

〔特集〕生物流体

流体中を運動する生物集団の形態形成に関する話題から

Topics in pattern formation by organisms moving in fluid

*神奈川大・工学部 杉 本 剛†
Takeshi SUGIMOTO

1 はじめに

現在筆者は 2001 年 9 月から 1 年間の予定で、University of Cambridge の Department of Applied Mathematics and Theoretical Physics (略称 DAMTP) に世話になって、生物流体力学の研究を進めている。受入れは、現在 DAMTP の Head で Journal of Fluid Mechanics の Co-Editor を務めている T. J. Pedley 教授である。彼は G. I. Taylor Professor of Fluid Mechanics という名誉ある肩書きを持っている。Pedley 教授の専門は生物流体力学で、The Biological Fluid Dynamics というグループを率いて研究している。もともとは血管や気管支などの内部流れの研究¹⁾で有名だが、最近では「生物対流」という外部流れの研究に重心を移している。また、新たに M. I. T. から Lakshminarayanan Mahadevan (皆は Maha と呼んでいる) が Schlumberger Professor of Complex Physical Systems として DAMTP に着任し、Materials and Biophysics Research Group を率いて Pedley 教授のグループと一緒に活動しているので、バイオ関連のグループは DAMTP の中でも比較的大きな研究集団である。

当地にはもう一人の生物流体力学の研究者がいる。Department of Zoology の C. P. Ellington 教授である。学科は違うものの Pedley 教授と連携して生物流体力学を世に広める役割²⁾を務めている。Ellington 教授は昆虫の羽ばたき飛行の実

験的研究³⁾で名高く、東京大学工学部の河内啓二教授をはじめとする日本の研究者との共同研究も盛んである。数年前には、大阪府立大学工学部の砂田茂先生が滞在し、共同研究⁴⁾で成果を上げている。

生物流体力学の中興の祖 Sir James Lighthill がこの方面の研究を始めたきっかけは、この Department of Zoology でバイオメカニクスを専門としていた Sir James Gray が G. I. Taylor と Lighthill に協力を求めたからだそうである⁵⁾。そのときの成果が流体中を変形しながら這い進む squirmer の理論⁶⁾であるという。しかる後 Lighthill は Gray の後任の T. Weis-Fogh 教授と共に生物流体力学を大きな分野に育てた訳であるから、今でも DAMTP と Department of Zoology の密接な関係が継続しているのは当然かもしれない。

さて、University of Cambridge の Isaac Newton Institute for Mathematical Sciences で、2001 年 9 月 10 日から 12 月 19 日まで From Individual to Collective Behaviour in Biological Systems という研究プログラムが開かれていた。このプログラムを構成する 5 つのワークショップの内 Pattern Formation by Swimming Micro-Organisms and Cells はニュートン研究所ではなく University of Leeds において 12 月 3 日から 5 日にかけてサテライト研究会として開催された。ここでの主題の一つが「生物対流」であった。この新しい、活発な研究領域を、次節で紹介したいと思う。

この University of Leeds の School of Biology ではバイオメカニクスの権威 R. M. Alexander が活躍していたが、ごく最近引退した。その後任

* 〒221-8686 横浜市神奈川区六角橋 3-27-1

† E-mail: take@ie.kanagawa-u.ac.jp

が Lighthill の弟子 J. M. V. Rayner で, Alexander Professor of Locomotion として Biomechanics and Animal Behaviour 研究グループを率いて, 鳥類の飛行の研究を中心に活動している. そこで鳥の話題にちなんで, かつ本稿の主題に沿った話題として, 第 3 節では「編隊飛行」について解説したい.

2 生物対流

Bioconvection という用語を作ったのは J. R. Platt で, 1961 年のことである⁷⁾. 本稿では「生物対流」という言葉で仮称する. 生物対流というパターン形成現象の存在そのものは 19 世紀から知られていたが, 様々な形態形成問題と同様に, 数理的に解釈可能になったのは比較的最近のことである.

