

## 陸棲軟体動物の腹足移動機構に関する研究\*

藤原綾潜\*<sup>1</sup>, 森川裕久\*<sup>2</sup>, 小林俊一\*<sup>2</sup>

## The Mechanism of Pedal Locomotion of Gastropod

Ryosen FUJIHARA\*<sup>3</sup>, Hirohisa MORIKAWA and Shun-ichi KOBAYASHI\*<sup>3</sup> School of System Development Engineering, Shinshu University,  
3-15-1 Tokida, Ueda-shi, Nagano, 386-8567 Japan

This paper presents a study of the relationship between the contraction on the sole surface, the shape and the forces generated by muscle for locomotion of snail (Gastropod). We observed sole surface of a moving snail to investigate the state of contraction when a sole wave is passing. Then we measured the vertical and horizontal forces generated by sole to investigate the relationship between the forces and the shape of sole surface. Based on these results observed, we proposed a model of the shape of snail's sole section. The mechanism of snail's locomotion will have a possibility to be applied to the mobility equipment which has flexibility for ground conditions and can easily turn in a house.

**Key Words:** Bio-Motion, Biomechanics, Moving Robot, Gastropod, Pedal Locomotion, Mobility Equipment

## 1. 序 論

日本家屋内のような段差がある狭い場所で移動用福祉機器を使用する場合、移動用機器の基盤に対する柔軟性と方向転換の容易さが必要である。しかし、現在、車椅子などの移動機器に最も広く用いられている車輪式は、走行する基盤の起伏の影響による搭乗者の揺れが大きく、また方向転換にもスペースを必要とする。そこで既存の移動機構を検討し、その範を生物に求めたところ、カタツムリなどの陸棲軟体動物が行う腹足と呼ばれるからだの下面全体を波打たせて推進する推進方法が上記の条件を満たしていることがわかった。

従来カタツムリの推進に関する研究では、E.R.Trueman<sup>(1)</sup>やJames Gray<sup>(2)</sup>がカタツムリの腹足が基盤に対して発生する前後・上下方向の力を測定した。しかしこれは定量的に測定されたものではない。またH.D.Jones<sup>(3)</sup>は移動中のナメクジを瞬間冷凍し、ナメクジの体を切断して体の縦断面の写真を撮影し、腹足の運動に関わる筋肉(斜向筋)の構造を観察した。さらに、M.Denny<sup>(4)</sup>による粘液のゾルーゲル変換による推進方法や池内ら<sup>(5)</sup>による粘液厚さによるせん断応

力差を利用した推進方法など、粘液の作用によって推進するモデルが提案された。しかし、これらのモデルは、粘液層が形成されない凹凸の大きい基盤上での推進には適用できないという問題をもつ。H.W. Lissmann<sup>(6),(7)</sup>は風船をつなぎあわせたモデルを用いて腹足が基盤に加える力を考察したが、推進機構を解明するには到っていない。

そこで、われわれはカタツムリが単に平面上のみならず突起状の基盤の上も移動できることから、粘液が推進に関与するより、むしろ腹足運動が直接的に推進に関わるものと考え、カタツムリの腹足挙動に注目した。本研究は移動しているカタツムリの腹足表面状態の観察と腹足が発生する力の計測をもとに推進モデルを考え、カタツムリの推進のメカニズムを明らかにしようとの試みである。

本報では、カタツムリの腹足表面の収縮状態の観察から腹足表面の起伏状態を推測した。またカタツムリの腹足が推進時に発生する推進力、垂直力を同時に測定し、腹足表面の起伏状態の観察結果とあわせてカタツムリの推進時の腹足断面形状をモデル化し、カタツムリの推進機構について考察した。

