



---

## КЛАССИЧЕСКИЕ РАБОТЫ. ОБЗОРЫ

### Анализ плавания микроорганизмов

Сэр Джеффри Тейлор

член Королевского общества

25.06.1951

Крупные объекты, которые самостоятельно движутся в воздухе или воде, пользуются инерцией окружающей газовой или жидкой среды. Двигательный орган толкает жидкость назад, а сопротивление тела придает жидкости импульс, направленный вперед. Импульсы, направленные вперед и назад, в точности уравниваются, но орган-двигатель и сопротивление можно считать действующими независимо. Такое представление не может быть перенесено на задачи о самостоятельном движении микроскопических тел, для которых вязкие напряжения могут быть во много тысяч раз больше, чем напряжения, создаваемые инерцией. По-видимому, до сих пор не рассматривались случаи самостоятельного движения в вязкой жидкости исключительно благодаря вязким силам.

Здесь описывается движение жидкости вблизи тонкого слоя, вдоль которого распространяются волны бокового смещения. Найдено, что слой движется вперед со скоростью, равной скорости распространения волн, умноженной на  $2\pi^2 b^2 / \lambda^2$  (здесь  $b$  – амплитуда, а  $\lambda$  – длина волны). Этот анализ предлагается в качестве объяснения тому, как хвост-двигатель может заставлять тело двигаться сквозь вязкую жидкость без участия инерционной реакции. Рассчитаны также диссипация энергии и напряжение в хвосте.

Исследование обобщено на случай взаимодействия хвостов двух близкорасположенных малых организмов, имеющих хвосты-двигатели. Найдено, что если волны, бегущие вдоль близкорасположенных хвостов, находятся в фазе друг с другом, то диссипация энергии жидкости между хвостами гораздо меньше, чем если волны противоположны по фазе. Найдено также, что если волна от одного хвоста отстает по фазе от волны, созданной другим хвостом, то имеется сильное взаимодействие благодаря вязким напряжениям в жидкости между ними, которое стремится привести два волновых цуга к синфазности. То, что хвосты двух сперматозоидов колеблются в фазе, если они расположены близко друг к другу и одинаково направлены, наблюдается в действительности.

---

Sir Geoffrey Taylor, Analysis of the Swimming of Microscopic Organisms // Proc. R. Soc. Lond. A, 1951, vol. 209, pp. 447–461. Перевод с английского А. В. Гетлинга.

## Введение

Рыба плавает, заставляя волну бокового смещения распространяться от ее головы к хвосту — это, как можно считать, прояснили исследования Джеймса Грея и его коллег. Такое движение порождает циркуляцию вокруг тела; в жидкости малой вязкости, например в воде, эта циркуляция необходима для возникновения силы динамической реакции, направленной вперед. Другими словами, живое существо всецело обязано своей способностью передвигаться силам инерции, возникающим в окружающей жидкости из-за его мышечных движений. Вязкость важна лишь постольку, поскольку она участвует в механике пограничного слоя: он, в свою очередь, участвует в управлении величиной циркуляции, с которой связана инерционная реакция воды.

Двигательные органы очень мелких живых объектов (например, сперматозоидов) лишь внешне схожи с аналогичными органами рыбы — в том, что движение достигается путем возбуждения волн бокового смещения, бегущих вдоль тонкого хвоста, или жгутика. Направление движения такого организма, как и у рыбы, противоположно направлению распространения волн бокового смещения. Но динамика такого малого тела, как сперматозоид — длиной, например,  $5 \cdot 10^{-3}$  см и с хвостом диаметром  $10^{-5}$  см, — плавающего в воде, должна быть совсем иной, чем у рыбы. Если  $L$  — некоторая характерная длина, определяющая размер тела, движущегося со скоростью  $V$  в воде — жидкости с плотностью  $\rho$  и вязкостью  $\mu$ , то число Рейнольдса  $R = LV\rho/\mu$  выражает в численной форме порядок величины отношения

$$\frac{\text{инерционное напряжение в жидкости}}{\text{вязкое напряжение}}.$$

У большинства рыб  $R$  имеет величину порядка многих тысяч, у головастика это число, вероятно, порядка  $10^2$ , а у тел с размерами сперматозоида оно имеет порядок  $10^{-3}$  или меньше. Поэтому, как мы увидим, вязкие силы, которыми при изучении движения рыбы можно с полным основанием пренебречь по сравнению с силами инерции, могут в тысячи раз превышать силы инерции в случае мельчайших плавающих организмов.

Число Рейнольдса обычно определяется для тела, стационарно движущегося в жидкости со скоростью  $V$ . Если тело вибрирует, инерционные напряжения возникают из-за взаимодействия между вибрирующей поверхностью и окружающей жидкостью. Число, соответствующее числу Рейнольдса в оценке порядка величины отношения

$$\frac{\text{инерционное напряжение в жидкости}}{\text{вязкое напряжение}}, \text{ составляет } nL^2\rho/\mu,$$

где  $n$  — частота вибрации. В случае сперматозоида  $n$  порядка 100 циклов/с, а  $\mu$  для воды равно  $10^{-2}$ . Длина, которая важна при рассмотрении напряжений в жидкости, есть диаметр хвоста, а не его длина, так что  $L$  порядка  $10^{-5}$  см, а  $nL^2\rho/\mu$  порядка  $10^{-6}$ . Таким образом, при рассмотрении движений сперматозоида необходимо учитывать вязкие силы. Инерционными силами можно вполне обоснованно пренебречь.

Эти соображения естественно порождают следующий вопрос. Как тело может самостоятельно двигаться, если силы инерции — существенный элемент в процессе самостоятельного движения больших живых или механических тел — малы по сравнению с вязкими силами?

Чтобы попытаться ответить на этот вопрос, покажем, что самостоятельное движение возможно в вязкой жидкости, если погруженные в нее тела совершают движения, весьма похожие на те, которые, как известно, совершают сперматозоиды.

## Самостоятельное движение в вязкой жидкости

Решения задач о движении тел в вязких жидкостях, известные в настоящее время, относятся лишь к телам, движущимся под воздействием приложенной к ним внешней силы, например, силы тяжести. Проанализировано движение сфер и эллипсоидов в бесконечно протяженном объеме жидкости под влиянием внешних сил или их пар. Показано, что такие тела стремятся вовлечь очень большой объем окружающей жидкости в движение вместе с собой. Длинные цилиндрические тела приводят в движение такую большую массу жидкости, что вместе с телом движется весь ее объем, простирающийся до бесконечности. Тот факт, что стационарно движущийся цилиндр порождает конечную скорость жидкости на бесконечном расстоянии, обсуждался Стоксом [5], который также нашел решение задачи о колеблющемся цилиндре при инерционных напряжениях, сравнимых с вязкими. Он отметил, что с уменьшением частоты колебаний возрастает объем жидкости, который движется вместе с цилиндром, и по мере приближения частоты к нулю протяженность возмущенной области стремится к бесконечности.

