

令和 4 年 6 月 1 日現在

機関番号：34310

研究種目：若手研究(A)

研究期間：2017～2020

課題番号：17H04826

研究課題名（和文）軟体動物の動的パターン形成における制御理論の構築

研究課題名（英文）Construction of control theory dynamic pattern formation observed in mollusk

研究代表者

岩本 真裕子 (Iwamoto, Mayuko)

同志社大学・文化情報学部・准教授

研究者番号：80738641

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 8,770,000円

研究成果の概要（和文）：本研究では、軟体動物の這行運動に着目し、腹足類や頭足類の筋収縮による動的なパターン形成メカニズムを理解することを目的とした。実験観察から得られた知見を元に、筋収縮と神経ネットワークのカップリングにより構築したモデルの数値シミュレーションでは、視覚刺激の強度に応じて様々な2次元パターンが形成された。また、神経ネットワークの非一様性が表出するパターンに影響を及ぼすことが明らかとなった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

近年、生物の運動機構の理解は「生物の仕組みの解明」という理学的興味のみならず、「災害時などでも活躍できるより効率的でタフなロボットの製作」という工学的興味からも注目が高まっている。腹足類や頭足類の柔軟な身体が作り出すパターン形成に着目しそのメカニズムを理解することは、生物の機構を知る一端を担うことで生物学分野への貢献があるとともに、数理モデルによる研究は工学応用が容易であることから、ソフトロボティクスの制御機構として貢献が期待できる。

研究成果の概要（英文）：In this study we focused on the crawling motion in mollusks, and the purpose was to understand a mechanism on dynamic pattern formation by muscle contractions in gastropods and cephalopods. Based on the experimental observations, the numerical simulations of our proposed model constructed by the coupling of muscle contractions and network of nerves showed various two-dimensional patterns according to the intensity of visual stimulus. It was also indicated that a non-uniform network of nerves affects the patterns.

研究分野：現象数理学

キーワード：数理モデル 運動制御機構 数値シミュレーション 腹足類 頭足類 パターン形成

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属します。

1. 研究開始当初の背景

カタツムリなどの巻貝(腹足類)が這って移動する際、軟体部(腹足)には筋肉の収縮によるパターン(足波)が観察される。腹足類の這行運動に関する研究は、動物学分野での定性的な観察・実験が多く行われてきた。そのなかで、這行運動に必要な要素として、「足波の伝播」と「接地摩擦の制御」が挙げられている(H.W. Lissmann, *J. Exp. Biol.*, 1945)。摩擦の制御方法に関しては、動力学的な観点から、収縮(伸長)部分を地面から浮かせて摩擦力を軽減し、その部分を波として伝播させている(足上げ説)と考えられてきた。しかし、1980年にレオロジー測定により、腹足を覆う粘液は作用力に応じて、弾性固体と粘性流体の振る舞いをスイッチする性質をもつことが明らかとなり(M.W. Denny, *Nature*, 1980)、粘液による摩擦制御説が提唱された。

そこで、我々は、粘液のレオロジーが摩擦制御の役割を示し移動が実現されるかについて、定量的な実験結果(J.H. Lai, et al., *J. Exp. Biol.*, 2010)をもとに、1次元バネ質点系モデルを構築し検証した(岩本, *応用数理*, 2016)。モデルの数値実験結果は、筋肉(バネ)の収縮に応じて粘液が摩擦の制御を自動的に行い、有効な速度(生物が実現している速度)で移動が実現されることを明らかにした。さらに、この運動メカニズムは2つの運動様式(Direct waveとRetrograde wave)が実現可能であり、筋肉の収縮率をパラメータとして、ピッチフォーク型の分岐が見られ(図1)、筋収縮率が閾値を超えるとDirect waveのみが安定な運動様式であることも示唆された(Iwamoto, et al., *J. Theor. Biol.*, 2014)。

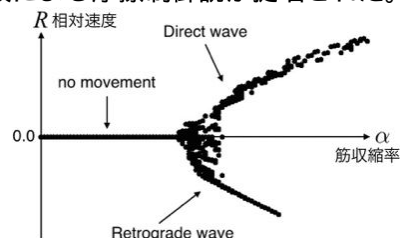


図1. 運動様式と分岐.

