

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 6 月 12 日現在

機関番号：15201

研究種目：研究活動スタート支援

研究期間：2014～2015

課題番号：26887038

研究課題名(和文) 腹足類の這行運動機構における摩擦制御論と運動様式の分岐現象に関する数理的解析

研究課題名(英文) Mathematical Analysis on Locomotion Pattern and Friction Control in Gastropod's Crawling Locomotion

研究代表者

岩本 真裕子 (IWAMOTO, Mayuko)

島根大学・総合理工学研究科・講師

研究者番号：80738641

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 1,800,000円

研究成果の概要(和文)：本研究は腹足類などの軟体動物の這行運動に見られる筋収縮による進行波パターンとその制御のメカニズムについて数理的な視点からの考察・提案を行うことが目的である。筋収縮と粘液の動的粘弾性を記述したバネ質量点系数理解モデルの数値解析により腹足類の這行運動に見られるDirect waveとRetrograde waveは、筋肉の収縮率をパラメータにして分岐現象が見られることが明らかとなった。また、這行運動の実現における摩擦制御が粘液か足上げかについて議論するために、制御理論に関する基礎的な数理解モデルを構築しその解析を行った。

研究成果の概要(英文)：The purpose of this study was to investigate mathematically a control mechanism on traveling wave pattern due to muscular contraction in gastropods' crawling locomotion. Bifurcation phenomena of two locomotion styles, direct wave and retrograde wave, were observed in numerical calculations with our previous model of spring mass system, which is described the mutual interactions between the muscular contraction wave and dynamic viscoelasticity of the mucus. To understand friction control, we also performed a basic experiment of transition of friction control on crawling locomotion in gastropod. In the process of building a mathematical model with two friction control, lifting pedal up or the mucus, we verified a fundamental common mechanism on proportion regulation in a swarm of self-driven particle.

研究分野：数理生物

キーワード：数理モデル 生物の運動 腹足類 数値シミュレーション 分岐現象

1. 研究開始当初の背景

近年、生物の運動機構の理解は、「生物の仕組みを理解する」という理学的興味のみならず、「生物を模倣することによって、より効率的でタフなロボットを製作する」という工学的興味からも注目が高まっている。しかし、その運動メカニズムおよび制御方法は未だ解明されていないのが現状である。我々は、様々な運動形態にも基本となる制御論理が潜んでいるという視点に立って、単純な運動形態のひとつである這行運動に着目した。

カタツムリやナメクジなどの一般的に巻貝と呼ばれる種(腹足類)が地面を這って移動する際、軟体部(腹足)には図1のような筋肉の収縮によるパターンが観察される。我々は、先行研究において、波の非対称性と運動効率について数理モデルを構築し調べ、筋肉が固い場合には非対称な波が、柔らかい場合には対称な波が優位であることを明らかにした。

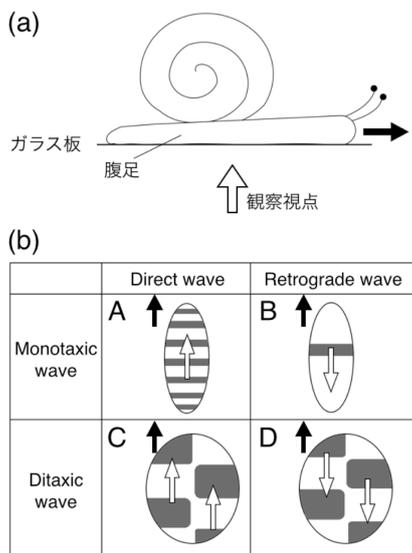


図1 筋収縮パターン

1945年以降の腹足類の這行運動に関する先行研究において、這行運動に必要な要素として、「筋収縮波の伝播」と「接地摩擦の制御」が指摘されてきた。摩擦の制御方法に関しては、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(以下、足上げ説)と考えられてきたが、1980年のDennyによるレオロジー実験により「粘液は作用力に応じて、弾性固体と粘性流体の性質をスイッチする」ことが明らかとなり、粘液による摩擦制御説(以下、粘液説)が提唱された。近年の研究では、摩擦制御が推進力を生み出す上で重要な要素であるという点で一致しているが、その制御方法が「粘液」か「足上げ」かの論争に、より一層拍車

