

蚯蚓爬行的生物力学分析与数值计算¹⁾

刘 芳* 施卫平*,²⁾ 任露泉†

*(吉林大学数学学院, 长春 130012) †(吉林大学工程仿生教育部重点实验室, 长春 130022)

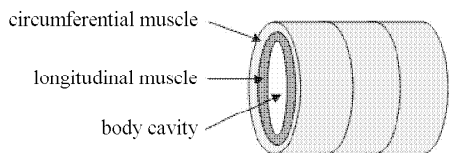
摘要 蚯蚓是典型的多体节软体动物. 从生物力学的角度, 分析了蚯蚓在静止和运动状态下的体壁应力, 又分析了蚯蚓爬行过程中的变形以及与地面之间的摩擦力, 给出了蚯蚓在地表爬行的动力学模型. 数值计算了一定质量范围的蚯蚓在静止和运动状态下体壁承受的最大应力和动力学模型方程, 得到蚯蚓爬行的平均速度与质量的关系. 计算结果与实验测量值基本一致.

关键词 蚯蚓, 体节, 体壁应力, 摩擦力, 爬行速度

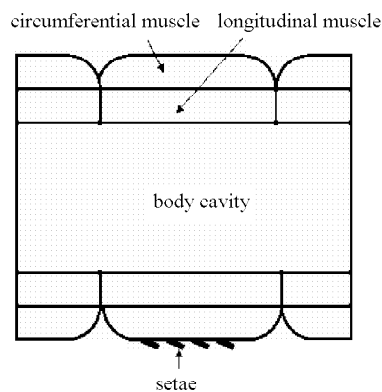
中图分类号: G804.6 文献标识码: A 文章编号: 0459-1879(2010)05-0951-06

引 言

蚯蚓的形状是其适应周围生存环境和自然进化的结果, 其主要特征是身体由许多体节组成, 身体柔软, 体型大致成细长圆柱状^[1-2]. 每个体节都生长有环状和纵向两种肌肉, 即环肌和纵肌围在体腔外, 当某一体节的纵向肌肉收缩时, 这一体节变得短而粗; 而当环肌收缩时, 体节变得细而长. 蚯蚓通过控制不同体节的环肌和纵肌协调地收缩和舒张而向前运动^[3]. 交互收缩和舒张的肌肉产生的倒退波(即与运动方向相反)沿着身体周期性传递, 推动蚯蚓身体向前蠕动爬行. 除了前端和尾端的体节外, 在蚯蚓的腹部, 都长有短粗的刚毛, 刚毛是蚯蚓运动的重要器官. 刚毛由特殊的肌肉控制, 伴随着蚯蚓的运动状态可以伸出或缩进体壁. 蚯蚓在穴内或地面时, 刚毛起支撑作用. 伸出的刚毛扎入土壤可增大摩擦力; 反之刚毛缩进体壁, 摩擦力减小, 见图 1.



(a) 体节
(a) Body segment



(b) 体节的环肌, 纵肌与刚毛分布
(b) Circumferential muscle, longitudinal muscle and setae of the body segment

图 1 蚯蚓体节结构

Fig.1 Structure of the body segment

近年来, 多体节动物运动的力学分析受到人们的广泛关注^[4-7]. 众多学者以实验观察为基础, 从应用数学、力学等方面分析其运动方式, 建立其运动的动力学方程^[8-11], 再用计算机进行数值计算^[12-13]. 在此基础上, 运用仿生学原理分析类似蚯蚓体态运动原理仿生机器人^[14]. 这类仿生机器人在医疗、工程等领域有重要的应用价值.

本文将在以前工作的基础上, 分析并计算蚯蚓在静止和爬行两种姿态下的体壁应力, 并改进蚯蚓在地表运动的摩擦力模型, 通过数值计算模拟蚯蚓的运动.

2009-01-20 收到第 1 稿, 2010-06-18 收到修改稿.

1) 国家自然科学基金项目 (10972089) 和国家自然科学基金重点项目 (50635030) 资助.

