

3C09 大気密度変化に対応する昆虫の羽ばたき特性： 翼端軌跡のパターン分析と数値流体力学的検討

○青野光（信州大学），立川智章（東京理科大学），野々村拓（名古屋大学）

Insect Wing-flapping Characteristics in Response to Changes in Atmospheric Density: Pattern Analysis of Wing Tip Trajectories and Numerical Fluid Dynamics Analysis

Hikaru Aono (Shinshu University), Tomoaki Tatsukawa (Tokyo University of Science), and Taku Nonomura (Nagoya University)

Key Words : Vortex, CFD

Abstract

The objective of this study is to gain insights into the effects of atmospheric density changes on insect wing-flapping characteristics and the aerodynamic impacts of these changes. We conducted motion measurements of the wings and body of freely flying hawkmoths (*Agrius convolvuli*) in a reduced-pressure air environment within a chamber, analyzed wing-tip trajectory patterns, and performed two-dimensional computational fluid dynamics analysis. Results suggested that hawkmoths likely compensate for reduced aerodynamic forces under low pressure by increasing both flapping amplitude and frequency, executing wing-beating patterns that trace wing-tip trajectories expected to generate high lift. Two-dimensional computational fluid dynamics analysis of simplified flapping motions modeled from measurement data revealed that differences in motion trajectories significantly influence vortex structures around the wings, with leading-edge vortex and trailing-edge vortex occurring during high aerodynamic force generation. These results show the possibility that hawkmoths actively modify their flapping kinematics in response to atmospheric density changes, employing sophisticated aerodynamic strategies to maintain flight performance across varying environmental conditions.

1. はじめに

飛翔昆虫の羽ばたき運動は、飛行に必要な空気を生成する優れた機能である。飛翔昆虫は、羽ばたき運動により生成した前縁剥離渦（Leading-edge vortex: LEV）などの非定常空気力発生機構^[1, 2]を活用し、自重以上の揚力を得ている。しかしながら、飛翔昆虫の空気力学および生理学に影響する空気の温度、密度、酸素分圧などが標準気圧下と比較して異なる高高度環境下^[3, 4]での飛行と空気力発生メカニズムについては未解明な部分が残されている。

これまで昆虫の飛行高度変化に対して様々な側面から研究がされている。その中で高高度飛行環境下での空気力学に関連する研究として、タンク内の窒素をヘリウムで置換した高度8000 mの模擬環境を構築し、飛行するセイヨウミツバチ^[5, 6] (*Apis mellifera*) やマルハナバチ^[7] (*Bombus impetuosus*) の研究がある。どちらのハチも約3分の1気圧環境下でも自重以上の揚力を発生させ、羽ばたき振幅が増加していることが報告されている。近年、筆者らはチャンバー内の空気を置換せずに約2分の1気圧まで減圧し、高度5000 mでの飛行模擬環境を構築し、飛行中のクルマズメガ (*Ampelophaga rubiginosa*) の運動計測を試みた。そ

の結果、クルマズメガが約2分の1減圧下でも自重以上の揚力を発生させ、自由飛行する可能性を確認し、飛行中の羽ばたき振幅と周波数の両方の増加を確認した^[8]。このように、飛翔昆虫は飛行高度の上昇とともに羽ばたき振幅を増加させ、種によっては羽ばたき周波数も増加させることで、飛行に必要な空気を発生させていることが分かってきている。しかしながら、空気力発生メカニズムの詳細を理解するために重要となる翼端や翼面の時間変化、翼まわりの流れ場と空気力発生との関係などについての解析が十分にされていないのが現状である。

そこで本研究では、チャンバー内の空気密度を減圧した環境下および標準気圧下で自由飛行する昆虫の翼の羽ばたきと胴体の動きを計測し、翼端軌跡のパターン分析と数値流体解析を実施し、大気密度変化に対応する昆虫の羽ばたき特性を理解し、空気力学的な知見を得ることを目的とする。

2. 対象

本研究の対象昆虫は、図1に示す体長3～5 cmのエビガラスズメガ (*Agrius convolvuli*) である。

3. 研究手法

本研究では、エビガラスズメガの翼と胴体の形態計測、自由飛行中の翼と胴体の運動計測、計測した翼端軌跡のパターン解析、計測データを参考にした数値流体解析を行った。各手法について、以下に簡潔に説明する。

3. 1 実験

3. 1. 1 形態計測

本研究では、研究室にて前橋工科大学の安藤規泰准教授より提供していただいたエビガラスズメガの蛹を羽化させ、その個体の体重 (m) と体長 (L_b)、翼長 (L_{rw} , L_{lw})、最大翼弦長 (c_m)、全長 (b) をノギス (200-12, CYFIE) と分析用電子天秤 (HR251A-JA, A&D)を用いて計測した (図1)。