近年、MITのロボット応用により粘弾性物質による摩擦制御が可能であることが明らかとなった(B. Chan, et al., *Phys. Fluids*, 2005)。一方、動力学理論から提唱された足上げ説も、カリフォルニア大学の生物学者らの詳細な実験により可能性が残った(J.H. Lai, et al., *J. Exp. Biol.*, 2010)。このように、腹足類の這行運動に関する研究では、摩擦制御が重要な要素であるという点で一致しているが、「粘液」か「足上げ」については決着がついていなかった。我々は、これまでの経緯から、腹足類は、粘液と足上げの双方の機構を持っているが、環境などの要請から、どちらかが優位になっている、両方をバランスして使っていると考えるのが妥当であると考えた。そこで重要になってくるのがもう一つの要素である足波(筋収縮パターン)であった。

これまで提案した数理モデルでは筋肉の部分をバネ質点系で記述し、自己駆動バネを用いることで、自ら筋収縮するシステムを構築した。モデルは、摩擦制御について議論するには適していたが、足波パターンの実現に関しては末端だけの相互作用では事足りず、中枢からの信号が必要であることを暗に意味していた。しかしながら、中枢から毎度全ての信号を送るのも非効率的であり、そこには局所的でシンプルな制御則が隠されていると考えられる。そこで、生物のパターン形成の研究で代表されるチューリングモデルから着想を得て、筋収縮によるパターン形成についても、本質的には短距離と中距離の相互作用によるものではないか考えた。

腹足類の這行運動で見られる足波のように、軟体動物は、筋肉が発達しており、軟体部の一部を瞬時に緊張・弛緩させることができる。例えば、腹足類の足波は、重心速度よりも2~4倍速く動く。この足波は接地面でしか観察できないため、ガラス板などの上を這わず、本来水中にいるものを陸上で這わせるなど、通常的环境ではないところでしか観察できなかった。つまり、これまで観察してきた腹足類の這行パターンが非現実的な状況で見られるものだけである可能性があるのである。

そこで我々は同じ軟体動物である頭足類にも着目し、軟体動物の筋収縮について知見を得る方法を考えた。イカなどの頭足類で見られる擬態では、様々なパターンが次々に体表に表示される。これらの動的なパターンは、腹足類では筋肉の収縮部分そのものであり、頭足類では筋肉と繋がった色素細胞が筋収縮により膨張したり収縮したりすることによる(R.T. Hanlon & J.B. Messenger, *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, 1987)。このように軟体動物にとって、筋収縮は重要な機構であり、種を超えて様々な場面で使われている点を見ると軟体動物の生態を理解する上でも根本的な部分であると考えられる。

2. 研究の目的

本研究の最終的な目的は腹足類の這行運動メカニズムを解明することにある。そのために、今回は、軟体動物に見られる動的なパターン形成(腹足類では足波)が実現されるための制御則について数理モデルを提唱し数値シミュレーションを用いて検証する。研究に当たっては、腹足類や頭足類を用いた筋収縮の様子を観察実験し、新たなモデル構築に向けて着想を得る。

3. 研究の方法

以下の2つの研究課題を遂行し、筋肉の収縮の相互作用によって実現される動的なパターン形成のメカニズムについて理解する。

- (1) (モデル構築のための基礎的な実験) 腹足類と頭足類を用いた筋収縮パターンの観察実験
- (2) 腹足類の這行運動に関する先行研究の筋収縮場を用いた1次元信号から2次元パターンの数理モデル構築と数値シミュレーション

