



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	脚式と非脚式の這行ロコモーションにおける運動モードスイッチングの共通力学
Author(s)	黒田, 茂; 田中, 良己; 中垣, 俊之
Citation	計測と制御, 54(4), 248-253
Issue Date	2015-04
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/61495
Type	journal article
File Information	54_248.pdf



脚式と非脚式の這行ロコモーションにおける運動モードスイッチングの共通力学

黒 田 茂*・田 中 良 巳**・中 垣 俊 之*

* 北海道大学電子科学研究所 北海道札幌市北区北 20 条西 10 丁目
 ** 横浜国立大学大学院環境情報研究院 神奈川県横浜市保土ヶ谷区常盤台 79-7

* Research Institute for Electronic Science, Hokkaido University, N20W10 Kkita-ku, Sapporo, Hokkaido, Japan

** Graduate School of Environment and Information Sciences, Yokohama National University, 79-7 Tokiwadai, Hodogaya-ku, Yokohama, Kanagawa, Japan

* E-mail: nakagaki@es.hokudai.ac.jp

キーワード：這行 (crawling), 蠕動運動 (peristalsis), 力学 (mechanics), 拡散方程式 (diffusion equation), 摂動解析 (perturbation analysis), 進化 (evolution), ミミズ (earthworm), カタツムリ (snail), ムカデ (centipede), ヤスデ (millipede).

JL 0004/15/5404-0248 ©2015 SICE

1. はじめに

筋肉の収縮波を用いた這行運動は、多くの生物種にわたり広く見られる^{1)~4)}。たとえば、プラナリア、ヒル、アメフラシ、ナメクジ、ヒザラガイ、ミミズ、など。収縮と弛緩の波が体の前後軸に添って伝播すると、体が地面を後方に蹴って体自身はその反作用で前進する。しかしながら、この運動波は前向き（順向波）と後ろ向き（逆向波）のどちらもあって、過去百年にわたり注目されてきた。

一方、ムカデやヤスデのような脚式這行動物でも実は同様のことが知られている。すなわち、足先に注目すると足並みの疎密波が体軸に添って伝播するのだが、やはり前向きと後ろ向きの場合がある。

近年の力学解析により、脚の疎密波は移動運動において非脚式這行の筋肉波と同じ役割をすることが解明され、脚式と非脚式の這行運動はある意味で共通の機構をもつことが明らかになってきた。本解説では、まず (1) この共通力学について紹介する⁵⁾。そこで、多様な這行ロコモーションがより統一的に捉えられることを見る。つぎに、(2) さまざまな動物が実験室内で強制的に後退させられるときに見せる運動モードスイッチング⁶⁾（動物が後退運動実現のために波の伝播向きや接地摩擦を変更して運動様式を切り替えること）について解説する。モードスイッチング方式は動物種でまちまちであるが、力学的には二つの基本形に分類できる。

以上の知見に基づき、這行運動のバイオメカニクスと制御について考察する。

2. 蠕動的這行の力学

2.1 這行の拡散方程式モデル

ミミズやカタツムリなどの蠕動的な這行（這って進む事）を、自発的変形によってアクティブな張力を発生する弾性紐の運動としてモデル化する。死んだミミズを摘みあげると（おそらく）ゴム紐のように振る舞うだろうから、素直な発想であるが、まずこのようなモデル化の意味を慎重に考えることから始める。

図 1a には、ある生き物が蠕動的な這行を行なってい

るようすを示す。体の一部に仮想的なスライス領域を想定する。それに働く力は、右側の（仮想的）断面を介して働く張力 T と左側の断面を介して働く張力 $(-T')$ および地面との摩擦によって生じる抵抗力 R_{fri} である（張力については、仮想断面の両側が引き合うときを正とする）。以下では、 R_{fri} が十分大きく慣性力が無視できる状況を想定する。このとき上の三つの力はつぎの釣合条件を満たす：

$$T + (-T') + R_{\text{fri}} = 0. \quad (1)$$

仮想断面には、それを貫く筋肉の収縮力や、あるいは体の表面近くに環状に配置された筋肉が内部の液体を締め付けることで発生する圧力など、生理学的な機構^{4),7)}に由来する力が存在する。無論そのような力は断面にそって一様でもないし、また断面と平行な成分が存在していて、地面との接触界面付近の体の形（と地面との摩擦的相互作用）を制御しているかもしれない。そうした生き物ごとによって異なる解剖学・生理学的な詳細をとり扱う⁷⁾ 代わりに、仮想断面に分布する力（応力）の法線成分の総和 T に注目して、それを運動の駆動力として力学を論じよう。一方、地面との摩擦的相互作用の制御については摩擦力 R_{fri} の時間的・空間的変調として表現しよう。このような単純化・抽象化の結果として得られるのが、われわれの拡散方程式モデル（または“アクティブストリングモデル”）である。