\* 原稿受付 2000年9月12日。

<sup>1</sup> 正員, 信州大学大学院(☎386-0018 上田市常田3-15-1)。<sup>2</sup> 信州大学繊維学部。

E-mail: swan0001@geocities.co.jp

## 2. 腹足表面運動の観察

**2.1 腹足の帯と腹足波** 腹足表面運動の観察には本国产の標準的かつ大きさ揃った 4 匹のカタツムリを用い、室温 17℃の室内でおこなった。透明なアクリル板にカタツムリを置き下方から観察すると、推進時のカタツムリの腹足表面には図 1 に示すように他の部分より色の濃くなった帯状の縞模様が現れる。この縞模様はカタツムリの腹足の後端から次々と現れ、腹足表面を推進方向へ送られていく。この縞模様を今後、腹足の帯と呼ぶ。カタツムリが静止しているときには腹足表面上に腹足の帯は見られず、カタツムリが推進しているときに腹足の帯が発生することから腹足の帯はカタツムリの推進に深く関係していると考えられる。そこで、推進時の腹足表面を CCD カメラ (SHIMADZU ZOOMIC/CCD-400) を用いて撮影し、映像をコンピュータに取り込み、腹足の帯の進行方向幅、帯と帯との間隔、帯の周波数を求めた。

腹足の帯の進行方向の幅は、観察に用いたカタツムリの平均全長約 44mm に対して約 1.8mm で、帯と帯との間隔は約 5.0mm であった。腹足の帯はカタツムリ本体の平均推進速度 7.6mm/s に対し、およそ 4 倍の速度で進行方向に送られていく。カタツムリが基盤上を推進しているときに基盤上のある 1 点を基準にして測定した腹足の帯の周波数はおよそ 0.62Hz であった。

腹足の帯は推進時のカタツムリの腹足表面に形成される波形に伴ってあらわれる。この腹足表面にあらわれる波形を今後、腹足波と呼ぶ。腹足波部の腹足表面は収縮しており、特に収縮した部分の色が濃くなり腹足の帯となって見えることがわかった。

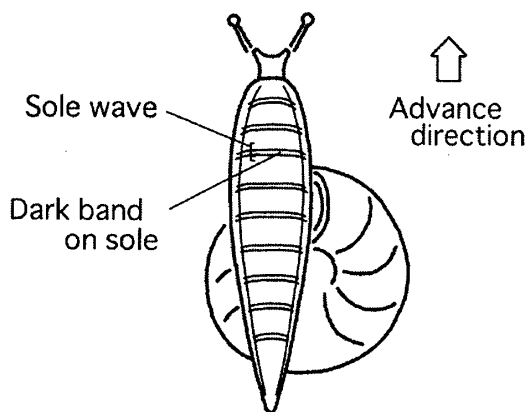


Fig. 1 Sole wave and dark band on sole.

**2.2 前斜筋と後斜筋** H.D.Jones<sup>(3)</sup> がナメクジの腹足断面の写真から得た斜筋構造の模式図を図 2 に示す。カタツムリは図中の前後方向に傾いた 2 種類の筋肉(前斜筋・後斜筋)を有していることから、本研究ではこれらの斜筋が腹足表面運動に関係していると仮定して、筋収縮と腹足表面の起伏形状、腹足表面収縮の関係を考えた。斜筋の働きについては R.MCN.Alexander らの文献中でも論議されている<sup>(8)</sup>。

**2.3 腹足表面の収縮状態** 推進時の腹足表面の形状は推進時のカタツムリの腹足表面をカメラで撮影しても目視で確認することが困難である。そこで、腹足波の腹足断面形状を推測するために、腹足表面の収縮状態の観察および収縮量の計測を行った。

この観察には体重 17g のカタツムリを用いた。

腹足表面を腹足波が通過する様子を 2.1 で用いたものと同じ CCD カメラでおよそ 200 倍に拡大して撮影し、その映像をビデオに録画して分析した。カタツムリの腹足表面には拡大して観察した際に見られる白い斑点模様があり、この斑点模様のうちはっきりと見えて目印になる 2 点を選び、腹足波が通過する際の 2 点の位置変化を記録した。撮影したビデオをコマ送りで進めていき、1 コマごとに、2 点の動きを画面に貼った透明なシートに記録した(後に、映像をコンピュータに取りこみ、フォトショップ等の画像処理ソフトを使って処理する方法もおこなった)。この記録から、目印となる 2 点の間隔を測り、その変化の様子から腹足波部の腹足表面の収縮状態を調べた。