4. 研究成果

- (1) (モデル構築のための基礎的な実験) 腹足類の這行運動における筋収縮の観察

凹凸面での腹足類の這行観察

本来腹足類は岩場などでこぼこした面に接地しながら這行運動している。そこで、平らなガラス面ではなく凹凸のある透明な場を作成し、ヒダリマキマイマイやサンインマイマイが這行する様子を観察した。平らなガラス面を這う時とは異なり、どちらの種も、凹凸面を積極的に利用し、軟体部をガラス面からできる限り浮かせて、接地面を減らして移動する振る舞いが頻繁に観察された。このように突起物を障害物として捉えるのではなく、足掛かりとして使用し移動する振る舞いは他の生物種でもよく見られるものであり、カタツムリも同様に、環境に応じて移動様式を変更することが明らかとなった。大きな発見としては、やむを得ず接地した軟体部には、やはり平らなガラス面での這行時に見られた Direct wave が観察されたことである。このことから、腹足類の這行運動には、頭尾軸方向の接地面の波と、Z軸方向の軟体部形状変化の波の2つのメカニズムが備わっており、どちらも筋収縮によって実現されているが、制御については環境への応答反応も含めた神経支配が関係していると考えられる。

頭足類の表皮模様における筋収縮とボディパターン変化の観察

コウイカ類の体表模様変化の様子について高速度カメラを用いて観察した。視覚的な刺激により模様を変える瞬間を捉えたが、体全体が一斉に変化し、筋収縮の波が伝播している様子は観察できなかった。まだ定量的なデータはないが、完全に神経支配によるパターン変化であると考えられる。ただし、パターン自体を神経のみが制御しているとは限らない。

また、コウイカ類のボディパターンを教師なし学習を用いて分類し、その時系列データを取得しボディパターン変化のデータ分析を行った。本分析は、基盤C特設分野研究(16KT0137)の内容を主に行っていた関連する事項であるが、本研究に関連する事項としては、特定のパターン間で頻繁に変化する様子が見られたことである。ただ、この実験は、イカのコミュニケーション場面で行われていたため、パターン形成のメカニズムによるところの結果なのか、コミュニケーションのためなのかはまだ特定できない。

- (2) 腹足類の這行運動に関する先行研究の筋収縮場を用いた1次元信号から2次元パターンの数理モデル構築と数値シミュレーション

1次元バネ質点系モデルの構築と数値シミュレーション結果

腹足類の這行運動の研究(Iwamoto, et al., *J. Theor. Biol.*, 2014) において構築した1次元バネ質点系モデルと同様に、自己駆動バネを用い、自然長を時間依存の周期関数で記述することで自発的な筋収縮を実現した。まずは表皮構造を単純化するために1色の色素胞、つまり1層のみを考え、空間1次元に色素胞の位置を固定し、質点に繋がったバネの弛緩収縮により質点の面積が変化する系を考えた。光刺激の強度に応じて筋収縮が強くなるという生物の特徴を記述するために神経系を FitzHugh-Nagumo 方程式で記述し、拡散項を加えてチューリングモデルと同様の方法で、近距離相互作用と中距離相互作用を導入した。活動電位の時間積分を筋肉への入力とすることで、部分的にバネが収縮し、そのバネに繋がる色素胞の表出面積が大きくなり、上から見るとストライプパターンが形成された。

2次元格子状バネ質点系モデルの構築と数値シミュレーション結果

次に、モデルを2次元格子状に拡張した。神経支配の記述として離散型 FitzHugh-Nagumo (D-FHN) モデルを用いた。このモデルの数値シミュレーションにおいて、視覚刺激パラメータの違いにより、ストライプ、スポット、逆スポットパターンに加え、色素胞が一様に開いていない一様パターン、色素胞が一様に開いた一様パターンの5つのパターンが実現された。このモデルでは筋収縮パターンを支配する神経系と筋収縮のカップリングによるパターン形成メカニズムのシンプルなシステムを構築することに成功した。

