昆虫飛翔の物理

飯間 信
北海道大学電子科学研究所

（2001 年 9 月 4 日受理）

目次

1　本題の前に　448
1.1　はじめに 448
1.2　概観 449

2　生物の運動機構の物理　450
2.1　生物を物理的観点から研究することの意義 450
2.2　昆虫の飛翔と言う問題 . . . 454

3　航空力学の基礎　458
3.1　流体力学 458
3.2　流体中に置かれた物体がうける力 460
3.3　揚力 462
3.4　抗力 468
3.5　極性図 468
3.6　Reynolds 数による翼の特性の違い 470
3.7　準定常性の仮定 472

4　昆虫の飛翔形態　473
4.1　無次元数 J 473
4.2　空中停止 475

5　定常翼理論によるはばたき運動　478
5.1　定常翼理論を用いたはばたきの解析 478
5.2　準定常性の仮定の破綻 . . . 481

6　動的な飛翔の理論　483
6.1　突然動き出す翼 483
6.2　叩く、放り出す、剥ぐ . . . 485
6.3　動的失速 489
6.4　渦輪理論 492

7　飛翔の流体力学モデル　495
7.1　2 次元はばたき翼の流体力学モデル 496
7.2　2 次元はばたき推進モデル　497

8　終わりに　503

本稿は、pLaTeX2e および、松阪大学の奥村晴彦氏が作成した jsarticle.cls を用いて組版された。本稿には、文部省科学研究費の補助を受けて得られた研究結果の一部 (第 7.2 節) が含まれている。

1　本題の前に

1.1　はじめに

誰でも子供の時、虫とりをして遊んだことがあるのではないだろうか。トンボは、捕まえようと捕虫網をどんなに振り回しても、それをあざ笑うかのようにゆうゆうと逃げ回る。蝶は翅をヒラヒラさせながら花の蜜を吸い、あるいは空を優美にたゆたうており、子供の時は網で捕まえて遊んだものだが、今思うと何か気の毒な気がする。あるいはあのうっとおしいハエなどはこちらの攻撃に対して非常に素早く反応して飛び立つため、昔の剣豪のまねをして、箸やだんごの串で突き刺そうとするも、当然のことながら一度も目的は果たせなかったものだ。

さて年月が過ぎ、物理学者の端くれとして多少知識が増えた今、改めて虫がどうしてあんなに上手に飛んでいたのか考えると、疑問がいろいろと湧いてくる。昆虫の飛び方は種によっても違うし、飛行の操作性能もどうやら違うようだ。なぜ、あんなに大きな翅を小さな体で動かせるのか。例えば外敵から逃れるような場合、彼らは外界からの情報を処理して飛行していることは明白である。しかし、こういう情報処理は通常の飛行状態でも必要なのか。空を駆け巡るのは、少なくともヒトの２足歩行より難しそうだが、そんなに脳が発達しているのか。もしそうでなければ、どのような機構で、あの高度な（あるいは素早い）操作性が実現されているのか。そもそも、あの翅の大きさとあの体重で飛べる、ということは既存の知識から見て自明なのだろうか。

このように考えていくと、「昆虫飛翔の物理」という題は、まだいささか曖昧さを含んでいるということになる。それは昆虫の飛翔という研究対象は我々にとってあまりに馴染みがあるため、問題をいくらでも考え付くということに理由の一つがあろう。

本稿では、昆虫飛翔の揚力生成の流体力学的機構を、主に物理的な観点から概観することを目的としている。これは「昆虫飛翔の物理」のごく一部である。したがって、仮に各種の飛翔理論を羅列するような構成にした場合、題名から想像される内容として読者には今一つピンと来ないのではないか、という危惧が筆者にはあった。ピンと来ないというのは、例えば解説される飛翔理論を生物としての実体と比較したとき感じるであろうある種の欲求不満（「生物は、外界との情報のやり取りをしながら、本能に基づいて子孫を残すために日々能力の限りをつくして運動しているのだ。そういう現実から比べると、あまりにもちんけなモデルではないか」）であったり、あるいは、ある理論が非常にエレガントであることを認めたとして、その理論が、そのエレガントさゆえに、実際の生物の飛行の

理解とどう関係しているのかわからない、という焦燥感であるかもしれない。

そこで本稿は、ややイントロを長くして、まず生物から「生物らしさ」を排除して物理的に見る、ということについて少し考えてみることにする。次に「昆虫飛翔の物理」に関連する問題をざっと見渡したうえで、本論に入るという構成にした。その関係上、一部の読者にとっては不要な章が含まれるかもしれないため、次節で内容を概観する。

1.2 概観

第2章では、まず生物を物理的に見るという考え方について述べる。

昆虫に限らず生物について考えるとき、生物の中身を研究するだけでは完全ではなく、外界と生物の相互作用を考慮に入れることが生物を理解するのに重要である。物理的な解析は、こういった理解に有効な道具の一つである。これには、単純化により普遍的な一定の結果を与えることができるという御利益があるが、同時に単純化が妥当に行われるのかどうかを検証する必要がある。本稿の目的である昆虫飛翔の解析に限っても同様である。

こういった議論をした後で、「昆虫飛翔の物理」という問題に関連した話題を幾つか述べたあと、ここでは揚力生成機構に絞って話を進めることを規定する。

第3章では、続いて解析の基本の道具、流体力学と航空力学の基本的な事柄を確認し、Reynolds 数という基本的な量を用いて、昆虫飛翔の位置づけを行う。昆虫飛翔の Reynolds 数は飛行機のそれよりも小さい。この点で、飛行機などとやや異なる流体力学的特性を持つことが期待されるということも述べる。

第4章では、昆虫の飛翔による揚力生成を論じる前段階として、飛翔の形を分類する。そのために必要な「無次元飛行速度」という量を導入し、この量を用いて、飛行機に近い巡航と、昆虫に特徴的な空中停止とに分類を行う。さらに昆虫の空中停止は3種類に分類できるということを述べる。

これで、流体力学／航空力学という基本的な道具と、昆虫の飛翔形態の分類という基礎的な知見ができたので、これらを組み合わせて解析を始めることができる。第3章で述べた方法をはばたき運動に適用するには「準定常性の仮定」という大きな仮定が必要である。

第5章では、この仮定が成立するのかどうかを検証する。結果は否定的であり、これは昆虫の飛翔が飛行機の飛行とは異なる機構で成立していることを意味する。

そこで翅の非定常運動を考慮にいれた、昆虫の飛翔を説明するためのモデルを第6章でいくつか紹介する。単に翼が静止状態から動き出した場合の物理量の時間的変化の議論から始まり、翅の非常に技巧的な運動を用いるものや現象論的な議論など、観点の違いに着

目していくつか選んでみた。中でも、動的失速という現象は、現在もっとも研究が進んでおり、昆虫の飛翔をよく説明することができると期待されているモデルである。

最後に、第7章で、翅周りの流体運動を直接数値計算することにより、飛翔の物理を解明しようという研究について、2つの例を紹介する。一つは、単一の翼をはばたき運動させたときの周囲の流体運動を解析したもの、もう一つは2枚の翅をはばたかせ、その重心運動まで考慮にいれたモデルである。はばたき運動に伴う渦と翅の動力学の複雑な様相、および、その物理解析について述べる。

2　生物の運動機構の物理

ここでは、生物の運動機構についての観測事実から話を始め、生物の運動機構を物理的に解析することの御利益を示す。また、昆虫の飛翔を研究することの意義と、そのポイントについて述べる。

2.1　生物を物理的観点から研究することの意義

■生物の運動形態　まずは観測事実から話を始めよう。図1には、さまざまな生物の体長と最大移動速度の関係が、その主要な生活環境別に記号を分けて記入されている。記載されている生物の大きさは、$1\mu(=10^{-6})$m から 10m のオーダーまで 10^7 もの範囲に渡っている。体長に応じて、移動速度も 10^{-5}m/s から 10m/s のオーダーに渡り分布している。面白いことに、飛行生物を除けば、これら2つの量は概ね比例している。つまり (飛行しない) 生物の体長 L と最大移動速度 V の間には、

$$L \simeq 0.1 \times V \tag{1}$$

という関係式が成立する。

こういう関係式の一つの御利益は、比較の基準になりうるということであろう。例題として、「オリンピック選手は走るのが速いのか」「オリンピック選手は泳ぐのが速いのか」という問題を考える。もちろん、生物としてである。

図には、シドニーオリンピックの金メダル記録 (女子フルマラソンと男子 1500m 水泳) を「ヒト」として載せた。関係式 (1) から見ると、マラソンは粗く言うと関係式で表される直線上に乗っているので、生物として概ね標準的な速さであることがわかる。水泳の場合は、体長が同程度の他の生物に比較して明らかに遅い。当然人間の体は主に陸上を移動するためにできており、水中を移動するためにはできていないので、これらの結果は全く妥当である。このように、人間と他の生物との運動機能を比較しようとする時、普通は比

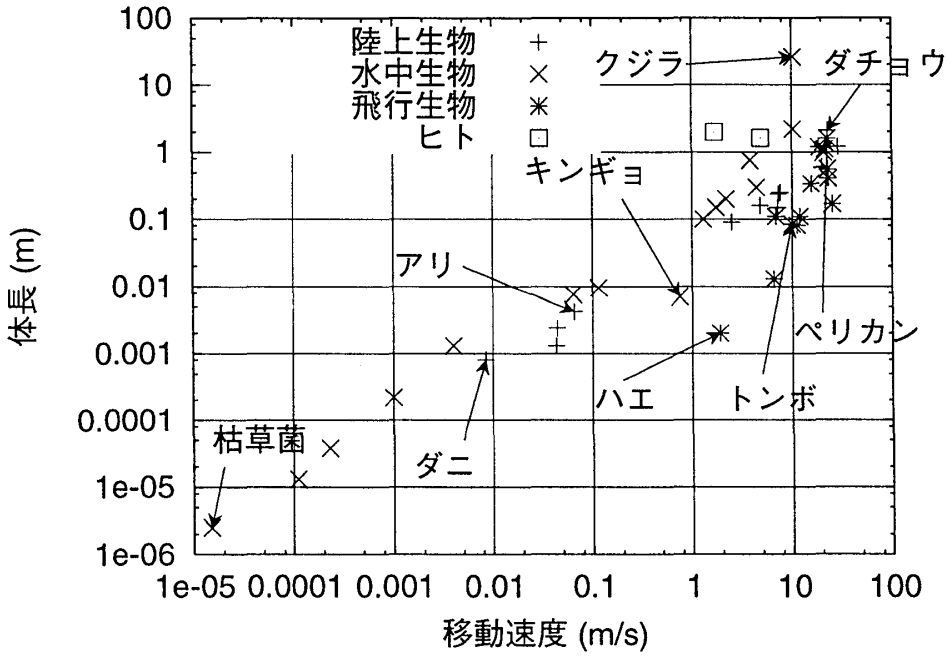

図 1: 生物の体長と最大移動速度の図。文献 [38] に挙げられているデータを利用。主要な生活空間 (陸上、空中、水中) にグループ化している。筆者により、ヒトの場合を付け加えている。移動速度の大きい方は走行（女子マラソンの記録から算出)、小さい方は遊泳（男子 1500m の記録より算出）を表す。

