

論文

腹足類の這行運動に見る運動メカニズムと制御

岩本 真裕子

1 はじめに

生物はどうやって動いているのだろうか。この問いを解決することは、いまや理学的興味のみならず、工学分野においても、重要な課題である。なぜなら、生物が見せる柔軟でありながらも安定した動きは、まさに今求められるロボットの動きであり、従来のロボット工学の考え方では実現し得ないからである。

生物にとって運動するという事は、より生きやすい環境への移動や、餌の獲得のための移動など、直接的に種の伝承・拡散につながる重要な生活要素である。環境や状況に合わせて獲得してきた運動様式は多様で種により異なるが、それらには共通してリズムやパターンが観察される。歩行であれば、脚の歩容形態(地面に脚を着くタイミングや順番など)、遊泳においては、魚もイカもエイも身体の一部を周期的に動かして泳いでいる。我々は、動き方が異なろうとも何かしら根本的な共通のメカニズムが存在するという考えのもと、最も簡単に見える「這う」ためのメカニズムについて考察する。特に本研究では、パターンの観察が容易で、かつ、多様なパターンを持つ腹足類の運動に焦点を当てる。

生物が動く際、中枢からの信号と末端の神経お

よび身体が相互に作用しているが、末端ではどんなメカニズムがあるのか、中枢と末端の制御のバランスはどうなっているのかについては、未だ明らかにはなっていない。本稿では腹足類の這行運動メカニズムについて、近年の研究[6]を中心に紹介するとともに、運動と制御という観点で考察を行い、現在の課題や今後の発展について議論する。

2 腹足類と這行運動

腹足類とは、軟体動物(Mollusca)の分類綱である腹足綱(Gastropoda)の一般名称であり、巻貝とも呼ばれる。腹足類は、軟体動物のなかで最も多くの種を有し、サザエやアワビ、カサガイなどの水生(海水・淡水)とカタツムリやナメクジなどの陸生のどちらも存在する多様な生物種群である。腹足類の大きな特徴として、軟体動物らしいその柔らかな身体(軟体部、または腹足と呼ばれる)とネバネバとした粘液が挙げられる。図1のように、腹足類が這行する様子をガラス板の下側から観察してみると、筋肉の弛緩収縮の模様(以下、筋収縮パターン)が観察される[9][12]。筋収縮パターンは身体の移動に伴って、波のように動く。その身体の重心の移動方向と筋収縮部分の波の移動方

[筆者紹介]



いわもと まゆこ。島根大学大学院総合理工学研究科講師。2006年広島大学理学部数学科卒業。中学高校教員を経て、2011年3月広島大学大学院理学研究科数理解析分子生命理学専攻博士課程前期修了。2014年3月明治大学大学院先端数理科学研究科現象数理学専攻博士後期課程修了。博士(数理学)。2011年4月より明治大学グローバルCOE博士課程研究員。2014年4月より明治大学総合数理学部現象数理学科特任講師。2016年4月より現職。日本数理生物学会員、日本応用数理学会員、日本比較生理生化学会員。

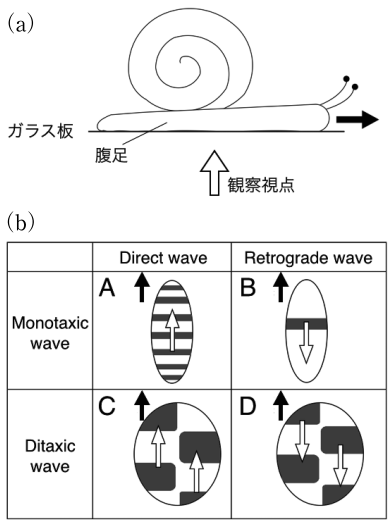


図1 腹足類の這行運動観察の概略図
 (a)実験概略. (b)腹足類に見られる筋収縮パターン. 頭尾軸に対して対称であれば Monotaxic wave (A・B), 非対称であれば Ditaxic wave (C・D), また, 体の重心の移動方向と筋収縮パターンの波の移動方向を比較して同方向であれば Direct wave (A・C), 逆方向であれば Retrograde wave (B・D)と呼ばれる.