2次元六角格子状ネットワークモデルの構築と数値シミュレーション結果

イカ類の色素胞の周りには約10本の筋繊維が放射線状に延びていることから、モデルを改良し、図2aのように筋繊維数が6本の色素胞を2次元平面上に配置した2次元六角格子モデルを構築した。今回は、神経ネットワークとパターンの関係性に注目するために、筋収縮についてはバネを用いず、各筋繊維の末端は固定し、筋繊維の収縮率に応じて図2bのように表出する色素胞の面積が変化するようにした。筋収縮は神経からの刺激によって制御されているため、神経信号の値が大きいほど収縮率も大きくなると仮定した。筋繊維を制御する神経同士の結合は、簡

単のため色素胞の筋繊維 1 本に対して 1 つの神経が存在し、その筋繊維の収縮、弛緩を制御すると仮定した。モデル で既に、ストライプ、スポットなどのパターンが実現されていたことから、モデル では、新たなパターン形成を観察するために、神経ネットワークの非一様性を導入した。

モデル と同様に、パラメータの値の変化により色素胞の見え方が変わり、様々なパターンを形成できることがわかった(図 2d)。また、非一様性の導入により、スポット、逆スポット、メイズパターンが崩れたような、まだら模様が観察された(図 2e)。実際のコウイカ類の体表に表出される模様は、ヨーロッパコウイカのように美しいスポット模様やストライプ模様が見られる種もあれば、トラフコウイカのようにまだら模様が見られやすい種もある。神経のネットワーク構造の微小な差が、表出する模様の違いを与えている可能性が示唆された。今回は神経のネットワークにおいて結合しない箇所をランダムに入れたが、考え方によっては、信号強度によって伝達に差があると考えれば、神経ネットワークの構造は同じでも、視覚情報の強度などによって模様が崩れることも十分考えらえる。今回のモデルでは、神経信号が筋収縮を制御する一方通行の制御となっているが、実際には、筋収縮による体表面の形状の変化が神経信号の伝達に影響を及ぼす可能性があるため数理モデルの改良がさらに必要である。

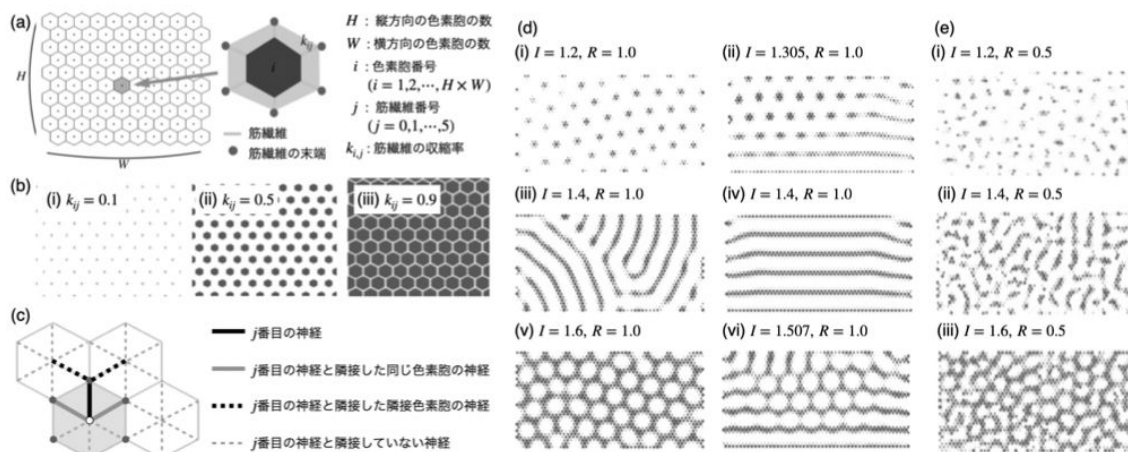


図 2. 2次元六角格子状ネットワークモデルの (a-c) 概要と(d-e) 数値シミュレーション結果 (深田英吾, 修士論文(島根大学), 2020 および、岩本, 海洋と生物, 2021 より転載)。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計2件（うち査読付論文 1件 / うち国際共著 0件 / うちオープンアクセス 0件）