3. 1. 2 誘引

先行研究^[9]を参考に、アサガオを誘引源として用いエビガラスズメガを実験領域に誘導した。この方法により、被験体を高速度カメラの撮影範囲内に長時間滞在させることが可能となり、自由飛行状態における翼と胴体の運動を計測した。

3. 1. 3 自由飛行中の運動計測

飛行中の翼と胴体の運動を撮影するために、図2に示すようにデシケーターと2台の高速度カメラ (HAS-DX, ディテクト) を用いた。本研究では、デシケーター内の空気を標準気圧 (Standard atmospheric pressure: SAP) と標準気圧の約60% (Low atmospheric pressure: LAP) の飛行環境を構築し、計測を行った。LAPの気圧値は飛行高度4500 mを模擬した条件である。

カメラの撮影条件は、焦点距離が16mm、撮影解像度が1280ピクセル×720ピクセル、F値が2.0、シャッタースピードが1/3500 s、フレームレートが2500 fpsである。照明には8つの赤外線ライトを用い、画角内の明るさを維持しつつ翼と胴体の表面からの反射ができるだけ少なくなるようにライトの設置角度および光量を調整した。実験結果の代表値は3ケース (SAP) と2ケース (LAP) のデータを平均したものである。なお、エビガラスズメガは自由飛行しているため、胴体の飛行速度が0 m/sに近い区間を選択し、撮影データごとに完全に同じ飛行条件ではないことに注意されたい。

2台の高速度カメラで撮影した左翼と胴体の動きを定量化するために、動画中の動物をマーカレスで追跡可能なソフトウェアDeepLabCut^[10]を用いた。本研究では図3 aに示すように翼に12点、胴体に3点のマーカをDeepLabCut上で配置した。

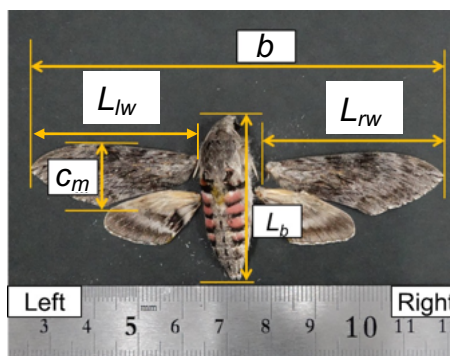


Fig. 1 Definitions of morphological parameters of a hawkmoth, *Agrius convolvuli*.

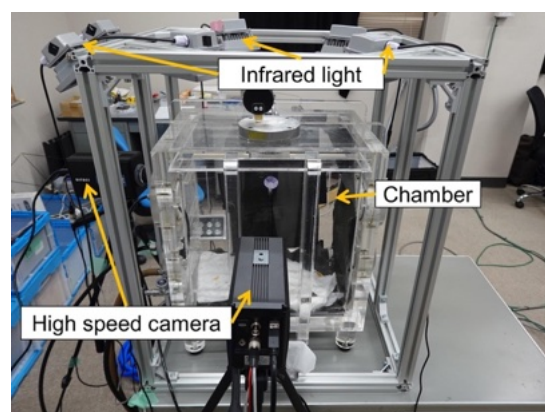
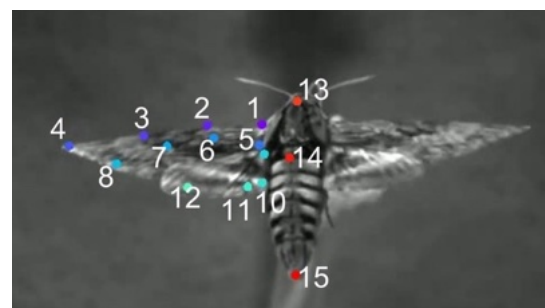
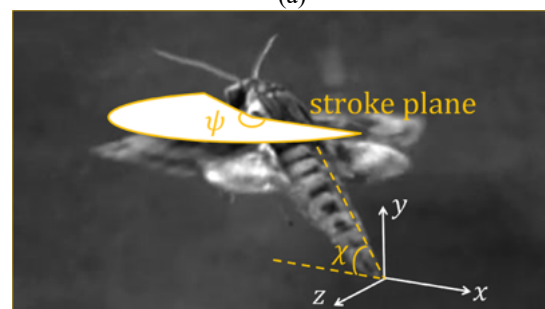


Fig. 2 Measurement system of wings and body of a free-flying insect under variable pressure conditions.



(a)



(b)

Fig. 3(a) Definition of marks for the analysis using DeepLabCut^[10] and (b) wing and body kinematics.