2) E-mail: shiwp@jlu.edu.cn

1 应力分析

在生物学中，经常用指数函数 $y = am^b$ 来表示所分析的变量与质量之间的关系，其中 m 表示生物体的质量。对所有离散的数据取对数后进行直线拟合很容易确定常数 a 和 b 。Quillin [5,15] 对 lumbricus terrestris 蚯蚓的大量实验观测数据进行分析，得出多个运动学变量与质量的指数比例关系，本文将采用其中的一部分数据用于分析和计算，详见表 1。

表 1 实验观测总结的蚯蚓运动学变量与质量的关系

$$y = am^{b[5,15]}$$

Table 1 The exponential relationship between kinematic variables and body mass from experiments[5,15]

Variable y	a	b
resting radius /mm	2.65	0.34
mid-segment body wall thickness of segment 15/mm	0.35	0.37
annulus body wall thickness of segment 15/mm	0.19	0.38
resting body length/mm	102	0.34
internal pressure at test/kPa	0.01	-0.003
internal pressure during longitudinal muscle contraction/kPa	0.34	-0.05
internal pressure during circumferential muscle contraction/kPa	0.60	0.04
stride frequency/(strides·s ⁻¹)	0.25	0.07
stance time/s	1.60	0.04
radial contraction time/s	0.61	0.09
longitudinal contraction time/s	0.80	0.06

蚯蚓的体节由节间沟分割，隔膜在节间沟处将体节分隔。对每一个体节而言，体壁的静载荷主要来源于内压，而内压是由包裹不可压缩体液的体壁肌肉收缩产生。蚯蚓圆柱状体节的体壁应力由以下公式给出 [15]

$$\sigma_c = \frac{Pr}{h_1}, \quad \sigma_l = \frac{Pr}{2h_2} \quad (1)$$

其中， σ_c 为环向应力 (纵肌收缩时产生)， σ_l 为纵向应力 (环肌收缩时产生)， P 为内压， r 为半径， h_i 为体壁厚度 ($i = 1, 2$)，见图 2。长度为 l ，半径为 r 的体节的体积为 $V = \pi r^2 l$ 。在体壁变形过程中体积始终不变，对这个等式求全微分，得到 $dr/dl = -r/2l$ 。这就说明对于 1% 的环肌的缩短，伴随着 2% 的纵肌的伸长。

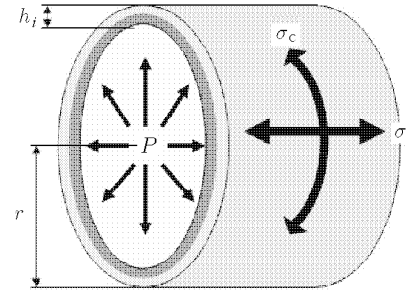


图 2 变形过程中的体壁应力

Fig.2 Tensile stress of body wall during deformation

由于只有纵肌承受纵向载荷，故计算纵向应力时 h_i 采用环面厚度 (即节间沟处体壁厚度， $i = 2$)。又由于环肌和纵肌都承受环向载荷，故计算环向应力时 h_i 采用体节中部的体壁厚度 ($i = 1$)。蚯蚓通过收缩和舒张体壁肌肉产生蠕动波来运动，在静止和运动两种状态下，内部压强以及半径和体壁厚度都是不相同的，故其体壁应力在静止和运动两种姿态下是不相同的。对质量为 0.01, 0.05, 0.1, 0.3, ..., 0.9, 1, 2, ..., 9 g 的蚯蚓，由文献 [15] 提供的数据，利用式 (1)，分别计算静止状态和运动状态的体壁应力 σ_c 和 σ_l 。图 3 和图 4 分别为静止和运动状态下 σ_c 和 σ_l 的最大值。

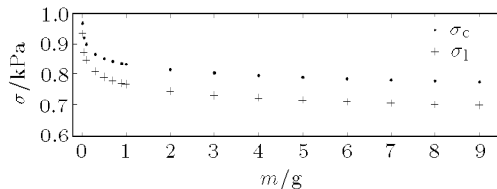


图 3 静态体壁应力

Fig.3 Static body wall tensile stresses

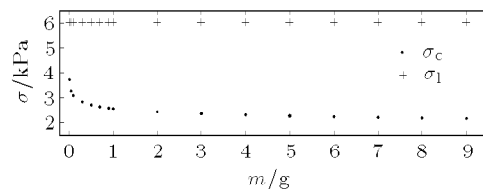


图 4 动态体壁应力

Fig.4 Dynamic body wall tensile stresses

对以上所得的数据取对数后进行直线拟合，得到静止状态下 $\sigma_c = 0.83 m^{-0.33}$ ， $\sigma_l = 0.77 m^{-0.04}$ ；运动状态下 $\sigma_c = 2.57 m^{-0.08}$ ， $\sigma_l = 6.03 m^0$ 。与 Quillin 的实验值 [15] (静止状态下 $\sigma_c = 0.8 m^{-0.07}$ ， $\sigma_l = 0.03 m^{-0.1}$ ；运动状态下 $\sigma_c = 2.1 m^{-0.07}$ ， $\sigma_l =$

6.1 $m^{0.01}$) 相比, 除静止状态的 σ_1 外, 其他 3 个结果与实验值的整体相对误差分别为 7%, 23% 和 2%, 在误差允许的范围內. 静止状态的纵向体壁应力 σ_1 的计算值与实验值相比误差较大.