液体の中に多数の微生物がいて, 何らかの理由で微生物集団が水面に向かって泳ぎだしたばあいを考える. 水面近傍に集まった微生物の比重が液体の比重より重ければ, この懸濁液にできた密度成層は不安定になるので, 対流が始まる. このとき, 熱成層による Rayleigh-Benard 対流でセルパターンが生じるのと同様に, 複雑なセル状パター

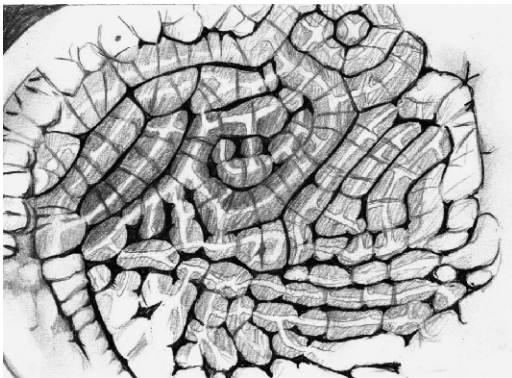


図 1 浅い容器の表面で観察される迷路状のセル・パターンの例 (Kessler *et al.*²⁾ の実験結果から起こしたスケッチ, 杉本珠生・画)
直径 5 cm のペトリ皿に深さ 3 mm まで満たされた溶液で生じる生物対流のセル・パターンは, 数時間おきに, 迷路状・柘榴状・肋骨状と様々に形態を変える.

ンやブルームなどが観察されるのである. この現象を指して, 生物対流と呼ぶ. 近年の研究ブームの立役者 University of Arizona の J. Kessler による実験から起こしたスケッチを示そう. 図 1 は浅い容器のばあいに液面にできる迷路状のパターンで, 図 2 は深い容器のばあいに横から観察されるブルームの例である. 形成されるパターンは, 単位容積あたりの微生物数の平均値や容器の深さなどのパラメータにより, 様々な様相を示すことが実験的に調べられている^{2,8)}.

Pedley と Kessler⁸⁾ によるレビューをたよりに, 連続体近似による生物対流の記述を以下に示そう. ここでは微生物が酸素を求めて, 水面目指して泳ぐばあいを想定している.

懸濁液全体について, 容積の保存則

$$\nabla \cdot \mathbf{u} = 0 \quad (1)$$

が近似的に成り立つ. ここで $\mathbf{u}$ は流体の速度ベクトルである. この連続の式は, 微生物が泳ぐ速さの指標 V , 流体の速度の指標 u , 微生物の体積 v , 単位容積あたりの微生物数 n との間に次の関係が成り立つなら, 良い近似である.

$$(V/u) vn \ll 1$$

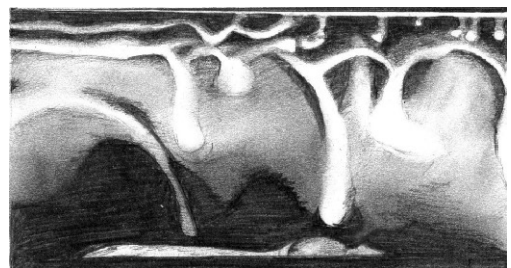


図 2 深い容器での生物対流により生じるブルームを横から観察したビデオ画像の一部 (Kessler *et al.*²⁾ の実験結果から起こしたスケッチ, 杉本珠生・画)

深さ 7 mm の溶液中で観察される生物対流は, 水面目指して泳いでゆく微生物による密度不安定性からブルームを生じ, やがてはカオス的な混合へと至る. この図は, 一連の変化のうち, 密度成層発生後 170 秒後のブルームが発達している状態を示す. 白い部分ほど微生物が密集している.

流体の運動量の保存則は、次式で与えられる、

$$\bar{\rho} \frac{\partial \mathbf{u}}{\partial t} + \mathbf{u} \cdot \nabla \mathbf{u} = \mu \nabla^2 \mathbf{u} - \nabla p + \mathbf{g} n v \Delta \rho \quad (2)$$

ここで、 $\bar{\rho}$ は懸濁液の平均密度を、 $\Delta \rho$ は微生物の密度と流体の密度の差をそれぞれ表している。また、 μ と p はそれぞれ流体の粘性係数と圧力である。式(2)の右辺第3項は、微生物に働く重力の影響を浮力について補正したものである。

酸素の保存・消費・輸送の関係は次式で与えられる、

$$\frac{\partial c}{\partial t} = D_{O_2} \nabla^2 c - \nabla \cdot (\mathbf{u}c) - \gamma n \quad (3)$$