Если крупные тела — например, корабли или самолеты — приводятся в движение в жидкой среде некоторым инерционным механизмом, то при анализе механики их движения всегда отдельно рассматриваются: (а) движитель типа гребного колеса или воздушного винта, который создает направленную вперед силу, отбрасывая жидкость или воздух назад, и (б) сопротивление, возникающее из-за того, что тело увлекает часть окружающей жидкой или воздушной среды и, таким образом, придает ей импульс, направленный вперед. Если самостоятельное движение тела происходит равномерно, то ясно, что направленный назад импульс, указанный в пункте (а), в точности уравнивает импульс, направленный вперед, согласно пункту (б).

Если тело самостоятельно движется в вязкой среде, полная скорость производства импульса по-прежнему равна нулю. Иными словами, суммарная сила, с которой жидкость действует на тело, должна быть равна нулю. С другой стороны, ясно, что если инерционными напряжениями можно пренебречь по сравнению с вязкими, уже нельзя пользоваться представлением о самостоятельном движении как следствии раздельного действия движителя и сопротивления жидкости. Справедливость этого утверждения сразу становится очевидной при рассмотрении двумерного тела в форме бесконечно длинного цилиндра, поскольку воздействие на жидкость со стороны движущегося цилиндра, рассматриваемого независимо от движителя, состояло бы, как показал Стокс, в приведении в движение всей жидкости, в которую цилиндр погружен. Однако нет оснований думать, что самодвижущееся тело будет приводить в движение большой объем окружающей жидкости: в действительности, в рамках той задачи, решение которой составляет основное содержание этой статьи, влияние самодвижущегося тела простирается лишь на очень короткое расстояние от него.

Если не делать попыток отделить самостоятельное движение от сопротивления, а рассматривать движения всей жидкости и тела как неразделимые, отмеченная Стоксом трудность преодолевается. Хотя микроскопические плавающие существа, конечно, трехмерны, но гораздо большая простота двумерного анализа по сравнению с трехмерным оправдывает двумерную постановку задачи о самостоятельном движении в вязкой жидкости.

Движитель сперматозоида — это тонкий хвост, вдоль которого этот организм посылает волны бокового смещения. Неясно, движется ли этот хвост в двух или трех измерениях [4]. Аналогичная двумерная задача — задача о тонком слое, вдоль которого распространяются волны бокового смещения. Эта задача будет здесь исследована с целью выяснить, могут ли такие волны создавать вязкие напряжения, вызывающие движение слоя вперед.

### Волны малой амплитуды в тонком слое, погруженном в вязкую жидкость

Выберем оси, привязанные к среднему положению частиц слоя. Допустим, что волнообразно деформирующаяся поверхность описывается формулой

$$y_0 = b \sin(kx - \sigma t). \quad (1)$$

Скорость волны равна  $\sigma/k$ , и она бежит в положительном направлении  $x$ . Длина волны равна  $2\pi/k = \lambda$ ;  $t$  — время. Амплитуду  $b$  примем малой по сравнению с  $\lambda$ . Если слой нерастяжим, а амплитуда волны мала, то траектории колеблющихся материальных частиц будут приблизительно параллельны оси  $y$ , хотя, как мы увидим в дальнейшем, эти их траектории в действительности будут иметь вид узких восьмерок. Компоненты скорости частицы слоя обозначим как  $u_0, v_0$ , причем

$$u_0 = 0, \quad v_0 = \frac{\partial y_0}{\partial t} = -b\sigma \cos(kx - \sigma t). \quad (2)$$

Задача, таким образом, состоит в том, чтобы найти движение в вязкой жидкости, удовлетворяющее соотношениям (2) как граничному условию на поверхности  $y_0 = b \sin(kx - \sigma t)$ . Уравнение поля, которому удовлетворяет вязкое двумерное течение в пренебрежении инерцией, имеет вид

$$\nabla^4 \psi = 0, \quad (3)$$

где  $\psi$  — функция тока, а компоненты скорости равны

$$u = -\frac{\partial \psi}{\partial y}, \quad v = \frac{\partial \psi}{\partial x}. \quad (4)$$

В качестве первого приближения при малом  $bk$  примем, что

$$\psi = (A_1 y + B_1) e^{-ky} \sin(kx - \sigma t) - Vy. \quad (5)$$

Эта функция удовлетворяет уравнению (3). Скорость жидкости на бесконечности равна  $V$ , так что если  $V$  конечно, то частицы волнообразно изгибающейся поверхности будут двигаться относительно основной массы вязкой жидкости со скоростью  $-V$ . Условия, которые должны быть выполнены на поверхности  $y_0 = b \sin(kx - \sigma t)$ , имеют вид

$$\frac{\partial \psi}{\partial x} = v_0 = -b\sigma \cos(kx - \sigma t), \quad -\frac{\partial \psi}{\partial y} = u_0 = 0. \quad (6)$$

В первом порядке (если  $bk$  мало) значения  $u$  и  $v$  при  $y = 0$  будут такими же, как при  $y = b \sin(kx - \sigma t)$ , так что граничные условия (6) удовлетворяются, если

$$-V + (A_1 - B_1 k) \sin(kx - \sigma t) = -u_0 = 0 \quad (7)$$

и

$$B_1 k \cos(kx - \sigma t) = v_0 = -b\sigma \cos(kx - \sigma t). \quad (8)$$

Условия (7) и (8) выполняются, если

$$V = 0, \quad A_1 = B_1 k = -b\sigma. \quad (9)$$



Подставляя значения  $A_1$  и  $B_1$  в (5), находим, что

$$\psi = -\frac{b\sigma}{k}(1 + ky)e^{-ky} \sin(kx - \sigma t), \quad (10)$$

причем  $\psi$  представляет течение вблизи слоя, по которому бегут волны малой амплитуды. Следует отметить, что, поскольку  $V = 0$ , волны в слое не приводят к его движению в жидкой среде. Этот вывод, однако, изменится, если воспользоваться уравнениями более высокого порядка точности, чем тот, в котором были получены (7) и (8).

Диссипацию энергии можно определить путем вычисления работы против вязких напряжений, отнесенной к единице площади слоя. Ее среднее значение равно

$$W = -\overline{\frac{\partial y_0}{\partial t} Y_y}, \quad (11)$$

где  $Y_y$  — напряжение, нормальное к слою, равное [2]

$$Y_y = -p + 2\mu \frac{\partial v}{\partial y}. \quad (12)$$

Здесь  $-p$  есть среднее значение главных компонент тензора напряжений, причем  $p$  представляет собой давление. Давление, связанное с функцией тока (10), равно

$$p = 2\sigma b k \mu e^{-ky} \cos(kx - \sigma t), \quad (13)$$

и, поскольку на поверхности  $u = 0$  и  $\partial u / \partial x = 0$ , имеем  $\partial v / \partial y$ . Следовательно,

$$W = 2b^2 \sigma^2 k \mu \overline{\cos^2(kx - \sigma t)} = b^2 \sigma^2 k \mu. \quad (14)$$