向を比較して, 同方向であれば Direct wave(図1(b)のAおよびC), 逆方向であれば Retrograde wave(図1(b)のBおよびD)と呼ばれる. カタツムリやナメクジの筋収縮波は図1(b)Aで, 個体サイズや種により異なるが, 腹足には6~23個の波が観察される. カサガイやアワビなどは, 移動方向軸に対して非対称な筋収縮波(Ditaxic wave, 図1(b)のCおよびD)を用いることが知られており, カタツムリなどの左右に分かれていない場合(Monotaxic wave, 図1(b)のAおよびB)と区別されている. Monotaxic waveを用いる種が実現できる這行は, 前進運動(稀に後進運動[7])のみであるが, Ditaxic waveを用いる種は前進運動(稀に後進運動)に加えて, 図2のように腹足を一周するような波を使って方向転換運動が可能である.

2.1 筋収縮波のモデル

腹足類が動いているメカニズムを考える上で,

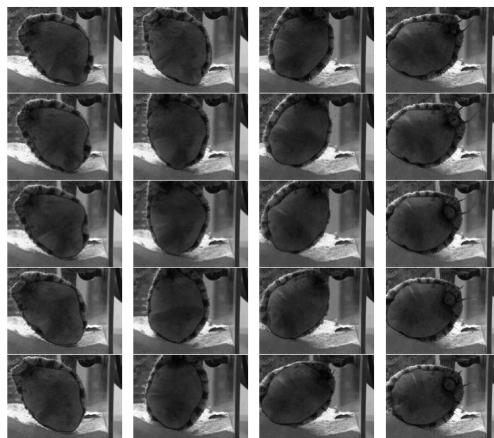


図2 アワビが方向転換を行う様子
 向かって左側は頭尾軸後方から前方に向かって筋収縮波を流し, 右側は頭尾軸前方から後方に向かって波を流している.

この筋収縮波を考えることはまず最低条件である. なぜなら, 動いているときしかこの波が見えないからである. ここでは, 軟体動物特有の柔らかい体をばね質点系を用いて記述する. ばね質点系は, ミミズの這行運動モデルにもよく用いられる[13][15][16].

通常, 1つのばねに繋がる片方の質点を基準 ($x=0$)とすると, もう1つの質点(座標 x)にかかる力 F は, m を質点の重さ, k を比例定数として,

$$F = m\ddot{x} = k(x-l(t)), \tag{1}$$

と表される. ここで, $l(t)$ はばねの自然長であるが, 生物は自ら動いているので, このばねを自動的に伸び縮みするばね(自己駆動ばね)として, 自然長が何かしらの方法で時間とともに変化すると仮定する. 実際そのようなバネは開発されている(Real-time Tunable Spring, RTS[14]). ここで, k はばね定数であるが, 自然長が変化することから, 長いばねは柔らかく(ばね定数が小さく), 短いばねは硬い(ばね定数が大きい)という直感的な状況を記述すると, k は定数ではなく, 自然長 $l(t)$ に反比例するような関数となる.

$$k = \frac{\kappa}{l(t)}. \tag{2}$$

ここで, κ は力の次元を持つ定数であり, その生物を特徴づけるような筋肉の硬さと考えることが

できる.

以上をもとに, N 個の質点を $(N-1)$ 個のばねとダンパーで繋げたばねダンパー質点系モデルの n 番目の質点(ただし, $n=0, 1, 2, \dots, N-1$)にかかる力を考える. 端以外の質点($1 < n < N-1$)は左右のばねとダンパーから力がかかるので, 時刻 t における n 番目の質点の座標を x_n , n 番目のばねの自然長を l_n とすると,

$$\begin{aligned} m\ddot{x}_n = & \frac{K}{l_n}(x_{n+1}-x_n-l_n)+q(\dot{x}_{n+1}-\dot{x}_n) \\ & -\frac{K}{l_{n-1}}(x_n-x_{n-1}-l_{n-1})-q(\dot{x}_n-\dot{x}_{n-1}). \end{aligned} \quad (3)$$

ここで q はダンパーの粘性係数である. ばねの自然長 l_n を t に関する正弦波として記述し, その位相を n を用いて位相シフトすると収縮の波が伝播する. つまり, n 番目のばねの時刻 t における自然長 l_n は,

$$l_n = L(1 + \alpha \sin(\omega t - \beta n)). \quad (4)$$

ただし L は, 腹足全体の長さをばねの数 $(N-1)$ で割った値(自然長の平均), α は収縮率, ω は波の周波数, β は腹足に流れる波の数から定まる定数である. また, ばねは $(N-1)$ 個なので, $n=0, 1, 2, \dots, N-2$ であることに注意する.