較対象となる生物の大きさ（体長）が違うので、何らかの基準 (この場合は関係式 (1)) が必要となる。

しかしこういう関係式は上記のように経験的な一種の物差しとしての使用法以上に物理屋の関心を掻き立てる。というのは、図につけられた例をみると明らかであるが、これらの生物は大きさが異なるだけではなく、体型や運動機能が全く異なるさまざまな種の集合だからである。単純な相似関係にない生物の物理量が式 (1) を満たすことは決して自明ではない。それにもかかわらずこういう普遍的な関係が成立することから、生物の周囲を取り巻く環境の物理的特性が、移動速度といった生物固有と思われる量に大きな影響を及ぼしている事が容易に想像できる。こういう周囲の環境を含めて生物の運動を物理的に解析することができれば、物理屋として非常に興味深いし、生物学的にも意味のあることではなかろうか。

なおこの種のスケーリング則は生物にかかわるさまざまな量の間に成立することが知られており、そのうちには物理的考察から導き出されるものがある。しかし、このような物理的考察はスケーリング則が成立していることの傍証にはなっても、スケーリング則の証明そのものではない。つまり、このような関係式が成立するからといって、その物理的考

察がいつも正しいわけではない。ただし、もしある物理的考察から導き出されたスケーリング則が、観測結果を説明しないとすれば、その物理的考察が間違いであるということはいえる。

図1に示された量のうち、水中生物に関しては、体表上の流体の流れの性質を単純に考慮にいれた解析を行うと、$U \sim l^{\frac{3}{5}}$ または $U \sim l^{\frac{3}{7}}$ という関係式が成立する [42]（2種類の関係式が書かれているのは、魚の体表付近の流れの性質に依存するからである。第3.6節も参照のこと）。が、これらはいずれも実測と合わない。永井は、文献 [42] の中で、魚について体長とその最高速度の関係を理論的に説明できない原因として、1）魚の体表における摩擦抵抗係数が、剛体壁の場合よりも大きい、2）魚の筋肉が発生できる仕事率が理論的予測より大きい、3）魚のヒレの運動が生み出す流体力学的効果により単純な見積もりでは説明できない、という可能性を挙げている。

このように、生物の運動に関してはわかっていないことが多く、理論的考察と観測事実を合わせることは簡単ではない。それは、周囲の物理的環境から単純に作り出したスケーリング則が必ずしも観測と合致しない、ということである。つまり生物の歩行や飛行、あるいは遊泳といった移動機構と周囲の物理的環境の関係は単純ではなく、両者は総合的に絡み合って生物の形や生理機能、さらには生態に至るまでのあり方を決定していると考えられるのである。

生物の運動機構を物理学的な観点で研究することは、ともすると与えられた筋肉や骨格の知見から演繹される必然的結論を確認するだけの作業であると捉えられがちである。しかし、物理の手法 —— 単純化、モデル化、類推など —— を用いた解析は、進化の過程で筋肉や骨格がなぜそういう形にならねばならなかったのか、という合目的的疑問に答える有力な一つの方法たりえることを強調したい。

■運動機構の物理学　さて、先ほど確認したように、生物の運動機構を物理学的に解析することは、少なくとも議論に対する一定の指標を与えたり、生物の運動機構についての様々な仮説を検証したり、間違った仮説を取り除いたりする、という御利益がある。

これを説明するために、「歩行の物理」として、人間の最大歩行速度を物理的な観点から見つもってみよう [43]。ここで「歩行」とはヒトの二本足による移動形態で、両足のどちらか一方は常に地面についている状態の運動を指し、歩行に際しては、膝の角度は一定で曲げ伸ばしは行わないとする。これらは、競技種目として知られる競歩のルールでもある。

図2に示したように、人間の歩行においては、体の重心と足が同一の鉛直面内にあるものとし、足首や足指関節の運動は差し当たって無視をする。人間の質量を M、歩行の特

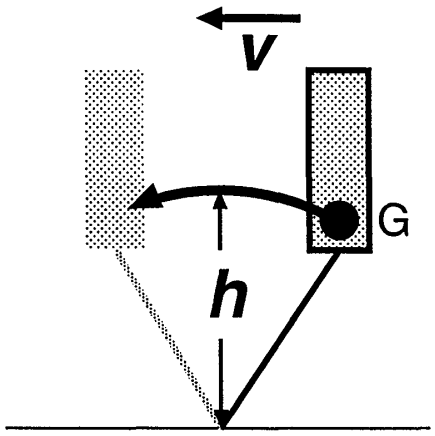

図 2: 最も簡単な人間の歩行の物理モデル。長方形は胴体、線分は片足、**G** は重心を表している。ここでの歩行の定義に従い、重心が移動する間は膝は曲がらず、足はついたままである様子が図示されている。

微的速度を V、重心の地面からの高さを h とすると、片足が地面についている間、重心は局所的な円運動を行う。このとき、重心を中心とする座標系でみると、重心には遠心力と重力がかかっている。歩行が成立するためには、片足が地面から離れないことが必要である。そのための条件は、遠心力が重力より小さい、すなわち

$$M\frac{V^2}{h} < Mg \qquad (g\text{: 重力加速度 }) \tag{2}$$

$$\Leftrightarrow V < \sqrt{gh} \tag{3}$$

となる。これは歩行速度に上限があり、その上限は体重にはよらないが、重心の地面からの高さ ($\simeq$ 足の長さ) によって決まることを示している。大まかな値を見積もるために $h = 1.0\mathrm{m}$, $g = 10\mathrm{m/s^2}$ と置くと、上限の速度は $V \simeq 3.1\mathrm{m/s}$ となる。これは時速 10km 程度であり、小走りするかしないかの速度なので、直感的にももっともらしい[*1]。

このような物理的モデルによる歩行の解析は、筋肉が発生できる仕事率など生物自身の性能は一切用いていないことに注目しよう。それは当たり前のことだが、生物の運動は生理学的な情報だけから決定されるわけではなく、周囲の環境や自身の体の機構の物理的特性にも大きくよっている、ということである。

一方で、このような解析には幾つかの落とし穴がある。まず第一に解析を行うために用いてきた数々の単純化の妥当性をどう正当化するのか、という問題である。歩行の例で、競歩の世界レベルの記録をみると[*2]平均速度は $V \simeq 4\mathrm{m/s}$ であり、これは上の見積もり

[*1] 是非ためして頂きたい。

[*2] 男子 20km 競歩では、1 時間 20 分位が世界記録である。

よりどう考えても大きい。この値を出すために必要な足の長さは 1.6m ほどになり、そんな人間はこの世に存在しない。実際競歩では腰をひねることが記録を出すのに重要であるといわれており、この場合重心が2次元面内で円運動する、という仮定は間違っていることになる。つまり競歩を解析するならば、先のモデルは適当ではないのである。

もう一つの問題点は、より精度のよいモデルを構築することが加速度的に難しくなることである。先のモデルで話をすると、「競歩の物理」を考えるために腰のひねりを入れた歩行のモデルを考えることは可能である。胴体を直方体の剛体だとし、重心が上下動しないように直方体を捻りながら歩くモデルを考えればおそらく精度は改善されるであろう。さらに股関節、膝関節、足首関節の弾性 (完全に動かない筈はないので) を考慮に入れればもっと現実に近いモデルになろう。しかしこうすることでモデルの振る舞いを規定するパラメータの数は膨大になり、それら物理パラメータ (関節の曲がりやすさなど) をどう与えるかという新たな問題が発生する。一般に、こういった個々のパラメータを決定するのは難しい場合が多い。一つの方法は、実際の運動の観測値を再現するように値を調節する、ということであるが、この場合はその値のもつ意味がよく分からなくなる。多くの自由度と調節された物理パラメータを用いてある現象が再現されたとしても、運動の本質的な理由を突き止めたとは言い難い（むろん、時と場合によるが)。

最後に指摘すべき問題は、仮に物理モデルが現象を説明できたとしても、「たまたまモデルの結果と現象が一致しているだけで、モデルの仮定と現象のおこる原因は全然別」だという可能性を排除するのが難しい、ということである。その場合、なるべく簡単なモデルを採用し、別の現象で、そのモデルでは説明できないものが現れるまではそのモデルを信用する、という基準で理解を進めることにする。

以上物理モデルを用いて生物の運動を研究することについて、あえて幾つかの問題点を述べた。しかし物理モデルは、1) 現象を生物の詳細な情報と切り離して解析できる、2) 現象を単純化することで、本質的なものを探ることができる、3) 少なくとも、より詳しい議論や解析、あるいは生物学的研究を行うための指針となる、という以上3点で有益である。本稿で述べるのは、基本的にこのような物理モデルを用いた昆虫飛翔の解析である。

2.2　昆虫の飛翔と言う問題

さて、ここから本題に入り、昆虫の飛翔を理解するにはどのような事を理解すれば良いのか、ということを少し分解して考えてみよう。

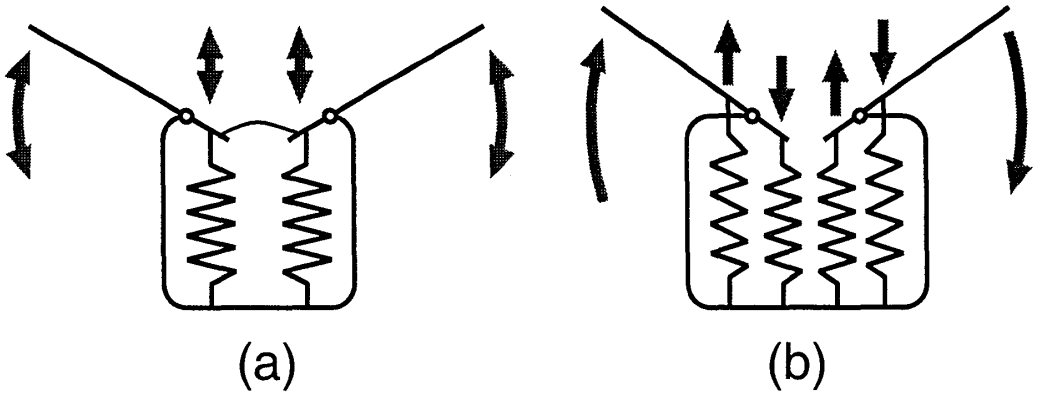

図 3: 昆虫のはばたきを実現する筋肉のつき方。昆虫の胴体を横に切った断面である。四角は胴体、斜めの線分は翅、バネとして描かれているものが筋肉を表している。白丸は翅の運動の支点である。(a) 間接筋。一枚の翅を動かすのは 1 つの筋肉である。打ち上げはこの筋肉の収縮による。打ち下ろしは別の筋肉 (示されていない) が胴体を前後に収縮させることにより背板 (曲線で表されている) を上方にはね上げる事で実現している。(b) 直接筋。一枚の翅を動かすのは 2 つの筋肉である。これらの筋肉が収縮と弛緩を同時に行う事で、翅を動かしている。