その具体的内容を説明するために、まずはアクティブではない場合から始める。ゴム紐のようなものを想定し、伸びも縮みもしていない規準状態においてその長さにそってとった弧長パラメータ s で座標付けする（図 1b）。つぎにこれを引き伸し、平坦な基板（地面）の上においてから手を離す。ただし、ゴム紐（あるいは地面）には粘性の高いグリースが塗られており紐の各部は地面から粘性的な摩擦力を受けながらもその長さに緩和していく。時刻 t における部位 s の位置を $X(s, t)$ とする（ X は地面に固定した座標系で測った位置）。規準状態で長さ ds をもっていた微小部分は時刻 t では、長さ $\left(\frac{\partial X}{\partial s}\right) ds = X_s ds$ をもち（以降、添字はその変数での偏微分を表わす）、 $X_s - 1$ がい

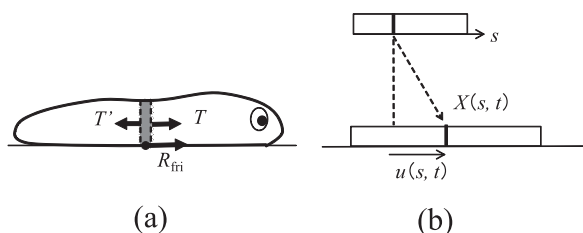


図1 (a) 這行中の生き物の体に想定した仮想的スライス領域と、それに働く力。領域の両側には筋肉の収縮に由来する内力 T , T' と地面との摩擦力 R_{fri} が働き、慣性が無視できる条件ではこれらが釣り合う。(b) 粘性的な摩擦力を及ぼす地面上での弾性紐の運動。紐の各部分を非伸縮状態で定義した弧長パラメータ s で指定し、時刻 t における部位 s の位置を $X(s, t)$ とする。紐の局所的な伸縮比は $\frac{\partial X}{\partial s}$ で与えられ、これから1を引いたものが伸張歪となる。

わゆる伸張歪である。あるいは部位 s の変位 $u = X - s$ を導入すると、伸張歪は $\partial u / \partial s = u_s$ で与えられる。ここでも、慣性項が落とせるとすると、紐の各部の運動は以下の方程式にしたがう。

$$0 = -\eta u_t + T_s \quad (2)$$

$$T = \kappa u_s, \quad (3)$$

ここで η は、(規準状態での) 単位長さあたりの粘性摩擦係数、 T はゴム紐の張力、 κ は力の次元をもつ定数である。本来、(2) 式の左辺には慣性項が存在するのだが、これが無視できる状況を考えている。もし η が一定値 η_0 ならば、ゴム紐の運動は $u_t = D u_{ss}$ ($D = \kappa / \eta_0$) という拡散方程式に支配されることになり、初期に与えた変形は時間とともに減衰する。

這行する生物のモデルを構築するために、上のゴム紐モデルに (i) アクティブな内部運動による駆動と (ii) 地面との摩擦的相互作用の適切な調節、という2つの因子を加味したものがわれわれのモデルである。その支配方程式は以下で与えられる。

$$\eta(s, t) u_t = T_s \quad (4)$$

$$T = \kappa (u_s - e(s, t)) \quad (5)$$

$$e = e_0 \sin(\omega t - ks). \quad (6)$$

このモデルでは、規準状態において長さ ds を占めていた微小部分の自然長が、部位と時間に依存して $(1 + e(s, t)) ds$ へと割合 $e(s, t)$ だけアクティブに変化すると仮定する。そして、「この $e(s, t)$ を u_s から差し引いたものが弾性歪となって張力 T を生じる」という形に (3) 式を変更したものが、(5) 式である。体軸に沿う伸縮波の伝播を、定常進行する正弦波で表現したものが (6) 式である。(4) 式では、 $e(s, t)$ による体軸の伸縮にあわせて地面との摩擦を制御するために摩擦係数 η に (s, t) 依存性をもたせてある。まとめると、運動方程式は

$$\eta(s, t) u_t = \kappa (u_{ss} + k e_0 \cos(\omega t - ks)), \quad (7)$$

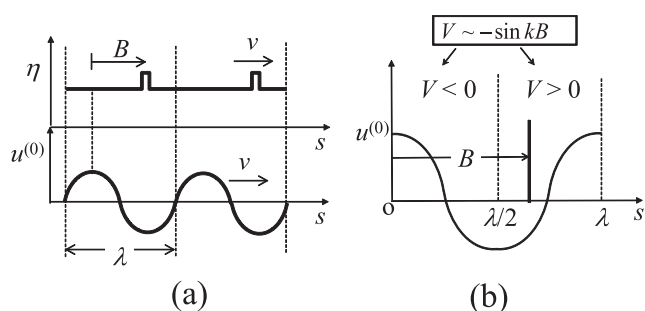


図2 (a) 想定する摩擦係数の時空変調。体の変形の主要部を表わす波 $u^{(0)}$ のピーク位置からみて距離 B の部位において局所的に摩擦係数が増加させる。(b) 這行運動の速度 V を決める選択律。アンカー位置 B に依存して、 V がその方向も含め変化する。