Так как на бесконечности движение отсутствует, из сказанного следует, что полная сила, действующая на слой, должна быть равна нулю. В действительности направленная вперед компонента силы давления, действующей на пластинку, есть

$$F_1 = p \frac{\partial y_0}{\partial x} = -\mu \sigma b^2 k^2. \quad (15)$$

Она отрицательна, так что давление стремится двигать слой в направлении  $-x$ . Сила, связанная с тангенциальной компонентой напряжения, в любой точке равна  $\mu(\partial u / \partial y)$ . В первом порядке по малым величинам среднее значение  $F_2$  тангенциального напряжения на слое равно нулю, но следует помнить, что в действительности тангенциальное напряжение действует на волнообразно изгибающейся поверхности  $y_0 = b \sin(kx - \sigma t)$ . Учитывая связанные с этим изменения тангенциального напряжения, находим, что среднее напряжение есть среднее значение величины  $\mu(\partial u / \partial y)$  по этой поверхности и равно

$$F_2 = \mu \sigma b k \overline{(ky - 1)e^{-ky} \sin(kx - \sigma t)}; \quad (16)$$

если в (16) положить  $y = b \sin(kx - \sigma t)$  и принять во внимание, что  $\overline{\sin^2(kx - \sigma t)} = \frac{1}{2}$ , то получим

$$F_2 = \mu \sigma b^2 k^2. \quad (17)$$

Рассчитанная на единичную площадь полная средняя сила, с которой жидкость действует на поверхность, есть  $F_1 + F_2$ . Из (15) и (17) видно, что  $F_1 + F_2 = 0$ ; этого результата и следовало ожидать, исходя из общих принципов.

## Движущий эффект волн конечной амплитуды

Выше было показано, что волны малой амплитуды, бегущие вдоль слоя, не создают в окружающей вязкой жидкости напряжений, вызывающих его движение. Обсудим теперь действие волн, амплитуда которых не столь мала, чтобы можно было пренебречь членами, содержащими  $b^2k^2$ . Едва ли возможно рассматривать аналитическими методами волны с неограниченно большими амплитудами, но влияние волн конечной амплитуды можно исследовать, разлагая по степеням  $bk$  члены математических выражений, описывающих создаваемые изгибающимся слоем возмущения. Выполним это разложение так, чтобы включить члены, содержащие степени  $bk$  вплоть до  $(bk)^4$ . Чтобы упростить анализ, запишем уравнения в безразмерном виде, полагая  $k = 1$ . Если вместо  $x - \sigma t$  писать  $z$ , то формой, которую естественно принять для записи  $\psi$ , будет

$$\frac{1}{\sigma}\psi = \sum_{\text{нечетные } n}^{\infty} (A_n y + B_n) e^{-ny} \sin nz + \sum_{\text{четные } n}^{\infty} (C_n y + D_n) e^{-ny} \cos nz - \frac{Vy}{\sigma}. \quad (18)$$

Она удовлетворяет уравнению  $\nabla^4 \psi = 0$ , и возмущение быстро убывает с расстоянием от слоя.

Член  $Vy/\sigma$  вновь включен в это выражение для учета возможного движения волнообразно деформирующегося слоя относительно жидкости, находящейся на больших расстояниях от него, со скоростью  $-V$ .

## Граничные условия

Будем считать, что форма тонкого слоя дается уравнением

$$y_0 = b \sin z, \quad (19)$$

даже если  $b$  не мало. Граничное условие, которому должно удовлетворять течение на поверхности контакта со слоем, — это отсутствие проскальзывания относительно поверхности слоя. Тот факт, что слой имеет форму  $y_0 = b \sin z$ , определяет компоненту скорости, нормальную к его поверхности, но для математического представления компоненты, параллельной поверхности, нужно некоторое дополнительное физическое допущение. Это допущение состоит в том, что слой *не поддается растяжению*.

## Скорости частиц в нерастяжимом слое, возмущенном поперечными волнами

Скорость волн равна  $\sigma$ . Их внешнюю форму может сделать стационарной, если придать всей жидкости в целом скорость  $-\sigma$ . Скорость частиц нерастяжимого слоя, движущегося вдоль фиксированной кривой  $y = b \sin z$ , равна

$$Q = \sigma \times \left( \frac{\text{длина кривой на длине волны}}{\text{длина волны}} \right). \quad (20)$$

Это отношение равно

$$\frac{1}{2\pi} \int_0^{2\pi} (1 + b^2 \cos^2 z)^{\frac{1}{2}} dz. \quad (21)$$



Разлагаем (21) по степеням  $b$  до  $b^4$ :

$$\frac{Q}{\sigma} = 1 + \frac{1}{4}b^2 - \frac{3}{64}b^4. \quad (22)$$

Частицы слоя имеют следующие компоненты скорости в осях, движущихся вместе с волнами:

$$u_1 = -Q \cos \theta, \quad v_1 = -Q \sin \theta, \quad (23)$$

где

$$\operatorname{tg} \theta = \frac{\partial y_0}{dz} = b \cos z. \quad (24)$$

После некоторых преобразований, сохраняющих все члены, вплоть до содержащих  $b^4$ , находим из (22), (23) и (24), что

$$\frac{u_1}{\sigma} + 1 = -\frac{1}{32}b^4 + \left(\frac{1}{4}b^2 - \frac{1}{8}b^4\right) \cos 2z - \frac{3}{64}b^4 \cos 4z, \quad (25)$$

$$\frac{v_1}{\sigma} = -\left(b - \frac{1}{8}b^3\right) \cos z - \left(\frac{1}{8}b^3\right) \cos 3z. \quad (26)$$

Поскольку  $u_1 + \sigma, v_1$  — компоненты скорости движения частиц слоя относительно исходных осей координат, граничные условия для  $\psi$  имеют вид

$$-\frac{1}{\sigma} \left[ \frac{\partial \psi}{\partial y} \right]_{y=b \sin z} = -\frac{1}{32}b^4 + \left(\frac{1}{4}b^2 - \frac{1}{8}b^4\right) \cos 2z - \frac{3}{64}b^4 \cos 4z, \quad (27)$$

$$\frac{1}{\sigma} \left[ \frac{\partial \psi}{\partial z} \right]_{y=b \sin z} = -\left(b - \frac{1}{8}b^3\right) \cos z - \frac{1}{8}b^3 \cos 3z. \quad (28)$$

Заметим, что если сохранить лишь члены, содержащие  $b$ , то частицы будут колебаться вдоль линий, параллельных оси  $y$ . Если ограничиться членами, содержащими  $b^2$  и  $b$ , то частицы в слое будут описывать траектории в форме восьмерок.