DeepLabCutの解析結果を基に算出したエビガラスズメガの左翼と胴体の3次元座標の時系列データから、羽ばたき周波数 (f_w)、羽ばたき振幅 (ψ)、翼端軌跡、ストローク平面の角度、胴体角度を得た。2台のカメラで撮影できなかった羽ばたき運動の位相については撮影できたデータを基に線形内挿した。さらに、時系列データには、カットオフ周波数を羽ばたき周波数の3倍とした5次バターワースローパスフィルタを適用した。

3. 2 数値流体解析

本研究では、エビガラスズメガの翼長66%断面位置での動きの計測結果をモデル化し、その羽ばたき運動による翼まわりの流れについて2次元数値流体解析を実施した。

3. 2. 1 計算条件

平均翼速度を代表速度、断面翼弦長 c_m を代表長さとした。空気の密度 ρ_{air} 、音速を345.94 m/sとして計算したレイノルズ数は2689 (SAP)、2076 (LAP)、無次元周波数 $k=\pi f c_m/U_{ref}=0.397、0.326$ 、マッハ数は0.014、0.018である。

3. 2. 2 計算手法

本研究では、LANS3D^[13]を基にした圧縮性流体解析プログラムを利用した2次元非定常流体解析を行った。支配方程式は、音速と翼弦長により無次元化した2次元圧縮性ナビエ・ストークス方程式を用い、それらを一般曲線座標系に変換したものを有限差分法で離散化し数値的に解いた。空間差分には、6次精度コンパクト差分^[14, 15]を、数値安定性のため10次精度3重対角フィルタ^[14, 16]（フィルタ係数0.4）と合わせて用いた。なお、境界では2次精度の陽的差分スキームを適用した。時間積分には2次精度後退差分をADI-SGS陰解法^[17]で解き、時間方向の精度を保つために内部反復^[18]を3回行った。翼まわりの初期流れ場は無風とした。境界条件は、翼の壁面には断熱・滑りなし条件、外部境界には自由流入流出条件を与えた。翼の動きは後述するモデル化したものを計算格子全体の剛体運動として与えた。羽ばたき運動1周期に要する時間ステップ数は24万で、局所最大クーラン数は7である。

3. 2. 3 計算格子

翼を厚さ0の剛体の平板と仮定し、遠方境界を100 c_m の位置に設定した。総格子点数は約10万点である（翼弦方向に447点、翼面垂直方向に225点）。翼面から垂直に離れる方向の最小格子幅は $7.3\times10^{-4} c_m$ とした。

3. 2. 4 翼の運動のモデル化

翼の幾何学的な迎角の時間変化 (α_w) を z 軸まわりの回転と考え、その回転軸を前縁から0.2 c_m の位置に設定した。さらに翼面の平面内の動きを並進運動 ($x(t), y(t)$) とモデル化し以下の関数で与えた。

$$x(t) = x_a \cos(2\pi f_w t)$$
$$y(t) = y_a \sin(2\pi f_w t)$$
$$\alpha_w(t) = \alpha_a \sin(2\pi f_w t) + 90^\circ$$

上式の $x_a、y_a、\alpha_a$ はそれぞれの振幅であり、表1に示す3つの運動についての計算を実施した。

Table 1 Computational conditions for wing motion			
Case name	x_{amp}	y_{amp}	α_{amp}
SAP, TR1	2.6 c_m	0	45°
SAP, TR2	2.6 c_m	0.4 c_m	45°
SAP, TR3	2.6 c_m	-0.4 c_m	45°
LAP, TR1	3.12 c_m	0	45°
LAP, TR2	3.12 c_m	0.4 c_m	45°
LAP, TR3	3.12 c_m	-0.4 c_m	45°

3. 3 パターン分析

本研究では羽ばたき翼端軌跡のパターン分析として、先行研究^[11]で示されている17通りのもの（図4）と計測された軌跡の傾向を比較し、大気密度変化の影響や計測された羽ばたきごとの変化の考察を行った。なお、先行研究ではレイノルズ数が100程度のため、揚力と抗力の値は直接考察できない。しかしながら、羽ばたき翼による空気力発生の主メカニズムはレイノルズ数の変化に対してもロバストであること^[12]が分かっており、今回得られた分析結果も一定の知見を与えると考えている。

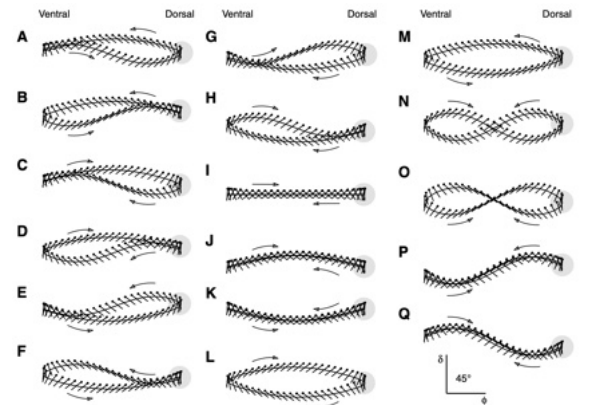


Fig. 4 Stroke patterns analyzed in past study^[11]. This picture is adopted from Figure 2 of the reference^[11].

