ほふく (匍匐) 運動の生物学的研究[†]

——滑走面に対する体形の適応——

梅 谷 陽 二*・広 瀬 茂 男*

Biomechanical Study on Serpentine Locomotion

——Adaptation of Gliding Shape to Ground Surface——

Yoji UMETANI* and Shigeo HIROSE*

This paper deals with a biomechanical study on the adaptive posture of a gliding snake. The "principle of α adaptation" is proposed, describing that a snake moves by adapting its wriggling angle α to the ratio of frictional coefficients between the ventral and the ground surface. Zoological experiments with the snake *Elaphe Quadringata* show good agreement with the theoretical results derived from the author's kinematics of serpentine locomotion.

1. ま え が き

ヘビの行なう推進運動であるほふく運動が、ほかの移動モードと比較して種々の特長を有することはすでに述べた^{1), 2)}。そのうち、特にヘビが移動環境としての滑走面の状態を知覚し、それに対して滑走様式を適応させていくプロセスは人工の移動機械にはいまだみられないものである。また、これは他種の歩行動物における対地適応過程とも異なる独特のものであると考えられる。

ヘビ滑走時の対地適応過程について、つぎのような事実が観察されている。すなわち、芝生面などの足がかりのよい地面では、ヘビはかなり小さな振幅の波状体形でなめらかにほふく推進を行なう。逆に、足がかりが悪くスリップしやすい滑走面状態では、大きな振幅のほふく推進を行なうようになる。

本研究は、このようなヘビのほふく推進時の滑走体形の対地適応性について論ずるものであり、特に、ほふく滑走体形の重要なパラメータの1つである「くねり角」 α (Fig. 1 参照) が滑走面の摩擦条件にいか

適応するかを理論的、実験的に明らかにしたものである。

2. ほふく滑走体形の対地適応性の検討

すでに文献¹⁾においてヘビ体幹を多節能動リンクでモデル化して力学解析を行ない、滑走時にヘビ体幹に生ずる接線力 (推進力) f_t と法線力 f_n とが、Fig. 1 に示すくねり角 α と

$$\left(\frac{2}{n+1}\right)\alpha = \frac{f_t}{f_n} \quad (1)$$

の関係があることを求めた。ここで、 n は筋力分布関数¹⁾のパラメータであり、定常滑走時には $1 < n < 2$ 、全力疾走を行なうときには n は 1 に近づくことなどがわかっている。

一方、 W をヘビ体重、 μ_t 、 μ_n をそれぞれヘビ胴体の接線方向および法線方向の摩擦係数としたとき、スリップせずにはほふく推進を行なうためにはつぎの2つの条件が必要である。つまり、

i) 摩擦に抗して推進力が生ずる条件

$$f_t \geq \mu_t W$$

ii) 法線方向のスリップが生じない条件

$$f_n \leq \mu_n W$$

よって、(2)、(3)式を(1)式に代入すれば、ほふく滑走時におけるくねり角 α と滑走面との摩擦係数の関係を導くことができる。

$$\alpha \geq \left(\frac{n+1}{2}\right) \frac{\mu_t}{\mu_n} \equiv \alpha_0 \quad (4)$$

ここで、 α_0 はくねり角 α の下限値を与えるものとして定義した。つまり、(4)式はつぎのことを示している。ほふく滑走中のくねり角 α は、滑走面の力学的パラメータ μ_t/μ_n (以後これを摩擦係数比と呼ぶ) によって決まるくねり角の下限値 α_0 よりも小さくはできない。このことから、ほふく推進を支配する滑走面条件は、単なる滑走面の摩擦係数でなく、ヘビ体幹の

[†] 第 11 回計測自動制御学会学術講演会で発表 (昭 47-8)

* 東京工業大学工学部 東京都目黒区大岡山 2-12-1

* Faculty of Engineering, Tokyo Institute of Technology, Meguro-ku, Tokyo

(Received February 14, 1974)

