはり、沈んでいる間に、もっと回転させたいならば、丸いワイヤーは使わない方が良いでしょう。スリンキー¹³のようなものの方が良さそうです。ですから、それを作って、非対角成分を測定してみました。本当にびっくりしましたよ。ちっとも良くないんです！これらの2つの状況での流体力学は全くシンプルではなく、私はあまり理解できていません。どちらの場合にも、憂慮すべき対数発散¹⁴がありますが、両者は幾分性質が異なります。ですから、先に述べた、2という理論値はおそらく正しくないと思います。

これらすべてを踏まえて効率を計算すると、モデルのパラメータを最適化しても、実際にはかなり小さいことがわかります。このような、らせんのプロペラで進む球の場合(図16)に、その効率を2つの仕事量の比として定義します。それは、中にあるヒトがクランクを回すのに必要な仕事量を分母に、外にいる私がそれ全体を引っ張るのに必要な仕事量を分子としたものです。すると、この効率が1%程度であることがわかります。しばらくその結果が気になって、ハードに興味を持ってもらおうとしました。しかし、興味をもってくれませんでした。それもそのはずです。効率はこれらの生き物の運動にとって、そこまで大事なことではないからです。必要なエネルギー量を調べて、実際に見てみましょう。この生き物1匹を、このようなスピードと環境、効率1%の推進システムで動かすには、どれくらいの仕事率が必要になるでしょうか？とても簡単にわかります(図17)。速さ30 $\mu\text{m}/\text{sec}$ で、1%の効率で進むには、 $2 \times 10^{-8} \text{erg}/\text{sec}$ 程の仕事率がモーターにかかります。質量あたりにすれば、0.5W/kgになり、たいして多くはありません。現代の乗り物の場合、それよりも30から40倍ものエネルギーを使います。この小さな生き物は1日24時間動き、たったの0.5W/kgしか使いません。代謝やエネルギーの総量に対して、ほんのわずかの量です。人間とは違って、使用可能エネルギーを浪費せずに、ただ動き回るだけです。なので、彼らにとっては1%の効率の鞭毛であろうが、2%の効率の鞭毛であろうが、気になりません。ほとん

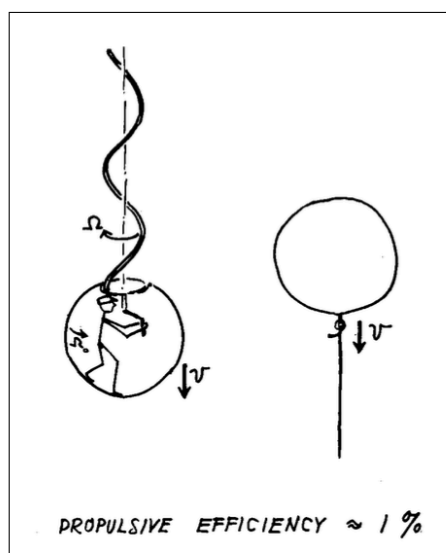


図 16:

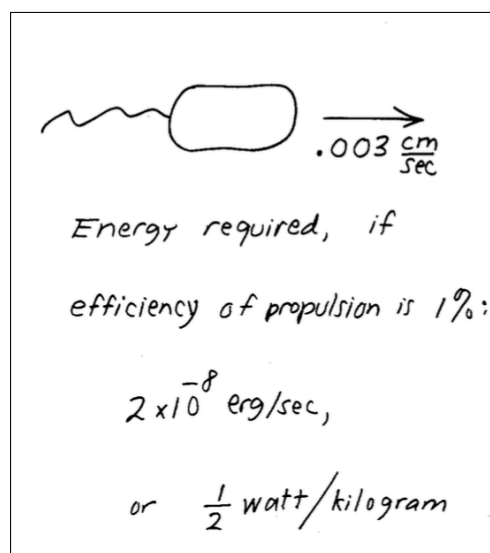


図 17:

¹²[訳注] 図 15 の B の式を見よ。

¹³[訳注] ばね状の形をした玩具。日本ではレインボースプリングとして知られている。

¹⁴[訳注] 上の注 11 を見よ。

ど違いがないわけです．まるで，ダットサン¹⁵でサウジアラビアを走っているようなものです．

ですから，興味深いのは，どのように泳ぐかということではありません．見方を変えてみましょう．もし遊泳が，完全に対称でなければ，泳げるわけです．効率がたったの1%であろうが，何の問題もありません．むしろ考えるべきは，その生き物が，溶媒による拡散で，運動に必要なエネルギー分子を十分集められるか，ということです．実は，分子濃度は 10^{-9} Mあればよい¹⁶ことがわかります．ここで，拡散(diffusion)という言葉を導入しました．拡散はとても重要です．低レイノルズ数の世界でのもうひとつの奇妙な特徴で，攪拌(stirring)が全くできないのです．生き物にとって，問題はエネルギー供給ではなく，環境です．低レイノルズ数では，まわりの環境をかき混ぜることができません．自分が動くと，まわりも引きずられて，後ろにくっついてきてしまいます．初等的な物理を使って，簡単にこのことを見てみましょう．攪拌に

The diagram is a handwritten note comparing stirring and diffusion. It starts with the title "Stirring vs. Diffusion". Below it, it lists "time for transport by stirring: $\frac{l}{v}$ " and "time for transport by diffusion: $\frac{l^2}{D}$ ". It then states "stirring works if $\frac{lv}{D} > 1$ ". Next, it defines " $S = \frac{lv}{D}$ " with a note " $< 10^5 \text{ cm}^2/\text{sec}$ " and " $R = \frac{lv}{\nu}$ " with a note " $< 10^2 \text{ cm}^2/\text{sec}$ ". At the bottom, there is a small drawing of a fish and the text " $S \approx 10^{-2}$ " and "local stirring accomplishes nothing".

図 18:

よって，なにかを距離 l だけ運ぶのにかかる時間は，おおよそ l を攪拌速度 v で割ったほどになります．一方で，拡散で運ぶ場合は l^2 を拡散係数 D で割ったものです．この2つの比は，距離と拡散係数で定まり，拡散に対する攪拌の効率性を表します．

この比にはきっと誰かの名前がついているはずですが，文献が分からず，誰の数と呼ばれているのか分からないので，攪拌数(stirring number) S とでも呼ぶことにしましょう¹⁷．単に， lv/D です．ところで，レイノルズ数は lv/ν でしたね． ν は cm^2/sec の単位の動粘性係数で， D は cm^2/sec の単位の拡散係数です．何でもよいのですが，いま興味をもっているものを…そうですね，水中のエサ分子を考えましょう．さて，水中での拡散定数は通常の大サイズの分子ならばどれもほとんど同じで， $10^{-5} \text{ cm}^2/\text{sec}$ くらいです．我々が興味を持っているミクロンオーダーの領域と速度スケールでは，攪拌数 S は 10^{-2} であることがわかります(図18)．つまり，この生き物が自分のすぐまわりを攪拌しても何も起こりません．拡散で出たり入ったりするのを待っている方が良いのです．排出物を自分から遠いところに運び，エサを自分のところに運ぶのは，結局はその場での拡散で決まってしまう．じたばた動いても良いのですが，ただその場でじっとしてエサが拡散するのを静かに待っていても，同じくらい集められるのです．

以前の私は，これらの生き物が泳ぐ理由は，泳げばより多くのエサを得られるからだと思っていました．液中にはそのような生き物が欲しがる分子でいっぱいなのですから．物理学者としての私の直感では，エサをすくいたければ，泳ぐべきだと思ったのです．さて，球のまわりのストークス(Stokes)流で表される速度場の拡散問題は簡単に解くことができます．例えば，緩和法(relaxation