4. 結果と議論

4. 1 大気密度変化による羽ばたき運動の変化
計測したエビガラスズメガの体重 m は0.94 g、体長 L_b は37.41 mm、翼長 L_{lw} は36.93 mm、最大翼弦長 c_m は

12.81 mm、全長 b は82.13 mmであった。

羽ばたき振幅 ψ については、SAP (0.1 MPa) 条件下での5羽ばたきの平均値が118.09°、LAP (0.06 MPa) 条件下での平均値が145.45 °であった。羽ばたき周波数 f_w については、SAP条件下での5羽ばたきの平均値が31.97 Hz、LAP条件下での平均値が34.24 Hzとなり、羽ばたき振幅と周波数はいずれも気圧（空気密度）の低下により、増加していることを確認した。

図5は5羽ばたき分の羽ばたき角の時間変化を示す。羽ばたきごとの羽ばたき振幅と羽ばたき周波数の大きな変化はみられないが、減圧下での羽ばたき振幅と周波数の増加を確認した。

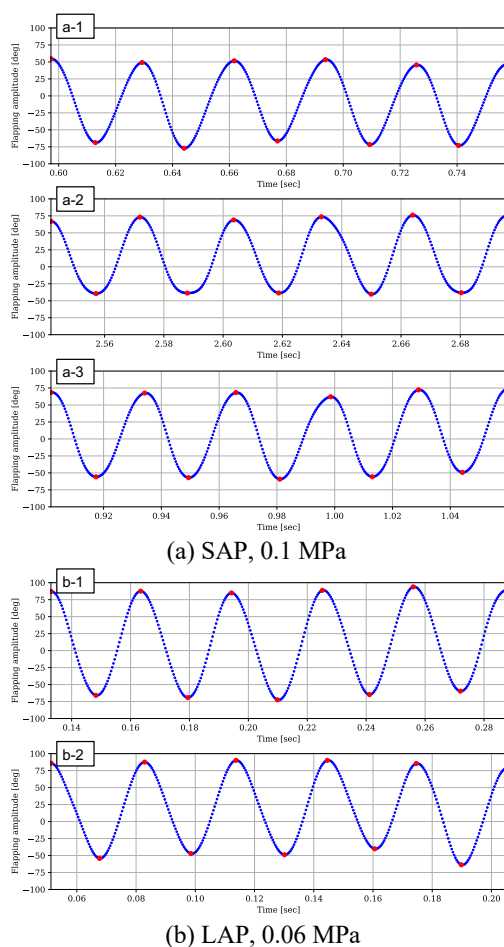


Fig. 5 Time histories of flapping angle for five flapping cycles: (a) SAP (0.1 MPa) and (b) LAP (0.06 MPa).

図6に5羽ばたきの翼端軌跡の時間履歴を示す。翼端軌跡は、羽ばたきごとに x と y 座標の平均値を差し引いたものである。ケース間のばらつきがあるが、5羽ばたきで概ね似た軌跡を示している。これは、自由飛行中の飛行速度が完全に0 m/sになっていないことが理由の一つと考えている。その飛行モードのばらつきを考慮し、先行研究^[11]の翼端軌跡パターン（図4）と比較するとパターンI、F、M、Oが類似のパターン

であると考察できる。さらに、先行研究^[11]の平均空気力値を確認すると、IとMは高揚力生成のパターン、Oは発生した空気力が最小パターンであった。より高揚力生成が求められる減圧環境下（図6b）でのパターンは打ち下ろし時ではパターンI、打ち上げ時ではパターンMと、高揚力発生軌跡パターンのハイブリッドになっているようにも考察でき、興味深い。ただ、先行研究ではどのパターンも平均抗力が生じており、本研究ではエビガラスズメガが静止飛行に近い状況（空気力とトルクのバランスが取れている）であり、解釈する際に注意する必要がある。