をかけている状況であった。そこで、我々の先行研究(引用文献①)では、粘液のレオロジーが摩擦制御の役割を示し、有効な移動が実現され得るかについて、定量的な実験結果をもとに、1次元バネ質点系モデルを構築し検証した。モデルの数値実験結果は、筋肉(バネ)の収縮に応じて粘液のレオロジー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が実現可能であることがわかった。

2. 研究の目的

本研究では、先行研究(引用文献①)によって示唆された2つの運動様式の実現に関して数学的な解析を試み、粘液による運動機構の理解を深めるとともに、モデルを拡張し多様な運動パターンを持つ腹足類の這行運動における摩擦制御メカニズムを解明することを目的とする。

また、筋収縮パターンがいかにして実現されているかについての基礎的な理論として、生物の柔軟な制御則の基本概念について数理モデルを構築し、考察することを目的とする。

3. 研究の方法

(1) 運動様式の安定性解析

- 先行研究(引用文献①)の数理モデルについて、初期値依存性を調べ、そのそれぞれの様式の安定性を数値的に調べる。
- 先行研究(引用文献①)の数理モデルを連続化し、線形安定性解析および分岐解析ソフトAUTOを用いて分岐解析を行う。

(2) 運動制御の遷移

- 腹足類の這行運動において、その運動形態(制御)が遷移する様子を、水面を這行できるモノアラガイを用いて観察する。

(3) 柔軟な比率調整制御の数理モデルの構築

- 2つのモードを持つ自己駆動粒子の集団がグローバルな情報なしに、グローバルな情報に応答して比率調整を行うための基礎的な概念を考察する。

4. 研究成果

(1) 運動様式の安定性

① 数値計算による解析

図2は、先行研究(引用文献①)の数理モデルにおいて50個の質点に対してシミュレーションを行ったときの、各質点の座標を時間に対してプロットしたものである。ただし、

粘液の状態パラメータの初期値はすべての $n$ に対して  $\sigma_n = 1$ (弾性固体) とした。粘液の状態が弾性固体から粘性流体へ変化する閾値が  $F_u$ 、粘性流体から弾性固体へ変化する閾値が  $F_l$  である。図2aでは、時間とともに全体が右に移動している。筋収縮の波は左から右に流れているため、Direct waveによる重心移動が実現されたことになる。一方、図2bは、筋収縮波は左から右へ流れている (aと同じ) にもかかわらず、重心は時間とともに左に移動しており、Retrograde waveが実現されている。

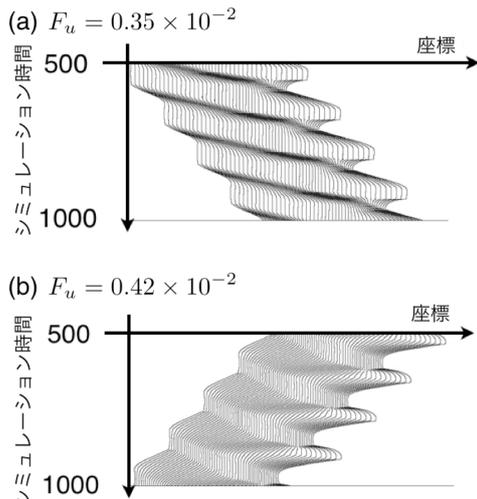


図2 シミュレーション結果。縦軸はシミュレーション時間、横軸は空間座標。(a)  $F_u = 0.35 \times 10^{-2}$  (b)  $F_u = 0.42 \times 10^{-2}$

