

粘液を利用した腹足類這行運動メカニズム

Mechanism of Crawling Locomotion with Mucus in Gastropods

^{1,2}岩本真裕子・^{1,2}上山大信・^{3,4}小林亮

¹明治大学大学院先端数理科学研究科現象数理学専攻,

²明治大学先端数理学研究所 (MIMS)

³広島大学大学院理学研究科数理分子生命理学専攻,

⁴JST CREST

^{1,2}Mayuko IWAMOTO, ^{1,2}Daishin UHEYAMA and ^{3,4}Ryo KOBAYASHI

¹Department of Mathematical Modeling, Analysis and Simulation,
Graduate School of Advanced Mathematical Sciences, Meiji University, Tokyo 164-8525, JAPAN

²Meiji Institute for Advanced Study of Mathematical Sciences (MIMS),
Meiji University, Tokyo 164-8525, JAPAN

³Department of Mathematical and Life Sciences, Graduate School of Sciences,
Hiroshima University, Higashihiroshima 739-8526, JAPAN

⁴JST CREST, Tokyo 102-0076, JAPAN

miwamoto@meiji.ac.jp

Many gastropods such as slugs, snails, and abalones, move by crawling locomotion. The locomotion is driven by a succession of periodic muscular waves (contractions and relaxations) moving along their pedal foot. The various patterns of muscular contraction waves has been observed, for example, direct wave and retrograde wave. The mechanism of crawling locomotion using muscular contraction waves has been investigated, especially, focused on a method of anchoring. Recently, another anchoring method different from lifting up their foot has been suggested, i.e., mucus. The force generated by these waves is coupled to the substratum by a thin layer of pedal mucus. Gastropod pedal mucus has unusual physical properties—the mucus is a viscoelastic solid at a small deformation and shows a sharp yield point, then, at greater strains, the mucus is a viscous liquid, although it will recover its solidity if allowed to heal for a certain period of time. In this paper, we introduce in detail the background of our research about crawling locomotion. Furthermore, we propose a new simple model of crawling locomotion which is coupled the flexible muscular contraction waves and the physical properties of mucus.

1 Introduction

生物は、居住環境や状況に応じて独自の運動様式を獲得してきた。その運動様式は多様で、地面と水面での移動では、固い骨格構造を持つ生物が行う歩行や走行と、柔軟構造の生物が行う這行(しゃこう)や削穿(さくせん)、蛇行(だこう)などが見られる [1]。這行運動(crawling locomotion, adhesive locomotion)は、主に、貝をもつ軟体動物やミミズなどの環形動物で見られる。這行運動は歩行や走行、蛇行運動などに比べると、体の形状を大きく変化させずに行われるため派手さはない。それでも、多くの動物学者を魅了してきたのは、這行運動の際、観察される波のためである [2-8]。この波は、筋肉の伸縮部分が伝播している様子である。特に、肉眼でも波が観察できるミミズやナメクジ・カタツムリは重点的に研究され、その運動メカニズムについて議論が進められてきた [9-19]。今日では、ミミズの這行運動メカニズムに関して、ある程度明確な解答が得られている。

ミミズは、図 1 のように、いくつもの体節が連なった構造を持っており、這行運動時には、それぞれの体節が伸縮し、その筋伸縮の波が頭側から尾側へ伝播される [7]。各体節の体積が保存されるため、長さの伸縮に伴って、高さも変化するの大きな特徴である。収縮した体節からは剛毛とよばれる先端が鍵状に曲がった太く短い毛を出し、地面に引っ掛けて(アンカーリング)移動する。このように這行運動のメカニズムでは、筋収縮の波伝播とともに、接地面にどうアンカーリングするかが重要な鍵である。

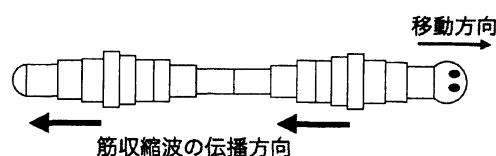


図 1: ミミズの這行運動時の概略図。収縮した体節からは剛毛を出すことが知られている。

貝をもつ軟体動物が見せる這行運動では、筋収縮波パターンの多様性が報告されている [5,7,8]。我々は、軟体動物のなかでも最大の種数を誇る腹足類 (軟体動物門腹足綱, gastropod) に焦点を当てた。腹足類という名称では馴染みが薄いのが、「腹足類 = 巻貝」であると聞くと、我々にとっては一気に馴染み深い生物になる。腹足類は、陸生の種と水生の種が存在し、一般的によく知られる種は、カタツムリやアワビ、サザエなどである。また、ナメクジには貝がないが、巻貝が退化したものを考えられており、腹足類に分類される。