ここで、 c は酸素の濃度を、 D_{O_2} は酸素の拡散係数を、 γ は微生物による酸素の消費量をそれぞれ表している。

最後に、微生物の保存則は次のように形式的に記述できる、

$$\frac{\partial n}{\partial t} = -\nabla \cdot [(\mathbf{u} + \mathbf{V})n] \quad (4)$$

ここで、 $\mathbf{V}$ は微生物の遊泳速度ベクトルで、決定論的要素と確率的要素を持っている。そのため、決定論的な平均速度ベクトル $\mathbf{V}_c$ と確率的要素をモデル化した微生物の遊泳に関する拡散係数 D_c を用いた近似式が提案されている。

$$\frac{\partial n}{\partial t} = -\nabla \cdot [(\mathbf{u} + \mathbf{V}_c)n - D_c \nabla n] \quad (5)$$

これはかなり簡便化されたモデルで、本来この拡散は等方的ではなく、拡散係数テンソルをもって表されるべき性質のものである。なお、式(4)に伴随した Fokker-Planc 方程式を用いて、確率密度分布を定める方法も提案されているが、実験的にせよ理論的にせよ、分布そのものを決めるだけの情報はまだそろっていない。

方程式(1)～(4)を解くにあたっての困難は想像に難くないが、Pedley⁹⁾ から要約すれば、次のようになる。

＜対流が生じるまで＞

微生物が上昇する理由は酸素の濃度勾配に原因するが、微生物が酸素を消費することで自

ら濃度勾配を作り出しているという非線形性が存在する。

酸素の拡散係数と消費量は定数ではなく、微生物の数と遊泳速度などに依存して決まる。酸素の拡散と微生物の遊泳に関する拡散のスケールの違いによる二重拡散が起こる。

＜対流開始後＞

対流により酸素や微生物の分布が大きく歪む。微生物の遊泳がその大域的な流れの影響を強く受けて、平均的な遊泳速度ベクトルすら定かでなくなる。

線形安定性理論などによる解析を終えて、今では Pedley 教授のグループは非線形解析¹⁰⁻¹²⁾へと研究の駒を進めており、筆者がやってくる半年前まで滞在されていた鳥取大学工学部の後藤知伸先生も、Pedley 教授との共同研究で成果¹³⁾を上げられている。

3 編隊飛行

2001年10月、ついに生物学者 Weimerskirch たちが、編隊飛行がエネルギーの節約に役立っている直接の証拠を見出した^{14,15)}。彼らはよく訓練された5羽のペリカンを使って、V字編隊で飛んでいる最中の脈拍と羽ばたき回数を測定した。最も有利な位置の鳥の羽ばたき回数は単独飛行のばあいの45%にまで減少し、脈拍は単独飛行時の8/9程度にまで低下したことを報告している。

編隊飛行により誘導抵抗が減少することは、航空学の黎明期から知られていた。Prandtl が揚力線理論を初めて書物に書き記した翌年の1914年には、Prandtl の共同研究者である Wieselsberger¹⁶⁾ が斜めに3羽並んだばあい、中央の鳥の誘導抵抗が他の鳥たちの作り出す上昇気流のおかげで単独飛行に比べて低下することを、馬蹄渦を用いた近似計算で見出している。

第2次世界大戦中に Schlichting^{17,18)} は、どのような5機編隊を組むとどれだけエネルギーの節約になるかを、馬蹄渦を用いて解析してレポートにまとめている。その結果、中央が先頭に立つ

V字型の編隊が各機のエネルギー節約量がほぼ等しくなることを見出している。

もう少し大規模な計算が1970年代に、相次いで独立に発表された。ひとつは、人力飛行機などの翼型設計で後に名を上げる Lissaman らの報告¹⁹⁾で、もう一つは Schlichting の弟子 Hummel による一連の研究²⁰⁻²⁶⁾である。特に Hummel はグライダーや航空機を使った2機編隊の実験まで行っており、実機への応用に強い意欲を見せている。

残された紙面で、編隊飛行の安定性について紹介しよう。これは筆者のオリジナルな仕事であるが、まだ論文としては発表していない²⁷⁾。

編隊飛行する鳥は比較的大型で、翼のアスペクト比は高く、羽ばたきもゆったりしており、定常の揚力線理論で空気力を評価しても差し支えない。 n 羽の鳥が同一の高度で編隊を組んで飛んでいるばあいを考えよう。 i 番目の鳥に働く空気力の進行方向成分は

$$\sum_{j=1}^n \left\{ \frac{1}{2} \rho u_i u_j S_i C_{L_i} C_{L_j} \frac{G_{ji}}{\pi R_j} \right\}$$