2.2 重心移動に必要な摩擦制御

前節にて筋収縮の波伝播をモデル化した, 実際は筋収縮の波だけでこの腹足(ばねダンパー質点系)の重心が移動することはできない. それはすでに 60 年前に指摘されており[10], 腹足と接している地面との摩擦をどう制御するかが重心移動の鍵である. 腹足類が接地面との摩擦をどのように制御しているかについては, 研究当初から図 3 のように接地面から腹足の一部を持ち上げているという説が有力であった. この説が正しければ, Direct wave による重心移動は, 筋肉の収縮部分を持ち上げることで実現でき(図 3(a)), また Retrograde wave は, 筋肉の伸長部分を持ち上げることで実現できる(図 3(b))[11]. さらに, ばね質

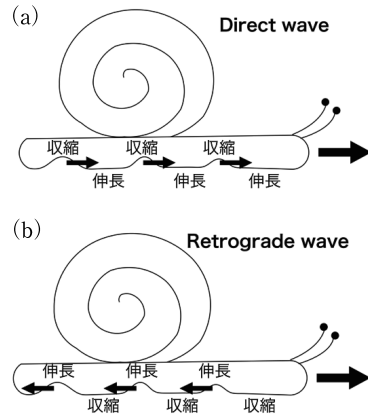


図 3 参考文献[11]をもとにした這行運動と足上げメカニズム概略図

(a) Direct wave. はじめは腹足全体が伸長した状態で接地しており, 後ろの部分を取縮させその部分を前に送ることを繰り返し前へ進む. (b) Retrograde wave. 腹足全体が取縮した状態で接地していたところから始まり, 前の部分を前へ伸ばして接地し, その伸びた部分を後ろに送ることを繰り返し前へ進む.

点系を用いたミミズ這行運動の研究[13]では, 収縮・伸長という大まかな捉え方ではなく, 推進力を生み出すために最適な接地の位相を考察しており, これまで観察的な仮説を理論的に実証している. それはつまり, もし生物が接地する位相をコントロールできるのであれば, Direct wave も Retrograde wave も接地位相を変えるだけで可能であることを示している. もし, どこを接地するか逐一信号を送るようなメカニズムを持っているとしたら, 両方を巧みに操る種がいてもおかしくないであろうが, 実際の生物が両運動様式を用いることはなく, 前進運動で観察されるのはどちらか一方である.

3 Ditaxic wave の這行シミュレーション

アワビに代表されるような種は, なぜ左右別々の波(Ditaxic wave)を獲得したのだろうか. そこにはどんな利点があるのか. あるいは, 何か弱点を克服するためだったのだろうか. Ditaxic wave を用いる種の特徴を見てみると, 巻貝の部分が一卷きほどしかなく貝殻が腹足全体を覆っている.

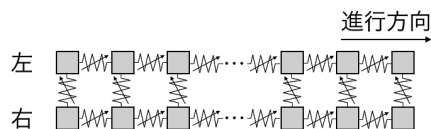


図4 Ladder model 概略図

背中に巻貝を背負っているというよりは、傘がかぶさっているようなイメージである。それらの種は貝殻の形態の制約を受けているため、方向転換をしようとしても、ナメクジやカタツムリのように身をくねらせることができない。しかし Ditaxic wave を使えば、殻の制約下でも方向転換が可能になる、という利点がある。