2 Muscular Contraction Waves on Gastropod Pedal Foot

腹足類が這行運動する際、腹足 (pedal foot) と呼ばれる平らな足には伝播性の筋収縮が波として観察される。その波の様子は、種固有のものであり、図 2 のように分類することができる。比較的細長い腹足を持ち、その腹足が巻貝に覆われていないカタツムリやナメクジでは、図 2(a) のような波 (monotaxic direct wave) が見られる [6,8,19]。アメフラシも比較的細長い腹足を持ち、腹足の上に巻貝が乗っている状況はカタツムリに似ているが、アメフラシは図 2(b) のように、カタツムリとは逆向きの波 (monotaxic retrograde wave) を用いて移動する [9]。近隣種であるヒザラガイ (多板綱) などもアメフラシと同じように monotaxic retrograde wave を用いる。このように腹足類の這行運動において興味深いのは、波の向きが移動方向と同じ方向 (尾→頭) の direct wave と逆方向 (頭→尾) の retrograde wave が見られることである [20]。さらに、monotaxic direct wave で観察される波の数は、種や個体の大きさによって 6 つから 28 つと報告されているが、monotaxic retrograde wave では、1 つの波の種しか報告されていない点も興味深い [5,15,16,19]。

また、アワビやカサガイのように、腹足の形状が比較的丸く、腹足の大部分が巻貝に覆われている種では、左右交互にほぼ反位相の波 (ditaxic wave) が見られる [5]。その中でもアワビやトコブシなどは direct wave (図 2(c))、カサガイの一種では retrograde wave (図 2(d)) を用いることが報告されている [15]。このような ditaxic wave を用いる種の這行の様子を観察してみると、想像以上にダイナミックで、まるで四足歩行をしているように見える。もしかして歩行の起源はここにあるのではないか、と思わず考え込んでしまう。また、これらの種は、カタツムリなどに無い機能を備えている。その場で旋回できるのである。右回りにも左回りにも可能である。そのときの筋収縮波の様子を観察してみると、左右で波の方向が異なる (図 2(f))。例えば、右回りに回る場合は、腹足の右半分は頭→尾方向へ、左半分は尾→頭方向へ波を流し、腹足全体としては時計の針のように一回転させている。

さらに腹足類の這行において興味深いのは、四足歩行のような動きに留まらず、二足歩行のような動き (図 2(e)) をする種が存在することである [5,6,12]。サザエの這行運動を観察してみると、「これは歩いている」と言わずにはいられない。左右交互に伸縮し、まるで摺り足で移動しているかのようである。このように、一言で「腹足類の這行運動」と言ってもその運動様式は多様であるため、20 世紀中頃までは、「どの種がどの運動様式を獲得しているのか」という観察報告が主であった。そして、半世紀以上、これらの多様な運動様式のメカニズムを解明しようとする研究が続いているのである。

腹足類の這行運動メカニズムを理解するために、まずは筋収縮について詳しく考えなければならない。これまで一言で「筋収縮波」と記述してきたが、実は少し誤りがあり、我々の観察している波が「収縮」の波

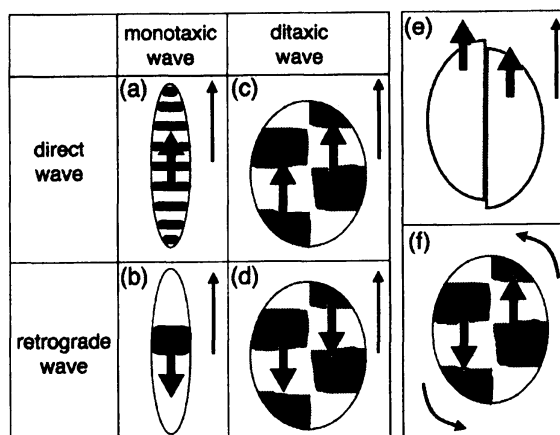


図 2: 腹足類の這行運動時に腹足で観察される筋収縮の波パターンの概略図。(a)monotaxic direct wave. カタツムリやナメクジなどで見られる。(b)monotaxic retrograde wave. アメフラシやヒザラガイ (多板綱) などで見られる。(c)ditaxic direct wave. アワビやカサガイなどで見られる。(d)ditaxic retrograde wave. カサガイの一部やツツノハガイなどで見られる。(e) 左右交互に収縮し動かす。サザエなどで見られる。(f) アワビなどの旋回時の波の様子。