Остается найти значения  $\partial\psi/\partial z$  и  $\partial\psi/\partial y$  на границе. Для этого удобно разложить  $\psi$  вблизи  $y = 0$  по степеням  $y$ . Тогда

$$(A_n y + B_n) e^{-ny} = B_n + (A_n - nB_n)y + 2 \left( -nA_n + \frac{n^2}{2!} \right) y^2 + \left( \frac{n^2}{2!} A_n - \frac{n^3}{3!} B_n \right) y^3 + \dots$$

и

$$\frac{d}{dy} (A_n y + B_n) e^{-ny} = A_n - nB_n + 2 \left( -nA_n + \frac{n^2}{2!} B_n \right) y + 3 \left( \frac{n^2}{2!} A_n - \frac{n^3}{3!} B_n \right) y^2 + \dots$$

При  $y = y_0 = b \sin z$

$$\begin{aligned} \frac{1}{\sigma} \frac{\partial \psi}{\partial y} = & \left\{ A_1 - B_1 + y_0(-2A_1 + B_1) + y_0^2 \left( \frac{3}{2}A_1 - \frac{1}{2}B_1 \right) + y_0^3 \left( -\frac{2}{3}A_1 + \frac{1}{6}B_1 \right) \right\} \sin z + \\ & + \{ C_2 - 2D_2 + y_0(-4C_2 + 4D_2) + y_0^2(6C_2 - 4D_2) \} \cos 2z + \\ & + \{ A_3 - 3B_3 + y_0(-6A_3 + 9B_3) \} \sin 3z + \\ & + \{ C_4 - 4D_4 \} \cos 4z - V/\sigma, \end{aligned} \quad (29)$$

$$\begin{aligned} \frac{1}{\sigma} \frac{\partial \psi}{\partial z} = & \left[ B_1 + y_0(A_1 - B_1) + y_0^2 \left( -A_1 + \frac{1}{2}B_1 \right) + y_0^3 \left( -\frac{1}{2}A_1 - \frac{1}{6}B_1 \right) \right] \cos z + \\ & + [D_2 + y_0(C_2 - 2D_2) + y_0^2(-2C_2 + 2D_2)](-2 \sin 2z) + \\ & + [B_3 + y_0(A_3 - 3B_3)](3 \cos 3z) + \\ & + D_4(-4 \sin 4z). \end{aligned} \quad (30)$$

Чтобы граничные условия могли выполняться для всех значений  $z$ , в (29) и (30) необходимо выразить члены, подобные  $y_0^n \left( \frac{\cos}{\sin} \right) mz$ , в форме  $\Sigma A_l \left( \frac{\cos}{\sin} \right) lz$ , где  $l$  — целое. Тогда можно будет приравнять коэффициенты при  $\left( \frac{\cos}{\sin} \right) lz$  в граничных условиях (27) и (28). Выражения, которые требуются для разложений вплоть до членов, содержащих  $b^4$ , даны в таблице 1. Пользуясь этой таблицей, можно приравнять нулю коэффициенты, приведенные в таблице 2.

Таблица 1. Соотношения, необходимые для разложения граничных условий по степеням  $b$  вплоть до  $b^4$

$$\begin{aligned} y_0 &= b \sin z \\ y_0 \sin z &= \frac{1}{2}b(1 - \cos 2z) & y_0^2 \sin z &= \frac{1}{4}b^2(3 \sin z - \sin 3z) & y_0^3 \sin z &= \frac{1}{8}b^3(3 - 4 \cos 2z + \cos 4z) \\ y_0 \cos z &= \frac{1}{2}b \sin 2z & y_0^2 \cos z &= \frac{1}{4}b^2(\cos z - \cos 3z) & y_0^3 \cos z &= \frac{1}{8}b^3(2 \sin 2z - \sin 4z) \\ y_0 \sin 2z &= \frac{1}{2}b(\cos z - \cos 3z) & y_0^2 \sin 2z &= \frac{1}{4}b^2(2 \sin 2z - \sin 4z) \\ y_0 \cos 2z &= \frac{1}{2}b(\sin 3z - \sin z) & y_0^2 \cos 2z &= \frac{1}{4}b^2(-1 + 2 \cos 2z - \cos 4z) \\ y_0 \sin 3z &= \frac{1}{2}b(\cos 2z - \cos 4z) \\ y_0 \cos 3z &= \frac{1}{2}b(\sin 4z - \sin 2z) \end{aligned}$$

Заметим, что  $C_4$  и  $D_4$  присутствуют только в (e) и (i). Постоянные  $A_1, B_1, C_2, D_2, A_3$  и  $B_3$  могут быть получены путем приравнивания (b), (c), (d), (f), (g) и (h) нулю. Тогда уравнение (a) может быть удовлетворено, только если  $V$  имеет некоторое определенное значение. Следует заметить, что (b) и (f) могут быть удовлетворены при условии, что  $A_1$  и  $B_1$  имеют вид

$$A_1 = -b + \text{высшие степени } b$$

и

$$B_1 = -b + \text{высшие степени } b.$$

Таким образом, шесть уравнений удовлетворяются при всех значениях  $b$  при условии, что  $A_1, B_1, C_2, D_2, A_3$  и  $B_3$  имеют вид

$$\begin{aligned} A_1 &= -b(1 + \alpha b^2), & B_1 &= -b(1 + \beta b^2), & C_2 &= \gamma_1 b^2 + \gamma_2 b^4, \\ D_2 &= \delta_1 b^2 + \delta_2 b^4, & A_3 &= \epsilon b^3, & B_3 &= \eta b^3. \end{aligned}$$

Остается определить  $\alpha, \beta, \gamma_1, \gamma_2, \delta_1, \delta_2, \epsilon, \eta$  из уравнений (b), (c), (d), (f), (g) и (h). Можно убедиться, что подходящими значениями являются

$$\alpha = -\frac{1}{2}, \quad \beta = -\frac{1}{4}, \quad \gamma_1 = \frac{1}{4}, \quad \gamma_2 = -\frac{1}{6}, \quad \delta_1 = 0, \quad \delta_2 = \frac{1}{12}, \quad \epsilon = 0, \quad \eta = -\frac{1}{12}. \quad (31)$$



Таблица 2. Коэффициенты, которые должны быть приравнены нулю в разложениях (27) и (28)

1	$(-2A_1 + B_1)\frac{1}{2}b + \left(-\frac{3}{2}A_1 + \frac{1}{6}B_1\right)\frac{3}{8}b^3 - \frac{1}{4}b^2(6C_2 - 4D_2) - \frac{1}{32}b^4 - \frac{V}{\sigma}$	(a)
$\sin z$	$(A_1 - B_1) + \left(\frac{3}{2}A_1 - \frac{1}{2}B_1\right)\frac{3}{4}b^2 - \frac{1}{2}b(-4C_2 + 4D_2)$	(b)
$\cos 2z$	$-(-2A_1 + B_1)\frac{1}{2}b - \frac{1}{2}b^3\left(-\frac{2}{3}A_1 + \frac{1}{6}B_1\right) + C_2 - 2D_2 + \frac{1}{2}b^2(6C_2 - 4D_2) +$ $+ \frac{1}{2}b(-6A_3 + 9B_3) + \frac{1}{4}b^2 - \frac{1}{8}b^4$	(c)
$\sin 3z$	$-\frac{1}{4}b^2\left(\frac{3}{2}A_1 - \frac{1}{2}B_1\right) + (-4C_2 + 4D_2)\frac{1}{2}b + A_3 - 3B_3$	(d)
$\cos 4z$	$+\frac{1}{8}b^3\left(-\frac{2}{3}A_1 + \frac{1}{6}B_1\right) - \frac{1}{4}b^2(6C_2 - 4D_2) - \frac{1}{2}b(-6A_3 + 9B_3) + C_4 - 4D_4 - \frac{3}{64}b^4$	(e)
$\cos z$	$B_1 + \frac{1}{4}b^2\left(-A_1 + \frac{1}{2}B_1\right) - 2(C_2 - 2D_2)\frac{1}{2}b + b - \frac{1}{8}b^3$	(f)
$\sin 2z$	$\frac{1}{2}b(A_1 - B_1) + \left(\frac{1}{2}A_1 - \frac{1}{6}B_1\right)\frac{1}{4}b^3 - 2D_2 - b^2(-2C_2 + 2D_2) - \frac{3}{2}b(A_3 - 3B_3)$	(g)
$\cos 3z$	$-\frac{1}{4}b^2\left(-A_1 + \frac{1}{2}B_1\right) + b(C_2 - 2D_2) + 3B_3 + \frac{1}{8}b^3$	(h)
$\sin 4z$	$-\frac{1}{8}b^2\left(\frac{1}{2}A_1 - \frac{1}{6}B_1\right) + b^2(-C_2 + D_2) + \frac{3}{2}b(A_3 - 3B_3) - 4D_4$	(i)