となる。もし η が定数 η_0 ならば、上式は湧き出し項 (上式の $\cos$ 項) が付いた拡散方程式であり、その解は以下で与えられる：

$$u(s, t) = A \cos(\omega t - ks - \alpha), \quad (8)$$

ただし、 $\alpha = \tan^{-1}(\tilde{\omega})$, $A = \frac{e_0}{k} \frac{1}{\sqrt{\tilde{\omega}^2 + 1}} = \frac{e_0}{k} \cos \alpha$, $\tilde{\omega} = \frac{\omega}{k^2 D_0} = \frac{\eta_0}{k^2 \kappa} \omega$ である。ここでは取り扱いを簡単にするため系の長さを無限大とした (これは系全体の長さに比べ、伸縮波の波長が短いときに許される近似である)。以降も、システムサイズを無限長として系を扱う。アクティブな湧き出し項のおかげで変位 u の変動自体は停止することはなく持続する。しかしある部位 s の動きに注目すると、 u は平均値の周りを振動しているだけであって、一定方向への運動は起きていない。

つぎに粘性摩擦係数 η の (s, t) 依存性を調節して系に一定方向の運動を実現させよう。 $\eta(s, t)$ の選び方には色々な可能性があるが、ここでは図2aに示したように、 η は系の殆どの部分では一定値 η_0 であるが伸縮波の一波長のうち一カ所だけ (δ 関数のように) で大きな値をもつ場合を考える。「その部位で地面にアンカーをうち、それを支点に推進する」というイメージである。そのような摩擦係数を

$$\eta(s, t) = \eta_0 (1 + \varepsilon p(s, t)) \quad (9)$$

とする。 p は η の周期的上昇を表わす関数であり (具体的な形は後で示す)、 ε は方程式の摂動的取り扱いのために導入した小さな無次元数である。(9) 式のような η を採用すると (7) 式は厳密には解けないので摂動論を使う。すなわち $u = u^{(0)} + \varepsilon u^{(1)} + \dots$ と展開して (9) 式とともに (7) 式に代入すると、 ε のオーダーごとに以下のような湧き出し項付きの拡散方程式が得られる。

$$u_t^{(0)} = D_0 (u_{ss}^{(0)} + k e_0 \cos(\omega t - ks)) \quad (10)$$

$$u_t^{(1)} = D_0 u_{ss}^{(1)} - p u_t^{(0)} \quad (11)$$

...

最低次の項 $u^{(0)}$ の解はすでに得ており ((8) 式), これは方向性のある運動を生じないことをすでに見た. 問題は, つぎの次数の $u^{(1)}$ が正味の移動をもたらすか否である. それを知るために, (11) 式を一波長分で平均する. $u^{(1)}(s, t)$ やその空間微分が, e や $u^{(0)}$ と同じ空間周期 λ をもつはずなので, 該当する項が 0 となり,

$$\langle u_t^{(1)} \rangle_\lambda = - \langle p u_t^{(0)} \rangle_\lambda \quad (12)$$

を得る. ここで添字 λ 付きの角括弧は周期 λ にわたる空間平均を示す. $p(s, t)$ として伸縮波と同じ速度と空間周期をもつ δ -関数の列を採用する.

$$p(s, t) = \sum_{n=-\infty}^{\infty} 2\pi\delta(\omega t - k(s - B - n\lambda) - \alpha), \quad (13)$$

ここで B は, $u^{(0)}$ の波形の頂点から見てどの位置に摩擦係数の δ -パルスを立てるかを指定するパラメータである ((8) 式と同じく (13) 式の最後に α があることに注意). 計算の結果, 系の平均速度 V は (ε の 1 次のオーダーで) 以下ようになる:

$$V = \varepsilon \langle u_t^{(1)} \rangle_\lambda = -\varepsilon\omega A \sin \beta. \quad (14)$$

ここで $\beta = kB$ は, B に対応する位相のずれを表わす. V は伸縮波の波形とアンカー位置の位相関係に依存して正にも負にもなり得ることが示された.