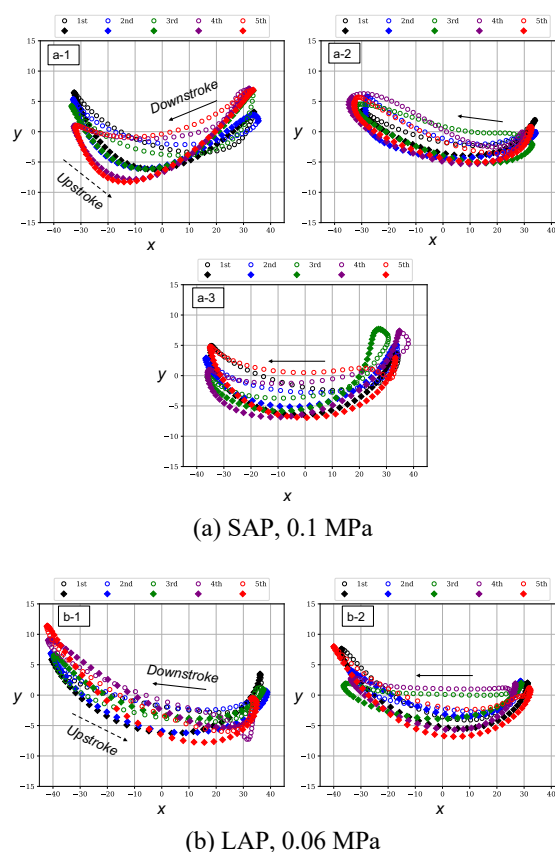


Fig. 6 Wing tip trajectories for five flapping cycles: (a) SAP (0.1 MPa) and (b) LAP (0.06 MPa).

図7にデータ5羽ばたきの66%翼長位置翼断面の時間履歴を示す。この図は計測された翼前縁（図3のマーカ番号3）と後縁（図3のマーカ番号12）を結んだ線で作成しており、翼断面のキャンバーを考慮していない。図7左に示しているのは翼が右から左に動く羽ばたきで打ち下ろし（Downstroke）、図7右に示しているのは翼が左から右に動く羽ばたきで打ち上げ（Upstroke）である。

羽ばたき面に並行な方向（ x 方向）の翼の移動距離は、およそ66 mm（SAP）、80 mm（LAP）、羽ばたき面に垂直な方向（ y 方向）の翼の移動距離はおよそ10 mmであった。羽ばたきの切り替えに前縁と後

縁がy軸に平行に近く、打ち下ろし期間と打ち上げ期間の中間のタイミングでは翼の回転角が 45° もしくはそれ以上になっていることが分かる。以上の考察より、数値計算の軌跡を表1に示す振幅を設定した。

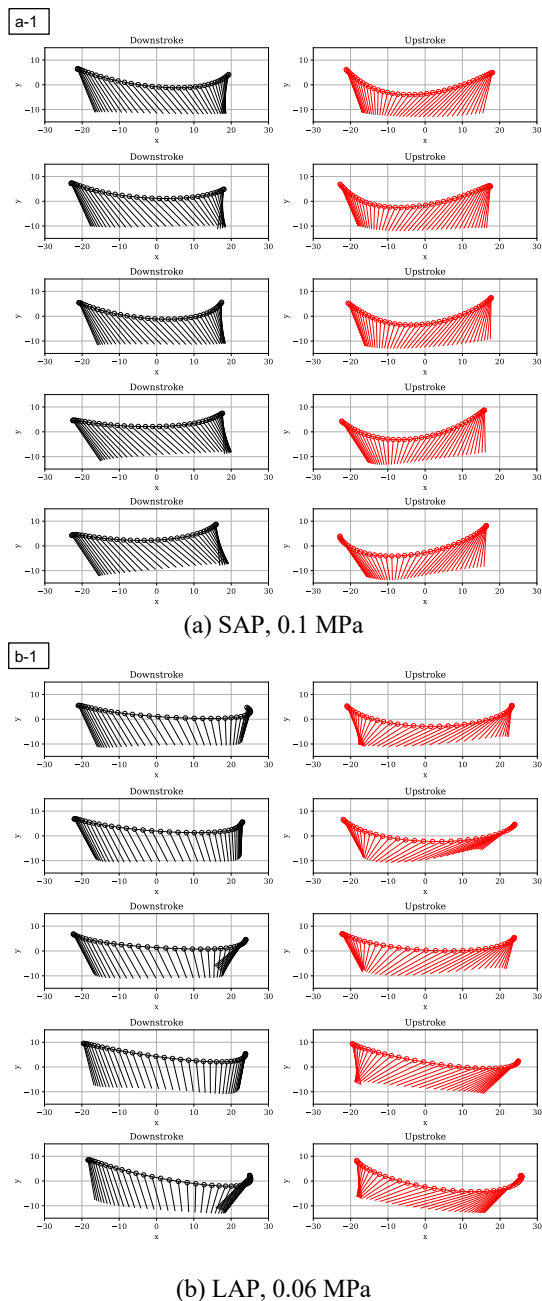


Fig. 7 Schematic drawing of time histories of wing section at 66% single wingspan length for five flapping cycles in selected cases. Circles denote leading-edge of wing section.