では、前進する際に、左右非対称の波を使うのはなぜか。方向転換以外では左右対称に波を送ったほうが中枢からの信号もシンプルになりそうなものである。図4は、非対称波の利点を調べるために構築した数理モデルの概要であり、1次元ばね質点系2つをハシゴ状に繋ぎ、Direct wave の最適な位相[13]で接地するようにコントロールした。図5はモデルを用いた数値計算結果である。横軸の波の数が0ということは、ばねの自然長で位相差がない状態($\beta=0$ に対応)なので、左右の波が同位相(Monotaxic wave)の場合は全体が接地する、もしくは、滑る、という状況になり重心移動は実現されない。しかし、反位相(Ditaxic wave)にすることで、左右がそれぞれ同期しながら収縮と伸張を交互に繰り返すパターンとなる。その結果、効率よく移動できることが示されるとともに、その様子は腹足類に属するサザエが示す運動様式そのものである。また、筋力が大きい場合(図5(a))、波数1付近までは非対称波のほうが格段に速度が大きい。実際、筋力が強く非対称波を用いるアワビの波数は1~2である。波の数を増やすとそれだけエネルギーを消費することになるため、より少ない波数の運動様式は効率的であると言えよう。筋力が小さい場合(図5(b))、対称性を崩すことの有用性はあまり見られない。対称波では、筋力が大きい場合に比べて速度のピークがずれる。実際、筋力が小さいナメクジなど

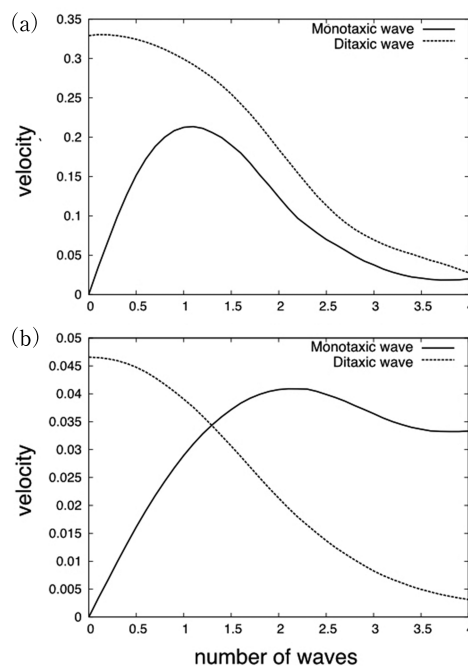


図5 Ladder model のシミュレーション結果
筋肉の硬さ(a) $\kappa=1.0$ と(b) $\kappa=0.1$ の場合。
横軸は1体長あたりの波の数、縦軸は速度
であり、それぞれ実線は Monotaxic wave
の場合、破線は Ditaxic wave の場合である。

は6以上の波の数をを用いて移動する。これは腹足類の運動パターンの多様性の要因の1つとして、筋力と最適な運動効率となる波の数が関係している可能性を示唆している。

4 運動制御と粘液

アワビのシミュレーションを、制御という観点から見てみよう。それぞれ末端にある神経は筋肉を自発的に弛緩収縮しているが、ここに2つの中枢神経からの信号が入っている。1つは、筋収縮波を流すという命令で、もう1つは、どのタイミング(位相)で接地するかという命令である。実際のアワビの這行運動においても中枢神経からの信号と末端の運動神経が相互に作用しあっていることが推測されるが、その制御のバランスは不明瞭である。果たして、這行運動をするためだけに2つの信号を送り続けるのは、現実的だろうか。おそらく、腹足類の這行で観察されるパターンダイナミクスは、できる限り末端の運動神経同士が相

相互作用し秩序を作り出すような自律分散的な制御によって実現されていることが妥当であろう。一方で、前進運動から方向転換運動への遷移などにおいては中枢からの信号も必要としており、自律分散制御によってどこまでの運動が実現可能かを知ることが必要である。

末端神経および腹足(ここでは総称して末端素子と呼ぶことにする)が相互に作用しあうわけであるが、末端素子は這行する面に接しており、末端素子同士が相互作用しあう際に、それを取り巻く環境を考慮するのは必然である。腹足類の末端素子において、環境は這う地面そのものであるが、実はもう1つ考慮すべきものがある。それは粘液である。粘液は、口下や腹足全体にある分泌腺から常時分泌されており、塩分濃度や湿度の調整を行っている[5]。腹足類が這行する際には、軟体部と接地面との間に粘液があることが容易に想像されるため、末端素子と粘液の相互作用を考える必要がある。