か、それとも「伸張」の波かを区別する必要がある。実際、direct wave と retrograde wave の違いは、収縮波か伸張波かによって理解できると報告されている [8, 12, 14]。我々が波として認識するのは動いている部分である。direct wave では、収縮している部分が動いており、収縮波が伝播されている。イメージとしては、尾の部分の収縮することで、少しだけ一番後ろが前に動き、その収縮部分を頭方向へ伝播させることで、重心も少し前に進む、ということを繰り返している。一方、retrograde wave では、伸張波が伝播されている。頭の部分をぐっと前に伸ばし、その伸張部分を後ろに送ることで、重心が前に進むというイメージである。つまり、収縮部分を地面にアンカーリングし、伸張部分を波として動かしている環形動物のミミズは、retrograde wave を獲得しているということである。このように腹足類の這行運動もミミズと同様に、ある程度は理解されてきていたが、ミミズにおいては明確なメカニズムが腹足類には欠けているのである。それは、「どうやってアンカーリングしているか」である。

3 What is a Role of Mucus for Crawling Locomotion

1970 年代までは、波として認識している部分は、地面から浮かせていると考えられてきた [4, 13]。現在でもその説は消えていない。しかしながら、腹足類が「腹足の一部分を地面から浮かす」ということが実際に可能なのかという疑問があった。なぜなら、腹足類は接地面に強固に接着している。故に垂直方向での接着・移動が可能なのだ。しかし足を一部浮かせるということは、強固に接着している腹足を剥がすことになる。これはかなり大きな力が必要だと考えられるが、果たして彼らにそのような力はあるのか。さらに、運動を実現するためには、腹足を浮かす部分とタイミングが重要なポイントになるが、果たして彼らの神経系はそこまで複雑な制御が可能なのか。

1980 年、Mark Denny は「ナメクジは腹足を浮かせていない」という観察結果を発表した [21–24]。這行運動しているナメクジを瞬間冷凍したが、腹足に凹凸はなかったという。では、どうやってナメクジはアンカーリングをしているのか。そこで、Denny は腹足と接地面の間に満たされている粘液に着目し、大変興味深い実験結果を得た。粘液は、腹足類の軟体部全体を覆っている透明色のネバネバした液体で、彼が観測したバナナナメクジ (*ariolimax columbianus*) の粘液の成分は、96 ~ 97% の水分と不溶性塩類からなり、それに 3 ~ 4% の糖タンパク質を含んでいる。つまり粘液は糖分子をもったタンパク化合物である。腹足類の粘液は、口元付近と腹足全体にある分泌腺から分泌されている。粘液の量は、種や環境、状況などにより異なるが、主な役割は、水分と塩分の調節である [25]。

Denny は、バナナナメクジの粘液を集め、回転式レオメーターを用いて動的粘弾性測定を行った。動的粘弾性測定では、一定のずり速度で回転させ、ずり応力 (剪断応力) を測定する。実験の結果、ずり応力は、初めはずりの距離に比例する (弾性) が、ある閾値を超えると距離に対して一定になることがわかった。ずり速度を変化させて測定を行った結果、閾値を超えてからは、ずり応力はずり速度に比例する (粘性) ことがわかった。つまり、粘液に力を加えると、初めは硬い弾性固体のような振る舞いを示すが、あるとき、柔らかい粘性液体のような振る舞いに変化する、ということである。さらに興味深いことに、粘性液体の状態で、回転を停めて少し経つと、すぐに弾性固体の状態に戻ったのである。しかも、1 秒間で弾性から粘性へ、1 秒間静置すると弾性へ戻るという時間スケールで状態変化は展開される。Denny は、この粘液の動的なダイナミクスが這行運動に使われているのではないかと示唆した。つまり、腹足を上に持ち上げなくても、粘液が同様の役割を行っているのではないかと提案であった。

4 Recent Researches

Denny の発見は素晴らしかった。しかしながら、這行運動における粘液の役割を明確にする研究はすぐには行われなかった。2000 年代に入り、ロボット工学の分野でソフトロボティクスが流行り始め、柔軟でダイナミック、そして安定した運動を行う腹足類の這行運動が注目されるようになった。A. E. Hosoi 等は、Denny の発見を支持し、流体力学とロボティクスを用いて、粘液を利用した這行運動の実現に取り組んだ [26, 27]。Hosoi 等は、direct wave による這行運動は、粘液によって接地面との摩擦を制御 (アンカー