■生物学的レベルの理解　まず、生物としての昆虫という観点からの理解が考えられる。昆虫の飛翔は基本的に翅を振動させて飛ぶ動力飛行であるので、その翅の振動を実現するための筋肉の構造についての研究があげられよう。

多くの飛行する昆虫の翅は片側に 2 枚 (左右で 4 枚) あり、胸部に取り付けられている。翅を動かす筋肉のつき方には 2 種類あり、そのつき方に対応して直接筋、間接筋と呼ばれている (図 3)。図に示されているように、直接筋は 2 つの筋肉で一枚の翅を振動させるため、左右別々に運動させることが可能であるのに対し、間接筋は左右の翅を同時に振動させることしかできない構造になっている (図 3 のキャプション参照)。

しかしながら、間接筋によるはばたき運動では、胴体と翅の間に起こる共鳴現象がはばたきのトルクを効率よく生成しているという現象が知られている [43]。この場合、はばたきの振動数は共鳴条件から決まる振動数に限定されるので、飛翔機構を考えるときの制限になる。

また Lighthill の議論によれば、筋肉がすることのできる単位時間あたりの仕事と、翅を駆動するのに必要な仕事率 (翅が生成する揚力から計算される) が釣り合うようにして見積もると、飛行生物の翼長 (定義は図 7 参照) l とはばたき周波数 f の関係が $f \sim l^{-1}$ のように得られる ([38]。また文献 [43] にも導出が載ってい)。この関係式は蝶のような翅のアスペクト比の小さい昆虫を除いて、広い範囲で成立している (図 4)。この場合ス

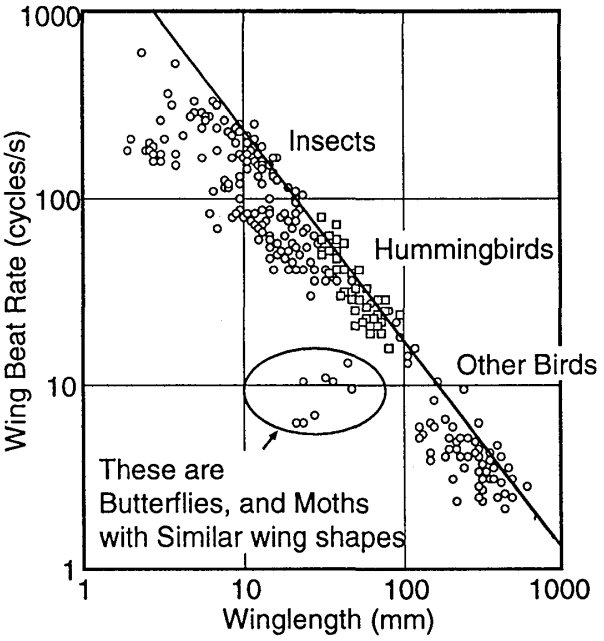

図 4: 飛行生物のはばたき周波数と翼長をプロットしたグラフ。文献 [13] をトレースして作成した。中抜の四角はハチドリ (hummingbird)、白丸は昆虫 (Insects) またはハチドリ以外の鳥 (other birds) である。蝶や蛾、あるいは同様の翼形をした昆虫 (丸で囲っている部分) を除けば、概ねベキ則が成立していることがわかる。

ケーリング則の導出自体は力学的な関係式によるが、筋肉ができる仕事の大きさと体の大きさの関係は生物学的知見から得られるものである。ここで述べたスケーリング則の導出には、(筋肉ができる仕事の大きさ) $\propto$ (筋肉の質量) $\propto$ (翼長)^3 というかなり粗いスケーリング則が用いられているが、観測値はこの単純な関係からすこしずれるようである [43]。こういった関係式を理解することは、はばたき運動を生み出す生物学的機構の理解と言う意味で生物学的アプローチの一例であろう。

またこれらの生物学的情報は、運動を駆動する仕事 (率) に対する制限を与え、間接的にははばたき運動そのものにも影響を与えている。つまりこの観点からの研究は生物学的には当然重要である以上に、飛翔機構の解析にとっても重要である。それはここでの例で見たように、本稿の主要な目的である物理的解析を行う際にも影響を及ぼす場合があるからである。しかしながら、本稿ではこの話題についてはこれ以上立ち入らないことにする。

■揚力生成機構　昆虫の飛翔を理解する重要な要素は、何らかの機構ではばたく翅が、昆虫自身にかかる重力を支えられるだけの揚力を生成できる、ということを証明する事である。

これは単純なようで実は全く自明ではない。飛行機とのアナロジーで説明がつく、と考える人も多いと思うが、昆虫の飛翔は飛行機の飛行とは本質的に異なることが分かっている。言い方を変えると、飛行機が飛ぶ事を証明できる理論では、昆虫は飛べない。この事は第 5.2 節で詳しく説明する。

ここでは本質的な理由はさておくとして、昆虫の飛翔を流体力学的にみると、実に興味深い現象である事が分かる。昆虫飛翔の機構は、流体力学的に見ると、流体とそれを駆動する翅との間の動的な強い非線形相互作用からなっている。翅の運動は周囲の流体を駆動する。これには境界層の剥離に伴う高渦度領域 (渦輪や渦管) の生成が付随する。この高渦度領域は比較的長い時間流体中に留まり、再び翅と相互作用を起こし、翅そして昆虫の重心の運動に影響が及ぶ。こういった複雑な現象を統一的に理解することが必要であることが最近の研究で明らかになっている。

非線形相互作用によって生み出される揚力の起源（の物理的な理解）が本稿のテーマであり、詳しくは、第 6 章以降で説明する。

■安定性、あるいは操作性　さて仮に前節で述べたようなはばたきによる揚力生成機構が分かったとしよう。しかし、それだけで「飛べる」ことが理解できたと考えるのは早計である。飛行機でもそうだが、物が飛ぶためには 1) 自身にかかる重力を上回る揚力を生成できること、の他に、2) その状態が安定であること、が必要不可欠である。飛行機の水平尾翼、垂直尾翼がある理由、また後退翼がよく使われる理由、あるいは紙飛行機で主翼に上反角をつける理由などすべて安定性と関係がある。

しかし、ある飛行状態が安定であることは同時に操作性が悪い、ということになる。戦闘機などでは、敢えて安定性を悪くして操作性を上げている例もある。これらは相反する要請であるので、実際生物飛行の安定性がどうなっているのかという問題以前に、どういう安定性（操作性）が望ましいのかという問題があるように思われる。

加えて、生物としての飛翔を理解するというのであれば、その揚力生成機構は 3) その生物が生きぬくのに必要な操作性を備えた飛翔機構である、ということを示すことが重要である。具体的には定常的飛翔の安定性から始まって、離陸着陸、あるいは空中停止 (hovering) や旋回性能など、飛翔機械として昆虫を見た時の空力性能などの問題であるとか、あるいは行動学とこれら空力性能の関係などが挙げられる。

昆虫の安定性などの空力性能は残念ながら分かっている事はあまりない。文献 [7] に 1 章を割いての記述があるので興味がある方は参考にされるとよい。

昆虫の生態と飛翔機能については、例えばある種の蝶では繁殖戦略として 2 種類あり、それらの繁殖戦略に応じて翼の形が変わったり、空力性能が違う、という研究が知られて

いる。しかしながら、こういった研究の難しさとして、繁殖戦略と飛行機能が直接結び付いている事をどのように証明するのか (たとえばオスがメスを奪い合う時に、邪魔にならない形の翅になっているなどの可能性もあろう) という問題がある。

いずれにしても、ここで述べたような問題は「昆虫飛翔の物理」にとって不可欠であると思われるが、まだ十分な研究が行われたとは考えられず、今後の発展を期待したいと思う。

まとめると、本稿では昆虫飛翔の揚力生成機構を、主に物理的観点から解説するのを主要な目的とし、運動を駆動する仕事の発生機構や繁殖戦略や行動学と飛翔形態の関連などについては論じない。

3　航空力学の基礎

本章の目的は、流体力学、航空力学の基礎知識の確認をすることである。航空力学は、基本的に定常状態を取り扱う手法であるため、非定常性が重要である昆虫の飛翔の解析とは本来相容れないものである。しかし昆虫を動く翼をもつある種の飛行機 (のようなもの) と見なし、航空力学的量を測り、両者を比較することは有意義である。

そこで本章では、定常飛行または滑空を題材にして、航空力学の基礎的な部分を説明する。滑空は、大きな飛行生物で良くみられる飛行形態である。例としては、アホウドリやカモメなどを思い浮かべればよい。図 1 と図 4 からわかるように、原則的にサイズの大きな飛行生物ほどはばたき周波数が低くなり、同時に巡行速度が大きくなる。この極限の状態が滑空に対応するわけである。

3.1　流体力学

最初に流体力学の用語と記号を確認しておく。本稿であつかう気体は全て非圧縮性を満たしている。つまり速度場を $\boldsymbol{u}$ として、

$$\nabla \cdot \boldsymbol{u} = 0 \tag{4}$$

という関係式が成立する。ここで、∇ は勾配を、$\nabla\cdot$ は発散を表す演算子である。

非圧縮流体の基礎方程式である、 Navier-Stokes 方程式は

$$\frac{D\boldsymbol{u}}{Dt} = -\frac{\nabla p}{\rho} + \nu \Delta \boldsymbol{u} \qquad \left(\frac{D}{Dt} \equiv \frac{\partial}{\partial t} + (\boldsymbol{u} \cdot \nabla)\right) \tag{5}$$

である。式に出てくる変数は、表 1 にまとめておく。密度 ρ と動粘性率 ν については空

変数	表すもの
$\boldsymbol{u}$	速度場
$\boldsymbol{p}$	圧力場
ρ	密度 (1.2 kg/m^3)
ν	動粘性率 (1.8×10^{-5} N$\cdot$s/m^2)

表 1: Navier-Stokes 方程式の変数のリスト。

気の場合の値 (25 度、1 気圧) を示している。これらの量は、本稿では定数とする。また、$\Delta \equiv \nabla \cdot \nabla$ である。

方程式 (5) は流体の運動方程式を表しており、特に左辺を「慣性項」といい、右辺第 2 項を「粘性項」という。各項の詳しい説明については、文献 [41, 44] などを参考にされたい。境界条件は、境界が静止した場合、 $\boldsymbol{u} = \boldsymbol{0}$ (粘着条件) である。

なお、方程式 (5) において、$\nu = 0$ としたものを Euler 方程式といい、この場合境界条件は $\boldsymbol{u} \cdot \boldsymbol{n} = 0$ ($\boldsymbol{n}$ は境界面における法線ベクトル; すべり条件) である。