図8に数値流体解析で得た2羽ばたきの空気力係数($C_y = F_y / (0.5 \rho_{air} U_{ref}^2 c_m)$)の時間履歴、図9に2周期目の羽ばたき区間で時間平均した結果を示す。図10、11に翼まわりの瞬間渦度分布の時間変化を示す。図8には図10、11で可視化した時刻も示す。

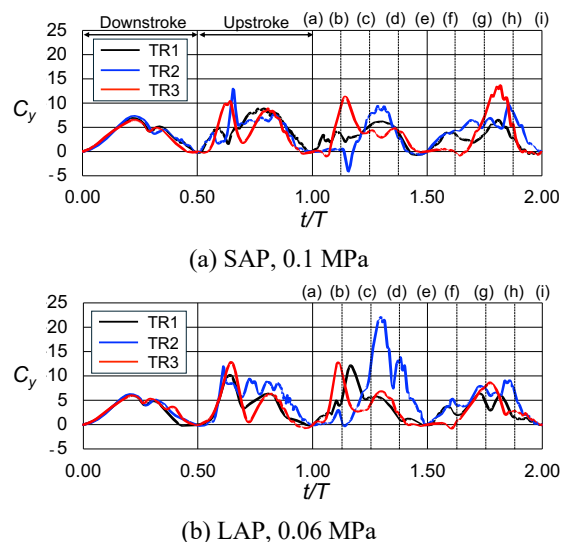


Fig. 8 Effects of motion trajectory on instantaneous aerodynamic force coefficient for first-second flapping wing cycle under (a) SAP and (b) LAP conditions.

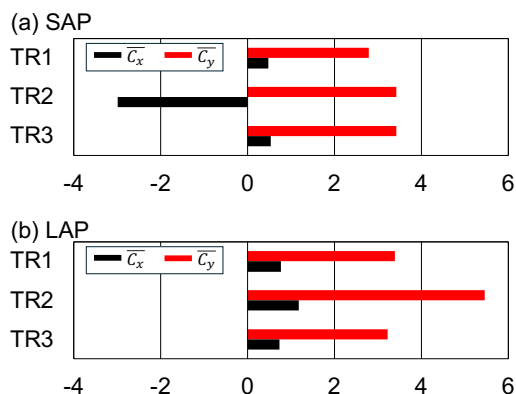


Fig. 9 Effects of motion trajectory on cycle-averaged aerodynamic force coefficient in second flapping wing cycle under (a) SAP and (b) LAP conditions.

図8と図9より翼の動きに羽ばたき面と垂直方向(y軸)の動きが追加されDownstrokeとUpstrokeの軌跡が変化することで、空気力係数の時間変化と平均値に大きな影響があることが分かる。特に、LAP条件下での軌跡TR2のケースにおいて、大きなピークが生じ、このタイミング前後の渦度分布を確認すると渦度値が大きいLEVと後縁剥離渦(Trailing-edge vortex: TEV)が翼面近傍に発生していることを確認した(図11a)。翼の動きに羽ばたき面と垂直方向(y軸)の動きが翼面の有効迎え角を高くすることでより渦度値の大きなLEVとTEVの発生を促す可能性を示唆している。さらに、空気力の時間履歴と翼まわりの流れ場の関係を考察すると、翼まわりに発生する渦と前の羽ばたきで発生し剥離した渦との干渉が生じており、それらがLEVとTEVの発生と発達にも影響していることが分かった。このことから、大気密度に起因した運動変化と空気力発生を理解するために