2.2 運動方向の選択律

(14) 式の条件を図示すると図 2b のようになる. 先に述べたように B は変位の主要部 $u^{(0)}$ のピーク位置からどれだけの距離にアンカーを置くかを指定するパラメータである. この図から這行運動の方向を定める, 二つの判定基準を読み出すことができる. 1 つ目は, 系の伸縮の度合に関するものである. 図 2b において, $V < 0$ となる領域 ($0 < B < \lambda/2$) では $u_s^{(0)} < 0$ であり, $V > 0$ の領域 ($\lambda/2 < B < \lambda$) では $u_s^{(0)} > 0$ となっている. $u_s^{(0)}$ は伸張歪 (の主要部) を表わしていて, それが正というのはその部位が (標準状態に比べ) 伸びていることを意味する. つまり,

(選択律 1) 体軸に沿って伝播する伸縮波のうち伸びている部分にアンカーをつくと運動は位相波と同じ方向に生じ, 逆に縮んだ部位につくと位相波とは逆方向に進行する, というわけである.

2 つ目の判定基準は, 変位の主要部 $u^{(0)}$ によって決まる局所的な速度の符号に注目する. 図 2b において, $u^{(0)}$ の波形が右方向 (+ s 方向) に動いていることに注意すると, $0 < B < \lambda/2$ では $s = B$ における局所速度 $u_t^{(0)}$ が $u_t^{(0)} > 0$, 一方 $\lambda/2 < B < \lambda$ では $u_t^{(0)} < 0$ となることがわかる. この $u_t^{(0)}$ の符号は, V のそれと丁度逆

になっている. つまり,

(選択律 2) ある位置にアンカーをつくと, その位置がもっていた局所速度と逆向きに運動を生じることになる (注1).

蠕動波や後述する足先の粗密波のような運動波は, 100 年以上前から環形動物, 腹足類そして多足動物に対して広く観察されてきた⁴⁾. 波の伝搬方向が移動方向と同一な場合は順向波 (平行, direct), 移動方向と反対向きの場合は逆向波 (反平行, retrograde) と呼ばれる¹⁴⁾. この用語によると, 先の選択律 1 は, 順向波這行は体の伸張部, 逆向波這行は伸縮部にアンカーをつくることで実現する, ことを主張する.

実はこのことは, 運動波の伝播による這行を多様な生き物に対して横断的に研究した先駆的生物学者達¹⁾⁻⁴⁾ によって, 連続図と言葉を用いた議論によって見出されていた. ただし, そうした議論は込み入っていて理解しづらい面があった. われわれが拡散方程式モデルを通じて行なったことは, 線形の粘性摩擦という扱いやすい摩擦則を “方便” として蠕動型這行におけるアンカーの位置と運動方向の関係を数理的な言葉で表現・解釈した, ということだろう. この粘性摩擦則を採用するモデルの範囲内では, 這行運動のエネルギー効率や慣性効果の取り込みといったことも解析的行なうことができるが, これらについては原著論文⁵⁾ に譲る.

2.3 その他の這行モデル

われわれのモデル以外にも, これまでに這行の力学モデルがいくつか提出されている⁸⁾. ここでは, DeSimone らの研究⁹⁾ を簡単に紹介し, 前章のモデルとの関係を論じる. 彼らはわれわれと類似な 1 次元モデルを考察し, (実際の生き物がそうであるような) 有限サイズの系に対して, 地面と体との摩擦則および体の内部変形を表わす関数形を与えると平均の移動速度が計算できる表式を得た. さらにこの式に基づいて, 単位長さあたりの粘性摩擦係数が一定であっても, この “単位長さ” の解釈を変更すると順向方向の運動が得られることを示した (摩擦係数の時空制御をしなくても). すなわち, 規準状態における単位長さではなく, そこから局所的な伸縮が生じた結果である現在の形状 (連続体力学の用語では “現配置”) における単位長さあたりの摩擦係数とするのである. この設定のもとで得られるダイナミクスを前章の表記法に基づいて書くと (注2) 以下ようになる (あえて ds を含

(注1) さらに, これにはつぎのような物理解釈が可能である. アンカーがない時に $V = 0$ というのは, 正および負の局所速度 $u_t^{(0)}$ をもつ領域が 1 波長の中に対称的に存在していて, 平均をもとめる積分時に互いに相殺する (バランスしている) ことに由来する. 系のどこかにアンカーを作ってその運動を阻害すると, 速度場のバランスが破れ, 結果として阻害した速度とは逆の方向に V が生じる. 丁度, 電気回路論において交流電流を整流して直流成分を取り出す機構に対応する.