Navier-Stokes 方程式は、基本的に流体粒子 (流体中の微小体積に注目したもの) の運動方程式であり、その流体粒子にとっての外力は 1) 流体運動に伴い生成された圧力、2) 流体粒子の周囲の流体または境界と速度を合わせようとする方向に働く粘性、の 2 種類ある。境界のごく近傍では、粘性の働きで流体粒子が境界と同じ速度になる。また、Euler 方程式で記述される場合は、粘性の働きがないので、壁を突き抜けさえしなければよい。それがすべり条件になる。

流体運動を解析する場合には、このどちらが主要な働きをしているのかを把握する必要がある。そのために便利な量が、無次元数である Reynolds 数 Re であり、

$$Re \equiv \frac{UL}{\nu} \tag{6}$$

と定義される。ここで U は特徴的な流体の速度、L は特徴的な流体運動のスケールである。例えば、川の真中に杭が一本立っているものとしたとき、U としては川の平均流速、L としては杭の直径を選べばよい (流体が杭を回り込むことにより流れの変化が起こるから) [*3] 。

[*3] Reynolds 数は、非線形項 (慣性項と右辺第 1 項の圧力項) と、粘性項の比を特徴づける量である。式 (5) の発散をとると、$\nabla \cdot \{(\boldsymbol{u} \cdot \nabla)\boldsymbol{u}\} = -\frac{1}{\rho}\Delta p$ という関係式が得られるので、非線形項を構成する両者の大きさは釣り合っている (ただし、境界条件から来る寄与が無視できるときに限る)。非線形項の大きさを、慣性項で見積もると、$U/(L/U) = U^2/L$ となる。また粘性項の大きさは、$\nu U/L^2$ と見積もるこ

昆虫の飛翔の場合、Reynolds 数はどの程度の大きさになるだろうか。特徴的速度をどのように選ぶかで2通りの見積もり方が考えられよう。

一つは、特徴的速度 U として並進速度をとるという方法である。図1によれば、例えばトンボの場合、$U = 10$ m/s 程度、体長 $L = 8.5 \times 10^{-2}$ m であるから、Reynolds 数は $Re \simeq 4.7 \times 10^4$ の程度であるということになる。また、ショウジョウバエの場合、$U = 1.9 \times 10^{-2}$ m/s、$L = 2.0 \times 10^{-3}$ m なので、$Re = 2.1$ 程度となり、Reynolds 数はトンボに比べて非常に小さいように見える。

もう一つの見方は、特徴的速度として翅がはばたく速度を採用することである。これははばたき周波数を f, 翼長を l とすれば、$U \simeq fl$ として見積もることができる。図4をみると、これらの間には (蝶を除くと) 非常に粗く言って、$fl = 1$m/s という関係式が成立している。そこで特徴的な長さとして l を用いると、$Re = (fl)l/\nu \simeq 10^5 l$ という関係式を得ることができる。先のショウジョウバエの場合、こちらの見積もりでは $Re = 200$ 程度となり、先の見積もりより2桁も大きい。

翅に対する空気の相対速度は並進速度と翅のはばたき速度の合成であるので、有効な翅の速度は大きい方の速度で見積もるのが正しい。極端な話、空中停止する昆虫の場合だと並進速度で見積もった Reynolds 数はゼロである。トンボの場合は第一の見積もりと第二の見積もりはそれほど違わないが[*4]、ショウジョウバエの場合、並進速度よりはばたき速度の方が明らかに大きいので、流体力学的にみて第二の見積もりが有効であることがわかる。2つの特徴的速度の比は、どちらの運動が昆虫飛翔に影響しているのかをしめす大事なパラメータである (第4.1節参照)。また、昆虫の Reynolds 数については、第3.6節で再び詳しく論じる。

3.2　流体中に置かれた物体がうける力

次に風のない空中において速度 $\boldsymbol{U}$ で水平方向に滑空している生物を考えよう (図5参照)。簡単のために、この生物は具体的には重力 $M\boldsymbol{g}$ がかかっており、また推進力 $\boldsymbol{T}$ を生じているものとする (推進力は説明のための便宜的なものであり、由来は問わない)。これらの力と、生物自身が空気 (流体) から受ける力 (流体力学的力) $\boldsymbol{F}$ が釣合っているものとする。

とができる。Reynolds 数は、これらの比: 慣性項/粘性項 $= (U^2/L)/(\nu U/L^2) = UL/\nu$ を表していると考えることができる。

*4 こう言った見積もりの場合、昆虫の種や活動状況に依存する幅がけっこうあるので、出典論文により見積もりに最大10倍程度の誤差が現れる。第6章では、トンボの Reynolds 数は 7,000 としている。

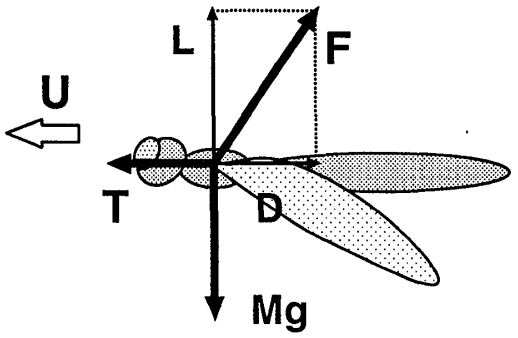

図 5: 流体力学的力の分力の名称。対気速度に平行な成分を抗力 D、垂直な成分を揚力 L という。

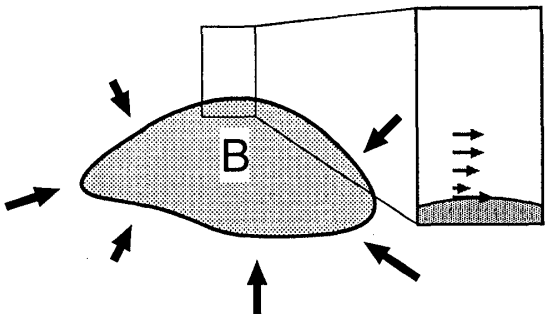

図 6: 物体に働く力を説明する図。黒い矢印は力のベクトルを表す。圧力は、表面に垂直な方向に働き、粘性力は表面に平行に働く。

流体力学的力 $\boldsymbol{F}$ とは、ここでは自分にかかる気圧および粘性摩擦力の和であり、

$$\boldsymbol{F} = -\int_S p\,\boldsymbol{n}\mathrm{d}S + \int_S \mu\,\mathrm{e} : \boldsymbol{n}\mathrm{d}S \qquad (: \text{はテンソル積を表す}) \tag{7}$$

と、定義される (図 6 参照)。ここで、S は表面を、μ は粘性率を表す。また e は変形速度テンソルと呼ばれる量で、速度勾配の次元を持つ*5。また $\mathrm{d}S$ は体表の面積要素、ベクトル $\boldsymbol{n}$ は、微小面積要素の法線ベクトルであり、方向は体表から空気に向かうものとする。ただし、その寄与の多くは翼から来ているものとし、体幹からの寄与については差し当たって考えないこととする。

本節では、定常状態を考える。つまりこの生物を中心とする座標系に立った場合、無限遠での流体の速度（対気速度）はいつでも同じで、 $-\boldsymbol{U}$ だとする。以後、特に断らない限り、この座標系からみて話を進める。

*5 定義に関しては例えば文献 [41] 参照のこと。

■流体力学的力　このとき、流体力学的力の主要な情報は幾つかの無次元パラメータの組みとして表すことができる。流体力学的力が、関係する物理量の変化に対してどのように変化するかを考える。生物の対気速度の大きさ U が十分大きく、流体力学的力に対する粘性の直接的な影響が無視できるものとする (これは、言い方をかえると、Reynolds 数が 1 に比べて十分大きいということである) と、流体力学的力に影響する物理量として、対気速度（の大きさ） U、空気の密度 ρ、翼の面積 S が挙げられよう。簡単な次元解析を用いれば、流体力学的力の大きさは、以下のように表すことが出来る。

$$|\boldsymbol{F}| = \rho C_{\mathrm{F}} U^2 S. \tag{8}$$

ここで C_{F} は力の定数 (force coefficient) と呼ばれる定数 [41] で、一般には翼の幾何学的形状（たとえばアスペクト比 l/c；図 7 参照）や、翼の対気速度に対する相対的配置（たとえば迎角 α)、また Reynolds 数に依存している。もし C_{F} が一定ならば、流体力学的力の大きさは対気速度の大きさの 2 乗に比例する (Newton の抵抗法則)。流体力学的力を無限遠での流速に平行な成分と垂直な成分に分け、それぞれを抗力 (大きさを D とする) および揚力 (大きさを L とする) と呼ぶ。すると、式 (8) を用いて、

$$D = \frac{1}{2}\rho C_{\mathrm{D}} U^2 S, \tag{9}$$

$$L = \frac{1}{2}\rho C_{\mathrm{L}} U^2 S, \tag{10}$$

と書きなおす事ができる。ここで $\frac{1}{2}$ という数は慣習的についており、定数 $C_{\mathrm{D}}, C_{\mathrm{L}}$ はそれぞれ、抗力係数、揚力係数と呼ばれる。今の例の場合は、定常滑空状態が実現するためには、抗力は推進力と、また揚力は生物にかかる重力とそれぞれ釣合わねばならないことになる (図 5 参照)。

3.3　揚力

揚力の存在は、重力による束縛から飛行生物を解き放って、3 次元的な意味での移動を可能にしている。なぜ周りには空気以外何もないのに、飛行生物は重力に打ち勝てる程の力を生み出せるのか、という疑問は誰でも一度は持った事があるのではないだろうか。

「揚力がどうして生成できるのか」という問いに対する答えはたくさんある。おそらく最も本質的な答え方は、「空気の塊が翼を通過する時、翼の形状によってこの塊は下向きの運動量成分を増やす。この運動量の変化をもたらす力積は、翼が空気塊に与えたものであり、向きは下向きである。この力積の反作用として、翼には上向きの力積がかかる。こ

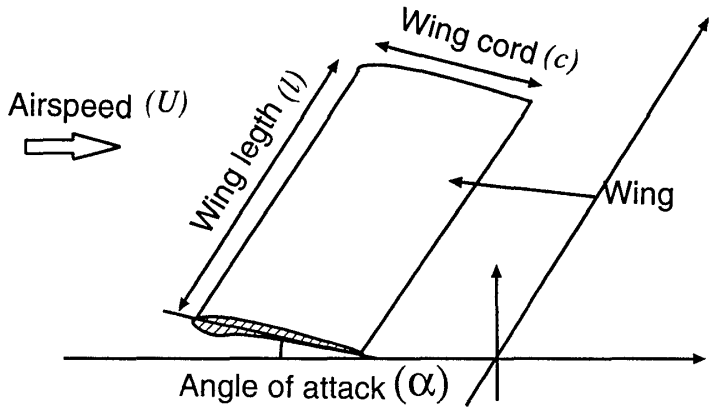

図 7: 翼の要素と呼び名をまとめたもの。翼長 (wing legth)、翼弦 (wing cord)、迎角 (angle of attack)、対気速度 (airspeed) が書き込まれている。