軸に対して接線方向の2つの摩擦係数の比であることも明らかになった。

ところで、ほふく運動時の運動時の滑走体形を決定する基準についてはつぎの2つが考えられる。すなわち、

i) 滑走時のエネルギー消費の最小化。

ii) 推進方向への滑走速度の最大化。

i) のケースについてはすでに報告した²⁾。ii) は動物が捕食もしくは逃走などのように目的地または目的方向に疾走する場合にみられる。本論文ではこのii)の基準に基づくほふく運動を考える。

さて、このように速く推進しようとするときには、体幹のくねり運動の速さに生理的な限界がある以上、なるべくくねり角 α を小さくして直線に近い体形により目的地に向うことが望ましい。しかし、ほふく推進中に取り得るくねり角 α には(4)式の下限值 α_0 が存在し、それ以下ではスリップを生じてかえって推進速度が低下すると考えられる。そして、この(4)式が滑走面の摩擦係数比 μ_t/μ_n に依存することから、結論として、上述の基準ii)に基づいてほふく推進を行なうときには、滑走体形(くねり角 α)は滑走面状態(摩擦係数比 μ_t/μ_n)に対し、つぎのような適応則を満さなければならないことがわかる。

α -適応則

“ほふく形推進を行なうためには、くねり角 α は常に滑走面摩擦係数 μ_t/μ_n に適応させ、(4)式に示されるくねり角の下限值 α_0 よりも大きく保持しなければならない”

上記の α -適応則を実験的に検証するためにつぎのような検討を行なった。

3. 等価摩擦係数比 μ_t^*/μ_n^* の導入

α -適応則を検証するには、いろいろな摩擦係数比の条件のもとでヘビを滑走させ、そのほふく体形のくねり角 α が(4)式の範囲内にあり、疾走時に下限値 α_0 に近づくかを調べればよい。しかし、摩擦係数比 μ_t/μ_n を滑走床面の材質を変えることにより任意に変化させるのは実際には容易でない。そこで、ここでは等価的に摩擦係数比を変える方法の1つとして、滑走面を傾斜させてみることにした。以下では、滑走面傾斜度 θ と、そのときの摩擦係数比(以後、等価摩擦係数比 μ_t^*/μ_n^* と呼ぶ)の関係を誘導しておく。

Fig. 1 のように斜面を上下するヘビにおいて、O点からの距離が s の体幹部 Q の微小部分 δs に働く接線方向および法線方向の外力 $f_t(s)$, $f_n(s)$ を考える。この微小部分には Fig. 2 のように摩擦力のほかにも重

力が作用する。よってつぎの式が成り立つ。

$$f_t(s) = (\mu_t^0 \cos \theta + \sin \theta \cos \alpha_s) w \delta s \quad (5)$$

$$f_n(s) = (\mu_n^0 \cos \theta - \sin \theta \sin \alpha_s) w \delta s \quad (6)$$

ただし、 θ は滑走面傾斜度であり昇りを正、降りを負とする。 w はヘビ体幹の単位長さ当りの重量であり、 α_s は体幹部 Q の体軸が推進方向となす角度(Fig. 1 参照)を示す。 μ_t^0 , μ_n^0 は水平($\theta=0$)にした滑走面上におけるヘビ体軸の接線方向および法線方向の摩擦係数を示す。

(5), (6)式を **OP** 間 ($0 \leq s \leq l$ の範囲)、つまりほふく体形の1/4周期について積分し **OP** 間の自重($=lw$)で割ると、体幹の接線方向に作用する等価摩

Fig. 1 Snake ascending upwards on inclined surface

Fig. 2 Gravitational force on body segment δs .

摩擦係数が求まる。つまり、

$$\mu_t^* = \mu_t^0 \cos \theta + \sin \theta \frac{1}{l} \int_0^l \cos \alpha_s ds \quad (7)$$

$$\mu_n^* = \mu_n^0 \cos \theta - \sin \theta \frac{1}{l} \int_0^l \sin \alpha_s ds \quad (8)$$