図 3 に、腹足表面上の 2 点間隔の時間に対する変化の様子の一例を示す。グラフは 0.1 秒ごとの測定値をもとに、表計算ソフト (KaleidaGraph) を用いてスムージング処理を行ったものである。

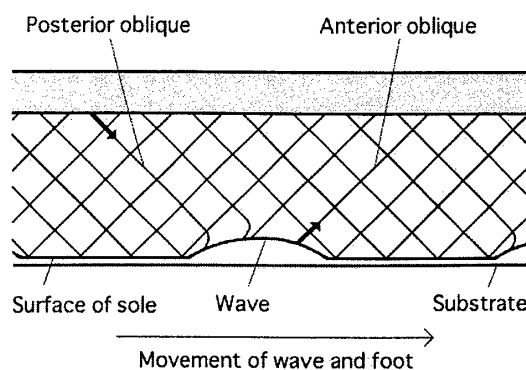


Fig. 2 Posterior and anterior oblique muscle<sup>(3)</sup>.

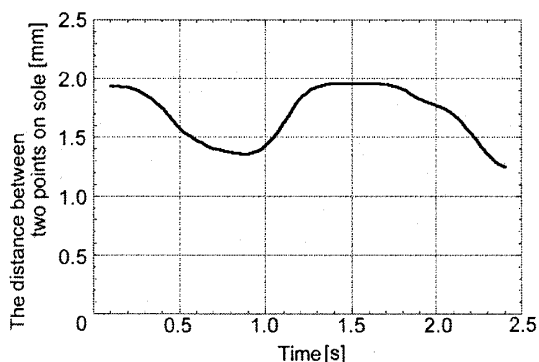


Fig. 3 Variation of distance between two spots on the sole.

腹足の動きの観察と図 3 より、腹足波が 2 点間に進入するにつれて 2 点間隔は徐々に短くなり、腹足波の中央部分が通過する際に 2 点間隔は特に短くなるのがわかった。この例では腹足波の中央部が測定地点を通過した 0.9 秒の時点で 2 点間隔は最も短い間隔 (0.13mm) となった。その後、腹足波が進行するとともに 2 点間隔は拡がり、腹足表面が腹足波を形成していない時間帯(1.3~1.8 秒)では 2 点間隔は一定の距離を保った。

H.D.Jones<sup>(3)</sup>がナメクジを瞬間冷凍させて腹足断面を撮影した写真より推測される腹足波起伏高さはおよそ 0.21mm である。腹足が腹足波を形成すると、基盤に投影された腹足表面の 2 点間隔は短くなる。ここで、腹足表面が収縮を伴わない場合の腹足波起伏高さは上記の値と比較して非常に大きな値となった。このことから観察結果の腹足波起伏高さを考慮すると、腹足表面の 2 点間隔の変化は腹足表面の収縮が大きく関与しているものと考えられる。以上のことから、腹足表面は腹足波の中央部分が通過したときにより大きく収縮しており、また腹足表面が腹足波を形成していないときには腹足表面は収縮していないことがわかった。

このことより、カタツムリは腹足波を進行方向へ送ることにより腹足を進行方向へ運んでおり、腹足部の腹足表面が収縮していると腹足波の通過による前進距離が長くなることが考えられる。

### 3. 腹足表面収縮モデル

推進時のカタツムリの腹足断面形状を調べるため、腹足波の起伏高さを計算により推測した。

腹足波の断面形状を腹足表面の収縮状態を考慮し三角波を基本としてモデル化したものを図 4 に示す。

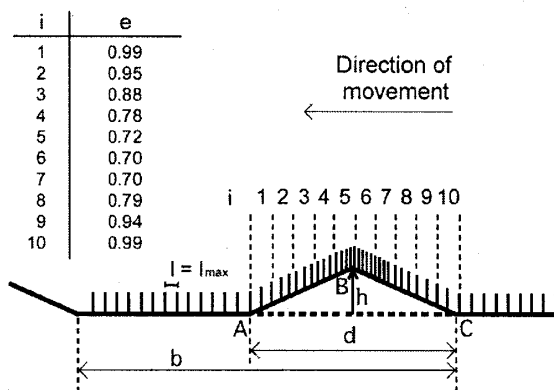


Fig. 4 Sole model.