(注2) DeSimone らの原論文⁹⁾ では, s や X という記号は前章とは異なった意味に用いられているので比較には注意が必要である.

めて書いた)：

$$\eta_0(1+u_s)u_t ds = T_s ds \quad (15)$$

因子 $(1+u_s)ds$ は、微小部分 ds の現配置における長さを表わしている (ここでの η_0 は単位現在長あたりの粘性摩擦係数)。 $\eta_0(1+u_s)$ を改めて η と書くと、これは前章の議論において伸張部 ($u_s > 0$) で η を大きくするという摩擦制御則に対応しており、これが順向波型の運動を生じる事はわれわれの選択律 1 と合致する。

実際の生物の這行との対応を考える上で「何が現実的な摩擦則か？」というのは重要な問題である。たしかに体の一部が伸張すれば見た目の接触長も増大するので、DeSimone たちの“単位現実長あたり”の解釈は自然である。一方で、モデルで採用した連続体記述自体がたとえば多足類の足先 (たち) の動きの粗視化によって得られたものである場合、接触‘点’ (あるいはその候補) となるべき部位の数が体の伸縮によって変化することはないので、“単位規準長あたり”の解釈が合理的である。また、環形動物では収縮部が太くなり (体液の体積保存ゆえ)、地面に押し付けられる場合がある。この効果を表現するためには、収縮部に大きな摩擦係数を割り振る事になる。

いずれにせよ具体的な摩擦則の同定には、対象とする生物の体表や地面 (基板) 側の表面構造、あるいは界面に存在する媒介物質の特性などを考慮した各論的な議論が必要になる。この文脈において、カタツムリの這行に関して、腹部と基板の間に存在する粘液の非線形レオロジーに注目した実験的および理論的 (流体力学的) 研究^{10), 11)} があり、さらにその知見に基づくロボティクスの応用の試み¹²⁾ があることを指摘しておく。

3. 蠕動的這行から脚式這行へ

前章までは、脚のない動物の体を最初から一次元の連続体として取り扱い、体の部位を弧長パラメータ s によって連続的に表現してきた。一方、ミミズのように、生き物によっては明確な体節が存在する。このように考えると、脚のない動物の体をアクティブなバネで一次的につながれた有限個の質点の連なりとして取り扱い、体の部位を整数 n によって離散的に表現することは自然な方法の一つである。ただし、このような離散モデルを考えると、その連続極限は前章で考えたモデルと一致することが望ましい。(7) 式を連続極限にもつ離散モデルはつぎのようになる。

$$\begin{aligned} \zeta_n \ddot{u}_n &= K[u_{n+1} + u_{n-1} - 2u_n - (e_n(t) - e_{n-1}(t))], \\ e_n(t) &\equiv a \sin(\omega t - qn) \end{aligned} \quad (16)$$

ここで、 u_n は n 番目の部位の規準位置からの変位、 $e_n(t)$ は自発変形 (a はその振幅)、 q は離散変数 n に関する波

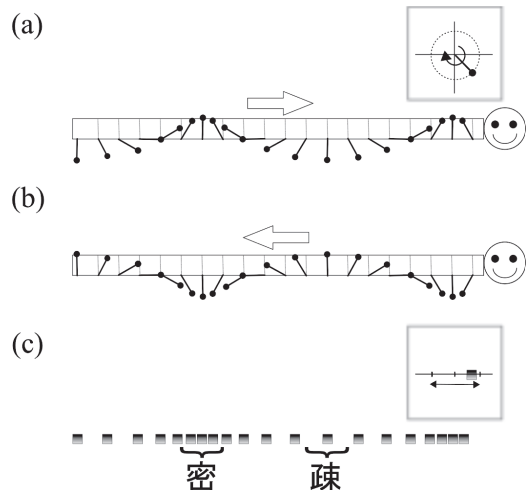


図3 足先の粗密波およびその蠕動波との対応

Kuroda, S. et al 2014.⁶⁾ の図を改変して使用。(a) 前進している多足動物のスナップショット (順向波の場合)。白抜き矢印は、運動波の伝搬方向を表わす。簡単のため、各足先は右上の囲み図で示したように時計方向に回転しているとする。(b) 前進している多足動物のスナップショット (逆向波の場合)。(c) (a), (b) の足先を地面に平行な軸に射影したもの。この射影により、多足動物の足先の回転運動は体軸に沿った前後運動に変換され (右上の囲み図)、足先の粗密波と無脚這行の離散モデルにおける蠕動波との対応が得られる。

数である。また、連続モデルにおける伸縮波は、離散モデルでは部位の粗密波、伸縮波の伸張部および収縮部はそれぞれ隣り合う部位間の距離が疎な部分と密な部分に対応する (図3)。以下では、無脚動物の体の離散的な表現を介して、蠕動這行と脚式這行の運動波の対応を考える。