リング) することで可能であるが、retrograde wave による這行運動は、足を上げなければ実現できないと結論づけた。実際に、粘液を模した粘弾性物質をロボットの足に塗り、direct wave を伝播させることで前進し、坂を上ることに成功している。しかし Hosoi 等のロボットやモデルは、粘液の特性を重視するあまり、腹足類特有の柔軟なボディは実現されなかった。

実験を用いた研究としては、アワビの吸着に関する報告 [28] や、ナメクジの腹足に流れる筋収縮波に関する詳細な報告 [19] がなされた。Lai [19] は、Denny の「足は上げていない」という報告や粘液による這行運動の示唆に疑問を持ち、這行運動中のバナナナメクジの腹足を調べ直したところ、70 μm 程度の凹凸が見られたと報告している。しかしながら、腹足と接地面との間に粘液が満たされた状態であることは否定できず、Lai の報告は、粘液が這行運動に寄与していないという証明にはならなかった。

一方、柔軟なボディを仮定した数理モデルは、重要な示唆を与えた。田中等は、位相振動子により駆動するバネを体節として連結させた蠕動運動の数理モデルを構築 [29] し、direct wave と retrograde wave の違いは、アンカーリングの位相の違いとして説明できると報告した。このモデルは、生物がどのようにアンカーリング位相のタイミングを制御しているか、また、アンカーリングはどのように実現しているかに関しては一切議論していない。しかし、この研究により、腹足類の direct wave と retrograde wave という異なる運動様式を同じメカニズムとして理解できる可能性が示唆されたのである。

これまでの研究により、腹足類の這行運動を可能にする上での必要条件として2つ挙げることができる。1つ目は、筋収縮を波として伝播すること、2つ目は、筋収縮の収縮もしくは伸長のいずれかの部分を、接地面に対して速度が0となる(アンカーリング)ようにコントロールすることである。1つ目に関しては、腹足類の運動をつかさどる足神経が、梯子状もしくは放射線状に腹足全体に張り巡らされている点から、腹足の各所が自律分散的に制御され、そのカップリングにより筋収縮波が伝播されていると仮定することができる。2つ目のアンカーリングの方法に関しては、先行研究により2種類考えられる。足を上げる方法と粘液を用いた方法である。本研究では、足を上げずに粘液だけでアンカーリングが実現できるかを検証する。また、筋収縮の波伝播と粘液によるアンカーリングのカップリングにより、前進運動が実現され得るかについて議論する。

5 Modeling, and Scaling of Parameters

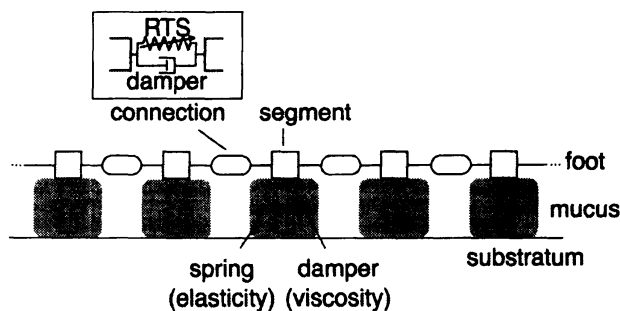


図 3: 腹足とその下の粘液を記述した数理モデルの概略図。腹足の筋肉は自己駆動バネ (RTS) とダンパが質点で繋がっている。粘液は、弾性個体の性質をバネで、粘性流体の性質をダンパで記述する。

前進運動の検証を目的とした本研究では 1 次元モデルを考えれば十分である。まずは筋収縮波伝播を記述する。腹足を N 個に分割して考え、それぞれのブロックは図 3 のようにバネとダンパが並列に繋がれてできており、バネ (とダンパ) 同士は質点により結ばれていると仮定する。それぞれのバネに CPG (Central Pattern Generator) が存在すると仮定し、各時刻において自然長を変化させることで、実際の長さとの齟齬により駆動力が生まれる。このように駆動力を生み出す方法は、粘菌の運動 [30] やアメーバロボットを実装するためのデバイス Real-time

Tunable Spring (RTS) [31] などでも考えられてきた。我々は、ロボットでの実装も視野に入れ、モーターによる巻き取り型の RTS を想定し、位相振動子による自然長の制御を周期的に変化させる。モーター巻き取り型の RTS の特徴として、自然長が実際に変化するため、バネ定数も自然長の変化に伴い変化する。バネは自然長が長いほどバネ定数が小さくバネ自体は柔らかい素子となり、自然長が短いほどバネ定数が大きく固い素子となることから、バネ定数は自然長に反比例すると考えるのが妥当である。