図 4 中、腹足波の進行方向長さを  $d$ 、地面に接した部分を含めた腹足波の 1 波長を  $b$  として腹足波の起伏の高さ  $h$  を求めた。

腹足表面の収縮状態をあらわす手段として、以下のように収縮率を定義した。2.3 の観察結果における腹足表面上の 2 点間隔を  $l$  とすると、腹足表面が腹足波を形成しておらず最も伸長しているときに  $l$  は最大値  $l_{max}$  をとる。 $l_{max}$  を基準として収縮率  $e$  を

$$e = \frac{l}{l_{max}} \quad (1)$$

と定義する。腹足波部の腹足表面を  $m$  等分し、各分割部分における平均収縮率を計算し、その値をそれぞれの分割部分における腹足表面の収縮率とした。

図 4 における腹足表面上の点 A, B, C に関して、長さ  $S = AB + BC$  を考える。AC 間の腹足表面が図 4 のように腹足波を形成しているとき、AC 間の腹足表面は収縮されており、 $S$  の値は小さくなる。AC 間が腹足波を形成しているときの  $S$  の値を  $S_w$  とすると、

$$S_w = 2\sqrt{h^2 + \left(\frac{d}{2}\right)^2} \quad (2)$$

腹足波が AC 間を通過してしまうと AC 間の腹足表面は収縮していた状態から通常の長さに戻り、 $S$  の値は最大値  $S_{max}$  となる。進行方向側より  $i$  番目の分割部分において AC 間が腹足波を形成しているときの腹足表面の一区間の長さを  $s_{w,i} (= S_w/m)$  とすると、AC 間が腹足波を形成していないときの腹足表面の一区間の長さ  $s_{max,i}$  は分割部分における平均収縮率を  $e_i$  とすると

$$S_{\max,i} = \frac{S_{w,i}}{e_i} \quad (3)$$

と表される。よって

$$\begin{aligned} S_{\max} &= \sum_{i=1}^m S_{\max,i} \\ &= \sum_{i=1}^m \frac{S_{w,i}}{e_i} \\ &= \frac{S_w}{m} \sum_{i=1}^m \frac{1}{e_i} \end{aligned} \quad (4)$$

ここで

$$E = \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m \frac{1}{e_i} \quad (5)$$

とおくと、式(2)より

$$\begin{aligned} S_{\max} &= S_w E \\ &= 2E \sqrt{h^2 + \left(\frac{d}{2}\right)^2} \end{aligned} \quad (6)$$

波の高さ  $h$  は、

$$h = \sqrt{\left(\frac{S_{\max}}{2E}\right)^2 - \left(\frac{d}{2}\right)^2} \quad (7)$$

腹足波が距離  $d$  を前進するのに対し、腹足表面のある一点は腹足表面上で距離  $S_{\max}$  を前進するので、一回の腹足波の通過により前進する距離  $w$  は  $w = S_{\max} - d$  となる。これより

$$S_{\max} = w + d \quad (8)$$

ここで、カメラの映像より得られた収縮部と非収縮部の長さの比を  $\alpha$  とすると、

$$\begin{aligned} \alpha &= \frac{d}{b-d} \\ d &= \frac{\alpha}{1+\alpha} b \end{aligned} \quad (9)$$