ここで、(7)、(8)式における

$$I_c \equiv \int_0^l \cos \alpha_s ds \quad (9)$$

$$I_s \equiv \int_0^l \sin \alpha_s ds \quad (10)$$

の 2 つの項の意味を考える。 $\cos \alpha_s \cdot \delta s$, $\sin \alpha_s \cdot \delta s$ は Q 点における微小長さ δs の体軸部を x 軸および y 軸方向へ投影した長さである。よって、その OP 間での積分値 I_c, I_s は、 $x(l)$, $y(l)$ を OP 間の体軸の x 軸および y 軸への投影長さとする、 $I_c = x(l)/l$ (注 1), $I_s = y(l)/l$ であるといえる。

I_c, I_s の値はヘビ滑走時の曲線形状により決定される。すでに文献³⁾で述べたように、ヘビの滑走体形曲線は *serpenoid curve* と名付けた周期関数によって表現でき、実際とよく一致する。この曲線に基づいて I_c, I_s を求める (付録(1)参照)。

$$I_c = J_0(\alpha) \quad (11)$$

$$I_s = \frac{4}{\pi} \sum_{m=1}^{\infty} \frac{J_{2m-1}(\alpha)}{2m-1} \quad (12)$$

ただし、 $J_n(\alpha)$ ($n=1, 2, \dots$) は第 1 種 Bessel 関数である。

よって(11)式および(12)式を(7)、(8)式に代入すれば等価摩擦係数 μ_t^*, μ_n^* が滑走面傾斜度 θ の関数として求まる。この μ_t^*, μ_n^* が μ_n, μ_t と等価であると考え(4)式を書き換えれば

$$\alpha \geq \left(\frac{n+1}{2} \right) \frac{\mu_t^0 \cos \theta + J_0(\alpha) \sin \theta}{\mu_n^0 \cos \theta - \frac{4}{\pi} \sum_{m=1}^{\infty} \frac{J_{2m-1}(\alpha)}{2m-1} \sin \theta} \equiv \alpha_0 \quad (13)$$

この(13)式は(4)式を実験的に検証しやすいように書き直したものである。つまり、水平面での摩擦係数が μ_t^0, μ_n^0 である滑走面を推進方向 (x 軸) に角度 θ だけ傾斜させたときのくねり角 α の下限値 α_0 を示す式である。まず滑走面傾斜度 θ とくねり角 α との関係が(13)式によることを実験的に求めれば μ_t^*/μ_n^* と μ_t/μ_n との等価性が主張でき、結局(13)式によって滑走面摩擦係数比 μ_t/μ_n とくねり角 α との関係の導くことが可能になる。そこで、つぎのような実験を行ない検証を行なった。

(注 1) I_c は、「体幹方向への移動長さがヘビの推進方向上有効に利用される比」という意味ですでに「行程比」と名付けたものに等しい。

Fig. 3 Decision of center line, coordinate and wriggling angle α from the observed gliding shape

4. 傾斜面における滑走実験とその吟味

人工芝生を敷いた滑走面にシマヘビ (*Elaphe Quadrigata*) を滑走させた。この滑走面はシーソーのように最大 $\pm 10^\circ$ の傾斜をとれるようにしてある。実験はシマヘビをこの傾斜した滑走面の一端から、他端にある暗い逃避口の方の追いたて、同時に滑走面の垂直上方にあるモータドライブのカメラでその滑走体形を連続撮映するという方法を取った。滑走時にヘビは必ずしも最大傾斜線方向に滑走を行なうとは限らない。このときのヘビが昇っている (あるいは降りている) 坂の実際の傾斜度は、ヘビの推進方向と最大傾斜線とのなす角度を用いて補正した。

撮映されたヘビの滑走体形写真のうち定常かつ一般的な滑走体形を示しているものを選択した。これをプロジェクタで拡大することにより、ヘビ椎骨上部に沿った十分正確な滑走体形曲線を得た。それぞれのデータについて Fig. 3 に示すように滑走中心線を引いた。その滑走状態でのくねり角 α は、体幹が滑走中心線と交わるすべての交点でなす角度の平均値として求めた。

なお、この人工芝生が水平な状態での摩擦係数 μ_t^0, μ_n^0 は、ヘビ腹板と同じような形状と重さそして表面状態をもったモデルを、滑走実験を行なった人工芝生上で接線方向および法線方向に定速度で索引し、測定した動摩擦係数である。それぞれの数度の測定値の平均として $\mu_t^0 = 0.46$, $\mu_n^0 = 0.53$ という値を得ている (注 2)。