は、羽ばたき運動中に生成される近傍渦および剥離した遠方渦、それらと翼の迎え角や形状の関係を把握することが必要であると考える。

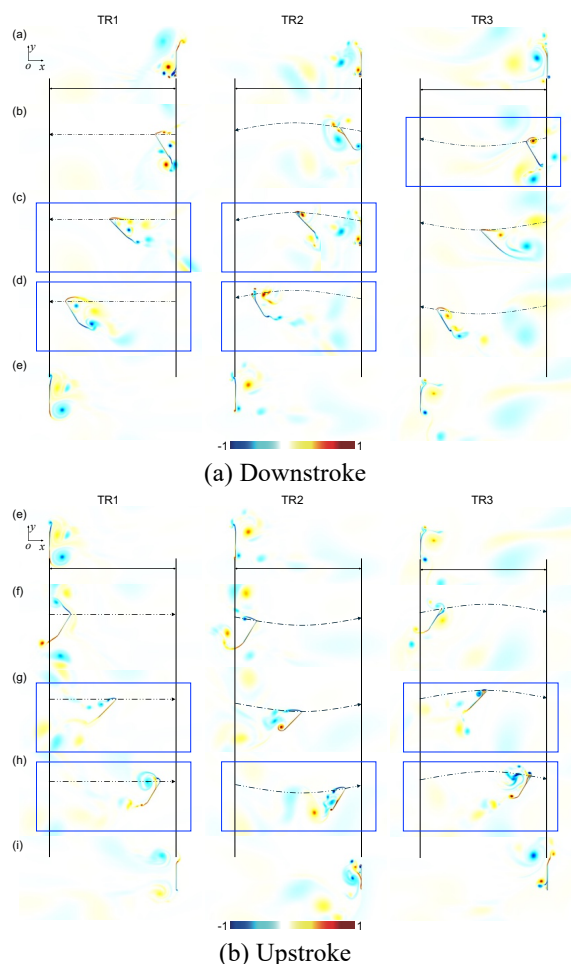


Fig. 10 Effects of motion trajectory on instantaneous vorticity fields around wing section for first-second flapping wing cycle during (a) downstroke and (b) upstroke under SAP condition.

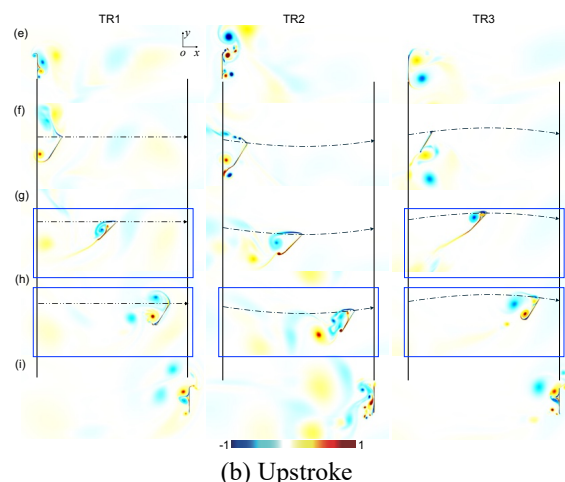
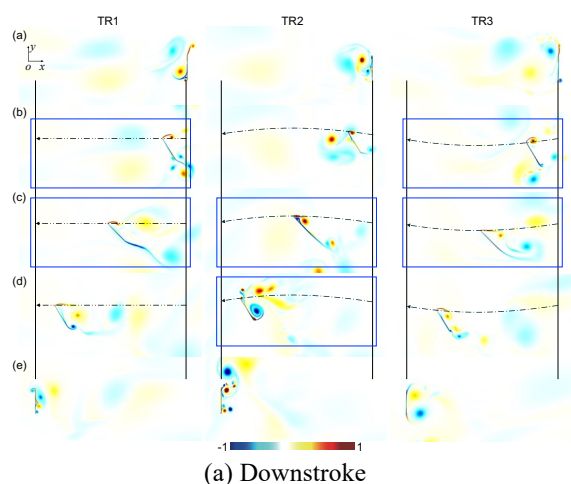


Fig. 11 Effects of motion trajectory on instantaneous vorticity fields around wing section for first-second flapping wing cycle during (a) downstroke and (b) upstroke under LAP condition.

4. さいごに

本研究の目的は、昆虫の羽ばたき特性への大気密度変化の影響とその特性変化の空気力学的な影響についての知見を得ることである。チャンバー内の空気を減圧した環境下で自由飛行中のエビガラスズメガの翼と胴体の運動計測、翼端軌跡のパターン分析と2次元数値流体解析を行い、以下の知見を得た。

エビガラスズメガは、減圧時には羽ばたき振幅と周波数の両方を増加させ、高揚力発生が期待される翼端軌跡を描く羽ばたきを実施することで、減圧による空気力の減少を補償している可能性が高い。計測データをモデル化した簡易な羽ばたき運動に対する2次元数値流体解析の結果、運動軌跡の違いが翼まわりの渦構造に大きく影響するが、高空気力発生時にはLEVやTEVが発生していることが分かった。

今後の予定として、本研究で考慮できていない翼の詳細な動きや断面変形が翼まわりの渦構造に与える影響を調べる必要がある。そのために、計測した翼面運動データをすべて活用した数値流体解析を実施し、減圧時における翼まわりの渦構造と空気力発生の関係を解析する予定である。