カタツムリが推進する基盤のある1点を基準に測定した腹足波の周波数を  $n$ 、腹足表面上のある1点を基準とした腹足波の周波数を  $n'$  とする。 $n'$  の値は測定が難しいため、 $n'$  を  $n$  の測定値より求める式を導く。 $nb$  と  $n'b$  の差は単位時間に腹足表面が移動した距離  $v$  に等しい。すなわち

$$\begin{aligned} nb - n'b &= v \\ n' &= n - \frac{v}{b} \end{aligned} \quad (10)$$

前進距離  $w$  に腹足波の周波数  $n'$  を乗じたものはカタツムリ本体の推進速度となる。カタツムリの推進速度は  $v$  であるので、

$$\begin{aligned} v &= wn' \\ w &= \frac{v}{n'} \end{aligned} \quad (11)$$

式(11)に式(10)を代入して

$$w = \frac{v}{n - v/b} \quad (12)$$

式(9),(12)を式(8)に代入して、

$$\begin{aligned} S_{\max} &= \frac{v}{n - v/b} + \frac{\alpha}{1+\alpha} b \\ &= \frac{vb}{nb - v} + \frac{\alpha}{1+\alpha} b \end{aligned} \quad (13)$$

式(9),(13)を式(7)に代入して、腹足波の起伏高さ  $h$  は次式により求められる。

$$h = \sqrt{\left(\frac{vb/(nb-v) + b\alpha/(1+\alpha)}{2E}\right)^2 - \left(\frac{b\alpha/(1+\alpha)}{2}\right)^2} \quad (14)$$

ここでは、腹足波部の腹足表面を 10 分割し、 $m=10$  として計算した結果、体重 31g、殻の最大径が約 45mm のカタツムリにおいて  $E = 1.21$ 、 $\alpha = 1.10$ 、 $v=0.65$  [mm/s]、 $n = 0.64$  [s]、 $b=7$  [mm] という値を得た。これを式 (14) に代入して、 $h = 0.81$  [mm] が得られた。H.D.Jones<sup>(3)</sup> がナメクジを瞬間冷凍させて腹足断面を撮影した写真より推測される腹足波起伏高さはおよそ  $h=0.21$  [mm] であり、これは上記の計算結果の約 4 分の 1 にあたる。この両数値の差は、本実験に使用したカタツムリと H.D.Jones<sup>(3)</sup> が使用したナメクジとの体の大きさの違いによるものと考えられる。なお、分割数  $m$  の値を大きくすることで  $h$  の精度をあげることができる。

#### 4. 推進力・垂直力の測定実験

**4.1 実験装置および方法** カタツムリの腹足が推進時に発生する推進方向の力(推進力)および基盤に対して垂直方向の力(垂直力)を同時に測定する実験装置を図 5 に示す。推進力と垂直力はそれぞれ図中の  $x$  軸・ $y$  軸方向を正とする。

実験装置は図中の A, B の 2 つの台と C の測定バーからなる。台 A に乗せたカタツムリが台 B へ移動するときにカタツムリの腹足の測定バーに乗った部分が発生する力を測定した。測定バー C を支えるステンレスパイプには推進方向( $x$  軸方向)と垂直方向( $y$  軸方向)それぞれに 2 枚ずつのひずみゲージが貼られており、2 ゲージ法により測定バーに加わる力を計測し、ゲージボックスを介してストレインアンプ(NEC/AC STRAIN AMPLIFIER AS1103)を通し記録計(HIOKI/MEMORY HI

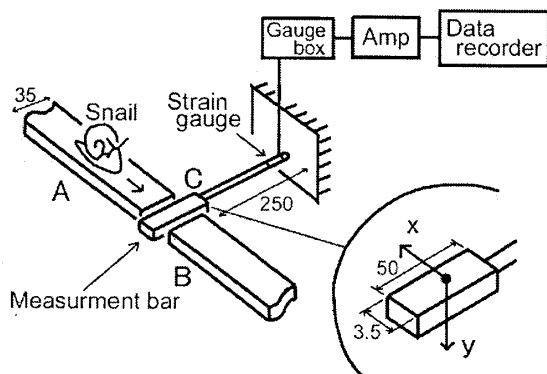


Fig. 5 Experimental apparatus.