図3a, b は前進中の多足動物を側方から見たところを模式的に表わしている。多足動物では各足が隣り合う足と一定の位相差を保って周期的に動くことで運動波が生じ、足先の地面に沿った位置の分布が疎密波を形成する。この図では簡単のため、各足は時計方向に一定速度で回転しているとする。この場合、足先が下半平面にあるとき右から左に地面を蹴り (アンカーを作り)、上半平面にあるとき足先を浮かせて左から右へ戻すことにより、体全体が右方向に動く (前進する)^(注3)。このことは、前章で連続体記述に基づいて求めた選択律 2 に対応する。

図3a と図3b とでは移動方向は同じであるが、運動波の伝搬方向が異なる。これらの図を比較すると運動波の伝搬方向と移動方向を与えると、地面を蹴る足が運動波のどの位相 (疎部 or 密部) に属するかが自動的に定まることが良く見て取れる。すなわち運動波の伝搬方向と移動方向 (地面を蹴る方向の逆) が一致する場合 (順向波) では疎部に属する足で (図3a)、逆の場合 (逆向波) は密部に属する足で必ず地面を蹴る (図3b)。このことは、前章の連続体記述における選択律 1 に対応する。

図3c は、図3a, b の足先を地面に平行な軸に射影したものである。この射影された足先と無脚這行の離散モデル

(注3) 後退を考えるときは、逆回転 (反時計回り) している場合を考えれば良い。

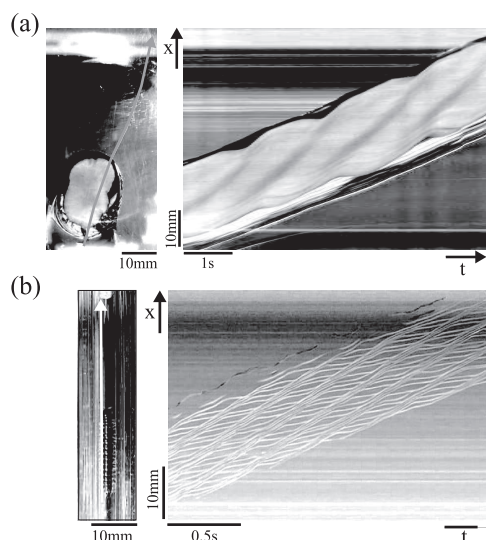


図4 前進中の運動波（順向波：後ろから前への波）の時空間プロットの例。

Kuroda, S. et al 2014.⁶⁾ の図を改変して使用。左図は時空間プロットのためにとった一次元座標を表わす。動物は共に上方に進んでいる。右図が時空間プロットを表わす。(a) 巻貝の一種 (*Monodonta labio form confusa*)。前進中の腹足のようすを下から撮影した。時空間プロットの明るい部分と暗い部分は、運動波の疎部と密部にそれぞれ対応している。(うっすらと) 確認できる腹足表面の皺の軌跡から、疎部に属する部位は地面に対して静止しており、密部に属する部位は前方に動いていることが読み取れる。(b) ヤスデ (*Oridus*)。時空間プロットの白線は足先の軌跡を表わす。足先の疎密波が観察される。(a) と同様にして、地面に対して静止している足先は疎部を形成しており、前方に動いている部分は密部を形成している。

ルの体節（部位）を対応させることにより蠕動波と関係付けられる。以上の対応から、地面との接触部を担う部位の地面に平行な運動成分に着目すると、蠕動的這行と多足這行は同じキネマティクスとそれによって必然的に要請されるアンカー形成の時空間パターンを共有していることが理解される。

図4に巻貝の一種とヤスデの運動波の時空間プロットを示す。これらは共に前進時に順向波を用いる動物である。一見して両者の時空間プロットが良く似ていることに気づくだろう。巻貝の時空間プロットの明るい部分と暗い部分は、運動波の疎部と密部にそれぞれ対応している(図4a右)。(うっすらと) 確認できる腹足表面の皺の軌跡から、疎部に属する部位は地面に対して静止しており、密部に属する部位は前方に動いていることが読み取れる。一方、ヤスデの時空間プロットの白線は足先の軌跡を表わしており、足先の疎密波が観察される。巻貝の場合と同様にして、地面に対して静止している足先は疎部を形成しており、前方に動いている部分は密部を形成している。

4. 這行動物の前進後退モードスイッチング実験

蠕動波や足先の粗密波のような運動波と移動方向の関係には、順向・逆向どちらもあることは古くから良く認識され、環形動物、腹足類そして多足動物に関して広く

観察研究がされてきた^{4), 14)}。一般に、どちらの運動波を使うかは動物種によって定まっていると考えられている。ミミズやムカデは逆向波、イモ虫やヤスデは順向波といった具合である。