で与えられる。ただし、 ρ は空気密度で、 u_i , S_i , C_{L_i} および R_i は i 番目の鳥の飛行速度、翼面積、揚力係数およびアスペクト比である。影響係数 G_{ji} は、 i 番目の鳥の循環分布と j 番目の鳥の作る上昇気流分布の積をスパン方向に積分して得られる。これを用いれば、水平方向の運動方程式は次のように書ける。

$$m_i \dot{u}_i = \frac{1}{2} \rho u_i^2 S_i C_{D0_i} + \sum_{j=1}^n \left\{ \frac{1}{2} \rho u_i u_j S_i C_{L_i} C_{L_j} \frac{G_{ji}}{\pi R_j} \right\} - T_i \quad (6)$$

ここで、 m_i , C_{D0_i} および T_i は、それぞれ i 番目の鳥の質量、ゼロ揚力抵抗係数および推力を表す。なお、ここでは推力が一定のばあいについて述べる。また、ドットは時間微分を表すものとする。

一方、水平飛行を維持するためには、鉛直方向の力の釣合いが成立している必要がある。すな

わち

$$m_i g = \frac{1}{2} \rho u_i^2 S_i C_{L_i} \quad (7)$$

が常に成り立っているものとしよう。すると(7)を使って(6)から揚力係数を消去することができる。

$$\dot{u}_i = \alpha_i u_i^2 + \sum_{j=1}^n \beta_j G_{ji} u_i^{-1} u_j^{-1} - \tau_i \quad (8)$$

ただし、見やすくするため導入したパラメータの定義は以下のとおりである。

$$\alpha_i = \frac{\rho S_i C_{D0_i}}{2m_i}, \quad \beta_j = \frac{2m_j g^2}{\pi R_j \rho S_j}, \quad \tau_i = \frac{T_i}{m_i}$$

すべての鳥が同一の方向に飛んでいるばあいには、これ以外の力は働かない。したがって進行方向に垂直なスパン方向間隔は一定・不変である。

編隊飛行はすべての鳥が同一の速度で飛ぶ定常解に相当する。大きさや空力性能の異なる鳥の群れのばあいには、そういった解は一般には存在しない。しかし、すべての鳥が物理的に同一のばあいには、 n 本の方程式(8)に定常解すなわち飛行編隊が存在し、その安定性を、以下に定義を示す Liapunov 関数 H によって論じることができる。

$$H = \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n (\delta u_i)^2 - \frac{\beta \bar{u}^{-2}}{4} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \partial_x \bar{G}_{ji} (\delta x_i - \delta x_j)^2 \quad (9)$$

ここで、 δu_i と δx_i は定常解からの速度および飛行方向の間隔の摂動を表し、 $\partial_x \bar{G}_{ji}$ は影響係数を相対位置について偏微分したものである。 H が非負であるのは明らかである。 H の時間微分値が常に負であることは、揚力線周りの流れ場の性質を使って示すことができる。したがって、物理的に同一な鳥の群れについては、編隊飛行の定常解は漸近安定である。

ある鳥が群れから先行して飛行したとすると、他の鳥から受ける上昇気流が減少して抵抗が増える。逆に群れに遅れて飛行したとすると、他

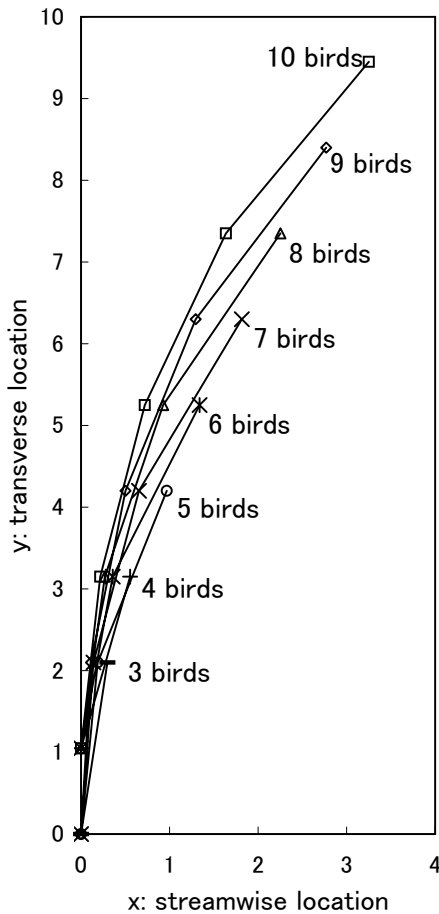


図3 物理的に同一の鳥の群れによって生じる編隊飛行の定常解 (その1)