れが揚力の発生する源であり、この力積を空気の塊の通過時間で割れば揚力の大きさが計算できる。」というものであろう。逆に言うと、翅や翼に求められている機能とは、空気塊が通過した時に大きな下向きの運動量を与える事のできる形状であり、Reynolds 数やはばたき運動に関係して、いろいろなやり方があることが以後の章で明らかになるであろう。

なお、2 次元空間で定常、渦なし、さらに非粘性という条件を課すと、流体運動が簡単に記述できる。その場合、上の「」内の記述を一般的に式で書き下すと、物体にかかる力を求める一般公式が書き下せる (Blasius の公式。教科書 [41] には非定常な場合に関する拡張ものっている)。その特別な場合が次にのべる Kutta-Joukowski の定理である。

■Kutta-Joukowski の定理　このパラグラフでは簡単のため、2 次元の翼を考える。すなわち翼長が無限に長く、翼長の方向には変化が無いものとする。粘性の影響は無視できるものとし、翼の外側では渦なし、つまり空気が存在する領域のみを囲むように選ばれた任意の経路に対する循環はゼロであるとする。

このとき、翼を囲む経路 C に対する循環 $\Gamma \equiv \oint_C \boldsymbol{u} \cdot \mathrm{d}\boldsymbol{s}$ は、その経路の選び方によらず一定となる。このとき翼長方向の単位長さあたりに働く揚力を ΔL とすると、

$$\Delta L = \rho U \Gamma \tag{11}$$

という関係式が成立する (**Kutta-Joukowski の定理**)。

ここでは導出は行わないが（流体力学の教科書 [41, 44] を参照のこと。また第 6.3 節の脚注も参照のこと。)、ρU は空気塊の運動量に関わる量であり、Γ は翼を通過する空気塊の運動量変化に関わる量であることに気をつけよう（図 8)。

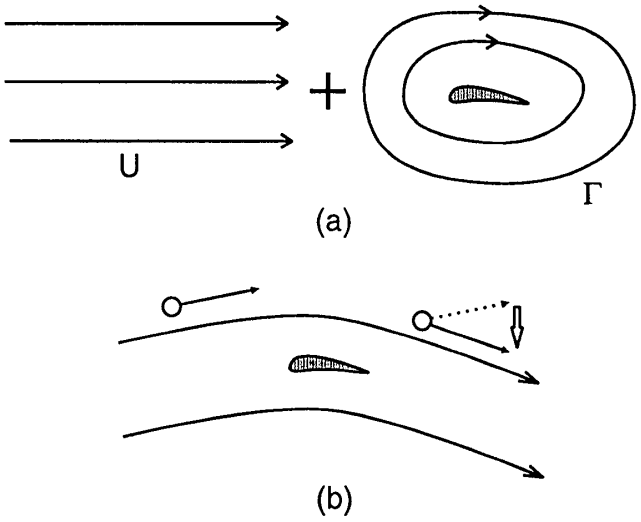

図 8: 揚力発生と Kutta-Joukowski の定理の関係を示した図。(a) 翼に循環がある場合、一様流 U を取り去った場合翼の回りを回転する流れ場（循環 Γ）ができる。(b) この循環があるため、翼をよぎる流れが曲げられる。一つの流体粒子に着目すると、通過するときに下向の力積を得ている。

この Kutta-Joukowski の定理は、Euler 方程式 (Navier-Stokes 方程式で動粘性率 $\nu = 0$ としたもの) から、適切な条件のもとで導き出されるという意味で厳密な関係式である。非常に有名な関係式だが、あくまでも 1)2 次元 2) 非粘性 の流体が 3) 渦無し (空気の存在する領域のみを囲う任意の経路 C に対して $\oint_C \boldsymbol{u} \cdot \mathrm{d}s = 0$) の流れ である場合の 4) 定常状態における揚力の計算式であることを忘れてはならない。昆虫のはばたき飛行においてはこれら 4 つの要素はどれをとっても満たされていないことに注意するべきである。したがって、当然ながら何も考えずに式 (11)、あるいは式 (11) を用いて導き出される式をはばたき飛行に適用することは慎まなければならない。もしあえて適用しようとする場合は、上の条件 1)-4) が成立する事が仮定されている。なお、この定理は非定常な流れにおける場合にも一応拡張されている [10]。

■循環　式 (11) の右辺に出て来る 3 つの量のうち、すぐに測定することが難しい量は、翼を回る経路にそった循環 (以後、翼の循環と呼ぶ) Γ である。詳しい説明は省略するが (例えば [41] を見よ)、この循環は現実の流体の場合、翼の表面のごく近傍にある境界層という層内に存在する渦度*6 が直接の原因となっている。いくら粘性が小さくても、境界にごく近い部分では粘性が無視できない。粘性が十分に小さいとき、境界からすこし離れた部分ではほとんど粘性の影響が無視でき、粘性の影響は壁にごく近い層（境界層）内に

*6 $\nabla \times \boldsymbol{u}$ のこと。

限られる。粘性流体では物体表面での速度がゼロであるので、境界層内には大きな速度勾配が存在する。この速度勾配が渦度として観測されるのである。これは渦度が速度の一階微分の形をしていることからわかる。

さてこれまでは渦無しで非粘性の流体の話をしてきたわけだが、現実の流体では、(境界近くに限られるものの) 当然渦や粘性は存在する。混乱しそうになるが、ここで「渦なし」とか「非粘性」といっている場合の意味は、「境界層の内部を除いて」という修飾語が省略されていると考えてもらえば分かりやすいと思う。つまり粘性とか渦の存在を認めて、正面から取り扱おうとすると非粘性流体を解析する場合に比べて一段も二段も難しい問題になってしまう。そこでここで考えている状況では、粘性や渦は表面のごく近傍に存在するだけなので、流体は非粘性流体と見なす。その上で粘性や渦の影響は境界条件や循環という形で外から与える形にすると、理論的な取り扱いが容易になるのである。第 6.2 節では、昆虫飛翔の機構について述べているが、そこでも非粘性流体をもちいた理論が紹介されている。しかし、渦の存在などを適切に取り扱うことで、実験と合わせることができる。また、第 7.2 節では、非粘性流体ではあるが、境界層と流体中の渦を表すことのできるモデルを用いた解析例が述べられている。

■剥離　実は非粘性流体の枠内では翼の循環の値は決められない。循環の値は、翼の後縁で速度が有限であるという条件 (Kutta の条件) を課して始めて確定する。この事情を粘性流体の考え方を使って説明しておく。

一様流がゼロの状態から始まるとして (このとき翼の循環はゼロ)、あるとき一様流が生じたとする。その流れは翼を回り込む。普通翼の後縁はとがっているため、後縁を回り込む流体粒子のもつ運動量の向きは大きく変動する。運動量変化の方向は、後縁に向かう向きである。この変化をもたらすのは、粘性力と圧力であるが、境界から少し離れた場所では、粘性は効かなくなるので圧力が主に寄与する。つまり、後縁付近では圧力が非常に下がるということが言える (図 9 (a))。

次に境界層の内部で起こっていることを考えよう。境界及びその近傍の流れは、小さい部分を取り出すと、後縁以外ではほぼ平らであると見なせるため、圧力は境界層の外側の値がそのままかかっていると考えることができる。先の段落で述べたように、後縁付近で圧力が急に減少したという事実は、境界層内部でもそのまま成立する。つまり境界層内部では、流体粒子は境界に沿って流れているはずだが、後縁から離れるにつれて急に圧力が増加する。境界層内の流体粒子のもつ運動エネルギーは、その外側の領域で流体粒子のもつ運動エネルギーより小さい (速度が小さいため) ので、圧力勾配が大きすぎると前に進むことができず、速度がゼロになってしまう。このような領域では、流体粒子が減速して

いるため、(連続の式からわかるように) 境界から離れる向きの流れが生じる (図 9 (b))。かくして、境界層 (渦度の存在する領域でもある) は、壁のごく近傍からその外側の領域へと流れ出すことになる [39] *7 。

これが剥離と呼ばれる現象であり、翼スケールでみると、翼の後縁から渦の薄い層が流体中に流れ出す様子が見える。渦層は自己相互作用で巻き上がりながら、一様流により無限遠方へと流されていく。それに伴って、境界層内での渦度の空間分布は変化する。結局十分に時間が経つと、丁度後縁の両側から後縁へ向かう流れが、後縁でぶつかり合って離れて行く、という状態に落ち着く。すると、後縁では流体の流れの急速な変化は起こらないので、剥離が起こらなくなる。このようにして、無限遠と境界のごく近傍を除けば渦なしの定常な流れが実現し、非粘性流体で適切に取り扱える状態となるわけである。

一様流が生じてすぐの状態と、十分時間が経った状態の違いは、後縁近傍での流れで特徴づけることができる。非粘性流体で考えると、前者は後縁近傍で急激な圧力低下を伴い後縁では発散し、同時に後縁での速度が無限大になる (Bernoulli の定理)。他方、十分時間が経って、流体粒子が後縁から離れていく場合にはそうはならない。この違いとして、後縁の速度が有限と言う条件を与えることで、翼回りの循環の値が確定する、というわけである。これが Kutta の条件である。

■揚力係数　さて、特別な幾つかの場合 (たとえば、翼の厚さが薄い場合) については、翼の回りの循環が計算できる [39, 41] 。このような場合には揚力係数 C_{L} (式 (10)) の値が計算できる。たとえば、平板の場合は $C_L = 2\pi\sin(\alpha)$, また長さ b の平版を湾曲させて最大で a の反りを付けた反り翼の場合は、$C_L = 2\pi(\alpha + b/a)$ であることが知られている (ただしこの場合は $\alpha \ll 1$ かつ $a/b \ll 1$ という条件を満たさなければならない)。

図 10 に平板、反り翼の揚力係数 C_L を、迎角 α の関数として表示する。近似が良く成立する範囲 (α が小さいところ) では、理論と実験値は合理的な一致を見せている。湾曲した翼の場合は、非対称性に起因して、迎角がゼロでも揚力が生じている。迎角 α が小さい時、揚力係数は一般に α の一次関数である。これは、たいへん粗い話をすれば、空気塊が翼を通過するときに得る下向きの運動量 (の増分) は α (の増分) に比例するからである、と考える事ができる。

また、α が大きくなり、α_s(失速角) を超えると、一般に上の理論式は成立しなくなる。これは翼の前縁より剥離がおこって空気塊が翼を通過する時に翼の表面にそって流れなくなるからで、この現象を失速と呼ぶ。失速した翼の揚力は理論値より急激に減り、抗力が