次に粘液の性質をモデル化する。図 3 のように各質点の下に粘液が常に存在し、その量が一定に保たれていると仮定する。腹足類の粘液は、弾性固体と粘性液体の 2 状態を持っており、粘液にかかる力に応じてその状態を変化させる。粘液は始め、弾性固体の性質を有しており、粘液の上にある腹足に筋収縮の波が伝播するときに引っ張られたり押されたりして粘液に力がかわり、ある閾値 F_u を超えると、粘液は粘性流体になると仮定する。さらに、重要なポイントは、粘液に力がかわらなくなれば (モデルとしては、ある十分小さい閾値 F_l よりも小さくなれば)、粘性流体だった粘液は、弾性固体へと回復するということである。このようなヒステリシスのループを仮定した粘液を、摩擦の効果として運動方程式に挿入する。

表 1: Data of physical features in animals.

	Denny et al. [21,22] Banana slug	Lai et al. [19] Banana slug, garden slug	Iwamoto [32] Japanese abalone
wave frequency [Hz]	-	1.0-2.5	0.02-0.2
crawling speed [mm/s]	-	1.0-5.0	0.4-2.84
body length [mm]	-	7-280	60-90
number of waves	-	6-23	1-2
wave speed [mm/s]	-	1.5-3.28	1.26-15.0
wave speed/crawling speed	-	1.0-3.0	3.0-8.5
extension rate	-	-	0.4-0.5
wave length [mm]	-	2.5-5.5	30-60
viscosity [Pa s]	3.0-5.0	-	-
stress against strain [Pa]	300 (against 1 Hz)	-	-
thickness of mucus [μm]	-	70	-

表 2: Parameter scaling in our model.

number of waves	1 - 23
body length	50×10^{-3} [m]
N	50
average natural length of RTS	$L/N = 1 \times 10^{-3}$ [m]
width of foot	1×10^{-2} [m]
area of foot	$l_0 \times \text{width} = 1 \times 10^{-5}$ [m ²]
thickness of mucus	50×10^{-6} [m]
modulus of elasticity of mucus	$\frac{\text{stress} \times \text{area}}{\text{thickness} \times \text{strain}} = \frac{400 \times 1 \times 10^{-5}}{50 \times 10^{-6} \times 5} = \frac{400}{25} = 16$ [N/m]
ratio of contraction	0.5
wave frequency of natural length of RTS	0.1 [Hz]
viscosity of mucus	$\frac{5[\text{Pa} \cdot \text{s}] \times \text{area}[\text{m}^2]}{\text{thickness}} = \frac{5 \times 1 \times 10^{-5}}{50 \times 10^{-6}} = 1$ [N·s/m]
F_u (yield point)	$400 [\text{Pa}] \times \text{area} [\text{m}^2] = 400 \times 1 \times 10^{-5} = 4 \times 10^{-3}$ [N]

以上により、我々は、筋収縮を記述するバネ-ダンパ-質点系に、粘液を記述した動摩擦の効果を加えた運動方程式を得た。ここでは、運動方程式に含まれる特徴的なパラメータについて、先行研究 [19, 21, 22, 32] をもとにそれぞれのスケールを概算した方法について簡単に説明する。表 1 は、先行研究 [19, 21, 22, 32] をもとにナメクジやアワビの身体的・物理的特徴をまとめたものである。これにより、それぞれの物理量の大きなスケールを知る事ができる。表 2 は、我々の数理モデルにおけるパラメータについて表 1 をもとに概算したものをまとめたものである。弾性固体から粘性流体へと変化する閾値 (降伏値) F_u は、ずり速度に

依存して変化することが知られている。そこで F_u に関しては、表 2 の値周辺を調べることにした。また、粘性流体から弾性固体へと変化する閾値 F_l に関しては、 F_u に比べて十分小さい値をとるように設定した。

6 Simulation Results and Discussions

図 4 は、我々が提案したモデルを用いたシミュレーションを時系列で並べたものである。ただし、モデルを無次元化しているため、無次元パラメータ F_u は、 $0.1 - 1.0 \times 10^{-2}$ の範囲をとる。また、無次元パラメータ F_l は、 F_u より十分小さい値 5.0×10^{-6} と設定した。腹足は、平均の長さよりも短い場合は黄色に、長い場合は緑色に色分けし、粘液の性質についても、弾性固体の場合には青色に、粘性流体の場合は水色に色分けした。筋収縮の波は、座標軸正の方向 (左から右) へ伝播するように RTS の自然長の位相を設定した。

