



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	Behavioral modeling of coordinated movements in brittle stars with a variable number of arms [an abstract of dissertation and a summary of dissertation review]
Author(s)	脇田, 大輝
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(生命科学)
Dissertation Number	甲第13957号
Issue Date	2020-03-25
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/78041
Rights(URL)	https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/
Type	doctoral thesis
File Information	Daiki_WAKITA_abstract.pdf, 論文内容の要旨



学 位 論 文 内 容 の 要 旨

博士の専攻分野の名称 博士（生命科学） 氏 名 脇 田 大 輝

学 位 論 文 題 名

Behavioral modeling of coordinated movements in brittle stars with a variable number of arms
(腕数に個体差があるクモヒトデの協調運動の行動モデリング)

歩容、呼吸、咀嚼、拍動など、動物は多様なリズム的な協調運動を生み出す。生理実験や計算機シミュレーションから、神経活動が身体の運動の協調様式を制御することが明らかになってきた。一方で、単細胞生物である粘菌を用いた実験では、細胞をどのような型の構造物で縁取るかによって、細胞内各所の収縮・弛緩の協調様式が変化することが知られ、これは生物の形態そのものが神経系を介さずに協調運動に影響を与える例である。しかしながら、動物では、身体の形態的な違いが神経系・非神経系の制御回路にどのような影響を与え、協調運動にどのように関わるかは明らかではない。その理由として、明らかに異なる動物の形態が、明らかに異なる協調運動を引き起こしている事例が知られていないことが挙げられる。そこで本研究では、クモヒトデでしばしば見られる四つ葉のクローバーのような個体差を題材とし、その協調運動を制御する神経回路と非神経回路に着目した。この動物は中央の盤と放射状に伸びる腕を持つが、種によっては、例えば五腕と六腕の個体が混在する。クモヒトデは多関節の腕を協調させて地面を漕ぐという歩容を示し、これまでに、五腕の健全個体と、五腕のうちいくつかの腕を切断した個体の歩容が報告されてきた。しかし、元来の腕数が「五」ではない個体の歩容は報告されていない。一方、クモヒトデの主な神経系は、盤の神経環と各腕の放射神経から成り、腕間の協調に神経環が重要であることは報告されている。腕の数が異なると、神経環から放射神経への分岐の数が異なり、腕の運動を協調させる神経回路が異なるはずである。また、あらゆる系の繰り返し構造の数や角度が異なるため、神経系によらない協調運動の制御機構も異なるはずである。本研究の目的は、腕数の異なるクモヒトデの協調運動を解析し、形態の個体差が協調運動に与える影響を調べると共に、個体差に柔軟な運動制御機構を提案することである。そこで、本学位論文の主たる部分として、第二章では腕の協調運動である歩容、第三章では盤の協調運動である「ポンピング」について扱った。

第二章では、腕数の個体差が高頻度でみられるチビクモヒトデ科の小形種 *Ophiactis brachyaspis* を使って、四・五・六・七腕の個体の歩容を定量解析し、腕数について一般化した神経系の制御機構を提案した。その際、腕への触刺激で誘発される一分間の逃避行動に注目し、各腕の座標から移動方向や腕の角度を算出した。「漕ぎ手」として動く腕は後方へ遅く漕いで前方へ速く戻ることから、各腕の動きの左・右回りの偏り、つまり「左右度」を角速度に基づいて定義した。また、腕間の同期の程度を示す「同期度」を、腕の各対の角速度から定量化した。次に、データの分布や相関を解釈するため、確率分布による数理モデルを立て、ベイズ法で推定した予測分布の良さを WAIC で評価した。移動方向については、データの二峰性を想定したモデルと想定しないモデルを比較したところ、四〜七腕のすべてで、二峰性のモデルが選択された。二つの分布の位置は、腕の数が多いほど刺激された腕の反対側から大きく離れ、刺激された腕から見て左回りか右回りに二つ隣の腕がある角度に近かった。左右度と同期度については、他の測定値との相関を考慮するモデルと考慮しないモデルを比較すると、五〜七腕では移動方向またはその二分值（刺激された腕を正中線としてどちら側に逃げるかを示した変数）との相関を考慮したモデル