¹⁵[訳注] 日産の自動車ブランド．

¹⁶[訳注] M(モラー)は体積モル濃度で， $1\text{M}=1\text{mol/L}$ ．

¹⁷最近，正しい名前がシャーウッド数(Sherwood number)であるとわかった．結局 S は適切だったわけだ！

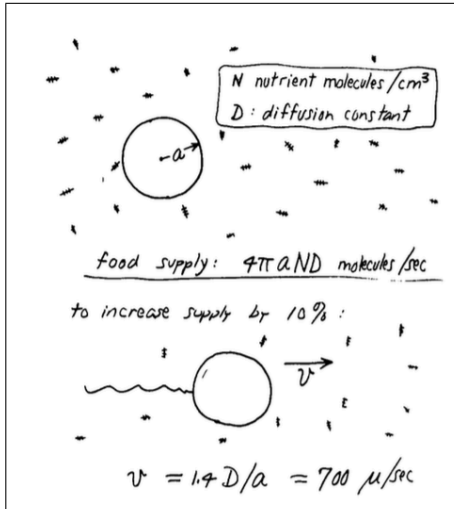


図 19:

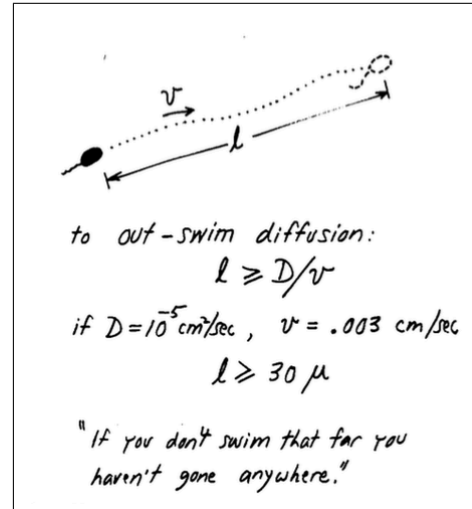


図 20:

method)¹⁸ を使えば良いでしょう。実際にやってみると、エサの供給を増加させるために必要な、細胞の移動速度がわかりました。エサの供給は、もしそこにじっとしていれば $4\pi aND$ 分子/sec です。ここで、 a は細胞の半径 (図 19) で、 N はエサ分子の濃度です。エサの供給を 10% 増やすためには、 $700\mu\text{m}/\text{sec}$ の速さで移動しなくてはなりません。これは、実際の速さの 20 倍になります。摂取できるエサの増加は生き物の速度の平方根で変化するので、この点では泳ぐのは全くの無意味です。しかし、エサがより豊富な場所を見つけることはできます。つまり、ウシのように、牧草を食べながら移動することはなく、より豊かな牧草地を求めて移動するのです。では、どれくらいの距離を移動しないといけないのでしょうか？そうですねえ、拡散を振り切るくらい遠くまで移動する必要があります。さきほど、拡散に比べて、攪拌はその場だけでは全くの無駄だと述べました。でも、より多くのエサあるのかどうかを調べるために移動したい、と考えてみましょう。そのためには、拡散より速く泳がなければなりません。どうすれば良いのでしょうか？ズバリ、その距離は D/v です、つまり、拡散より速く泳ぐためには、定数 S の中にあるこの長さと同じかそれ以上進まなくてはなりません。典型的な D や v では、 $30\mu\text{m}$ になります。これこそ泳いでいるバクテリアで起こっていることでしょう。この距離以上泳がなければ、どこに向かうこともできません。これが、分子の拡散係数が D のときの、まわりの環境の変化に気づくために必要な長さスケールだからです (図 20)。

バーグの図 (図 11) をもういちど振り返って見てみましょう。大腸菌が何度も直進を繰り返しているのがわかるでしょう。あるいは、どうして進んだり止まったりするのかと思うかもしれませんが。どうして戻ったりするのでしょうか？自信はありませんが、拡散より速く泳ごうとしているからではないでしょうか。そうでないなら、鞭毛のないミュータントのように、じっとして良いはず。さて、まだワードに言ってないので、かなり気が引けますが、ここで話してみようと思うことがあります。彼は走化性の実験をしているときに、とても面白い振る舞いを見つけました。これらの生き物を液中に入れて、液中で生き物が好む物質に濃度勾配をつけると、だんだん上流のほうに向かっていきます。そこで、上流に向かう様子を見て、どんなルールがある