4.1 粘液の動的粘弾性

粘液は、粘弾性の物質である。M. Denny らのバナナメクジの粘液を用いた動的粘弾性測定の結果[1]-[4]により、粘液は周期的な剪断(ただし正弦波ではなく一定速度の剪断と停止をそれぞれ1秒ずつ周期的に行う)に対して応力を測定すると、一定速度の剪断に対してはじめは弾性個体の性質を表し(図6(a)のA)、降伏した後(B)、粘性流体の性質を表す(C)ことがわかっている。その後一定期間停止し(D)、また剪断を作用させると弾性個体の性質に戻る(A)ことから、腹足類の粘液は作用に対してループ(弾性個体→粘性流体→回復→弾性個体…)の性質を持っていることがわかった。Dennyはこの実験から粘液が運動と関係あるのではないかと示唆していたが、詳細は明らかではなかった。

この粘液の動的粘弾性特性をモデル化しよう。まず弾性個体のとき、力 $F_{\text{弾性個体}}$ は歪みと比例定数 γ を用いて、

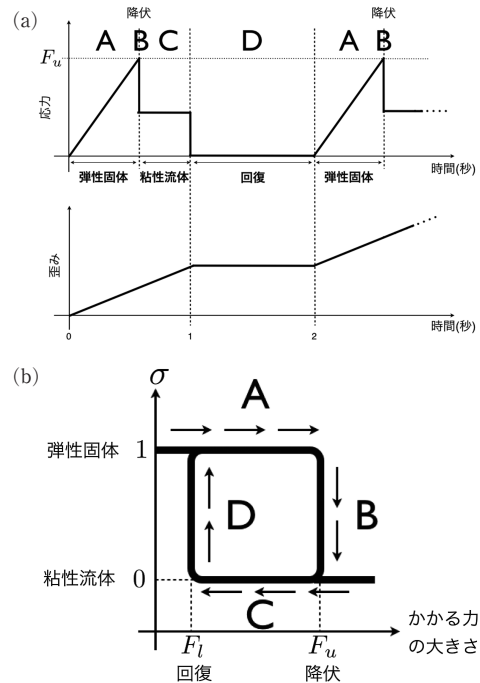


図6 粘液の性質

(a)Dennyの測定結果[1]の概略図。(b)Dennyの結果をもとにヒステリシスループに記述した概略図。それぞれ弾性個体(A)、降伏(B)、粘性流体(C)、回復(D)を表す。

$$F_{\text{弾性個体}} = \gamma(x - \bar{x}), \quad (5)$$

ここで、 \bar{x} は基準値である。一方、粘性流体のときの力 $F_{\text{粘性流体}}$ は速度 v に比例する(ニュートン流体)物質とみなすことができるので、 η を比例定数として、

$$F_{\text{粘性流体}} = \eta v \quad (6)$$

と書ける。粘液はこの2つの性質をスイッチするようなループを持っているので、例えば、スイッチングパラメータ σ を導入し、 σ は0(粘性流体)か1(弾性固体)をもち、かかる力 F によって、 σ をスイッチすると仮定すると図6(b)のようなヒステリシスループがかかる。はじめ、粘液は弾性固体なので、 $\sigma=1$ とする。筋肉の収縮により、粘液に歪みが生じ、筋収縮によりかかる力が F_u を超えたら、粘液は素早く粘性流体($\sigma=0$)に変化する。一方、粘性流体の状態($\sigma=0$)のとき、筋収縮の波が去ってかかる力が F_l より小さくなると、弾性固体に戻る($\sigma=1$)。