2 蚯蚓变形分析

蚯蚓体壁是可变形的, 体腔内充满了不可压缩的体液, 体腔由隔膜按体节在节间沟处分成各个小室, 几乎不互相交换体液. 因此可以认为各个体节在运动过程中, 即使其形状改变, 体积一直保持不变^[3].

参考文献 [12] 的方法, 分析蚯蚓的变形. 建立如图 5 所示的坐标系, 设蚯蚓长为 L , 在 $t = 0$ 时刻尾部位于原点 $x = 0$, 头部位于 $x = L$. 区间 $[0, L]$ 表示整个蚯蚓.

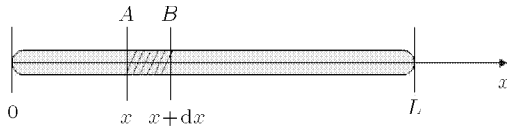


图 5 $t = 0$ 时刻蚯蚓的位置

Fig.5 The earthworm's position at $t = 0$

设点 A 和 B 是 $[0, L]$ 之间两个非常接近的点, 其坐标分别为 x 和 $x + dx$. 假设蚯蚓开始运动, 经过时间 t 后, 这两点分别移动到 A_t 和 B_t 处. 设形变函数 $\Delta(x, t)$ 表示 $t = 0$ 时刻坐标为 x 的点经过时间 t 后的位移, 这 4 个点的坐标分别为: $A = x, B = x + dx, A_t = x + \Delta(x, t), B_t = x + dx + \Delta(x + dx, t)$. 设 $r(x, t)$ 表示坐标为 x 的点在 t 时刻的半径. 假设蚯蚓每个体节的体积在运动过程中始终保持不变, 点 A_t 和 B_t 之间体节的体积亦始终不变, 其大小只与 A 点的坐标 x 有关. 则有

$$\pi r^2(x, t)(dx + \Delta(x + dx, t) - \Delta(x, t)) = \pi r^2(x, 0)dx$$

对 $\Delta(x + dx, t)$ 在 x 点处作 Taylor 展开得

$$\pi r^2(x, t) \left(dx + \frac{\partial \Delta(x, t)}{\partial x} dx + \frac{\partial^2 \Delta(x, t)}{\partial x^2} dx^2 + \dots \right) = \pi r^2(x, 0)dx$$

令 $r_0(x) = r(x, 0)$, 忽略高阶项并化简得

$$r^2(x, t) \left(1 + \frac{\partial \Delta(x, t)}{\partial x} \right) = r_0^2(x)$$

再从 0 到 x 积分, 得

$$\Delta(x, t) = \Delta(0, t) + \int_0^x \frac{r_0^2(k)}{r^2(k, t)} dk \quad (2)$$

注意到函数 $\Delta(0, t)$ 是要满足约束条件的. 当蚯蚓不受任何外力时, 应保持质心动量守恒. 特别地, 假设在 $t = 0$ 时刻质心静止, 即蚯蚓未运动, 速度为零. 故对任意时间 t , 必有

$$\int_0^L \pi \rho x r_0^2(x) dx = \int_0^L \pi \rho [x + \Delta(x, t)] r_0^2(x) dx$$

化简后得

$$\int_0^L \Delta(x, t) r_0^2(x) dx = 0 \quad (3)$$

再设

$$\Psi = \int_0^L r_0^2(x) dx$$

对式 (2) 两边关于 x 从 0 到 L 积分, 再乘以 $r_0^2(x)$, 并注意到式 (3) 的成立, 有

$$\Delta(0, t) = -\frac{1}{\Psi} \int_0^L \left[\int_0^x \frac{r_0^2(k)}{r^2(k, t)} dk \right] r_0^2(x) dx \quad (4)$$