図2aとbは、1つのパラメータ  $F_u$  を変えただけで他のパラメータは全く同じである。そこで、パラメータに対する運動様式の遷移を観察するために、パラメータの一つを固定し、 $\sigma_n$  の初期値を変えて100回シミュレーションを行い、その重心速度 $R$ (ただし筋収縮波に対する相対速度) を調べた。粘液の状態を表すパラメータ  $\sigma_n$  の初期値は、実際の生物の動きを考える上ではすべての  $n$  に対して  $\sigma_n = 1$ (弾性固体)とするのが妥当であると考えられるが、このモデルが持つ性質を理解するために、本研究では生物学的な状況は無視して  $\sigma_n$  の初期値として0と1をランダムに与えた。

図3は、粘液の性質を表す  $F_u$  を固定して  $R$  をプロットしたものである。ここから、Direct waveとRetrograde waveという2つの運動様式は、どちらも安定であるbi-stableな領域が存在していることがわかった。また  $F_u$  の大きい方から小さい方へパラメータを変化させていくとある閾値でピッチフォーク分岐のようなものが見られる。  $R=0$  が不安定であると考えられる。

さらに、そのほかのパラメータに対する運動形態の安定性についても調べた。筋肉の硬さ  $\alpha$  に対しても、ピッチフォーク分岐が見ら

れた。運動を実現するためには、筋肉(バネ)から生み出される力がある程度必要であるため、 $\alpha$  が小さい領域では運動が実現されなかったと考えられる。図4は、筋肉の収縮率  $\alpha$  を固定してプロットしたものである。  $\alpha$  に対してもピッチフォーク分岐が見られたが、他のパラメータと異なり、  $\alpha$  が十分大きい領域ではDirect waveのみが安定となることがわかった。

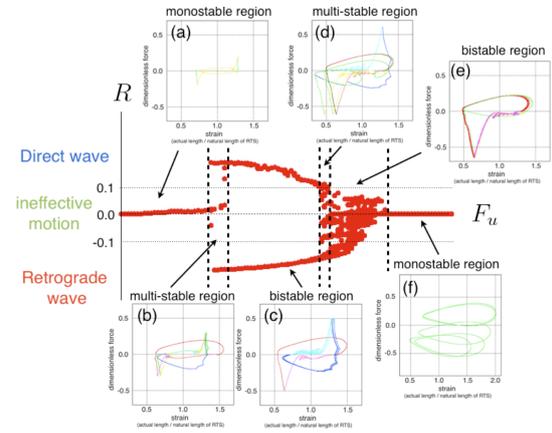


図3 シミュレーションにおける重心の筋収縮波の速度に対する相対速度  $R$  の  $F_u$  に対するプロット

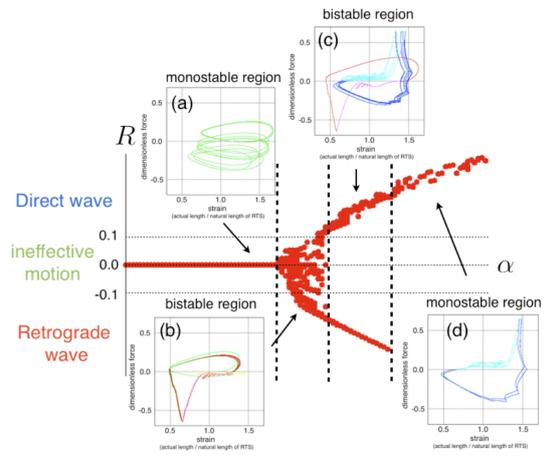


図4 シミュレーションにおける重心の筋収縮波の速度に対する相対速度  $R$  の  $\alpha$  (筋肉の収縮率) に対するプロット

以上のことから2つの運動様式 Direct wave と Retrograde wave のどちらが選択されるかについては  $\sigma_n$  に対する初期値依存性があることが明らかである。さらに Direct wave については mono-stable な領域が存在するが、Retrograde wave のみが実現される領域は極めて少ないと考えられる。これは、粘液説に賛同したロボティクスの研究(引用文献②)において、粘液説では Retrograde wave が実現されないと結論づけられてしまったことの原因であると考えられる。この研究成果は、応用数学会誌及び関連の国際学会等で発表した。