4.2 筋肉の収縮波パターンと粘液の動的粘弾性の相互作用による這行運動の実現

腹足類の特徴を思い出してみる。柔らかい腹足、筋収縮の波、そして、ネバネバした粘液である。いま、柔らかい腹足に伝播する筋収縮波をばねダンパ質点系モデルで、粘液をヒステリシスループで記述した。このたった2つの要素だけで重心移動が可能であれば、とてもシンプルで生物にとっても楽なシステムであろう。なぜなら、粘液に関しては作用力に対して自動的に性質をスイッチングするので、中枢からの信号は「筋収縮の波を流す」だけですむからである。この2つの要素だけで重心移動は可能なのか。そこで、図7のように、ばねダンパ質点系の質点の下に常に一定の薄い粘液の層があると仮定して、腹足と粘液をカップリングしたモデルを考えると、以下のような n 番目の質点に関する運動方程式を得る。

$$\begin{aligned}
 m\ddot{x}_n &= \frac{K}{l_n}(x_{n+1}-x_n-l_n)+q(\dot{x}_{n+1}-\dot{x}_n) \\
 &\quad -\frac{K}{l_{n-1}}(x_n-x_{n-1}-l_{n-1})-q(\dot{x}_n-\dot{x}_{n-1}) \\
 &\quad -(1-\sigma_n)\eta\dot{x}_n-\sigma_n\gamma(x_n-\bar{x}_n). \quad (7)
 \end{aligned}$$

ただし、 σ_n は n 番目の質点の下にある粘液の状態を表す。前述のように、バネの自然長 l_n は式(4)により制御されるため、時間に依存して変動することに注意する。また、両端の質点(0番目または $N-1$ 番目)の場合は、片方のばねとダンパーの作用を考えればよい。

σ_n は0か1をとるので、 σ_n の入っている項はどちらかが0となる。 σ_n はかかる力により0と1をスイッチするので、 n 番目の質点に両側のばねとダンパーからかかる力を F_n とすると、

$$\begin{aligned}
 \sigma_n &= 1 \quad \text{かつ} \quad |F_n| > F_u \implies \sigma_n = 0, \\
 \sigma_n &= 0 \quad \text{かつ} \quad |F_n| < F_l \implies \sigma_n = 1 \\
 &\quad \text{かつ} \quad \bar{x}_n = x_n. \quad (8)
 \end{aligned}$$

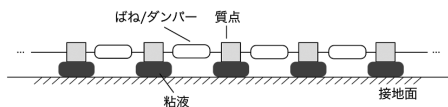


図7 1次元数理モデルの概略図

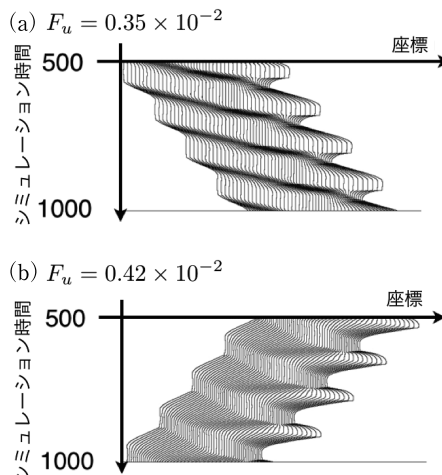


図8 シミュレーション結果
縦軸はシミュレーション時間、横軸は座標である。それぞれ粘液の閾値が(a) $F_u=0.35 \times 10^{-2}$ と(b) $F_u=0.42 \times 10^{-2}$ の場合。 $\kappa=1.0, q=0.5 \times 10^{-2}, F_l=0.5 \times 10^{-6}$.

計算のため、弾性固体に戻った瞬間の位置 x_n を基準値 \bar{x}_n として記憶しておく。

数値シミュレーションを行う前に、無次元化を行い、パラメータを吟味する。体長や波の周波数などの腹足の性質と粘度や降伏値などの粘液の性質の実験データ(アワビを用いた実験結果(未発表)および[1][8])によりいくつかのパラメータの値を決定し、未知のパラメータのスケールを推定すると、2階微分の項にかかる係数が他の係数に比べて極めて小さいため、この項は無視してよい。つまり、次の1階微分方程式を解けばよいことがわかる。

$$\begin{aligned}
 \frac{K}{l_n}(x_{n+1}-x_n-l_n)+q(\dot{x}_{n+1}-\dot{x}_n) \\
 -\frac{K}{l_{n-1}}(x_n-x_{n-1}-l_{n-1})-q(\dot{x}_n-\dot{x}_{n-1}) \\
 -(1-\sigma_n)\eta\dot{x}_n-\sigma_n\gamma(x_n-\bar{x}_n) = 0. \quad (9)
 \end{aligned}$$