| | |
|--|-----------------------|
| 1. 著者名 岩本真裕子 | 4. 巻 43(2) |
| 2. 論文標題 コウイカ類のボディパターンに関する数理的研究の挑戦 | 5. 発行年 2021年 |
| 3. 雑誌名 海洋と生物 | 6. 最初と最後の頁 167-174 |
| 掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし | 査読の有無 無 |
| オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難 | 国際共著 - |

| | |
|--|-----------------------|
| 1. 著者名 Mayuko Iwamoto, Daishin Ueyama | 4. 巻 440 |
| 2. 論文標題 Basis of self-organized proportion regulation resulting from local contacts | 5. 発行年 2018年 |
| 3. 雑誌名 Journal of Theoretical Biology | 6. 最初と最後の頁 112-120 |
| 掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.jtbi.2017.12.028 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難 | 国際共著 - |

〔学会発表〕 計21件（うち招待講演 10件 / うち国際学会 6件）

| |
|---|
| 1. 発表者名 岩本真裕子 |
| 2. 発表標題 生物の感情・行動と数理モデル |
| 3. 学会等名 ,MIMS共同研究集会 現象と数理モデル 数理モデリング学の形成に向けて（招待講演） |
| 4. 発表年 2022年 |

| |
|---------------------------------|
| 1. 発表者名 岩本真裕子 |
| 2. 発表標題 コウイカ類のボディパターン変化とその意味 |
| 3. 学会等名 第2回非線形相律研究会（招待講演） |
| 4. 発表年 2021年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 藤原魁人, 中村和幸, 中井友理香, 安室春彦, 岡本光平, 池田謙, 岩本真裕子 |
| 2. 発表標題 コウイカ類のボディパターンを用いたコミュニケーションシステムの解明に向けて |
| 3. 学会等名 第3回イカタコ研究会 |
| 4. 発表年 2020年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 ○藤原魁人, 中村和幸, 中井友理香, 安室春彦, 岡本光平, 池田謙, 岩本真裕子 |
| 2. 発表標題 コウイカ類が表出するボディパターンの変化と感情の推定 |
| 3. 学会等名 第39回日本動物行動学会大会 |
| 4. 発表年 2020年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 ○Kaito Fujihara, Kazuyuki Nakamura, Yurika Nakai, Haruhiko Yasumuro, Kohei Okamoto, Yuzuru Ikeda, Mayuko Iwamoto |
| 2. 発表標題 Mathematical Study on Hidden Emotions and Body Patterns Observed in Cuttlefish |
| 3. 学会等名 The 11th Taiwan-Japan Joint Workshop for Young Scholars in Applied Mathematics (国際学会) |
| 4. 発表年 2021年 |

| |
|--------------------------------------|
| 1. 発表者名 深田英吾, 水野佳奈, 岩本真裕子 |
| 2. 発表標題 コウイカの動的パターン形成メカニズムの解明に向けて |
| 3. 学会等名 第2回松江数理生物学・現象数理学ワークショップ |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 深田英吾, 水野佳奈, 岩本真裕子 |
| 2. 発表標題 コウイカ類の筋収縮によるパターン形成のための数理モデル |
| 3. 学会等名 日本応用数理学会2019年度年会 |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 岩本真裕子 |
| 2. 発表標題 頭足類の動的パターン形成メカニズムとその機能の理解に向けて |
| 3. 学会等名 第1回複雑系知能セミナー(招待講演) |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 岩本真裕子 |
| 2. 発表標題 コウイカ類の体表パターンに関する2つのアプローチ |
| 3. 学会等名 RIMS共同研究(グループ型A)モデル駆動とデータ駆動の協同によるデータ数理科学に向けた基盤研究の新展開(招待講演) |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|------------------------------|
| 1. 発表者名 岩本真裕子 |
| 2. 発表標題 コウイカ類の動的パターン形成モデル |
| 3. 学会等名 鳥取非線形研究会(招待講演) |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 Mayuko Iwamoto |
| 2. 発表標題 Mechanism of Crawling Locomotion in Gastropods |
| 3. 学会等名 Active Matter Workshop 2020 (招待講演) (国際学会) |
| 4. 発表年 2020年 |