*7 厳密には、この段落では「圧力勾配が非常に大きい場合、境界付近の流れが境界層とその外側の領域に分けられると仮定すると矛盾が起こる」ことだけを言っている。

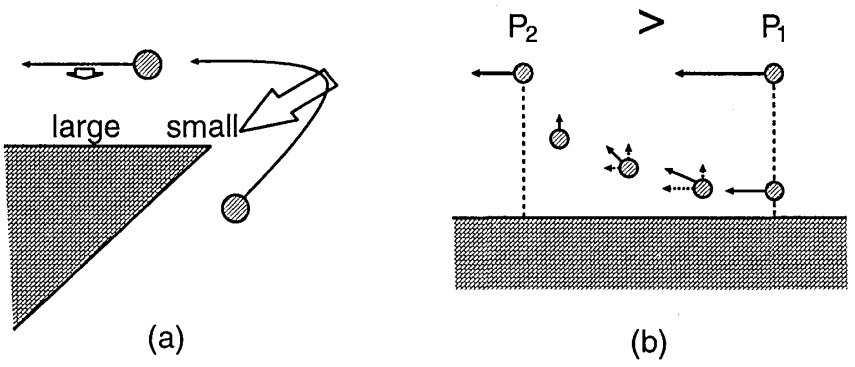

図 9: 剥離を説明する図。矢印つきの実線は流線の一部（長さは速さに対応）を表し、白抜きの矢印は圧力の方向を表す。(a) 角を回る流れがあると、そこでの粒子は大きく曲げられるため、角に向かう向きの圧力勾配は大きくなる。そこで、境界に沿う向きには大きな圧力勾配が生じる。(b) ここを拡大すると、境界層の外側では流体粒子の運動エネルギーが大きいため、圧力勾配があってもこの区間を進むことができる。しかし境界層内では流体粒子の運動エネルギーが小さいため、途中で運動エネルギーが失われる。減速することから、流れの非圧縮性より壁から離れる向きの流れが生じ（矢印つきの点線で水平、鉛直両方向成分を表す）、境界層内の渦度が境界層の外に運ばれる。

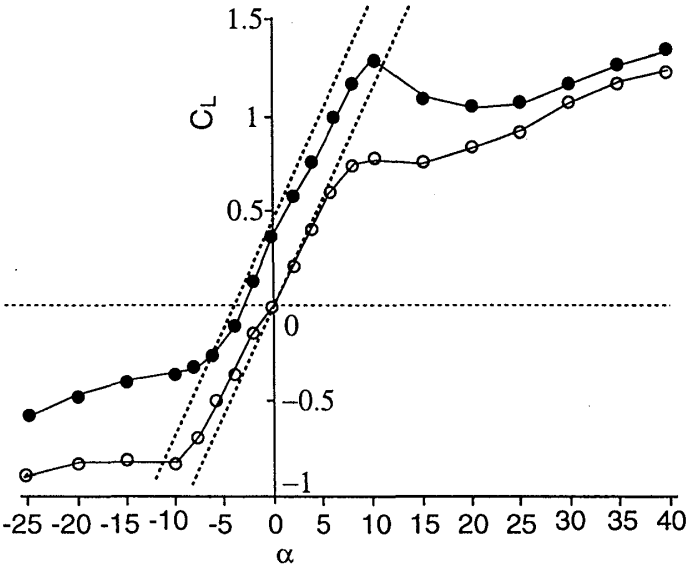

図 10: 平面翼と湾曲翼 ($b/a = 0.07$) の揚力係数 (実験値) を、理論値と共に示す [16]。このグラフは論文の図表をトレースしたものであるので、誤差を含んでいる。α が $-3°$ と $6°$ の間で理論と実験はおおむね合っている。翼のアスペクト比は共に 3.7, Reynolds 数は 10,000 である。

急激に増える。この結果生物は減速し、対気速度が減少して、重力に打ち勝つだけの揚力が生成できなくなり、生物は落下してしまう。最も揚力係数が大きいのは、失速する直前の迎角であり、平板であれば 10° 程度であることが分かる。

3.4 抗力

揚力は、重力に打ち勝つ力を生成する源であるという意味で、飛翔に対して積極的な役割を果たしている。しかし抗力は常に一様流の方向（自分が進もうとする運動を妨げる向き）にかかるために、翼は抗力をなるべく減らさなくてはならない。そういう意味で抗力は消極的な役目を担っている。

■圧力抵抗と形状抵抗　流体力学的力 (8) の源は、流体の圧力と粘性摩擦力であった。前者は流体の運動に関係しており、後者は粘性率の大きさに比例している。抵抗を考える時、それぞれの寄与を分けて前者を圧力抵抗、後者を粘性抵抗と呼ぶ。揚力を考える時にこのように分けない理由は、揚力には圧力からの寄与がほとんどだからである。

例えば一様な流れがあって、それに平行に薄い一枚の平板をおいた場合、圧力抵抗はゼロであるが、粘性抵抗はゼロではない。しかしこの平板を流れに垂直にすると、平板の縁から流れが剥離を起こす。Reynolds 数が大きいとき、主流の流れてくる側からみた平板の裏側は、複雑な流れを生じる（もっとも簡単には平均的に静止しているものとしてよい)。この場合は流れの運動の影響で圧力抵抗が主な寄与を与える。

3.5 極性図

Reynolds 数が一定で、形状が与えられた翼の特性は、揚力係数 C_{L} および抗力係数 C_{D} で特徴づけられ、これらは迎角 α の関数である。したがって、これら 3 つの量の関数関係を図示することが、与えられた翼の特性を理解するために重要である。$\alpha - C_{\mathrm{L}}$、$\alpha - C_{\mathrm{D}}$ のプロットとともに良く用いられるのが、$C_{\mathrm{D}} - C_{\mathrm{L}}$ のプロットである (しばしば各点に計測した角度を付記したりする)。これが極性図 (polar diagram) と呼ばれるグラフであり、翼の特性を表すために Lilienthal によって最初に用いられた。もし翼に対する流れの方向が水平で、速度が一定であれば、原点からグラフ上の各点へのベクトルは、翼にかかる力のベクトルに比例する (極性図の $C_{\mathrm{D}} - C_{\mathrm{L}}$ プロットと二次元空間での水平-鉛直を同一視する。図 5 を、式 (9) と式 (10) を用いて見ればよい)。

一例を図 11 に示す。原点から極性図に、傾きが最大になるような接線を引く。この時、この傾きは $C_{\mathrm{L}}/C_{\mathrm{D}}$ (揚抗比という) の最大値を表し、それを実現する迎角は接点に対応す

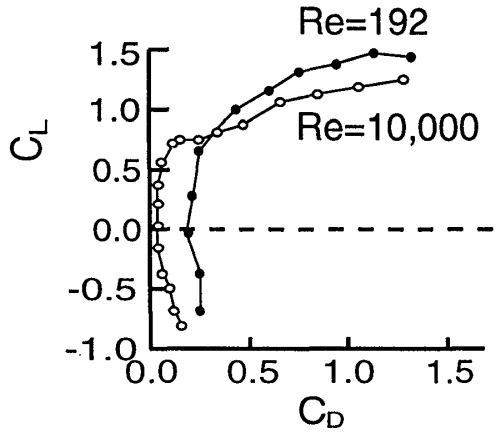

図 11: 平面翼の極性図。迎角は $-9°$ (左下) から $40°$ (右上) である。このグラフは 2 つの論文 [4]、[16] の図表をトレースしたものなので、黒丸と白丸は必ずしも同じ角度を表していない。$Re = 10,000$ の場合は図 10 と同じである。翼のアスペクト比は $Re = 192$ の場合が 3, $Re = 10,000$ の場合が 3.7 である。

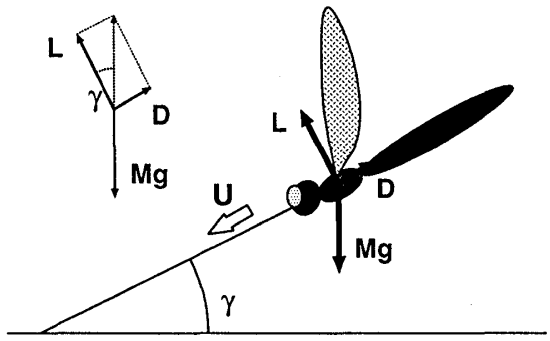

図 12: 滑空の図。昆虫は重力、揚力、抗力が釣り合った状態で等速運動している。

る迎角の値で知る事ができる。揚抗比は、翼の特性を示す重要な量であり、以下に示すような意味を持っている。

■滑空　推進力のない生物が等速度で滑空をしている場面を考えよう。この生物の速度が地面 (水平とする) となす角を γ とすると、力の釣合の式から、

$$D/L = \tan(\gamma) = C_{\mathrm{D}}/C_{\mathrm{L}} \tag{12}$$

という関係が成立つ。最初生物が地面から鉛直上向きに h の高さの所に居るとすると、この生物が地面に到達するまでに進む水平距離 H は、$H = h/\tan(\gamma) = hC_{\mathrm{L}}/C_{\mathrm{D}}$ となり、滑空速度を一定にして、翼だけを変えた場合、揚抗比が大きい翼ほど遠くまで滑空している事が可能になる。図 11 の平面翼の場合、$Re = 10,000$ のものの方が最大揚抗比が大き

く、滑空性能がよいことがわかる。

3.6 Reynolds 数による翼の特性の違い

与えられた翼に対して、揚力係数や抗力係数は Reynolds 数 (及び迎角) の関数である。その特性は、図 11 に示されているように Reynolds 数の大きさにより異なる。Reynolds 数 (6) は流体運動において慣性力と粘性の力のどちらが主要な働きを示すかの目安となる量であるので、周囲の流体運動の特性は Reynolds 数に応じて変化する。この変化は、もちろん飛行形態にも影響を与える。ここでは主に、飛翔生物のまわりの流れの Reynolds 数で分類し、これまで行ってきた議論の結果を適用することで、飛行形態にどういった特性が期待されるのかを概観しよう。運動の非定常性など、具体的な議論は次章以後にのべることにする。

Reynolds 数が 1 より小さい場合は、流体運動はほとんど粘性に支配される。たとえば飛行生物ではないが、ミジンコの運動による流れの Reynolds 数は 10^{-3} である。Reynolds 数が 10 程度の飛行生物の例としては、アザミウマという体長 1mm 程度の大きさの昆虫がある*8。この生物の翼は非常に特徴的な構造をしていて、板状ではなく編目状になっている。もはや「翼」と呼んでいいのかどうか良く分からないが、とにかくアザミウマはこの翼を用いて流体に「絡み付き」、抵抗を利用して空中を移動するのである。抵抗を利用しているので、慣性があまり効かないことから予想できるように、はばたくのをやめると止まってしまう。

Reynolds 数が 10^2 オーダーである昆虫の例はショウジョウバエである。非定常性を無視すれば、この場合翼は急激な失速を示さず、迎角が大きくなっても揚力係数はあまり減少しない (図 11 に $Re = 192$ の場合が示されている) つまり、翼の迎角と発生する揚力の間にはそれほどシビアな関係はないことになる。Reynolds 数が $10^0 \sim 10^2$ の範囲を Weis-Fogh は、「境界領域」と呼んだ。ここでも粘性の影響が優勢であるが、その程度や推進力にはたす役割は明らかではない [30, 37]。