謝辞

本研究はJSPS科研費JP22H01397、JP23K22668、JP25K08120、JP25K00034の助成を受けたものである。エビガラスズメガの蛹は前橋工科大学安藤規泰准教授より提供を頂いた。エビガラスズメガの飛行動画は青野研究室の卒業生の井上弘貴氏が撮影したものである。工学院大学山本憲准教授には、高速度カメラの撮影について有益な助言を頂いた。

参考文献

- [1] Shyy, W., Aono, H., Kang, C., and Liu, H., “An Introduction to Flapping Wing Aerodynamics”, *Cambridge University Press*, (2013).
- [2] Liu, H., Wang, S., and Liu, T., “Vortices and Forces in Biological Flight: Insects, Birds, and Bats”, *Annual Review of Fluid Mechanics*, Vol. 56, (2024), pp. 147-170.
- [3] Dillon, M. E., Frazier, M. R., and Dudley, R., “Into Thin Air: Physiology and Evolution of Alpine Insects”, *Integrative and Comparative Biology*, Vol. 46, (2006), pp. 49-61.
- [4] Altshuler, D. L., and Dudley, R., “The Physiology and Biomechanics of Avian Flight at High Altitude”, *Integrative and Comparative Biology*, Vol. 46, (2006), pp. 62-71.
- [5] Altshuler, D. L., Dickson, W. B., Vance, J. T., Roberts, S. P., and Dickinson, M. H., “Short-amplitude High-frequency Wing Strokes Determine the Aerodynamics of Honeybee Flight”, *Proceedings of the National Academy of Science*, Vol. 102, (2005), pp.18213-18218.
- [6] Vance, J. T., Altshuler, D. L., Dickson W. B., Dickinson, M. H., and Roberts, S., “Hovering Flight in the Honeybee *Apis mellifera*: Kinematic Mechanisms for Varying Aerodynamic Forces”, *Physiological and Biochemical Zoology*, Vol. 87, (2014), pp. 870-881.
- [7] Dillon, M.E. and Robert D., “Surpassing Mt. Everest: Extreme Flight Performance of Alpine Bumblebees”, *Biology Letters*, Vol. 10, (2014), 20130922.
- [8] 黒柳天翔、井上弘貴、青野光、安藤規泰、“高高度飛行模擬環境で自由飛行するスズメガの運動計測とその変化”、日本動物行動学会第43大会、2024, P64 (ポスター発表)
- [9] Stöckl, A. L., and Kelber, A., “Fuelling on the Wing: Sensory Ecology of Hawkmoth Foraging”, *Journal of Comparative Physiology A*, Vol. 205, (2019), pp. 399-413.
- [10] Mathis, A., Mamidanna, P., Cury, K. M., Abe, T., Murthy, V. N., Mathis M. W., and Bethge, M., “DeepLabCut: Markerless Pose Estimation of User-defined Body Parts with Deep Learning”, *Nature Neuroscience*, Vol. 21, (2018), pp. 1281-1289.
- [11] Lehmann, F.-O., and Pick, S., “The Aerodynamic Benefit of Wing-wing Interaction Depends on Stroke Trajectory in Flapping Insect Wings”, *The Journal of Experimental Biology*, Vol. 210, (2007), pp. 1362-1377.
- [12] Liu, H., and Aono, H., “Size Effects on Insect Hovering Aerodynamics: an Integrated Computational Study”, *Bioinspiration & Biomimetics*, Vol. 1, (2009), 015002.
- [13] Fujii, K., and Obayashi, S., “High-resolution Upwind Scheme for Vortical-flow Simulations”, *Journal of Aircraft*, Vol. 26, (1989), pp. 1123-1129
- [14] Lele, S. K., “Compact Finite Difference Schemes with Spectral-like Resolution”, *Journal of Computational Physics*, Vol. 103, (1992), pp. 16-42.
- [15] Abe, Y., Nonomura, T., Iizuka, N., and Fujii, K., “Geometric Interpretations and Spatial Symmetry Property of Metrics in the Conservative Form for High-order Finite-difference Schemes on Moving and Deforming Grids”, *Journal of Computational Physics*, Vol. 260, (2014), pp. 163-203.
- [16] Gaitonde, D.V., and Visbal, M. R., “Pade Type High-order Boundary Filters for Navier-Stokes Equations”, *AIAA Journal*, Vol. 38, (2000), pp. 2103-2112.
- [17] Fujii, K., “Simple Ideas for the Accuracy and Efficiency Improvement of the Compressible Flow Simulation Methods”, *Proceedings of the 1st SST-CFD Workshop*, (1998), JAXA-SP-06029E.
- [18] Chakravarthy, S. R., “Relaxation Methods for Unfactored Implicit Upwind Schemes”, *22nd Aerospace Sciences Meeting*, AIAA Paper 1984-0165, (1984).