3 地表爬行的摩擦力模型

在这一部分将推导出蚯蚓的运动学方程. 蚯蚓作为一个整体, 若不受外力作用, 其动量不会改变. 因此外力决定蚯蚓的运动. 首先分析蚯蚓在土壤表面的爬行. 假设土壤表面是水平的, 则蚯蚓运动方向的外力主要是摩擦力. 因为蚯蚓体表附有一层黏液, 黏液与土壤之间会有一定的吸附力. 另外当蚯蚓的身体径向扩张时, 刚毛直立扎入土中. 故在蚯蚓蠕动过程中, 身体表面交互受到动摩擦力和静摩擦力的作用. 由于这些因素, 用古典摩擦定律 (阿蒙顿 - 库伦定律) 来描述蚯蚓体壁与地表之间的作用力, 即每个体节所受的摩擦力大小与法向载荷 (地面的支持力) 成正比; 静摩擦系数大于动摩擦系数. 而这一支持力等于重力, 所以摩擦力的大小等于重力与摩擦系数的乘积. 摩擦系数在文献 [16] 中被认为在整个运动过程中恒为常数. 在本文中, 考虑到蚯蚓的运动特征、刚毛的存在以及质量的变化对摩擦力的影响, 认为摩擦系数是随运动状态变化 (也就是随半径变化) 的.

设蚯蚓的密度为一个常数 ρ , 由于每个体节在形变过程中体积保持不变, 在 x 与 $x + dx$ 之间的那一小段的质量为 $dm = \pi \rho r_0^2(x) dx$. 每个体节所受的摩擦力的大小为 $|dF| = \mu g dm$. 摩擦力的方向依赖于瞬时速度 v , 始终与速度方向相反, 即

$dF = -\mu g \operatorname{sgn}(v) dm$. 其中 $\operatorname{sgn}(v)$ 表示 v 的符号函数. 即当 $v > 0$ 时 $\operatorname{sgn}(v) = 1$; 当 $v < 0$ 时 $\operatorname{sgn}(v) = -1$; 当 $v = 0$ 时 $\operatorname{sgn}(v) = 0$. 在任意的时刻 t , 整体所受摩擦力为

$$F = - \int_0^L \mu \rho g \pi r_0^2(x) \operatorname{sgn}(v) dx \quad (5)$$

现在假设前面考虑的 A 点是在蚯蚓的尾部, 也就是 $x = 0$ 处. 则蚯蚓上任意一点 P 的速度为 $v_P = v_A + v_{PA}$. 这里 v_A 是 A 点的速度, v_{PA} 是 P 点相对 A 点的速度. 则显然有

$$v_P = v_A + \dot{\Delta}(x, t) - \dot{\Delta}(0, t)$$

式 (5) 可以写成以下形式

$$F = - \int_0^L \mu \rho g \pi r_0^2(x) \operatorname{sgn}[v_A + \dot{\Delta}(x, t) - \dot{\Delta}(0, t)] dx$$

上式中, v_A 是唯一未知的量. 蚯蚓的动力学方程为: 惯性力 = 外力 (摩擦力), 而其惯性力的表达式为

$$F_I = \int_0^L \pi \rho r_0^2(x) [\dot{v}_A + \ddot{\Delta}(x, t) - \ddot{\Delta}(0, t)] dx$$

如果将动力学方程展开, 并注意到式 (3) 的成立, 最终得到

$$\begin{aligned} \dot{v}_A - \ddot{\Delta}(0, t) = & \\ & - \frac{\mu g}{\Psi} \int_0^L r_0^2(x) \operatorname{sgn}[v_A + \dot{\Delta}(x, t) - \dot{\Delta}(0, t)] dx \end{aligned} \quad (6)$$

下面研究摩擦系数 μ 的具体形式. 蚯蚓在运动过程中, 腹部与地面之间一直存在摩擦力, 但是由于刚毛的存在使得这个摩擦力是随运动状态改变的. 当蚯蚓身体的纵肌收缩时, 相应体节的半径增大, 这时腹部的刚毛变成直立状态, 深入土中帮助蚯蚓锚定土壤表面, 显然这个状态的摩擦系数要增大. 设刚毛直立时, 摩擦系数变成一般状态的 A 倍 ($A \geq 1$, 待定). 故本文采用以下形式的摩擦系数表达式

$$\mu[r(x, t)] = \left\{ \frac{A-1}{2} \operatorname{sgn}[r(x, t) - r_0] + \frac{A+1}{2} \right\} \mu_m$$

4 爬行速度的一阶常微分方程

将式 (6) 写成以下形式

$$\begin{aligned} \dot{v}_A = \ddot{\Delta}(0, t) - \frac{\mu g}{\Psi} \int_0^L r_0^2(x) \cdot \\ \operatorname{sgn}[v_A + \dot{\Delta}(x, t) - \dot{\Delta}(0, t)] dx \end{aligned} \quad (7)$$

这就是关于时间 t 的一阶常微分方程. 再加上初值条件

$$v_A(0) = 0 \quad (8)$$

就可以对其进行数值求解了.