Reynolds 数が $10^2 \sim 10^4$ くらいが多くの昆虫飛翔に対応している。蝶や蛾 ($Re = 1,000$)、ガガンボ ($Re = 1,500$)、バッタ ($Re = 2,000$)[10]、とんぼ ($Re = 7,000$)[25, 37] *9 など、おなじみな昆虫達がこの領域に所属している。このくらいの Reynolds 数の特徴としては、第一に流体の慣性が充分に効いている事 (したがって粘性の影響は直接的では

*8 なすやピーマン、またイチジクなどに傷をつける害虫として知られ、日本にも生息する。

*9 これらの Reynolds 数の見積もりは飛行速度をどう選ぶか、とかいったことに大きく依存するため、ある程度の幅 (一桁程度) をもって考えて頂きたい。

ない)、第二には、翼表面付近の境界層が層流境界層と言われる種類のものになっているという事である。この領域でも失速は急激には起こらない (図 11)。

Reynolds 数が $O(10)$ から $O(10^3)$ の間では、翼の非定常運動に伴って一時的に揚力が大きくなる現象 (動的失速) がおこることが知られている。昆虫はこの動的失速をうまく使って大きな揚力を得ていると言われている。詳しくは第 6 章で解説する。

Reynolds 数が 10^4 を越えるのは鳥の飛行が例としてあげられる。燕 ($Re = 16,000$)、黒鳥 ($Re = 24,000$)[10] などがあげられる。飛行機は 10^6 の大きさの Reynolds 数をもち、この場合翼付近の境界層は乱流境界層と呼ばれるものとなる。迎角を大きくしすぎると失速をおこし、飛行が不能になる。飛行機事故の新聞記事などで皆さん御存知であろう。以上のことを表 13 にまとめておく。

■層流境界層と乱流境界層の違い　ここで、層流境界層と乱流境界層の違いについて、知られていることを確認しておく。層流境界層と乱流境界層の違いは、例えば文献 [40] に詳しいが、簡単に述べると、層流境界層の場合、境界層が層流（秩序だった流れ）一層であるのに対し、乱流境界層は、境界のごく近傍の層流（粘性低層）と、外側の流れ（伴流）の間に乱れた流れの層が存在するという点が異なる。この違いは、壁から鉛直な方向に測った、境界方向流れの平均速度分布に影響をおよぼし、乱流境界層の方が、境界近傍の速度勾配が大きいこと（つまり粘性摩擦が大きい）が知られている。これは、失速前の翼では粘性摩擦の寄与がほとんどであるため、もし Reynolds 数が同じならば、乱流境界層の方が抵抗が大きいことを示している。しかし圧力抵抗に関しては、このような事実はないため、失速などで翼の前縁からの剥離が生じている場合（圧力抵抗の寄与が大きい場合)、層流境界層と乱流境界層の違いがどのように現れるのかということについてはつまびらかでない。

さらに、球体のようななめらかな物体の場合、抵抗の大きさは、境界層の種類だけではなく、どの位置から剥離が起こるか、ということによって大きく変化する。ゴルフや野球のボールはたくさんの穴が空けてあり、これによってボールの回り境界層を乱流境界層にかえ、剥離する場所を変えることで抵抗を減らしている。このように、抵抗に関しては様々な要素が絡み合ってくるために、Reynolds 数だけを用いて一般論を述べることは難しい。

なお、Reynolds 数が小さい場合は、流れが乱流にならないので、剥離が起こった場合の流れも秩序だっている。このことが昆虫飛翔の機構を、飛行機や鳥のそれから分けている一つのポイントである。

Re	生物の例	流体力学的特徴	抵抗法則
10^{-1}	ミジンコ	粘性が優勢	Stokes 則 ($C_D \propto Re^{-1}$)
10^{1}	アザミウマ	粘性が優勢	($C_D \propto Re^{-\frac{1}{2}}$)
10^{2}	ショウジョウバエ	粘性が優勢	($C_D \propto Re^{-\frac{1}{2}}$)
10^{3}	蝶や蛾	層流境界層	ほぼ一定値
10^{4}	とんぼ	層流境界層	ほぼ一定値
10^{5}	燕	乱流境界層	ほぼ一定値
10^{6}	飛行機	乱流境界層	ほぼ一定値

図 13: Reynolds 数と対応する流体力学的特徴。知られている抵抗の法則を付記する。昆虫の飛翔は、Stokes 則 (または Oseen 則) が成立する領域でも、乱流境界層を伴う高 Reynolds 数領域にも入っていない事が分かる。

■翼の特性と飛行の形態　これまで見てきたように、飛行機や大型の鳥などと、昆虫の特徴的な Reynolds 数は異なっている。また、はばたき運動に伴う流体力学的な特性も、定常状態に限定して考えても大きく異なっている。こういった特性の違いは、非定常運動であるはばたき飛行を考える際にも大きな影響を及ぼし、有利な飛翔形態が異なってくるのは当然である。

虫の翅や飛行機の翼は一見似通った飛翔器具のように思えるのだが、飛翔器具の運動が加わることと、運動に伴う回りの流体の特性が異なることから、飛翔形態を議論するためには少なくとも 2 つの段階が必要であろう。まずは、流れの特性を、揚力係数や抗力係数の関数形にのみ押し込める事にして、はばたき運動の各瞬間では、定常流中におかれた翼と同じように考え、その定常流と翼の関係が時々刻々変化するとして議論するやり方。次の段階は、非定常性の影響が非常に強いとして、航空力学的知識をあまり使わずに流体力学レベルで議論をするやり方である。次の節と第 5 章では前者について説明し、第 6 章以後では後者の考え方で議論を進める。

3.7　準定常性の仮定

ここでは、はばたき運動を解析するための方法について考えよう。本章で導入した航空力学の基礎は、すべて定常状態が基本になっている。これを定常翼理論と呼ぶことにする。定常翼理論は、昆虫の飛翔のような典型的な非定常運動の解析にはそのままでは適用できない。そのため非定常運動への拡張が必要になる。まず最初に検討すべきなのは次の

ような仮定を用いた拡張であろう。

非定常運動の各瞬間における揚力など各種の量は、その瞬間の状態だけで決まり、しかもその状態が継続している場合に定常翼理論を用いて計算される値に等しい

これを「準定常性の仮定」(quasi-steady assumption) という。「準定常性の仮定」が正当化されるためには、翅の状態変化の時間スケールが、それに伴う周囲の流体変化が減衰する時間スケールに比べて、十分大きいことが必要である。もちろん、この条件はいつも満たされているわけではない。

このような一見乱暴とも思える仮定を導入する理由は、一つには解析に対する第一の足がかりを与えることである。しかし、この仮定の背景として、定常状態に対する翼理論が進んでいること、それにたいして非定常、とくに定常状態に対する摂動として取り扱えないほどの大きな撹乱を考えたとき、それを統一的に取り扱う有力な方法が存在しないことを忘れてはならない。

4 昆虫の飛翔形態

本章では昆虫の飛翔形態の整理をする。昆虫の飛翔形態の定義、それらの間の関係を述べるとともに、本論である第 6 章以後の議論の予備知識を蓄えることが目的である。「昆虫の飛翔形態」はおそらくかなりたくさんの相に分類する事ができるはずで、離陸と着陸、敵から逃れるための高速飛行、長距離を移動するための低エネルギー飛行など幾らでも特徴的な相を考え付くことができる。しかし、そうは言っても、最初に考察すべきなのはおそらく定常的運動状態であり、一周期で平均した重心の運動が静止または等速運動という単純な場合を議論することにする。

4.1 無次元数 J

さて、昆虫の飛翔は翅のはばたき運動によって行われることは誰もが知る所だが、少し考えて見ると、飛翔の形態として少なくとも 2 つある事に気づく。

一つは前進することで対気速度を得るのが本質的な場合で、滑空がその極端な例である。多くの鳥やとんぼなどでよく見られる飛行形態である。もう一つははばたき運動が本質的な場合で、空中停止 (ホバリング; hovering) がその典型的な例である。このとき生物の重心は動かない。吸蜜する蝶やハチドリなどをイメージしてもらえればよいだろう。まず、これら 2 つの相を分類する無次元数を定義することを考えよう。

これらの違いは本質的に生物の (重心の) 速さ (= 巡行速度) U と、翅のはばたき運動の特徴的速度 u との大小によって決まる。そこでこれらの比によって与えられる無次元数を考えれば、飛翔形態の遷移を記述する指標となる。u の見積もりとしてはばたき振動数 f と翼長 l の積を選ぶと、fl/U という無次元数が得られる。これは永井が魚の泳ぎのメカニズムを解析する時に用いた「泳動数」と本質的に同じ物である [42]。もう少し詳しく、u の見積もりとして f と l の他にはばたき運動の振幅角 Φ を用いて、

$$J \equiv \frac{U}{2\Phi fl} \tag{13}$$

という無次元数が Ellington によって提案されている (名前は特に付いていない。はばたき速度で測った昆虫の飛行速度を表している事から、無次元飛行速度とでも名付けておく事にする)。本稿でもこの無次元数 J を用いることにする。

流体力学に馴染みのある方は、この無次元数が本質的に Strouhal 数 St と同じである事に気づかれた事かと思う。Strouhal 数の物理的意味は、流れの加速度を振動により引き起こされた成分と慣性から起こる部分に分け、それらの比を取ったものであるので、本質的には泳動数や式 (13) と同じ物である。しかし、Strouhal 数は、境界は振動しないが流体の内的不安定性に起因する振動が起こる場合 (例えば円柱回りの流れにおいて起こる Kármán 渦列)、その振動と流れの特徴を関連づける時にも用いられる。この場合は、Reynolds 数と Strouhal 数の間には関数関係が成立する [41]。しかし、境界の運動が外から与えられる場合には一般に Reynolds 数と Strouhal 数は独立であり、流体の運動を特徴づけるパラメータは 2 つあることになる。

第 3 章で述べたように、本章で主に扱う範囲では翅が生み出す力は翅の対気速度の 2 乗に比例するため、力の源が巡航速度かはばたきによる速度であるのかは重要である。大雑把に言って体長が大きい生物の場合、無次元飛行速度 J は大きく、巡航速度が力の生成に寄与する。それは体長が大きくなると巡航速度が大きくなり、はばたき速度はあまりかわらないからである（第 2 章)。この場合は、第 3 章で述べた議論が基本的にそのまま適用できる。一方、小型の昆虫では、J は小さく、翅が生み出す力の源ははばたき運動に因っている。

空中停止というのは、厳密には $U = 0$、つまり $J = 0$ の場合であるが、実際的な定義として、$J < 0.1$ を空中停止と呼ぶことにしよう。この定義によれば、はばたき一周期で重心が翼長の 0.4 倍程度まで進む昆虫の飛翔が空中停止として区分され、ゆっくり飛ぶ生物の多くは空中停止すると言える [10]。また Dudley によれば $J > 10$ の場合は概ねはばたき運動の影響はないものとしてよく、この間の領域は両者の影響が共存する中間領域ということになる [7]。例えばカゲロウとガガンボはほぼ同じ Reynolds 数をもつが、カゲロ