| |
|-----------------------------------|
| 1. 発表者名 岩本真裕子 |
| 2. 発表標題 軟体動物に見られる筋収縮を介したパターン形成 |
| 3. 学会等名 パターン形成の数理とその周辺 (招待講演) |
| 4. 発表年 2018年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 Mayuko Iwamoto |
| 2. 発表標題 Model for Dynamic Pattern Formation in Cuttlefish |
| 3. 学会等名 ReaDiNet 2018 Recent Progress in Mathematical Theories for Biological Phenomena (招待講演) (国際学会) |
| 4. 発表年 2018年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 岩本真裕子 |
| 2. 発表標題 腹足類の這行運動メカニズムについて数理からのアプローチ |
| 3. 学会等名 バイオメカニクス研究会 (招待講演) |
| 4. 発表年 2018年 |

| |
|---------------------------------|
| 1. 発表者名 岩本真裕子 |
| 2. 発表標題 軟体動物に見られる動的パターンとその機能 |
| 3. 学会等名 細胞動態の原理とその数理（招待講演） |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|--------------------------|
| 1. 発表者名 岩本真裕子 |
| 2. 発表標題 動的パターンと制御について |
| 3. 学会等名 現象数理学研究集会2018 |
| 4. 発表年 2018年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 水野 佳奈, 岩本 真裕子 |
| 2. 発表標題 コウイカにおける動的パターン形成メカニズムの理解に向けて |
| 3. 学会等名 日本応用数理学会2018年度年会 |
| 4. 発表年 2018年 |

| |
|---------------------------------|
| 1. 発表者名 水野佳奈, 岩本真裕子 |
| 2. 発表標題 動的パターン形成に関する数理モデルの構築 |
| 3. 学会等名 第1回イカ・タコ研究会 |
| 4. 発表年 2018年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 Kana Mizuno, Eigo Fukada & Mayuko Iwamoto |
| 2. 発表標題 A Model for Dynamic Pattern Formation in Cuttlefish |
| 3. 学会等名 The 10th Taiwan-Japan Joint Workshop for Young Scholars in Applied Mathematics (国際学会) |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 Eigo Fukada, Kana Mizuno & Mayuko Iwamoto |
| 2. 発表標題 FitzHugh-Nagumo Neuron Network for understanding the mechanism of Dynamic Pattern Formation in Cuttlefish |
| 3. 学会等名 The 10th Taiwan-Japan Joint Workshop for Young Scholars in Applied Mathematics (国際学会) |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 Kana Mizuno, Mayuko Iwamoto |
| 2. 発表標題 Toward an understanding of a mechanism for dynamic pattern formation in cuttlefish |
| 3. 学会等名 The 9th Taiwan-Japan Joint Workshop for Young Scholars in Applied Mathematics (国際学会) |
| 4. 発表年 2018年 |

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

| | 氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号) | 所属研究機関・部局・職 (機関番号) | 備考 |
|-------|----------------------------|-----------------------|----|
| 研究協力者 | 水野 佳奈 (Mizuno Kana) | | |

6. 研究組織（つづき）

| | 氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号) | 所属研究機関・部局・職 (機関番号) | 備考 |
|-------|-------------------------------|-----------------------|----|
| 研究協力者 | 深田 英吾 (Fukada Eigo) | | |
| 研究協力者 | 藤原 魁人 (Fujihara Kaito) | | |

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

| 共同研究相手国 | 相手方研究機関 |
|---------|---------|
| | |