## ② モデルの連続化

運動様式の分岐現象についてさらに調べるために、先行研究（引用文献①）のモデルを連続化した。現時点で、筋肉を記述した部分（バネ質点系）の連続化においては、離散化された分割数を無限大に大きくすることで、進行波が実現される一種の波動方程式が得られた。粘液の動的粘弾性特質については、N字ヌルクラインを持つ方程式を用いて記述した。この数理モデルについて、現在解析中である。

### (2) 運動形態の推移

図6bのように、水槽の中を水で満たし、上面の半分をガラス板で覆い、モノアラガイが水面下を這って動く様子を上からビデオカメラで撮影した。図6cはその観察結果の1つである。モノアラガイが水面を這っている際には、粘液が分泌して、その粘液の塊を蹴ることで推進力を得ていると考えられている。

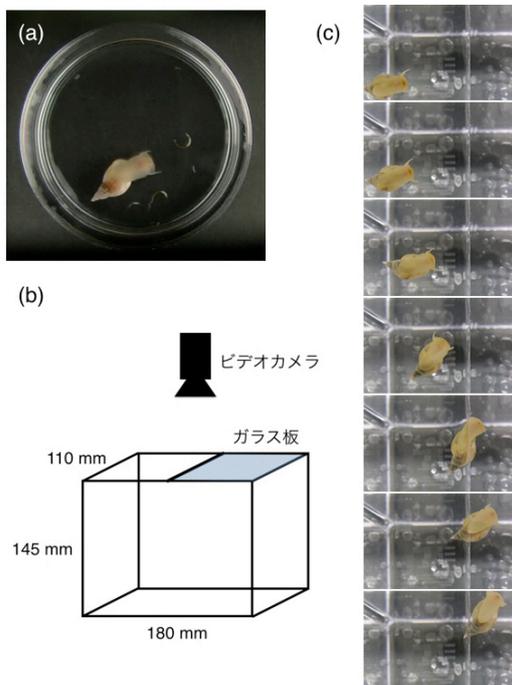


図5 モノアラガイの運動遷移

実際、水面を這っているときは、体全体を左右に大きく曲げて前進する。一方、ガラス面では、ほとんど体を左右に曲げることはなく前進する。このことから、摩擦の制御方法は環境に応じて変更されていることがわかるが、それが中枢から来るものか、末端のみで制御されているものか、この実験では読み解けない。しかしながら、その運動形態の遷移のスムーズさから、末端のみで制御していると仮定できると考えている。環境と軟体部の相互作用によって結果として運動形態が変化している数理モデルの構築を現在目指している。

## (3) 比率調整制御の数理モデルの構築

2つの運動形態の変更をもたらす末端の神経間の相互作用を、運動に限らず、生物の様々な場面で見られる2つのモードの比率調整として捉え、基礎的な理論を構築した。

生物の群れでは、細胞性粘菌における細胞分化のプロセスから、ヒトのグループにおける社会的ジレンマの状況まで、リーダーの存在無しに個々が全体的な状況を認識しているかのように、さまざまな役割またはモードを変更し全体の比率調整を行う場面が見られる。我々の理論では、個々の最も本質的な行動は、他との接触により情報を共有することによって、内部モードを変えるということである。我々が提唱したシンプルなモデルは、グローバルな情報に対応した適応制御には、その情報を伝達するリーダーの存在は必要なく、局所的な接触における非対称性が不可欠であることを示している。この研究成果については、arXivにて発表済みであるが、現在、査読付き論文へ投稿中である。

この基礎理論をもとに、末端神経の部分をもこのモデルに置き換えて、新たな運動制御モデルを構築することが今後の課題である。

### 引用文献

- ① Mayuko Iwamoto, Daishin Ueyama, Ryo Kobayashi, "The advantage of mucus for adhesive locomotion in gastropods", *J. Theor. Biol.* 353 (2014) 133-141.
- ② Chan, B., Balmforth, N. J., and Hosoi, A. E. (2005). Building a better snail: lubrication and adhesive locomotion. *Phys. Fluids*, 17:113101.