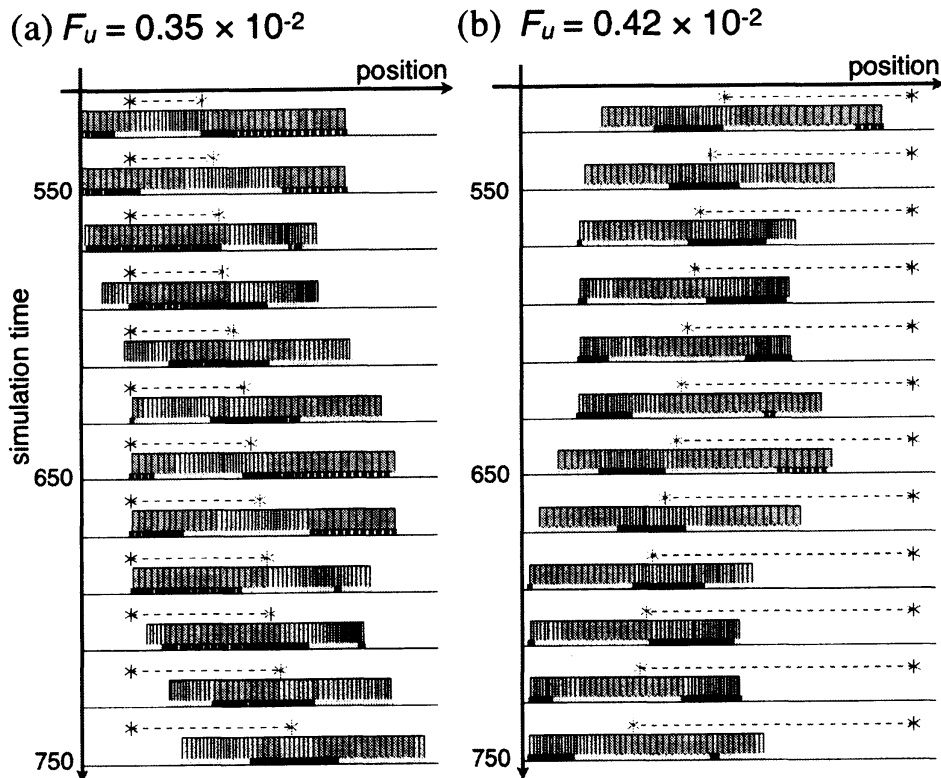


図 4: 提案した 1 次元モデルを用いた数値シミュレーション結果を時系列で並べたもの。腹足は収縮 (黄色) と伸張 (緑色) で、粘液は弾性固体 (青色) と粘性流体 (水色) で色分けした。黒マークは重心の初期値、赤マークはその時刻における重心の位置。 $F_l = 5.0 \times 10^{-6}$ と設定。 (a) $F_u = 0.35 \times 10^{-2}$. (b) $F_u = 0.42 \times 10^{-2}$.

図 4(a) では、体の重心も筋収縮波と同様に正の方向へ移動した。つまり direct wave による移動が実現したということである。一方、図 4(b) では、体の重心は筋収縮波と逆方向へ移動し、retrograde wave による移動が実現した。図 4 の (a) と (b) は、粘液のある性質、弾性固体から粘性流体へと変化する閾値 F_u の値を変えただけである。1 つのパラメータを変更しただけで、体全体の進む方向が大きく変化したこの結果は大変興味深い。ここで移動方向をアンカーリングの観点から考えてみる。図 4(a) では、粘液がアンカーの役割となる弾性固体 (青色) の上の腹足は、平均の長さよりも長い体節の部分 (緑色) となっている。つまり、伸張した部分がアンカーリングし、収縮した部分が波として動いているのである。一方、図 4(b) では、粘液がアンカーの役割となっている弾性固体 (青色) の上の腹足は、平均の長さよりも短い体節の部分 (黄色) となっている。つまり、収縮した部分がアンカーリングし、伸張した部分が波として動いている。これは、以前から報告されている direct wave と retrograde wave のメカニズム [8, 12, 14] に一致する。このメカニズムの違いが、粘液の性質を 1 つを変えることで両方実現されたことになる。