実験結果を Fig. 4 に示す。Fig. 4 においては滑

(注 2) ここで特に μ_n^0 は、体幹が接線方向に動いているときの法線方向の摩擦係数であり、単純な意味での動摩擦係数とは異なる。このため、ガラス板などの $\mu_t^0 = \mu_n^0$ となるべき滑走面においても、 μ_n^0 が μ_t^0 よりかなり小さくなりほふく形推進ができない。このことは、ほふく式推進からアコーディオン式推進などへの滑走モード切換えのメカニズムの理解に重要であり、より厳密な意味での μ_n^0 の測定が今後必要であるが、めり込みのある人工芝生上などでは、上記のような意味での μ_n^0 で十分であると思われる。

走面傾斜度 θ に対する実測したヘビ滑走時のくねり角 α を示すと同時に、(13)式を満たす領域の境界線を計算し示した。使用したシマヘビは6個体である。Fig. 4から滑走面傾斜度の $\pm 10^\circ$ 全範囲について測定されたくねり角 α が(13)式に示される領域によく含まれる。なお、全力疾走時のデータほど(13)式の領域境界線に近づく傾向があることも確認している。このことから、前章で導入した傾斜面での等価等価摩擦係数比 μ_i^*/μ_n^* は実際の摩擦係数比に等価である。つまり、 $\mu_i^*/\mu_n^* = \mu_i/\mu_n$ が成り立つと考えられる。よって、Fig. 4は(4)式のような、くねり角 α と摩擦係数比 μ_i/μ_n との関係を示すものとして写像することができる。

Fig. 5にその関係を示す。Fig. 5において、実測したくねり角 α が(4)式を満たす領域に良く含まれており、また全力疾走時のデータが(4)式の境界線近づく傾向にあることなどから、結局、力学解析の結果を基に誘導したくねり角 α の滑走面摩擦状態に対する適応の関係を示す“ α -適応則”が、実験的にもよく成り立つことが立証されたと考えられる。

5. まとめと考察

本論文をまとめると以下のごとくなる。

ヘビはほふく推進時にその滑走体形を滑走面の摩擦状態に適応させる現象を指摘した。そのうち特にくねり角 α (Fig. 1 参照) については力学解析の結果つぎのような適応則 (α -適応則と呼ぶ) が成り立つことがわかった。“ほふく形推進を行なうためには、くねり角は常に滑走面摩擦係数比 μ_i/μ_n に適応させ、(4)式に示されるくねり角の下限値 α_0 よりも大きく保持しなければならない”。この α -適応則はつぎのように検証した。まず、滑走面の摩擦係数比 μ_i/μ_n を等価的に容易に変化させるために、滑走面を傾斜させたときの等価摩擦係数 μ_i^*/μ_n^* を定義し誘導した。この μ_i^*/μ_n^* と μ_i/μ_n との等価性はシマヘビを用いた傾斜面での滑走実験により確認した。これを用いて適応則を検討した結果、実験的にもよく成り立つことが明らかになった。つまり、本論文においては、ヘビのほふく推進時の対地適応性についての基本的な法則の1つを力学解析的かつ実験的に明らかにした。

なお、このような滑走体形の対地適応性は、体幹腹部にある触覚群からの感覚フィードバックを利用して得られるものと思われる。このような対地接触面に触覚受容器を有し外部環境に従って運動調整を行なうという生体独特のメカニズムは、人工的な移動機械、特に複雑な地形形状に適応し移動する新しい形の Off-Road

Vehicle の開発に示唆するところが大きいと考えられる。神経生理学的面からもこの滑走体形の適応プロセスを明らかにしていく必要があると考えている。

また、滑走面の足がかりを悪くすべりやすいとき、たとえば、ガラス板上では、ほふく運動からアコーディオン式滑走などのほかの滑走モードに切換えることが観察されている。本実験においても、上りの $6^\circ \sim 10^\circ$ 程度の傾斜度でアコーディオン式滑走への滑走モード変換が観察されている。なお、このときほふく形推進を続けるが同時に左右への微小なゆれ振動を起こす現象も観察されているが原因は不明である。