Подставляя их в (e) и (i), находим, что

$$C_4 = \frac{29}{192}b^4, \quad D_4 = \frac{1}{24}b^4. \quad (32)$$

### Движущий эффект бегущих поперечных волн в слое

Уравнение (a) можно записать в виде

$$\frac{V}{\sigma} = \frac{1}{2}b^2 + \left(\alpha - \frac{1}{2}\beta + \frac{3}{16} - \frac{3}{2}\gamma_1 - \frac{1}{32}\right)b^4. \quad (33)$$

Тогда из (31) следует, что

$$\frac{V}{\sigma} = \frac{1}{2}b^2 \left(1 - \frac{19}{16}b^2\right).$$

В безразмерных единицах скорость волны относительно частиц слоя равна  $\sigma$ . В размерных единицах (33) записывается как

$$\frac{Vk}{\sigma} = \frac{1}{2}b^2k^2 \left(1 - \frac{19}{16}b^2k^2\right),$$

или, если скорость волн бокового смещения относительно вещества слоя есть  $V$ , то

$$\frac{V}{U} = \frac{2\pi^2b^2}{\lambda^2} \left(1 - \frac{19}{4}\frac{\pi^2b^2}{\lambda^2}\right). \quad (34)$$

Здесь  $V$  — скорость жидкости на бесконечности относительно вещества слоя. Поскольку  $V$  положительно, слой движется со скоростью  $-V$  относительно жидкости на бесконечности, если волны бокового смещения бегут со скоростью  $+U$  вдоль слоя.

### Вязкая жидкость по обеим сторонам слоя

До сих пор мы рассматривали реакцию вязкой жидкости, находящейся по одну сторону от волнообразно изгибающегося слоя. Применяя результаты к задаче о плавании микроорганизмов, необходимо принять, что в контакте с жидкостью находятся обе поверхности слоя. В этом случае, для волны заданной амплитуды, слой будет двигаться относительно жидкости на бесконечности с той же самой скоростью  $V$ , которую мы получили в расчете для случая, когда жидкость считалась находящейся только по одну сторону. Вместе с тем, скорость диссипации энергии теперь равна  $2W$  вместо  $W$ , где  $W$  имеет тот же смысл, что и в (14).

Таким образом, мы показали, что если малые, но конечные по амплитуде волны бегут вдоль слоя, погруженного в вязкую жидкость, они заставляют слой двигаться со скоростью, которая получается из скорости распространения волн умножением ее на  $2\pi^2 b^2/\lambda^2$ , в направлении, противоположном направлению распространения волн. Вычислить только первый член в выражении для  $V/U$  было бы менее трудоемко. Мы вычислили также второй член, содержащий множитель  $b^4/\lambda^4$ , чтобы составить представление о том, сколь велика может быть амплитуда, еще не вносящая заметной ошибки в анализ. Внешний предел, при котором формула должна давать результаты с разумной точностью, достигается, когда второй член составляет, скажем, одну четверть первого. Это бывает, когда

$$\frac{b}{\lambda} = \sqrt{\frac{1}{19\pi^2}} = 0.073.$$

В этом случае

$$V/U = \frac{3}{4} \left( \frac{2}{19} \right) = 0.079.$$

Форма хвоста для этого случая показана на рисунке 1. Хвост той формы, которая изображена на рисунке 1, должен совершить  $1/0.079 = 12.7$  колебаний, чтобы тело продвинулось на одну длину волны. Заметим, что волна, показанная на рисунке 1, не очень велика по амплитуде. Вполне возможно, что волны большей амплитуды продвигали бы слой больше, чем на  $1/12.7$  длины волны за одно колебание, но метод анализа, который мы выбрали, едва ли может быть использован для рассмотрения такого случая без больших технических трудностей. Вероятно, можно было бы применить релаксационную технику Саусвелла.

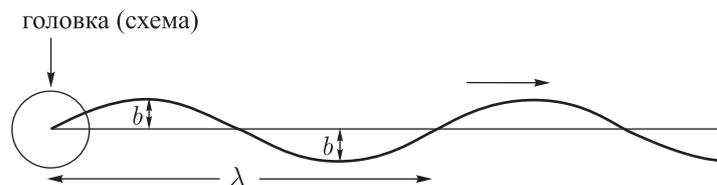


Рис. 1. Схематическое изображение плавающего микроорганизма. Форма волнообразно изогнутого хвоста показана для  $kh = 0.25$ ,  $b/\lambda = 0.073$ ; стрелка  $\rightarrow$  показывает направление распространения волны вдоль хвоста.

### Напряжения в хвосте

Внутренний механизм, необходимый для создания бокового движения, может быть обусловлен только растяжениями и сжатиями поперек каждого нормального сечения хвоста,

которые создают пару сил  $M$ . Эта пара меняется вдоль хвоста. Ее величина может быть рассчитана, если известно распределение давления вдоль хвоста. В случае волнообразно изгибающегося слоя, по обеим сторонам которого находится жидкость, уравнение равновесия имеет вид

$$\frac{dM}{dx} = F, \quad \frac{dF}{dx} = -P, \quad (35)$$

где  $P$  — разность между значениями давления по сторонам слоя. Изменения давления одинаковы по величине, но противоположны по знаку с двух сторон слоя. Таким образом, уравнение (13) дает

$$P = 4\sigma bk\mu \cos(kx - \sigma t),$$

и (35) приобретает вид

$$\frac{d^2M}{dx^2} = -4\sigma bk\mu \cos(kx - \sigma t).$$

Следовательно,

$$M = \frac{4\sigma b\mu}{k} \cos(kx - \sigma t).$$

Максимальное значение  $M$  есть

$$\frac{4\sigma b\mu}{k} \text{ или } 4nb\mu\lambda,$$

где  $n$  — частота колебаний хвоста. Величина максимального напряжения может быть рассчитана, только если известна толщина хвоста  $d$ . Минимально возможная величина максимального напряжения, таким образом, равна

$$\frac{4M}{d^2} \text{ или } 16\mu bn\lambda/d^2.$$

В случае, когда  $\lambda = 10^{-3}$  см,  $\mu = 10^{-2}$ ,  $b = (1/4)\lambda$ ,  $d = 10^{-5}$  см,  $n = 50$  циклов/с, это напряжение равно  $2 \cdot 10^4$ , или  $20$  Г/см<sup>2</sup>.