¹⁸[訳注] 偏微分方程式の数値解法のひとつ。

のか、と考えてみましょう。現代語で言うところの、上流を見つけるためのアルゴリズムは、とてもシンプルなものです。ずばり「うまく行っているなら、しばらくは止まるな!」です。バーグが彼の論文の中でやっているように、彼が“ひねり”と呼ぶ、休みから休みまでの長さの分布をプロットしてみましょう。勾配の高い側に行けば、長い経路の頻度が高くなります。状況をよくするためのとても簡単なルールと言えるでしょう。一方、勾配を下っていても、短くはならないのです。これは、ちょっと不思議です。状況が悪化しているときは、どうしてもすぐには変えないのでしょうか? すぐに止まるのは意味がないからではないのでしょうか。拡散より速く移動するための最低距離を使って、まわりを調べるのです。短か過ぎる距離では馬鹿げているでしょう。おそらくそうでしょうが、私にもわかりません。これらから学んだことは、ひとつには、このシンプルな流体力学、もうひとつは、推進のメカニズムは全然重要でない、ということでしょうか。もちろん、物理学者が予想もできない、あの、あまりにも神秘的なモーターの生理学が重要であることは言うまでもありません。

オズボーン・レイノルズの話に戻りたいと思います。本当に偉大な人物でした。実は、彼は工学の教授で、レイノルズ数を発明しただけでなく、乱流とは何かということ、そして流れには不安定性があるということも示しました。彼はさらに、ベアリングを滑らかにする方法を解いた人物でもあります。それは、あまりにも些細な問題かもしれませんが、今まで知らなかった人にはお勧めしたいです。ただ、私もほんの最近、彼の論文集を読んでいて気付いたのですが、彼が晩年の1903年に、サブメカニカル宇宙(submechanical universe)に関する詳細なとても長い論文を出版していたのです。直径が 10^{-18} cmの粒子から成る完全理論です。今となればかなり馬鹿げたものになってしまいました。それは力学的なモデルで、粒子が互いに相互作用して、全空間を覆い尽くしているのです。今日のサブメカニカル宇宙理論の研究と比較するのは場違いに思えるかもしれませんが、オズボーン・レイノルズだったら、不適当だとは思わなかったでしょうし、ヴィキもきっとそうは思わないでしょうね。

訳者あとがき

本論文は、E. M. Purcellの有名な講演「Life at Reynolds number」の邦訳です。微生物の運動を平易な物理で語っているレクチャーノートとして、現在でも多くの人に読まれています。パーセルは核磁気共鳴現象(NMR)の発見によりノーベル物理学賞(1952年)を受賞した物理学者ですが、電磁気学の教科書[13]の著者としても知られています。また、図6で言及されている、マイクロサイズの帆立貝は移動することができない、という主張は、彼の名前を冠した“定理”、パーセルの帆立貝定理(Purcell's scallop theorem)、として知られています(帆立貝定理に関する詳しい解説は、例えば[14, 15])。低レイノルズ数流れの時間反転対称性の奇妙さや面白さを端的に表すものと言えるでしょう。

近年、実験系の進歩に刺激され、低レイノルズ数の生き物に関する流体力学の研究が盛んに行われています。さらに詳しく知りたい方のために、いくつか文献を挙げておきます。比較的平易な物理で書かれている書籍としては[16]がおすすりめです。細胞スケールの物理学全般については、

[17] の教科書が網羅的に書かれています。日本語で書かれた教科書としては、[18] が出版されています。最新の研究にアクセスするためのレビュー論文としては、[19] が非常によくまとまっています。また、最近出版された書籍 [20] も参考になるでしょう。本文の後半の主題であるバクテリアの運動についての最近の研究については [21] に詳しくまとめられています。