CORDER 8802) に出力した。また、測定バーの材質には透明なアクリル板を使用し、 $x$  軸方向の幅を 3.5mm とした。測定バーと台 A, B の隙間は 1mm 以下にし、この隙間に腹足表面が落ち込まないようにしてある。測定バーの  $x$  軸方向の幅は測定結果に大きく影響する。そこで、本実験で使用した個体において、腹足波(収縮部)の推進方向の長さはおおよそ 3.5mm であり、基盤に接している部分(非収縮部)の進行方向長さもおおよそ 3.5mm である。また前章での腹足表面の収縮状態の観察から腹足表面の収縮部と非収縮部では異なる運動を行うことが知られているので、腹足波が発生する力の特徴を適切にとらえるために 3.5mm 幅の測定バーを用いることとし、この測定バーを使用した測定結果を腹足波が発生する力とした。なお測定バーの幅を短くすると測定バーに加わる力が小さくなりノイズ等による誤差が相対的に大きくなった。

力の測定と同時に、2.1 で用いたものと同じ CCD カメラを測定バーの下に設置し、測定中に映像を見ながら腹足の帯が測定バーを通過するタイミングを記録した。腹足の帯の中央部分が測定バーの中央の位置に来た瞬間を腹足の帯が通過したタイミングとした。

**4.2 実験結果** カタツムリが測定バー上を一定時間通過したときの測定結果の一例を図 6 に示す。但し、このグラフは測定バーをカタツムリの腹足の頭部付近から殻の手前付近が移動しているときの測定結果である。 $f_v$ 、 $f_h$  はそれぞれ図 5 の  $y$  軸、 $x$  軸方向の力を表す垂直力、推進力である。図 6 中 S は腹足の帯が測定バーを通過したタイミングを示す。また符号 a, b, c, d はそれぞれカタツムリから見た後・上・前・下方向へのカタツムリの腹足が発生する力のピークを示している。

測定したすべてのデータに関して以下の点が確認された。 $f_v$ 、 $f_h$  は腹足の頭から尾までの全体にわたって周期的な変化を示した。また腹足が発生する力の上下・前後各方向へのピークが訪れる順番は腹足の頭から尾

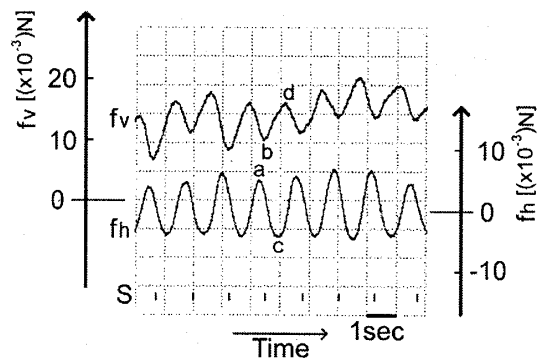


Fig. 6 Vertical force ( $f_v$ ) and horizontal force ( $f_h$ ) generated by snail's sole.

までの全体にわたって後(a), 上(b), 前(c), 下(d)方向の順番であった。さらに、腹足の頭から尾までの全体にわたって、垂直力  $f_v$  に関しては  $f_v$  が最小値から最大値へ変化する間、推進力  $f_h$  に関しては  $f_h$  が最大値から最小値へ変化する間に腹足の帯が測定バーを通過した。

$f_h$  と  $f_v$  が周期的な変化を示すのは、腹足波が測定バー上を次々に通過することによって測定バーに接している腹足表面が収縮と非収縮の2通りの状態を交互に取るからであると考えられる。腹足表面が腹足波を形成しているとき、腹足表面は基盤から持ち上げられ収縮し(収縮部)、進行方向へ運ばれる。このとき腹足の左右両側にあるひだの部分が測定バーを進行方向へ押すため  $f_h$  は負の値となる。また測定バーにかかるカタツムリの体重が小さくなるため、 $f_v$  は小さくなる。一方、腹足表面が腹足波を形成していないとき、腹足表面は収縮しておらず(非収縮部)、基盤に密着しており動かない。非収縮部は基盤に対して後方への力を加え、その反作用で腹足波部を推進方向に移動させているため、非収縮部では  $f_h$  は正の値となる。これら収縮部と非収縮部が交互に現れることで  $f_h$  と  $f_v$  は周期的な変化を示すと考えられる。