進行方向は向かって左、上空から見た右半分を示す。半翼幅の10%間隔で密集した鳥の群れが構成する飛行編隊の形が鳥の数によってどう変わるか：間隔が一定ならばほぼ相似な形が得られる。

の鳥から受ける上昇気流が増加して抵抗が減る。したがって、他の鳥たちの作り出す上昇気流分布は安定性維持のための復元力の源と言ってよい。しかし、復元力だけでは安定性は得られない。何らかのダンピング効果が必要である。Liapunov関数の形(9)を見れば分かるように、速度依存性が一つはその役を果たしている。これに加えて、ゼロ揚力抵抗が散逸を促すことで、安定性が得られているのである。

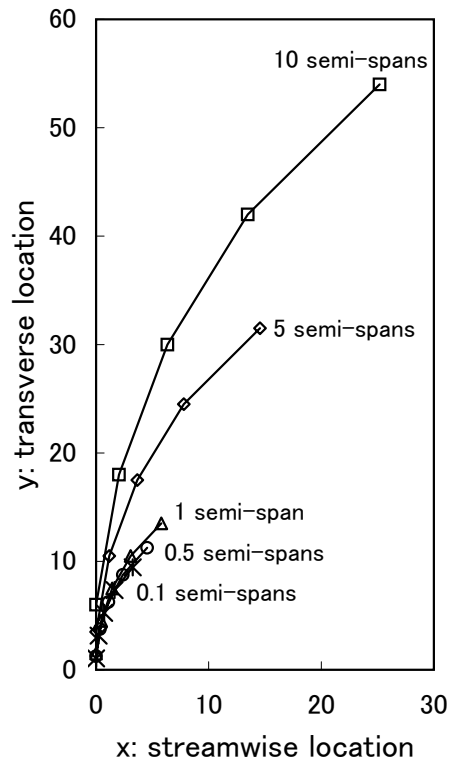


図4 物理的に同一の鳥の群れによって生じる編隊飛行の定常解 (その2)

10羽が構成する飛行編隊の形が鳥どうしの間隔によってどう変わるか：間隔が大きいほど直線に近い形になり、間隔が小さいほどV字に漸近する。

物理的に同一な鳥の群れのばあい、編隊飛行は大域的に安定である。このことは、どのような初期の配置であっても、時間が十分たつと飛行編隊が自動的に形成されることを意味している。

さて最後に、方程式(8)の定常解である飛行編隊の例を示そう。典型的なカワウのデータを用いて計算してある。流れ場の計算は、揚力分布は楕円とし、平坦な後流を仮定して行っている。図3はスパン方向の間隔が一定で群れの数を変えていったばあいの編隊の形(上空から見て右半分)を示し、図4は10羽編隊においてスパン方向の間隔を変化させたばあいの形を示している。得られた形は、V字というよりU字に近い。群れは大きいにこしたことはないが、30羽程度

以上ではエネルギー節約の効果は頭打ちになる、効果を上げるにはお互いに近づくのが良い。2羽編隊でも半スパン以内に近づけば、10~20%の抵抗減少が期待でき、数十羽以上が半スパンの10%程度にまで近づいた密集編隊なら50%程度までの抵抗減少効果が理論上は見込める。

4 むすび

「ながれ」編集委員会の求めに応じて、現在筆者が滞在中のDAMTPでの外部生物流体力学研究の息吹を伝えつつ、流体とその中を運動する生物集団の相互干渉により生じる形態形成という比較的新しい分野の入り口付近を紹介した。誌面の都合で、数理的な詳細には一切触れることができなかったが、その代わりに基本的な文献の紹介は心掛けたつもりである。こうした分野に新たな挑戦者が登場することを願って結びとしたい。