### 5. 主な発表論文等

[雑誌論文] (計2件)

- ① 岩本真裕子, 腹足類の這行運動に見る運動メカニズムと制御, 応用数理, 査読有, 2016, 26(2)巻, 14-21

DOI: [http://doi.org/10.11540/bjsiam.26.2\\_14](http://doi.org/10.11540/bjsiam.26.2_14)

- ② Mayuko Iwamoto & Daishin Ueyama, Basis of Self-organized Proportion Regulation Resulting from Local Contacts, arXiv, 査読無, 2015.

[arXiv:1504.05292](https://arxiv.org/abs/1504.05292)

〔学会発表〕（計9件）

① Mayuko Iwamoto & Daishin Ueyama, A Model for Adhesive Locomotion with Monotaxic Wave in Gastropods, PNU Math Forum 2016, 2016年12月3日, Pusan National University (釜山, 韓国).

② Mayuko Iwamoto & Daishin Ueyama, A model for proportion regulation in social animals, 第38回日本比較生理生化学会年会, 2016年9月2-3日, 玉川大学 (東京都町田市).

③ Mayuko Iwamoto & Daishin Ueyama, A simple model for self-organized proportion regulation, GDRI ReaDiNet Stochastic PDE's, Large Scale Interacting Systems and Applications to Biology, 2016年3月10日, University Paris-Sud and ENSTA (パリ, フランス).

④ 岩本真裕子, 腹足類の這行運動モデル, 日本学術会議第5回計算力学シンポジウム, 2015年12月7日, 日本学術会議講堂.

⑤ Mayuko Iwamoto, Self-organized Proportion Regulation Resulting from Local Communications, International Conference on Mathematical Modeling and Applications 2015 'Self-Organization-Modeling and Analysis', 2015年10月28日, 明治大学 (東京都中野区)

⑥ Mayuko Iwamoto, Regulation resulting from a chain of reactions, Japanese-Hungarian Workshop on Applied Mathematics and Complex Systems, 2015年7月28日, Budapest University of Technology and Economics (ブダペスト, ハンガリー).

⑦ 岩本真裕子, 腹足類の這行運動と粘液の効果, 日本生態学会第62回大会, 2015年3月21日, 鹿児島大学 (鹿児島県鹿児島市).

⑧ Mayuko Iwamoto, Ryo Kobayashi & Daishin Ueyama, Bifurcation Analysis on Model for Crawling Locomotion with Mucus, The Joint Annual Meeting of The Japanese Society for Mathematical Biology and The Society for Mathematical Biology (JSMB/SMB2014), 2014年7月29日, Osaka International Convention Center (大阪府大阪市).

⑨ Mayuko Iwamoto & Daishin Ueyama, Bifurcation analysis for the patterns of crawling locomotion, Gordon Research Conferences "Oscillations & Dynamic Instabilities in Chemical Systems", 2014年7月14-15日, Melia Golf Vichy Catalan Business and Convention Center (ジローナ, スペイン).

〔図書〕（計1件）

① 岩本真裕子「腹足類の這行運動メカニズム」数学セミナー54-2-640 (2015) 32-38.

〔その他〕

報道関連情報

① 岩本真裕子「ナメクジはどうやって進んでいるの？」の回答記事 子供の科学 誠文堂新光社 2016年12月号.

② 岩本真裕子「カタツムリはどう進むの？」朝日新聞土曜日be ののちゃんのDo科学, 取材協力, 2016年6月18日.

6. 研究組織

(1)研究代表者

岩本 真裕子 (IWAMOTO, Mayuko)

島根大学・大学院総合理工学研究科・講師

研究者番号：80738641

(2)研究分担者

なし

(3)連携研究者

なし

(4)研究協力者

上山 大信 (UEYAMA, Daishin)

武蔵野大学工学部・教授