この滑走モードの切換えは、ほふく運動中にくねり角 α は幾何学的にはほぼ 110° (約2ラジアン) 以下でなければならないため、(4)式より $\mu_i/\mu_n > 2$ の滑走面では、ほかの滑走モードをとらざるを得ないこと、

Fig. 4 Wriggling angle α vs. gradient slope θ

Fig. 5 Wriggling angle α vs. ratio of frictional coefficients μ_i/μ_n

そして、アコーディオン式滑走は動摩擦と静止摩擦の違いを利用しているため、効率は落ちるが滑走面の表面状態にかかわらず推進が可能であることなどからある程度理解することができる。しかし、この現象のよい深い理解には、ヘビ腹板と滑走面との摩擦現象についての精細な検討が必要である。この点今後の重要な課題であると考ええる。

終わりに、実験に御協力頂いた本学大内英俊氏に感謝の意を表す。

参 考 文 献

- 1) 梅谷・広瀬：ほふく（匍匐）運動の生物力学的研究——定常直進滑走のモデル解と動物実験——，計測自動制御学会論文集，8-6，724/731（1972）
- 2) 梅谷・広瀬：ほふく運動の生物力学的研究——移動様式としての評価——第3回バイオメカニズムシンポジウム前刷，26（1973）
- 3) 梅谷・広瀬：ほふく運動の生物力学的研究定——常直進滑走時の体形曲線——第12回 SICE 学術講演会予稿集 481/488（1973）
- 4) 梅谷：バイオメカニズム，243/251，東大出版会（1972）

《付 録》

(1) Serpenoid curve は、曲線の長さ s を助変数

$$\begin{aligned} x(s) &= sJ_0(\alpha) + \frac{4l}{\pi} \sum_{m=1}^{\infty} (-1)^m J_{2m}(\alpha) \sin\left(m\pi \frac{s}{l}\right) \\ y(s) &= \frac{4l}{\pi} \sum_{m=1}^{\infty} (-1)^{m-1} \frac{J_{2m-1}(\alpha)}{2m-1} \sin\left(\frac{2m-1}{2}\pi \frac{s}{l}\right) \end{aligned}$$

(A-1)

として示される³⁾。(A-1) 式に $s=l$ を代入すれば I_s, I_c が求まる。

なお，clothoid spiral の合成曲線も serpenoid curve についてよく実際のヘビ滑走体形を近似する。この曲線は

$$\begin{aligned} \begin{bmatrix} x(s) \\ y(s) \end{bmatrix} &= l \sqrt{\frac{2\alpha}{\pi}} \begin{bmatrix} \cos\alpha & -\sin\alpha \\ \sin\alpha & \cos\alpha \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & -1 \end{bmatrix} \\ &\times \begin{bmatrix} C\left(\frac{1}{l}\sqrt{\frac{2\alpha}{\pi}}s\right) \\ S\left(\frac{1}{l}\sqrt{\frac{2\alpha}{\pi}}s\right) \end{bmatrix} \end{aligned} \quad (\text{A-2})$$

と示される³⁾。ただし， $C(*)$ ， $S(*)$ は Fresnel 積分を示す。(A-2)式に $s=l$ を代入することにより， I_c I_s は

$$\begin{aligned} I_c &= \sqrt{\frac{\pi}{2\alpha}} \left\{ \cos\alpha C\left(\sqrt{\frac{2\alpha}{\pi}}\right) + \sin\alpha S\left(\sqrt{\frac{2\alpha}{\pi}}\right) \right\} \\ I_s &= \sqrt{\frac{\pi}{2\alpha}} \left\{ \sin\alpha C\left(\sqrt{\frac{2\alpha}{\pi}}\right) - \cos\alpha S\left(\sqrt{\frac{2\alpha}{\pi}}\right) \right\} \end{aligned}$$

となる。数値的には serpenoid curve と clothoid spiral の I_c, I_s の値はほとんど一致する。