引用文献

- 1) T. J. Pedley : *The Fluid Mechanics of Large Blood Vessels* (Cambridge University Press, 1980).
- 2) C. P. Ellington & T. J. Pedley : *Biological Fluid Dynamics* (The Company of Biologists Ltd., 1995).
- 3) C. P. Ellington, C. van den Berg, A. P. Willmott & A. L. R. Thomas : Leading-edge vortices in insect flight, *Nature* **384** (1996) 626–630.
- 4) S. Sunada & C. P. Ellington : Approximate Added-Mass Method for Estimating Induced Power for Flapping Flight, *AIAA J.* **38** (2000) 1313–1321.
- 5) T. J. Pedley : James Lighthill and His Contributions to Fluid Mechanics, *Annu. Rev. Fluid Mech.* **33** (2001) 1–14.
- 6) M. J. Lighthill : On the squirming motion of nearly spherical deformable bodies through liquids at very small Reynolds numbers, *Commun. Pure Appl. Math.* **5** (1952) 109–118.
- 7) J. R. Platt : “Bioconvection patterns” in free-swimming organisms, *Science* **133** (1961) 1766–1767.
- 8) T. J. Pedley & J. O. Kessler : Hydrodynamic phenomena in suspensions of swimming micro-organisms, *Annu. Rev. Fluid Mech.* **24** (1992) 313–358.
- 9) T. J. Pedley : Swimming micro-organisms, *Asymptopia* **8** (2000) 3–4.
- 10) A. M. Metcalfe & T. J. Pedley : Bacterial bioconvection: weakly nonlinear theory for pattern selection, *J. Fluid Mech.* **370** (1998) 249–270.
- 11) R. N. Bearon & T. J. Pedley : Modelling run-and-tumble chemotaxis in a shear flow, *Bul. Math. Biol.* **62** (2000) 775–781.
- 12) A. M. Metcalfe & T. J. Pedley : Falling plumes in bacterial bioconvection, *J. Fluid Mech.* **445** (2001) 121–149.
- 13) V. Magar, T. Goto & T. J. Pedley : Nutrient uptake by a self-propelled steady squirmer, to appear in *Q. J. Mech. & Appl. Math.*
- 14) J. M. V. Rayner : Fat and formation in flight, *Nature* **413** (2001) 685–686
- 15) H. Weimerskirch, J. Martin, Y. Clerquin, P. Alexandre & S. Jiraskova : Energy saving in flight formation, *Nature* **413** (2001) 697–698.
- 16) C. Wieselsberger : Beitrag zur Erklärung des Winkelfluges einiger Zugvögel, *Z. Flugtechnik & Motorluftschiffahrt* **5** (1914) 225–229.
- 17) H. Schlichting : Leistungersparnis in Verbandsflug, *Bericht Aerodyn. Inst. T. H. Braunschweig* **42/6** (1942), English translation : TMB Translation **239** (US Navy, 1951).
- 18) H. Schlichting : Verbandsflug mit Hohenstaffelung, *Bericht Aerodyn. Inst. T. H. Braunschweig* **44/7** (1944), English translation : TMB Translation **240** (US Navy, 1950).
- 19) P. B. S. Lissaman & C. A. Shollenberger : Formation Flight of Birds, *Science* **168** (1970) 1003–1005.
- 20) D. Hummel : Die Leistungersparnis beim Verbandsflug, *J. Ornithol.* **144** (1973) 259–282.
- 21) D. Hummel : Die Leistungersparnis in Flugfor-

- mationen von Vögeln mit Unterschieden in Größe, Form und Gewicht, J. Ornithol. **149** (1978) 52–73.
- 22) D. Hummel & K. W. Bock : Leistungsersparnis durch Formationsflug, Z. Flugwiss. Weltraumforsch. **5** (1981) 148–162.
- 23) D. Hummel : Aerodynamic aspects of formation flight in birds, J. Theor. Biol. **104** (1983) 321–347.
- 24) M. Beukenberg & D. Hummel : Flugversuche zur Messung der Leistungsersparnis im Verbandsflug, Jahrb. Deutsch. Ges. Luft- Raumfahrt 1986 **1** (1986) 133–145.
- 25) D. Hummel & M. Beukenberg : Aerodynamische Interferenzeffekte beim Formationsflug von Vögeln, J. Ornithol. **130** (1989) 15–24.
- 26) D. Hummel : Formation Flight as an Energy-Saving Mechanism, Isr. J. Zool. **41** (1995) 261–278.
- 27) T. Sugimoto : A theoretical analysis of formation flight as nonlinear self-organizing phenomenon, (未発表).