在数值计算中, 假设 $r(x, t)$ 具有连续的一阶导数. 图 6 是质量为 1g 的蚯蚓中部某体节半径随时间变化的函数 [15].

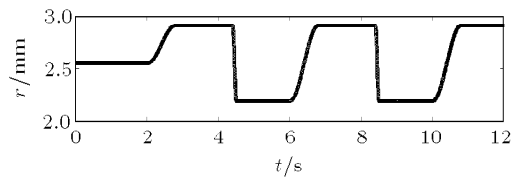


图 6 中部体节半径随时间变化的函数

Fig.6 Radius of a middle segment as a function of time

由实验观察可知, 蚯蚓在运动过程中只有身体的一段连续体节发生同一种肌肉变化, 即不连续的身体两段不可能同时发生体节的收缩或扩张 (受神经系统控制). 设波从头部传到尾部为蚯蚓的“一步”, 为一个周期, 则 $T = 1/f = 4.0m^{-0.07}$. 其中频率 f 由实验测量得出, 见表 1. 波的传播速度为 $u = L/T$, 半径的表达式为 $r(x, t) = r(0, t+x/u) = r(0, t+xT/L)$. 将方程 (7) 关于时间 t 离散化, 得到离散形式的差分方程. 利用 Matlab 编写计算机程序, 数值求解蚯蚓的运动方程 (7) 和 (8). 为了确定摩擦系数 μ 中的参数 A 的恰当取值, 分别采用 $A = 1.1, 1.2, \dots, 2.0$ 来进行计算, 发现在 $A = 1.5$ 时可以得到与实验值非常吻合的结果. 图 7 为数值计算得到的 0.01~9g 之间 16 个不同质量的蚯蚓平均爬行速度与实验观测的速度比照图. 可以看到除蚯蚓的质量 $m = 0.01$ 这一点外, 数值计算得到的速度与实验数据 $v = 3.8m^{0.33}$ 非常接近.

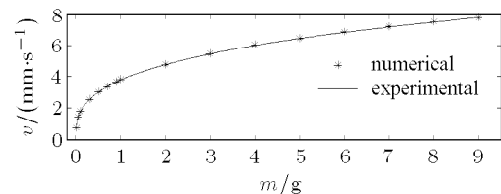


图 7 爬行速度的数值计算结果与实验值比照图

Fig.7 Speed comparison between numerical results and experimental results data

所以在拟合中舍掉 $m = 0.01$ 这一点, 对其他的 15 对质量与爬行速度拟合, 如图 8, 亦得到 $v = 3.8m^{0.33}$. 这样比照实验观测数据, 已经较好地模拟了蚯蚓的爬行.

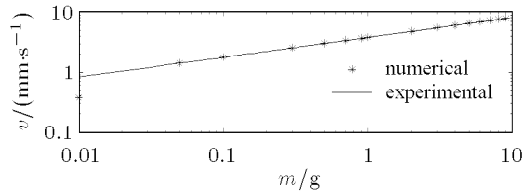


图 8 对数坐标表示

Fig.8 Log-log scales

5 结 论

蚯蚓是多体节动物, 靠协调地交互收缩和扩张纵肌和环肌来形成与运动方向相反的蠕动波, 由于与地面接触, 其身体与地面之间存在摩擦力, 所以使其能在地面蠕动爬行. 本文计算了蚯蚓在静止和运动状态下体壁承受的应力, 改进原有的蚯蚓爬行模型, 重新分析了蚯蚓爬行时身体与地面之间的摩擦力大小, 然后数值计算蚯蚓爬行的动力学方程, 得到蚯蚓爬行的平均速度与质量的关系. 计算结果与实验观测值基本一致, 说明本文给出的模型可以很好地模拟蚯蚓在地面的爬行.