図8は、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。図8(a)では、時間とともに全体が右に移動していることがわかる。筋収縮の波は

左から右に流れているので、Direct wave による重心移動が実現されたことになる。一方、パラメータを変化させると図 8(b) という状況も実現される。これは、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 である。より詳しくシミュレーションを観察すると、時間に対して座標が変わらない、つまり質点が動いていないとき (縦軸に平行な部分) は、その質点の下の粘液が弾性固体 ($\sigma_n=1$) のときであり、一方、時間に対して座標が変化する (質点が動いている) ときには、その質点の下の粘液は粘性流体 ($\sigma_n=0$) となっている。興味深いのは、この図 8 (a) と (b) の違いは、たった 1 つのパラメータ F_u を変えただけであるということだ。粘液の降伏値 F_u は大きすぎても小さすぎても重心移動は実現されないが、重心移動が実現される領域においては、比較的小さい値で Direct wave、大きい値で Retrograde wave が実現されやすい。今回は、粘液の閾値 F_u を変化させた結果を載せたが、筋肉 (ばね) のパラメータ κ や α を変化させても Direct wave と Retrograde wave の両様式が実現される。例えば、収縮率 α の値は小さすぎると重心移動は実現されないが、ある値以上では、比較的小さい値で Retrograde wave、大きい値で Direct wave が実現されやすい。この結果は、種によって特有の粘液と筋肉の特徴があると仮定すると、おのずとどちらかが選ばれるということの意味する。どちらの運動様式を用いているかはあくまで身体的特徴の結果であるということだ。

パラメータに対する運動様式の遷移を観察してみよう。粘液の状態を表すパラメータ σ_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、ここでは生物学的な状況は無視して σ_n の初期値として 0 と 1 をランダムに与える。図 9 は 1 つの筋収縮率 α に対して σ_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

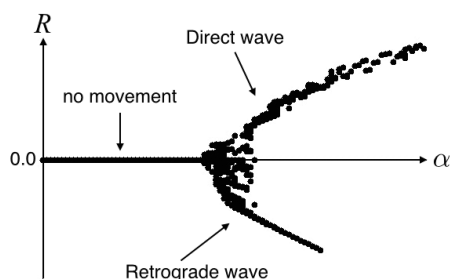


図 9 シミュレーションにおける重心の筋収縮波の速度に対する相対速度 R の $\alpha (0 < \alpha < 1)$ に対するプロット
 $\kappa=1.0, q=0.5 \times 10^{-2}, F_l=0.5 \times 10^{-6}, F_u=0.65 \times 10^{-2}$.

速度 R (ただし筋収縮波に対する相対速度) を横軸を α としてプロットしたものである。筋収縮は力を生み出すために必要であるため、 α がある閾値より小さいと運動は実現されない。閾値を超えると、運動が実現され収縮率が上がるにつれて速度の大きさは大きくなる。運動様式に着目すると、Retrograde wave と Direct wave の双方が安定的に実現される領域が存在するが、さらに α を大きくすると Direct wave しか実現されない。つまり、運動様式について分岐現象が見られたのである。

5 まとめと展望

本稿では、腹足類の運動について、中枢からの制御をより少なくしていく方法で実現されるか否かを考察してきた。粘液の動的粘弾性を考慮したモデルは、いくつかの仮定は含まれているものの、実際の生物からとったデータをもとにパラメータを決定することができ、またそのモデルを用いたシミュレーションの結果、生物にとって、とてもシンプルな方法で重心移動が可能であることが示された。つまり、中枢からの信号は筋収縮波を腹足に伝播させるということのみであり、筋収縮と粘液の相互作用により、運動が実現されるということである。Direct wave と Retrograde wave の選択については、粘液や筋肉の性質により決定されていることが示唆されたが、このことに関しては実験的な研究による裏付けが必要だと考える。

また、現在のモデルは前進運動に特化したものであるが、アワビなどで見られる方向転換や後進運動についての理解も進めたい。これには、中枢からの信号と筋収縮パターン実現のロジックを明らかにする必要があり今後の課題である。