この訳文は、訳者が自分の勉強のために書き始めたのがきっかけでしたが、体裁が幾分まともになったのは、出版を勧めてくださった山田道夫先生のお力添えのおかげです。また、市野悠、高江恭平の両氏には原稿を読んでいただきました。心から感謝いたします。また、翻訳のための原論文の使用を快諾してくれた American Institute of Physics (AIP) Publishing に感謝いたします。本訳文が、普段は目にしない、この低レイノルズ数の生き物たちに思いを馳せるきっかけになれば、訳者にとってこれ以上の喜びはありません。

参考文献

- [1] A. Franklin, Principle of inertia in the middle ages, *Am. J. Phys.* **44** (1976) 529-545.
- [2] L. E. Becker, S. A. Koehler and H. A. Stone, On self-propulsion of micro-machines at low Reynolds number: Purcell's three-link swimmer, *J. Fluid Mech.* **490** (2003) 15-35.
- [3] P. Satir, How cilia move, *Sci. Am.* **231** (1974) 45.
- [4] G. I. Taylor, Low Reynolds number flow, The National Committee for Fluid Mechanics Film (1967). YouTube の動画へは次のリンクから：
<https://youtu.be/51-6QCJTAjU?list=PL0EC6527BE871ABA3>
- [5] G. Taylor, The action of waving cylindrical tails in propelling microscopic organisms, *Proc. Roy. Soc. A*, **211** (1952) 225-239.
- [6] H. C. Berg and R. A. Anderson, Bacteria swim by rotating their flagellar filaments, *Nature*, **245** (1973) 380-382.
- [7] M. Silverman and M. Simon, Flagellar rotation and the mechanism of bacterial motility, *Nature* **249** (1974) 73-74.
- [8] H. Larson, R. W. Reader, E. N. Kort, W. W. Tso and J. Adler, Change in flagellar rotation is the basis of the chemotactic response in *Escherichia coli.*, *Nature* **249** (1974) 74-77.
- [9] J. Happel and H. Brenner, *Low Reynolds Number Hydrodynamics* (Springer, 1983).
- [10] H. C. Berg, Dynamic properties of bacterial flagellar motors, *Nature*, **249** (1974) 77-79.
- [11] G. J. Hancock, The self-propulsion of microscopic organisms through liquids, *Proc. R. Soc. Lond. A* **217** (1953) 96-121.

- [12] J. Gray and G. J. Hancock, The propulsion of sea-urchin spermatozoa, *J. Exp. Biol.* **32** (1955) 802-814.
- [13] 最新版は, E. M. Purcell and D. J. Morin, *Electricity and Magnetism*, (Cambridge University Press, 3rd edition, 2013). 邦訳は旧版のもので, 飯田修一 (監訳), パークレー物理学コース「電磁気」(丸善出版, 2013) .
- [14] 石本健太, 山田道夫「微生物の流体力学: 帆立貝定理とその破れ」数理解析研究所講究録, **1796** (2012) 15-21.
- [15] 石本健太, 山田道夫「座標に基づいた帆立貝定理の証明」ながれ, **33** (2014) 238-240.
- [16] D. B. Dusenbery, *Living at Micro Scale: The Unexpected Physics of Being Small* (Harvard University Press, 2011).
- [17] R. Phillips, J. Kondev, J. Theriot, H. Garcia, *Physical Biology of the Cell* (Garland Science, 2nd edition, 2012). 邦訳は初版のもので, 笹井理生, 伊藤一仁, 千見寺浄慈, 寺田智樹 (訳)「細胞の物理生物学」(共立出版, 2011)
- [18] 谷下一夫, 山口隆美「生物流体力学」(朝倉書店, 2012).
- [19] E. Lauga and T. R. Powers, The hydrodynamics of swimming microorganisms, *Rep. Prog. Phys.* **72** (2009) 096601.
- [20] C. Duprat and H. A. Stone, *Fluid-Structure Interactions in Low-Reynolds-Number Flows*, (Royal Society of Chemistry, 2016).
- [21] E. Lauga, Bacterial hydrodynamics, *Annu. Rev. Fluid Mech.* **48** (2016) 105-130.