が選択された。移動方向の二峰性及び腕の動きとの強い相関を踏まえ、移動方向の二分値によって試行を二群に分けた上で、左右度と同期度を解釈した。結果、四～七腕個体に共通して、刺激した腕の左回りか右回りに二つ隣の腕の動きが左右に偏りにくいこと、そしてその両隣の腕（刺激した腕の一つ隣と三つ隣の腕）が左右の漕ぎ手になりやすく、逆位相で同期しやすいことが示された。この傾向に基づくと、ある腕が脅威を感知したとき、あるシグナルが放射神経から神経環へ流れ、左回りか右回りに分岐する際に、どちらかへ優先的に流れると考えられる。そこから一方向的に進んで何番目にあたる腕かによって歩容に重要な左・前・右腕の挙動が決まるため、全体の腕数に応じて逃避方向に多少のずれは生じるものの、協調様式にはほぼ影響しないと考えられる。

クモヒトデの歩容は、先に解析したように一定時間での傾向は抽出しやすいものの、多関節の腕が複数動くという自由度の高さにより、時系列に沿った解釈が難しい。そこで第三章では、大形種であるオオクモヒトデ (*Ophiarachna incrassata*) で新たに発見したシンプルな協調運動「ポンピング」に基づいて、形態の個体差と協調運動の関係を時系列に沿って調べた。始めに五腕個体で発見されたポンピングは、盤の五つの間幅（隣り合う腕に囲まれた扇状の領域）が一分ほど規則的に膨縮する運動であった。各間幅のしぼむ（膨らむ）タイミングは同期せず、一回りに間幅 1→5 とすると、1→3→5→2→4 か 1→4→2→5→3 の順を繰り返した。ポンピングの協調の仕組みを説明するために、外部観察と、瞬間冷凍したポンピング個体の X 線マイクロ CT を使ったイメージングに基づいて、非神経回路を想定した微分方程式による数理モデルを立てた。五つの節を満たした一定量の液体があり、高圧の節から低圧の節へ流れると仮定した。各節には液量の上下限で切り替わる収縮期と弛緩期があり、収縮期には筋収縮を想定した圧力が加算されるとしたとき、上記の協調様式が再現された。次に、このモデルで節の数のみを変え、腕（間幅）数の個体差がもたらす協調様式の違いを予測した。六腕を想定した結果、一回りに間幅 1→6 とすると、1・3・5 の動きが同期した後、2・4・6 の動きが同期することを繰り返した。後に六腕のオオクモヒトデを得たところ、この同期するポンピングが実際に観察された。行動観察とシミュレーションによると、腕数にかかわらず、体液の多くは最近接の間幅へ流れることが推測された。この際、五腕個体では左回りか右回りの進行波、六腕個体では定常波が想定された。ポンピングは採餌後に頻発したことから消化運動と考えられ、体液の循環を目的とする場合は、その機能に違いが生じうる。ただし、協調様式は乱れず、腕数に応じた一定の規則に従うことが示された。

第二章では、小形種の四～七腕個体の触刺激後の歩容について、一定時間の傾向を解析し、クモヒトデで起こりうる神経系の制御機構を提案した。第三章では、大形種の五・六腕個体のポンピングについて、時系列に沿った協調運動を説明し、クモヒトデに存在しうる神経回路を介さない協調運動の制御機構を提案した。腕間や間幅間の相互作用の場である盤は、形態としては円盤状であるものの、協調に関わる回路としては数珠状であると考えられる。つまり、腕の数だけ繰り返される機能単位は、それぞれ最近接の機能単位にしか作用しなくても、個体全体としては協調運動をとりうる。その作用は神経活動に限らず、神経を介さない作用でも成立しうる。この自律分散的な戦略が、四～七放射相称といった体全体に渡る形態の個体差をうまく無視し、形態に柔軟な協調運動を実現していると考えられる。本研究で提案されたクモヒトデの制御系はロボット工学に応用でき、状況に応じて構成要素の数を増減させるような設計のヒントとなる。