図5は、アンカーリングしている(粘液が弾性固体)の部分のときのその上の腹足となるバネの位相をプロットしたものである。変更したのは粘液の性質を司る1つのパラメータに過ぎないにも関わらず、逆位相のパターンが出ている。田中等[29]の報告と同様に、direct waveとretrograde waveの違いは、アンカーリングする位相の違いによって説明できる。しかも、我々のモデルは、その位相の制御を上位からの指令として与える必要はなく、粘液の性質から自発的に制御されることを示している。また、粘液の性質を固定し、腹足の筋肉の性質(平均的なバネ定数やバネの伸縮率)を変化させて数値計算を行った結果、同様にdirect waveとretrograde waveの2つが実現されることがわかった。これにより筋肉の性質も運動様式の選択に寄与することがわかる。

腹足類の這行運動メカニズムは、腹足の筋収縮と接地面へのアンカーリングのカップリングであると考えられる。我々は先行研究をもとに、柔軟なボディによる筋収縮と粘液の動的粘弾性を数値モデルで記述した。数値シミュレーションにより、粘液がアンカーリングとしての役割を果たし、這行運動を実現させることが示された。しかもdirect waveでの移動のみならず、retrograde waveでの移動も実現できた。それは、あるパラメータを変更すると、腹足がアンカーリングする部分が伸張部分から収縮部分へと変更されるのである。この運動様式の変更に関係があるパラメータは、粘液の性質と腹足の筋肉の性質の両方である。

ここで、先行研究との比較を考えてみる。A. E. Hosoi等の報告[26,27]によると、粘液によるアンカーリング制御のメカニズムでは、direct waveによる這行運動は実現できるがretrograde waveによる這行運動は実現できないということだった。retrograde waveの実現には、足を上げることが必要であるという。しかしながら、我々の研究ではretrograde waveによる這行運動も実現できた。この違いは何故生じたのであろうか。我々の研究は、ある示唆を与える。direct waveかretrograde waveの選択には、粘液の性質だけではなく、筋肉の性質も関係があるということである。例えば、RTSの自然長の伸縮率が0.6よりも大きい場合には、retrograde waveは実現されにくいことが数値計算からわかっている。A. E. Hosoi等のモデル及びロボットでは、粘液の性質は流体力学を用いて詳しく記述されているが、ボディはバネを用いておらず、軟体動物らしさがないハードなデバイスとなっている。体節間の伸縮率はかなり大きく1に近い。つまり、彼らの研究では、そもそもretrograde waveは実現できないボディを用いていた可能性があるということである。

また、我々の研究は、いくつかの実験的研究を提案している。まず、腹足類の粘液の性質と運動様式に関係性が示唆されたことから、様々な種の粘液の降伏値を計測することは大変意味があると考えられる。なぜなら、居住環境と運動様式の分類へと発展する可能性があるからである。次に、生物の筋力を計測することも重要な研究であることが示唆された。個体の大きさやアスペクト比、筋力について運動様式との関係性が見られる可能性がある。数学的な観点では、direct waveとretrograde waveという2つの解がパラメータに依存して存在するのか、それとも解の安定性として考えられることなのかを議論すべきであるが、理論的な解析には、連続モデルの構築が必要であると考えている。

最後に、我々の研究は、すべての腹足類が粘液を用いて這行運動をしている、ということを述べているのではない。粘液を用いて這行運動している種が存在している可能性があることを示唆しているに過ぎない。なぜなら、明らかに足をあげている種も存在するからである。今後の展望として、足あげと粘液の両方を記述できるモデルを構築し、筋力や粘液の性質、そして環境からの要請によりどちらかが明示的に選ばれていることを示したい。

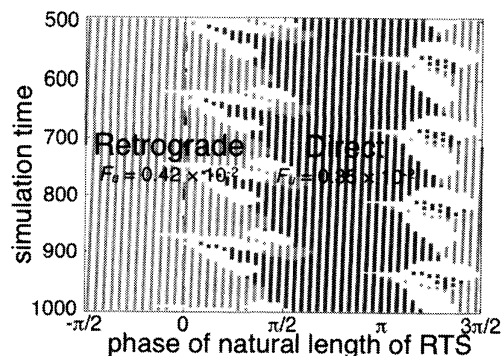


図5: 粘液がアンカーリング作用している部分(弾性固体)の上にある腹足(RTS)の位相をプロットしたもの。direct waveのときは、 $\pi/2$ から π の辺り、つまり伸張していて、これから縮もうとする部分でアンカーリングしている。retrograde waveのときは、 $3\pi/2$ から 2π の辺り、つまり収縮していて、これからの伸びようとする部分でアンカーリングしている。

Acknowledgements

We would like to thank Atsushi Tero and Masakazu Akiyama for meaningful discussions about the mechanism of crawling locomotion by mucus at the early stages of this study. This study was supported by Meiji University Global COE Program "Formation and Development of Mathematical Sciences Based on Modeling and Analysis" and Core Research for Evolutional Science and Technology (CREST) of Japan Science and Technology Agency (JST) "Alliance for Breakthrough between Mathematics and Sciences."