しかし、そのような動物が前進から後退に運動の方向を切り替える場合^(注4) どのような振る舞いを示すか、に関しては包括的かつ実証的な報告がなされていない。這行動物が後退を行う方法は、つぎの二つの場合に整理されるだろう：(1) 運動波の波形とアンカー位置の位相関係を保ったまま波の伝播方向を逆転するか、あるいは(2) 波の伝播方向を保ったまま位相関係を逆転するか、である。

それぞれの場合に、そもそもの前進を順向波でおこなうか逆向波で行なうかの区別があるので、合計4通りの可能性があり得る：(1a) 順向波前進→順向波後退；(1b) 逆向波前進→逆向波後退；(2a) 順向波前進→逆向波後退；(2b) 逆向波前進→順向波後退。

われわれは、運動波を用いて前進する各種の動物に対して、後退運動の有無とモードスイッチのやり方について検証した。実験では、まず動物を旋回ができないような狭い空間（たとえばガラス管）のなかを前進させ、つぎに、前方から忌避刺激（天敵の提示、機械刺激、光刺激など）を与えて、後退運動を誘導した。実験に用いたのは、以下に挙げる八種の動物（三つ以上の界に属する）である：2種類のヒザラガイ (*Ischnochiton comp-tus* と *Cryptochiton stelleri*)、2種類の海産腹足類として巻貝の1種 (*Monodonta labio form confusa*) とカサ貝 (*Lottia cassis*)、ミミズ (*Pheretima*)、イソメ (*Eun-icida*)、ウジ虫 (*Mycetophilidae*)、ガの幼虫 (*Marumba gaschkewitschii echephron*)、2種のムカデ (*Geophilomorpha* と *Scolopendromorpha Scolopocryptops*)、ヤスデ (*Polydesmida oridus*)。

今回調べた生物種の多くは、(1) の運動波方向の逆転を行なった。ヒザラガイとカサ貝のみ(2b)の逆向波前進→順向波後退を行なった(図5)。

5. まとめ

脚式と非脚式這行運動の比較から、生物学的に興味深いメッセージが得られた。「非脚式動物は、進化の過程において脚の獲得以前からすでに歩行と同様の運動様式を獲得していた」ということ。より端的に言えば、脚式動

(注4) ところで、読者はつぎのような説明を目にしたことがあるかもしれない。ミミズなどが蠕動運動を使って前に進むことができるのは、剛毛と呼ばれる毛が体の表面に後ろ向きに生えているからで、後ろには滑りにくく、前には滑りやすいという体の構造があれば、どのように体を動かしても結局前に進むことができる、といった類いのものである³⁾。確かに、這行動物が前進のみを行うのであれば、そのような体表にあらかじめ用意された異方的構造の存在だけで一定方向の移動を説明可能である。しかし、ここで述べるとおり多くの動物では後退這行を行なう。このような動物は、運動波の生成とそれに応じたアンカー位相の調整という能動的な行為によって這行を実現していることを意味している。

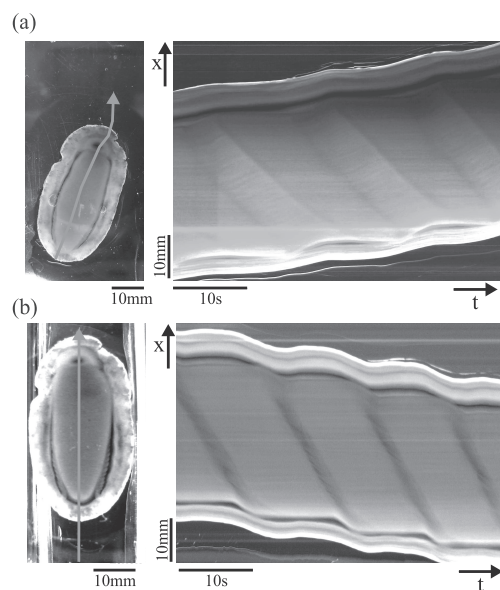


図5 逆向波前進—順向波後退モードスイッチングの例

ヒザラガイ (*Ischnochiton comptus*). Kuroda, S. et al 2014.⁶⁾ の図を改変して使用。移動中の腹足のようすを下から撮影した。動物は共に上方に進んでいる。左図は時空間プロットのためにとった一次元座標を表わす。右図が時空間プロットを表わす。(a) 前進の場合。腹足の前端が伸び、この伸張部が後方に伝搬する。残りの部分は基質に固定されている。(b) 後退の場合。腹足の前端が収縮し、この収縮部が後方に伝搬する。残りの部分は基質に固定されている。