### Механическое взаимодействие близкорасположенных изгибающихся хвостов

Имеются наблюдения сильной тенденции к унисонному колебанию хвостов двух или большего числа сперматозоидов, находящихся вблизи друг от друга. Джеймс Грей [1] пишет: «Многие авторы наблюдали синхронные колебания хвостов сперматозоидов, находящихся в тесном контакте друг с другом, а поразительный пример этого явления демонстрирует *Spirochaeta balbianii*». Рисунок 2 (воспроизводящий рисунок 78 на с. 119 книги Джеймса Грея «Мерцательное движение» [1]), дает представление о том, как возникают группы этих организмов, вибрирующих в унисон. Ротшильд [3] связывает некоторые движения сравнительно крупного масштаба в плотных суспензиях бычьих или бараньих сперматозоидов с «периодическими скоплениями сперматозоидов, хвосты которых, вероятно, колеблются синхронно в этих скоплениях».

В качестве одного из разнообразных возможных объяснений этого явления можно выдвинуть предположение, что напряжения, возникающие в вязкой жидкости между соседними хвостами, могут иметь компоненту, которая стремится навязать их колебаниям синфазность. Поэтому интересно проанализировать поле течения между двумя тонкими слоями, волнообразно изгибающимися в несовпадающих фазах, чтобы выяснить, действительно ли

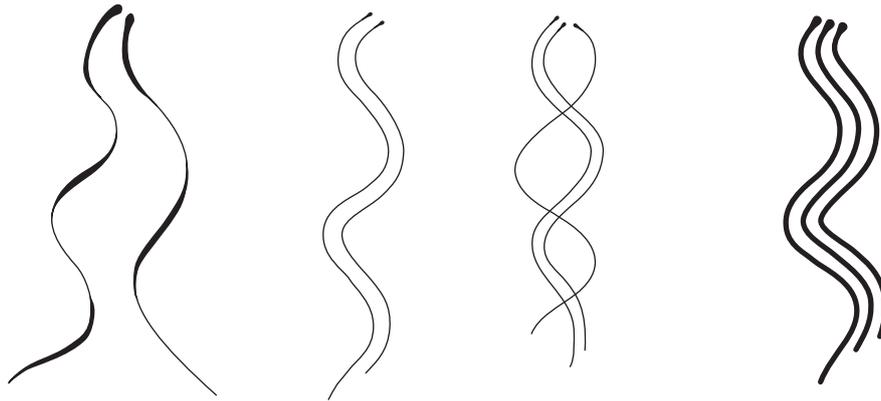


Рис. 2. Скопления *Spirochaeta balbianii*, в которых отдельные особи вскоре приходят к синхронному движению (из книги Грея «Мерцательное движение» [1]).

характер вязких напряжений в этом случае таков, что стремится привести эти колебания к синфазности.

Выбрав координатные оси посередине между двумя слоями, так что слои будут располагаться при  $y = \pm h$ , допустим, что волны имеют одну и ту же амплитуду  $b$  и бегут вдоль каждого слоя с одной и той же скоростью  $\sigma/k$ . Примем также, что фаза слоя, расположенного при  $y = +h$ , отстает от фазы слоя, находящегося при  $y = -h$ , на угол  $2\phi$ . Наше рассмотрение охватит все случаи, если  $\phi$  будет находиться в интервале  $0 < \phi < \pi/2$ .

Тогда уравнения двух слоев запишутся как

$$\begin{cases} y = h + y_1 = h + b \sin(z + \phi) \text{ и} \\ y = -h + y_2 = -h + b \sin(z - \phi), \end{cases} \quad (36)$$

где

$$z = kx - \sigma t.$$

Рисунок 3с изображает слои при  $\phi = 45^\circ$ , когда  $y_1$  отстает на  $90^\circ$  от  $y_2$ .

Мы принимаем, что функция тока имеет вид

$$\psi = (A_1 y \operatorname{sh} ky + B_1 \operatorname{ch} ky) \cos \phi \sin z + (A_2 \operatorname{ch} ky + B_2 \operatorname{sh} ky) \sin \phi \cos z. \quad (37)$$

Условие  $\partial\psi/\partial y$  удовлетворяется при  $y = \pm h$ , если

$$\frac{B_1 k}{A_1} = -(kh \operatorname{cth} kh + 1), \quad \frac{B_2 k}{A_2} = -(kh \operatorname{th} kh + 1); \quad (38)$$

второе условие, которое должно быть выполнено, имеет при  $y = +h$  вид

$$\frac{\partial\psi}{\partial x} = \frac{\partial y_1}{\partial z} \frac{\partial z}{\partial t} = -\sigma \frac{\partial y_1}{\partial z},$$

а при  $y = -h$

$$\frac{\partial\psi}{\partial x} = -\sigma \frac{\partial y_2}{\partial z}.$$

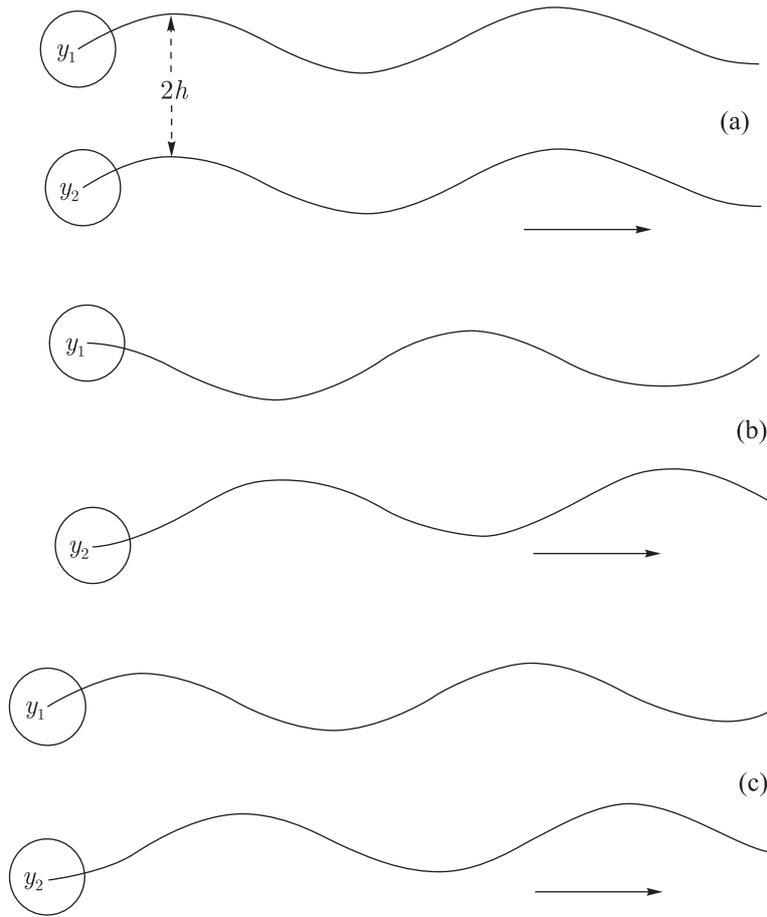


Рис. 3. (а) Волны в фазе,  $\phi = 0$ ,  $b/\lambda = 0.073$ ,  $2h/\lambda = \frac{3}{8}$ ; (б) волны в противофазе,  $\phi = \frac{1}{2}\pi$ ,  $b/\lambda = 0.073$ ,  $2h/\lambda = \frac{3}{8}$ ; (с) волна  $y_1$  отстает от  $y_2$ ,  $\phi = \pi/4$ . Стрелки показывают направление распространения волн.