### 5. 腹足波モデル

以上の結果をもとに、前章4の測定結果の垂直力から自重を引いて推進時のカタツムリの腹足が発生する力を模式化したグラフを図7(i)に、腹足が発生する力をベクトルを用いて表したものを図7(ii)に示す。

推進時にカタツムリは基盤に接した腹足表面の非収縮部が後方への力を基盤に対して加え、その反作用として腹足波部を前方に移動させていると考えられるため、図7(i)中aの瞬間は腹足表面は基盤に接しており、cの瞬間には腹足表面は基盤から離れていると考えられる。また、基盤に対してカタツムリの体重が大きいかかっているときには腹足表面が基盤に接しており、基盤に対してカタツムリの体重があまりかかっていないときには腹足表面が基盤から離れていると考えられるため、図7(i)中bの瞬間には腹足表面は基盤から離れており、dの瞬間には腹足表面は基盤に接していると考えられる。さらに2・3の腹足表面収縮状態の観察結果より、腹足波の頂点のやや後方の部分が腹足表面上最も収縮していることが確認されたが、収縮部は腹足波とともに進行方向へ次々に送られ、それによって腹足波部が前方へ運ばれていると考えられる。したがって、収縮部は腹足波部に位置すると思われる。

以上の知見をもとに、三角波を基本とした腹足断面形状をモデル化した図を図7(iii)に示す。腹足表面が筋収縮により持ち上がり、かつ、前方に移動する部分を Active phase、腹足表面が基盤に接し、移動しない部分を Static phase としたとき、腹足は Active phase と Static phase の2つの状態を取り、Active phase と Static phase が交互に腹足表面を通過する。Active phase において筋収縮により腹足表面の一部が引き上げられ、同時に腹足表面が収縮する。腹足表面の収縮部分のうち特に収縮した部分が腹足の帯となって見える。腹足の帯は腹足波の頂点のやや後方に位置する。収縮部分は腹足波とともに進行方向へ送られていくため、腹足表面全体を観察したとき腹足の帯がカタツムリの尾の側から頭の