物は、脚獲得の以前からすでに歩いていた⁶⁾。

われわれおよび DeSimone ら⁹⁾ の這行モデルを比較し、接地摩擦の解釈に関して注意すべき点があることを述べた。われわれのモデルの結果と一見異なる（矛盾する）かのような彼らの結論は、より広い視野で統一的に見ることができるとを示した。

前進後退のモードスイッチングの実験から、後退時には (1) 蠕動波動の向きを逆転する、または (2) 蠕動波動の向きを変えずにアンカー位相を変える、両方の場合が生物種に依存して存在することがわかった。つまり、そもそも複数の運動モードをもっていて、状況によってそれらを切り替えることができること、が明らかとなった。この発見を足がかりに、もっと多様な環境でどのような運動モードが現れるか、またその切り替え方法はどうか、について追求して行きたい。

このような這行運動の力学とその制御法の基本的な理解を深めることによって、不整地環境を自在に這い回るロボットの開発へとつなげて行きたい。

(2015 年 1 月 16 日受付)

参考文献

- 1) H.W. Lissmann: The mechanism of locomotion in gastropod molluscs I. Kinematics, *J. Exp. Biol.*, **21**, 58/69 (1945)
- 2) H.W. Lissmann: The mechanism of locomotion in gastropod molluscs II. Kinetics, *J. Exp. Biol.*, **22**, 37/50 (1945)
- 3) R.McN. Alexander: Principles of animal locomotion, Princeton Univ Pr (2002)
- 4) J. Gray: Animal locomotion, William Clowers and Sons (1968)

- 5) Y. Tanaka, K. Ito, T. Nakagaki, and R. Kobayashi: Mechanics of peristaltic locomotion and role of anchoring, *J. R. Soc. Interface*, **9**, 222/233 (2012)
- 6) S. Kuroda, Y. Tanaka, I. Kunita, A. Ishiguro, R. Kobayashi, and T. Nakagaki: Common mechanics of mode switching in locomotion of limbless and legged animals, *J. R. Soc. Interface*, **11**, 20140205 (2014)
- 7) B.A. Skierczynski, R.J.A. Wilson, W.B. Kristan Jr, and R. Skalak: A Model of the Hydrostatic Skeleton of the Leech, *J. Theor. Biol.*, **181**, 329/342 (1996)
- 8) J.B. Keller and M. S. Falkovitz: Crawling of worms, *J. Theor. Biol.*, **104**, 417/442 (1983)
- 9) A. DeSimone, F. Guarnieri, G. Noselli, and A. Tatone: Crawlers in viscous environments: linear vs non-linear rheology, *Int. J. Nonlinear Mech.*, **56**, 142/147 (2013)
- 10) M. Denny: The role of gastropod pedal mucus in locomotion, *Nature*, **285**, 160/161 (1980)
- 11) E. Lauga and A.E. Hosoi: Tuning gastropod locomotion: modeling the influence of mucus rheology on the cost of crawling, *Phys. Fluids*, **18**, 113102 (2006)
- 12) R.H. Ewoldt, A.E. Hosoi, and G.H. McKinley: Nonlinear viscoelastic biomaterials: meaningful characterization and engineering inspiration, *Integr. Comp. Biol.*, **49**, 40/50 (2009)
- 13) K. Zimmermann and I. Zeidis: Worm-like locomotion as a problem of nonlinear dynamics, *J. Theor. Appl. Mech.*, **45**, 179/187 (2007)
- 14) F. Vles: Sur les ondes pedieuses des mollusques reptateurs, *Compt. Rend. Acad. Sci.*, **145**, 276/278 (1907)

[著者紹介]

黒田 茂君



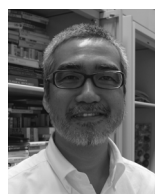
1970 年生。96 年北海道大学工学部電気工学科卒業。04 年北海道大学理学研究科数学専攻博士課程単位取得退学。09 年北海道大学理学研究科（博士（理学））。2013 年より北海道大学電子科学研究所助教。日本神経科学学会などの会員。

田中 良巳君



1971 年生。94 年京都工芸繊維大学繊維学部応用生物学科卒業。99 年京都大学大学院人間・環境学研究科博士後期課程修了（博士（人間・環境学））。2011 年より横浜国立大学環境情報研究院准教授。日本物理学会などの会員。

中 垣 俊之君



1963 年生。87 年北海道大学薬学部卒業。97 年名古屋大学人間情報学研究科博士課程修了（学術博士）。2013 年より北海道大学電子科学研究所教授。