Оба эти условия удовлетворяются, если

$$\begin{cases} A_1 h \operatorname{sh} kh + B_1 \operatorname{ch} kh = -b\sigma/k, \\ A_2 h \operatorname{ch} kh + B_2 \operatorname{sh} kh = -b\sigma/k. \end{cases} \quad (39)$$

Как следует из (38) и (39),

$$\begin{cases} A_1 = \frac{b\sigma \operatorname{sh} kh}{\operatorname{sh} kh \operatorname{ch} kh + kh}, & B_1 = -\frac{b\sigma}{k} \left( \frac{kh \operatorname{ch} kh + \operatorname{sh} kh}{\operatorname{sh} kh \operatorname{ch} kh + kh} \right), \\ A_2 = \frac{b\sigma \operatorname{ch} kh}{\operatorname{sh} kh \operatorname{ch} kh - kh}, & B_2 = -\frac{b\sigma}{k} \left( \frac{kh \operatorname{sh} kh + \operatorname{ch} kh}{\operatorname{sh} kh \operatorname{ch} kh - kh} \right). \end{cases} \quad (40)$$

Теперь можно рассчитать напряжение, посредством которого вязкая жидкость действует на слой. Компонента, перпендикулярная слою, как и в (12), есть

$$Y_y = -p + 2\mu \frac{\partial v}{\partial y} = -p. \quad (41)$$

Давление  $p$ , соответствующее функции тока (37), дается формулой

$$\frac{p}{2\mu kb\sigma} = \frac{\text{sh } ky \text{ sh } kh \cos \phi \cos z}{\text{sh } kh \text{ ch } kh + kh} - \frac{\text{ch } ky \text{ ch } kh \sin \phi \sin z}{\text{sh } kh \text{ ch } kh - kh}. \quad (42)$$

При  $y = h$  давление равно такому  $p_1$ , что

$$\frac{p_1}{2\mu kb\sigma} = \alpha \cos \phi \cos z - \beta \sin \phi \sin z, \quad (43)$$

где

$$\alpha = \frac{\text{sh}^2 kh}{\text{sh } kh \text{ ch } kh + kh}, \quad \beta = \frac{\text{ch}^2 kh}{\text{sh } kh \text{ ch } kh - kh}. \quad (44)$$

Средняя скорость диссипации энергии между двумя слоями равна средней скорости, с которой слои совершают работу. Скорость, с которой единица длины слоя  $y = h + y_1$  совершает работу над жидкостью, равна

$$-p_1 \frac{\partial y_1}{\partial t} = (\alpha \cos \phi \cos z - \beta \sin \phi \sin z)(\cos \phi \cos z - \sin \phi \sin z)(z\mu kb^2 \sigma^2). \quad (45)$$

Поскольку

$$\overline{\cos^2 z} = \overline{\sin^2 z} = \frac{1}{2} \text{ и } \overline{\sin z \cos z} = 0,$$

средняя скорость, с которой совершается работа, равна

$$\overline{E} = -p_1 \frac{\partial y_1}{\partial t} = \mu kb^2 \sigma^2 (\alpha \cos^2 \phi + \beta \sin^2 \phi). \quad (46)$$

Так как  $\alpha$  меньше  $\beta$  при всех  $kh$ , скорость диссипации минимальна при  $\phi = 0$ , когда все волны находятся в фазе, как на рисунке 3а. Максимум  $\overline{E}$  достигается при  $\phi = \pi/2$ , как на рисунке 3б. Таким образом,

$$\begin{aligned} \frac{\overline{E}_1}{\overline{E}_2} &= \frac{\text{скорость диссипации для волн, находящихся в фазе}}{\text{скорость диссипации для волн, находящихся в противофазе}} = \\ &= \text{th}^2 kh \left( \frac{\text{sh } kh \text{ ch } kh - kh}{\text{sh } kh \text{ ch } kh + kh} \right). \end{aligned} \quad (47)$$

Характер зависимости  $\overline{E}_1/\overline{E}_2$  от  $kh$  показан на рисунке 4. Видно, что  $E_1$  много меньше, чем  $E_2$ , если  $kh$  мало. Точка  $X$  на рисунке 4 относится к слоям, показанным на рисунках 3а и 3б. На рисунках 3а, б и 3с слои разделены расстоянием  $(3/8)\lambda$ . Мы видим, что даже на этом расстоянии  $\overline{E}_1$  и  $\overline{E}_2$  сильно различаются. При  $2h/\lambda = 1/10$  (что соответствует волнам на рис. 2)  $\overline{E}_1/\overline{E}_2 = 8 \cdot 10^{-4}$ . Усилие, нужное, чтобы заставить хвосты колебаться в унисон, составляет одну тысячную того, что требуется для их несинфазных колебаний.

Уменьшение скорости диссипации энергии при согласовании фаз колебаний двух слоев чрезвычайно существенно, если  $kh$  мало; однако, не зная внутреннего механизма, который заставляет хвост двигаться, невозможно с уверенностью сказать, что хвосты действительно придут к состоянию, когда диссипация энергии минимальна. С другой стороны, каким бы ни был этот механизм, кажется вероятным, что компонента давления, находящаяся в фазе со смещением слоя  $y_1$ , будет стремиться уменьшить частоту колебаний, тогда как компонента, находящаяся в противофазе, будет ее увеличивать. Если два слоя настолько удалены