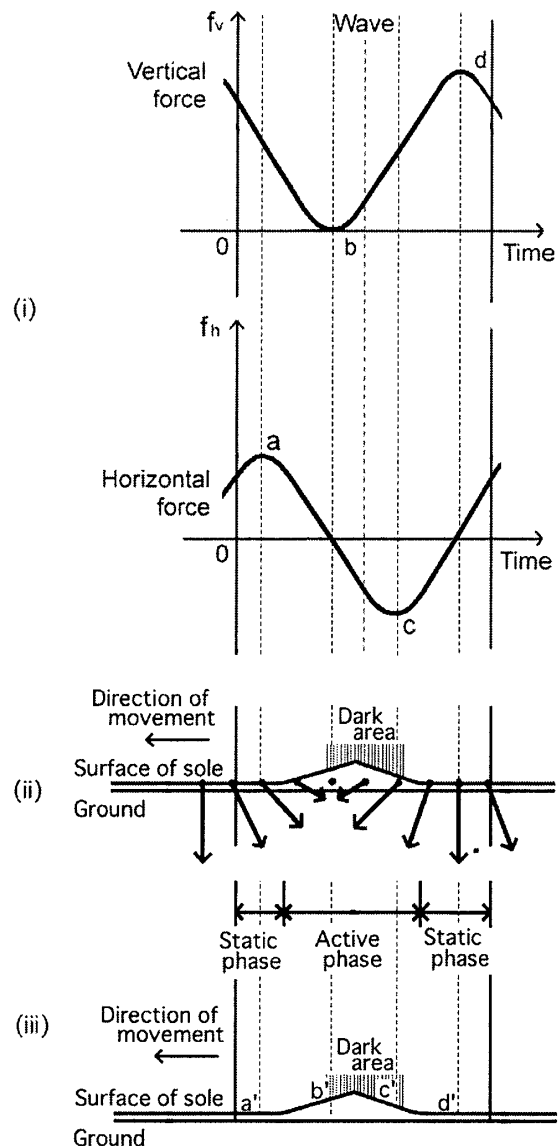


Fig. 7 Force direction and snail's sole model.

側へ次々に進行していく。Static phase において腹足表面は基盤に接しており、腹足表面上収縮していない。また Static phase では筋収縮は行われていないと考えられる。

図 7 (iii) に示す形状の腹足波が腹足表面を通過した際の、腹足表面上のある定点の軌跡を図 8 に示す。腹足波が通過する際に腹足表面は基盤から持ち上げられ、進行方向へ運ばれる。腹足波の頂点付近が収縮しているため、この部分において腹足表面上の定点はより長い距離を運ばれる。また腹足波が通過した後、次の腹足波が来るまでの間は腹足表面の定点は静止している。

## 6. 結 論

以上、カタツムリの推進時の腹足断面形状をモデル化し、カタツムリの推進機構について考察した。

カタツムリの腹足表面の収縮状態を観察した結果、推進時の腹足表面が腹足波部で収縮し、腹足波部の頂点のやや後方で最も収縮していることが確認された。

この結果をもとに腹足波の起伏高さを三角波モデルを用いて計算し、体重 17g のカタツムリを用いて腹足波の頂点高さ  $h = 0.81[\text{mm}]$  という値を得た。

次に、推進時のカタツムリの腹足が発生する垂直力、推進力を測定し、推進時のカタツムリの腹足が周期的な力を発生しており、腹足が発生する力の各方向へのピークがカタツムリにとって、後、上、前、下の順序になっていることが確認された。

腹足表面の収縮状態と腹足表面が発生する力より、推進時の腹足断面形状をモデル化することで、腹足表面の収縮状態・起伏形状と腹足表面が発生する力の関係が明らかになった。

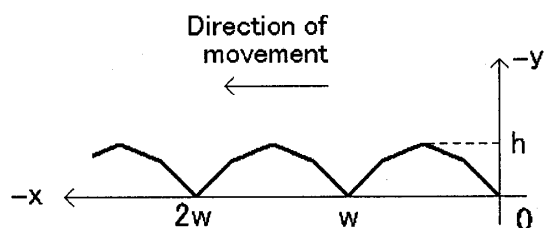


Fig. 8 Trajectory of a fixed point on the snail's sole surface.

## 文 献

- (1) E.R.Truman ; The Locomotion of Soft-Bodied Animals, Edward Arnold, (1975).
- (2) James Gray ; Animal Locomotion, Weidenfeld and Nicolson, 421-434, (1968).
- (3) H.D.Jones ; Circulatory pressures in *Helix pomatia*, L. Comp. Biochem. Physiol., **39A**, 289. (1971).
- (4) Mark Denny ; The role of gastropod pedal mucus in locomotion, Nature 285, 160-161, (1980).
- (5) 池内 健, 富田 直秀 ; 陸生軟体動物の粘液上の移動機構, 日本機械学会論文集(B編)60巻579号, (1994).
- (6) H.W.Lissmann ; The mechanism of locomotion in gastropod molluscs. I Kinematics, J. Exp. Biol, **21**, 58-69, (1944).
- (7) H.W.Lissmann ; The mechanism of locomotion in gastropod molluscs. II Kinetics, J. Exp. Biol, **22**, 37-50, (1945).
- (8) R.MCN.Alexander and G.Goldspink ; Mechanics & energetics of animal locomotion, (1974).