参 考 文 献

- 1 闫志民, 翟新国, 孟玉刚. 蚯蚓. 北京: 中国中医药出版社, 2000 (Yan Zhimin, Zhai Xinguo, Meng Yugang. Earthworm. Beijing: China Press of Traditional Chinese Medicine, 2000 (in Chinese))
- 2 Edwards CA, Lofty JR. Biology of Earthworm. New York: Chapman & Hall, 1984

- 3 Alexander RM. Principles of Animal Locomotion. Princeton: Princeton University Press, 2003
- 4 Mezoff S, Papastathis N, Takesian A, et al. The biomechanical and neural control of hydrostatic limb movements in *Manduca sexta*. *J Exp Biol*, 2004, 207: 3043-3053
- 5 Quillin KJ. Kinematic scaling of locomotion by hydrostatic animals: ontogeny of peristaltic crawling by the earthworm *Lumbricus Terrestris*. *J Exp Biol*, 1999, 202: 661-674
- 6 Quillin KJ. Ontogenetic scaling of burrowing forces in the earthworm *lumbricus terrestris*. *J Exp Biol*, 2000, 203(18): 2757-2770
- 7 Ren LQ. Progress in the bionic study on anti-adhesion and resistance reduction of terrain machines. *Science in China Series E: Technological Sciences*, 2009, 52(2): 273-284
- 8 Dobrolyubov AI. The mechanism of locomotion of some terrestrial animals by travelling waves of deformation. *J Theor Biol*, 1986, 119(4): 457-466
- 9 Keller JB, Falkovitz MS. Crawling of worms. *J Theor Biol*, 1983, 104(3): 417-442
- 10 Skierczynski BA, Wilson RJ, Kristan WB, et al. A model of the hydrostatic skeleton of the leech. *J Theor Biol*, 1996, 181(4): 329-342
- 11 Wadepuhl M, Beyn WJ. Computer simulation of the hydrostatic skeleton. The physical equivalent, mathematics and application to worm-like forms. *J Theor Biol*, 1989, 136(4): 379-402
- 12 Accoto D, Castrataro P, Dario P. Biomechanical analysis of *Oligochaeta* crawling. *J Theor Biol*, 2004, 230(1): 49-55
- 13 Chernousko FL. Modelling of snake-like locomotion. *Applied Mathematics and Computation*, 2005, 164(2): 415-434
- 14 Kim B, Lee MG, Lee YP, et al. An earthworm-like micro robot using shape memory alloy actuator. *Sensors and Actuators A: Physical*, 2006, 125(2): 429-437
- 15 Quillin KJ. Ontogenetic scaling of hydrostatic skeletons: geometric, static stress and dynamic stress scaling of the earthworm *lumbricus terrestris*. *J Exp Biol*, 1998, 201(12): 1871-1883

(责任编辑: 陶彩军)

BIOMECHANICAL ANALYSIS AND NUMERICAL CALCULATION OF EARTHWORM CRAWLING¹⁾

Liu Fang* Shi Weiping*²⁾ Ren Luquan[†]

**(College of Mathematics, Jilin University, Changchun 130012, China)*

†(Key Laboratory of Bionic Engineering, Ministry of Education, Jilin University, Changchun 130022, China)

Abstract Earthworm is a typical multi-body segment and soft-bodied animal. The earthworm crawls forward by the alternating contraction and relaxation of circular and longitudinal muscles. The setae of underbelly are important movement organs. The setae are controlled by the special muscles and they can protrude from or retract into the body wall associating with the movement state. When an earthworm is in the cavity or on the ground, the setae support its body. When the setae protrude from body wall, the friction will increase; while when the setae retract into the body wall, the friction will decrease. In this paper, from a biomechanical point of view we analysis the tensile stress of the body wall during rest and peristaltic crawling, and calculate the body wall stress and crawling speed for a certain range of earthworm mass. The volume of a segment with the length l and the radius r is $V = \pi r^2 l$. The volume will be considered to be always unchanged during the body wall deformation, then we get $dr/dl = -r/2l$. This shows that with 1% of the circular muscles shortening, there will be 2% elongation of the longitudinal muscles. Numerical results are almost consistent with experimental values. We also describe the deformation coupled with a simple friction model during peristaltic crawling. The dynamic equation of earthworm crawling is presented and calculated numerically. Numerical results show that the mean speed of earthworm crawling for different masses is consistent with experimental value. Numerical results also show that the relationship between the mean speed of an earthworm and its mass is consistent with experimental function $v = 3.8 m^{0.33}$.

Key words earthworm, body segment, tensile stress of body wall, friction, crawling speed

Received 20 January 2009, revised 18 June 2010.

1) The project supported by the National Natural Science Foundation of China (10972089) and the Key Program of the National Natural Science Foundation of China (50635030).

2) E-mail: shiwp@jlu.edu.cn