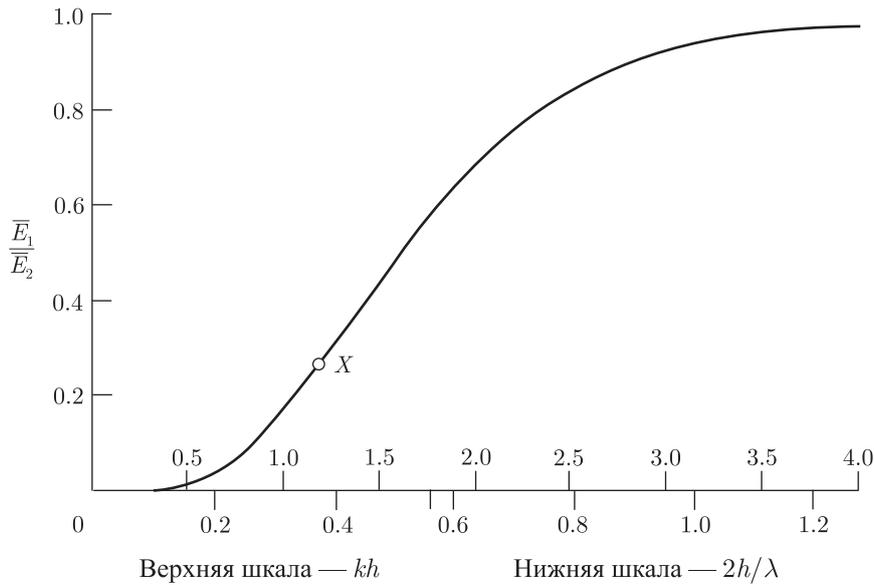


Рис. 4

друг от друга, что друг на друга не влияют, соотношение между давлением и смещением каждого слоя выражается формулами (1) и (13), так что фазы  $p_1$  и  $y_1$  отличаются на  $\pi/2$ . Таким образом, реакция жидкости не создает *прямой* силы, стремящейся увеличить или уменьшить частоту. Это не следует понимать так, что она не играет никакой роли. Работа, производимая слоем, может оказывать значительное косвенное влияние на частоту, которая может возбуждаться внутренним механизмом хвоста живого объекта.

Если  $kh$  невелико, слои влияют друг на друга через жидкую среду. Сравнение (43) с (36) показывает, что  $y_1$  находится точно в противофазе с  $p_1$  лишь при  $\alpha = \beta$ . Чтобы выяснить, является ли увеличение или уменьшение частоты слоя  $y_1$  *прямым* эффектом давления, необходимо определить знак  $\overline{y_1 p_1}$ . Прямым эффектом вязкого напряжения было бы увеличение или уменьшение частоты в зависимости от того, отрицательно или положительно  $\overline{y_1 p_1}$ .

Запишем (43) в виде

$$\frac{p_1}{2\mu kb\sigma} = C \cos(z + \phi + \epsilon), \tag{48}$$

$$C^2 = \alpha^2 + \beta^2 \text{ и } \text{tg}(\phi + \epsilon) = \frac{\beta}{\alpha} \text{tg} \phi. \tag{49}$$

Поскольку из (44) следует, что  $\beta > \alpha$ , а по определению  $0 < \phi < \pi/2$ , (49) показывает, что  $\epsilon$  положительно.

Среднее значение  $y_1 p_1$  есть

$$\overline{y_1 p_1} = 2\mu kb^2 \sigma C \left( -\frac{1}{2} \sin \epsilon \right),$$

так что  $\overline{y_1 p_1}$  отрицательно. Таким образом, прямой эффект давления состоит в увеличении или уменьшении частоты слоя  $y_1$ . Для слоя  $y = -h + y_2$  условие прямого воздействия давления состоит в положительности  $\overline{y_2 p_2}$  (положительное давление действует на  $y_1$  в положительном направлении и на  $y_2$  в отрицательном направлении).

С учетом (42) находим, что давление  $p_2$  на слой  $y_2$  есть

$$\begin{aligned} \frac{p_2}{2\mu kb\sigma} &= -\alpha \cos \phi \cos z - \beta \sin \phi \sin z = \\ &= -C \cos(z - \phi - \epsilon), \end{aligned} \quad (50)$$

где  $\alpha$ ,  $\beta$  и  $c$  имеют тот же смысл, что и раньше, а

$$\operatorname{tg}(\phi + \epsilon) = \frac{\beta}{\alpha} \operatorname{tg} \phi,$$

так что и  $\epsilon$  сохраняет свой прежний смысл. Из (36) и (50) следует, что

$$\frac{y_2 p_2}{2\mu kb^2 \sigma} = -C \sin(z - \phi) \cos(z - \phi - \epsilon), \quad (51)$$

и, следовательно,

$$\frac{\overline{y_2 p_2}}{2\mu kb^2 \sigma} = -\frac{1}{2} C \sin \epsilon. \quad (52)$$

Поскольку  $\epsilon$  положительно,  $\overline{y_2 p_2}$  отрицательно. Таким образом, *прямой* эффект воздействия давления на слой  $y_2$  состоит в уменьшении его частоты. Так как  $y_1$  отстает по фазе от  $y_2$ , прямой эффект взаимодействия двух слоев есть увеличение скорости волн в слое  $y_1$  и ее уменьшение в слое  $y_2$ . Другими слоями, *прямой* эффект реакции одного слоя на другой через вязкую среду — это подстройка по фазе, иллюстрируемая рисунком 3а.

В заключение хочу поблагодарить профессора Джеймса Грея и лорда Ротшильда, обративших мое внимание на эту проблему.

## Список литературы

- [1] Gray J. Ciliary movement. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1928. 163 pp.
- [2] Lamb H. Hydrodynamics. 6th ed. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1932. 574 pp. [Ламб Г. Гидродинамика. М.: ГТТИ, 1947. 719 с.]
- [3] Rothschild J. (Lord) Measurement of sperm activity before artificial insemination // Nature, 1949, vol. 163, pp. 358–359.
- [4] Rothschild J. (Lord) Sea urchin spermatozoa // Biol. Rev., 1951, vol. 26, pp. 1–27.
- [5] Stokes G. G. On the effect of the internal friction of fluids on the motion of pendulum // Trans. Camb. Phil. Soc., 1851, vol. 9, pp. 38–45.

## Analysis of the swimming of microscopic organisms

Sir Geoffrey Taylor

Large objects which propel themselves in air or water make use of inertia in the surrounding fluid. The propulsive organ pushes the fluid backwards, while the resistance of the body gives the fluid a forward momentum. The forward and backward momenta exactly balance, but the propulsive organ and the resistance can be thought about as acting separately. This conception cannot be transferred to problems of propulsion in microscopic bodies for which the stresses due to viscosity may be many thousands of times as great as those due to inertia. No case of self-propulsion in a viscous fluid due to purely viscous forces seems to have been discussed.



The motion of a fluid near a sheet down which waves of lateral displacement are propagated is described. It is found that the sheet moves forwards at a rate  $2\pi^2 b^2/\lambda^2$  times the velocity of propagation of the waves. Here  $b$  is the amplitude and  $\lambda$  the wave-length. This analysis seems to explain how a propulsive tail can move a body through a viscous fluid without relying on reaction due to inertia. The energy dissipation and stress in the tail are also calculated.

The work is extended to explore the reaction between the tails of two neighbouring small organisms with propulsive tails. It is found that if the waves down neighbouring tails are in phase very much less energy is dissipated in the fluid between them than when the waves are in opposite phase. It is also found that when the phase of the wave in one tail lags behind that in the other there is a strong reaction, due to the viscous stress in the fluid between them, which tends to force the two wave trains into phase. It is in fact observed that the tails of spermatozoa wave in unison when they are close to one another and pointing the same way.

Citation: *Rus. J. Nonlin. Dyn.*, 2011, vol. 7, no. 2, pp. 371–387 (Russian)

Originally published in: *Proc. R. Soc. Lond. A*, 1951, v. 209, pp. 447–461