参考文献

- [1] Denny, M. W., Locomotion: the cost of gastropod crawling, *Science*, 208(1980), 1288-1290.
- [2] Denny, M., The role of gastropod pedal mucus in locomotion, *Nature*, 285(1980), 160-161.
- [3] Denny, M. W., A quantitative model for the adhesive locomotion of the terrestrial slug, *ariolimax columbianus*, *Journal of Experimental Biology*, 91 (1981), 195-217.
- [4] Denny, M. W. and Gosline, J. M., The physical properties of the pedal mucus of the terrestrial slug, *ariolimax columbianus*, *Journal of Experimental Biology*, 88 (1890), 375-393.
- [5] Grimm-Jørgensen, Y., Ducor, M. E. and Piscatelli, J., Surface mucus production in gastropods is dependent on environmental salinity and humidity, *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 83A [3] (1986), 415-419.
- [6] Iwamoto, M., Ueyama, D. and Kobayashi, R., The advantage of mucus for adhesive locomotion in gastropods, *Journal of Theoretical Biology*, 353(2014), 133-141.
- [7] 黒田茂, 田中良巳, 中垣俊之, 脚式と非脚式の這行ロコモーションにおける運動モードスイッチングの共通力学, 計測と制御, 54[4] (2015), 248-253.
- [8] Lai, J. H., del Alamo, J. C., Rodriguez-Rodriguez, J. and Lasheras, J. C., The mechanics of the adhesive locomotion of terrestrial gastropods, *Journal of Experimental Biology*, 213(2010), 3920-3933.
- [9] Lissmann, H. W., The mechanism of locomotion in gastropod molluscs. i. kinematic, *Journal of Experimental Biology*, 21(1945), 58-69.
- [10] Lissmann, H. W., The mechanism of locomotion in gastropod molluscs. ii. kinetics, *Journal of Experimental Biology*, 22(1945), 37-50.
- [11] Miller, S. L., Adaptive design of locomotion and foot form in prosobranch gastropods, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 14(1974), 99-156.
- [12] Miller, S. L., The classification, taxonomic distribution, and evolution of locomotor types among prosobranch gastropods, *Proceedings of the Malacological Society of London (Journal of Molluscan Studies)*, 41(1974), 233-261.
- [13] Tanaka, Y., Ito, K., Nakagaki, T. and Kobayashi, R., Mechanics of peristaltic locomotion and role of anchoring, *Journal of Royal Society Interface*, 9(2011), 222-233.
- [14] Umedachi, T., Yamada, Y. and Ishiguro, A., Development of a real-time tunable spring—toward independent control of position and stiffness of joints—, *Journal of Mechanisms and Robotics*, 19(2007), 27-33.
- [15] Zimmermann, K., Zeidis, I. and Behn, C., *Mechanics of Terrestrial Locomotion—With a Focus on Non-pedal Motion Systems*, Springer, Berlin, 2009.
- [16] Zimmermann, K., Zeidis, I. and Pivovarov, M., Dynamics of two interconnected mass point in a resistant medium, *Differential equations and dynamical systems*, 21(2013), 21-28.

[Abstract]

This study aim to investigate the mechanism of adhesive locomotion in gastropod. It has been reported by previous study that the significant factors of locomotion mechanism are “propagation of muscular waves” and “interfacial friction against the ground”. Interfacial friction has been considered to be controlled by lifting the pedal up, or dynamic viscoelasticity of mucus. To lift pedal up in appropriate timing, complex signals from the center would be necessary although the mechanism of lifting is simple in kinetics. This study focused on the hypothesis of dynamic viscoelasticity of mucus reported by Denny from the point of view of automatic frictional control similar to the mechanism of locomotion in earthworm. Based on the matter of previous study, a simple mathematical model which captures essential factors obtained by qualitative observations is proposed, and the physical parameters in the model are estimated by quantitative results from careful experiments. It has been verified by numerical calculations with the model that the mutual interaction between flexible muscular contraction waves and nonlinear dynamic viscoelasticity of the mucus can achieve an efficient locomotion. The important result in this study is that two locomotion styles, direct wave and retrograde wave, which has been understood by different mechanism, can be realized by the same mechanism.