参考文献

- [1] 東昭, 1997 生物の動きの事典 朝倉書店.
- [2] H. Simroth 1879 *Limax*. *Z. Wiss. Zool.* **22** 284.
- [3] M. Lister 1694 *Exercitatio Anatomica in qua de Cochleis maxime terrestribuset Limacibus agitur*, London.
- [4] G.H. Parker 1911 *J. Morphol.* **22** 155-170.
- [5] S.L. Miller 1974 *Proc. Malac. Soc. Lond.* **41**, 233-261.
- [6] H.W. Lissmann 1945 *J. Exp. Biol.* **21**, 58-69.
- [7] J. Gray, 1968 *Animal Locomotion*, George Weidenfeld and Nicolson Ltd., London, UK.
- [8] H.D. Jones & E.R. Trueman 1970 *J. Exp. Biol.* **52**, 201-216.
- [9] G.H. Parker 1917 *J. Exp. Zool.* **24** 139-145.
- [10] R.A. Barr 1926 *Q. J. Microsc. Sci.* **70** 647-667.
- [11] R.A. Barr 1927 *Q. J. Microsc. Sci.* **71** 503-525.
- [12] H.W. Lissmann 1945 *J. Exp. Biol.* **22** 37-50.
- [13] H.D. Jones 1973 *J. Zool., Land.* **171** 489-498.
- [14] S.L. Miller 1974 *J. exp. Biol. Ecol.* **14** 99-156.
- [15] E.R. Trueman 1983 *Mollusca* **4** 155-198.
- [16] R.M. Alexander 1992 *Exploring Biomechanics: Animals in Motion*, Freeman and Company, New York, NY/Oxford, UK.
- [17] D.A. Donovan & T.H. Carefoot 1997 *J. Exp. Biol.* **200** 1145-1153.
- [18] R.M. Alexander 2002 *Principles of Animal Locomotion*, pp. 86-90 & 166-180, Princeton University Press, Princeton, NJ/Oxford, UK.
- [19] J.H. Lai, J.C. del Alamo, J. Rodríguez-Rodríguez & J.C. Lasheras 2010 *J. Exp. Biol.* **213** 3920-3933.
- [20] R. Dubois & F. Vles 1907 *Compt. Rend. Acad. Sci. Paris* **144** 658-659.
- [21] M.W. Denny 1980 *Nature* **285** 160-161. (doi:10.1038/285160a0)
- [22] M.W. Denny & J.M. Gosline 1980 *J. Exp. Biol.* **88** 375-393.
- [23] M.W. Denny 1980 *Science* **208** 1288-1290.
- [24] M.W. Denny 1981 *J. Exp. Biol.* **91** 195-217.
- [25] Y. Grimm-Jorgensen, M.E. Ducor & J. Piscatelli 1986 *Comp. Biochem. Physiol.* **83A** 3 415-419.
- [26] B. Chan, N.J. Balmforth & A.E. Hosoi 2005 *Phys. Fluids* **17** 113101.
- [27] E. Lauga & A.E. Hosoi 2006 *Phys. Fluids* **18** 113102. (doi:10.1063/1.2382591)
- [28] A. Y. M. Lin, R. Brunnera, P. Y. Chen, F. E. Talke, & M. A. Meyers, 2009 *Acta Materialia* **57** 4178-4185.
- [29] Y. Tanaka, K. Ito, T. Nakagaki & R. Kobayashi 2011 *J. R. Soc. Interface* **9** 222-233.
- [30] R. Kobayashi, A. Tero & T. Nakagaki 2006 *J. Math. Biol.* **53** 273-286.
- [31] T. Umedachi, Y. Yamada & A. Ishiguro 2007 *J. Robo. Mech.* **19** 27-33.
- [32] 岩本真裕子, 腹足類の這行運動に関する実験的・数理的研究, 広島大学大学院理学研究科数理分子生命理学専攻修士論文, 2011 年 2 月 10 日.