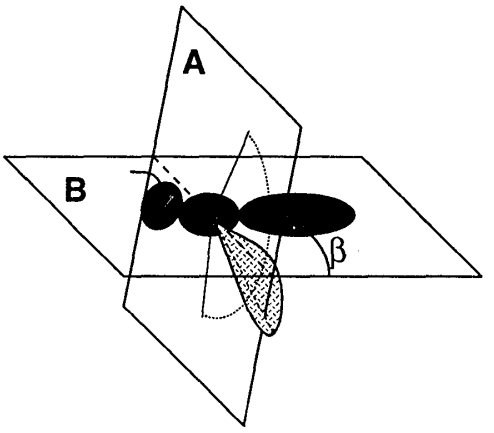

図 14: 昆虫の空中停止の図。翅のはばたき運動が生成する面 (A) と水平面 (B) のなす角 (β) の大きさによって 3 種類のグループ化が可能である。

ウは $J \simeq 1$、ガガンボは $J \simeq 0.3$ 程度であり [37] 、その飛翔の流体力学的機構は異なっていることが予測される*10。

4.2 空中停止

ここでは空中停止 (hovering) という飛行形態についての現在までの知見を示す [10] 。空中停止とは、はばたき運動によって生成される力と昆虫の重力が釣り合っており、しかも重心が動かない状態をいう。先に述べたように、$J = 0$、すなわち $U = 0$ の状態が厳密な意味での空中停止である。一方、前章の結果によれば、揚力を生成するためには翅の対気速度が必要である。翅は動かない胴体に取り付けられているわけだから、翅が振動することが鉛直上向きの力を生成するために必要となる。翅 (の中に適当に選ばれた軸) が振動することによりできる面と、水平面との角度 β を考えると、昆虫の空中停止は大きく 3 つのグループに分けることができる。ただし、これは空中停止した場合のことであり、昆虫によっては巡航飛行時と空中停止時で β が変わることもある。たとえば、動的失速 (第 6.3 節参照) の解析で用いられたスズメガは、空中停止時は $\beta \simeq 0°$ であるが [10]、巡航飛行時は $\beta \simeq 60°$ にも達する [32] 。

■典型的な空中停止　まずは $\beta \simeq 0°$ のタイプが挙げられる。これを「典型的な空中停止」(normal hovering) といい、最も普通にみられる空中停止の形態である。例えばコガネムシ、ミツバチ、ガガンボ、ショウジョウバエ、コバチなどの仲間やハチドリがこのよ

*10 これらの値の定義は少し違うので、ホバリングの定義 $J < 0.1$ がそのまま適用できるかどうかはやや曖昧である。文献 [10] には、ガガンボはホバリングする昆虫の例として上げられている。

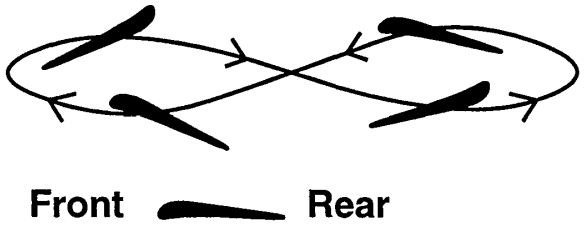

図 15: 典型的な空中停止の翅の軌道図。図 14 の面 A を、横からみたものである。黒い細長い物体は翅の断面図を表す。打ち下ろし (図で左→右) 時と打ち上げ (図で右→左) 時とでは翅が速度ベクトルとなす角が 180° 変わっていることに注意されたい。

うな飛行形態を取る。

飛行形態の特徴としては、翅の回外、回内 (翅を手のひらだとすると、手のひらを上にしたり、下にしたりする運動のこと) の振幅が大きいため、打ち下ろしと打ち上げ（といっても、両方ともほとんど水平運動なのだが）において揚力生成に都合の良い角度を形成していることが挙げられる (図 15)。このような翅の回外内運動により、翅を回転させ、打ち下ろしと打ち上げの両方で揚力を生成することが可能となる。立ち泳ぎをするときの手の動きを考えれば理解しやすいだろう[*11]。

これらのグループに属する昆虫に関しては、準定常性の仮定を用いた揚力の見積もりは、現実と明らかに違うというわけではない（詳しくは第 5.2 節参照)。しかし、このグループに所属するが、はっきりと準定常性の仮定が成り立たない、と言いきれる例はコバチの飛翔である。その飛翔機構は他の昆虫とは全く違う非常に特殊なものであることが知られている。これは第 6.2 節で詳しく述べる。

■トンボの空中停止　次に $0° < \beta < 90°$ の場合を考えよう。定義上 β をこの範囲としたが、実際にこのグループに属する種については β の範囲は 30° ～ 40° が多い。トンボの場合は 60° にもなる。このグループでは典型的な空中停止とは異なり、打ち上げ時に (上向きの) 揚力を生成することはあまり行われない。揚力がはばたき面と直角の方向に働くことから考えても効率が悪くなることはわかるだろう。むしろこのばあいには、翅の打ち下ろしと打ち上げで役割が違うと考えるのが妥当である。打ち下ろし時に生成される揚力は重力を支え、打ち上げ時のに生成される揚力はゼロにするか (実際トンボのホバリング

[*11] なお、核融合科学研究所の後藤晋氏によれば、普通立ち泳ぎでは、回外、回内運動は使わずに手を水平に動かすときに角度だけ変えるそうである。前に動かすときには親指が小指よりも高く、後ろに動かすときには小指側を親指よりも高くするものだそうだ。しかし、筆者の私見では、楽かどうかは別にして、「典型的な空中停止」のように手を動かしても立ち泳ぎ自体は出来るように思われる。

では迎角をほとんどゼロにしている)、推進したい場合には推進力を生成している。

しかし、この場合の揚力生成機構を定量的に説明することは簡単ではない。翅単独の翼としての特性を、はばたき運動に適用しても (基本的には、第 5.1 節で行っているものと同じ)、その計算上の力は自分の重量を支えることができない。したがって、非定常効果を考慮した飛翔機構の解明が必要とされる。第 6.3 節で、動的失速という理論について、第 7.1 節で、2 次元流体力学モデルを用いた数値計算の結果について述べよう。

なお、コウモリや一部の鳥でもこのタイプの空中停止を行っているが、この場合は打ち上げ時に羽を畳むことにより、下向きの力の発生を抑制している。このためには羽の形状を自らの意思で変化させる機能が必要であるが、一般に昆虫には備わっていない機能である。従ってこれらの生物は定義上は同じグループに属するものの、本質的にちがう機構で重力を支えていると言える。

■蝶の空中停止　最後に、$\beta \simeq 90°$ である場合について述べよう。これは蝶や蛾の仲間 (アゲバなど) に対応している。空中停止時に $\beta \simeq 90°$ であるのは、かなり特徴的であり、蝶や蛾ならばなんでもこのグループに所属するわけではない (冒頭でのべた通りである)。

翅の面に垂直な方向にはばたき運動するので、自重をささえる力を生成するためには定義上、抗力を活用しなければならない。しかし、何も考えずに準定常性の仮定を適用すると、打ち下ろしと打ち上げで生成する力が相殺し、平均的するとゼロになるという当然の結果が導かれてしまう。

実際の蝶は、幾つかの特徴的な機構を用いてこの不都合を回避している。例えば、やや小型の蝶であるスジグロシロチョウにおいては胴体を反らせたり、屈めたりすることで、翅とはばたき面の角度を変え、それにより打ち上げ時と打ち下ろし時における流体力学的力の生成を非対称にしている (図 16) [43] 。

このような力学的機構を活用しているものの、蝶の飛翔に伴う流体力学的力の生成機構はよくわかっていない。もともと蝶の翅の形はほかの生物に比べてより正方形に近いため、はばたき運動時の翼の横端の影響が大きい。よって普通に翅を打ち下ろしたとき、横端から剥離した渦の影響が生じる。この渦は渦輪を形成し、下向の運動量を発生させる働きをしている。また、翼面加重がほかの昆虫に比べて大きいため、はばたき運動時における重心の揺らぎが他の生物に比べて大きい。さらには、図 4 においても示されているように、蝶の仲間ははばたき周波数が同サイズの生物に比べて小さいことも特殊である [6]。また、詳細に調べると、$\beta \sim 90°$ の空中停止をするするとされる蝶であっても、時には「典型的な空中停止」を行うこともある、といったこともある [2] 。こういった特殊な形態に加えて、蝶の場合は種の間のばらつきも大きく [2]、なかなかすっきりとまとめること

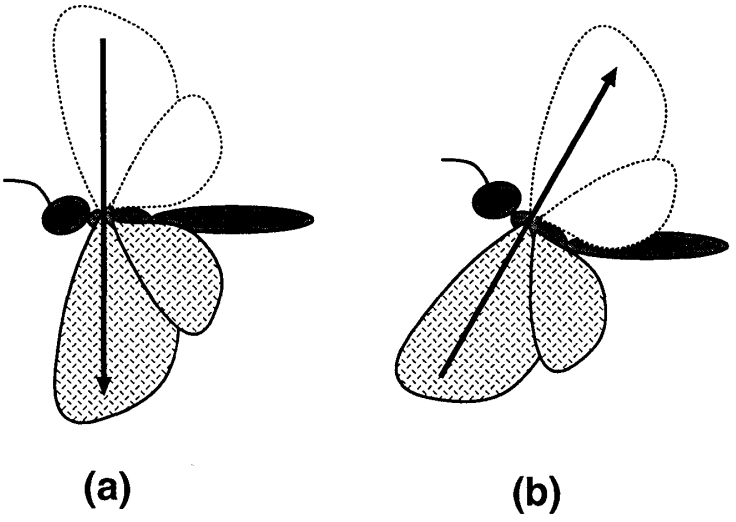

図 16: 蝶のはばたき運動の一例。(a) 打ち下ろし時と、(b) 打ち上げ時 においてはばたき面の角度を変え、それにより力の生成を非対称にしている。はばたきの軸を変えるために、蝶は胴体を反らしている。

ができない。結局蝶の飛行形態については何でもありだが、他の昆虫が $\beta \simeq 90°$ となることはない、という理解が順当なようだ。

第 7.2 節では、2 次元のモデルを用いてこういう渦の影響について調べた結果について述べる。

5　定常翼理論によるはばたき運動

これまでは基本的には実際の昆虫がどの様に飛翔を行っているのかを、主に定常飛翔状態に着目して解説してきた。本章と次の章では、飛翔のある面を切り出したモデルを用いることで、理解を深める試みについて幾つか紹介する。

このうち本章で述べるのは、定常翼理論を非定常な運動に拡張した理論を用いた解析である。ここでは運動パラメータがどのように揚力生成に寄与しているのかということを幾つかの場合について説明したのち、昆虫の飛翔に関してこの近似がどの程度妥当であるのかを述べる。

5.1　定常翼理論を用いたはばたきの解析

まず、定常翼理論 (第 3 章) と、準定常性の仮定 (第 3.7 節) を用いて、はばたき運動により発生する運動の特性を調べてみよう。これは以下で取り扱う、より現実に近いと思わ

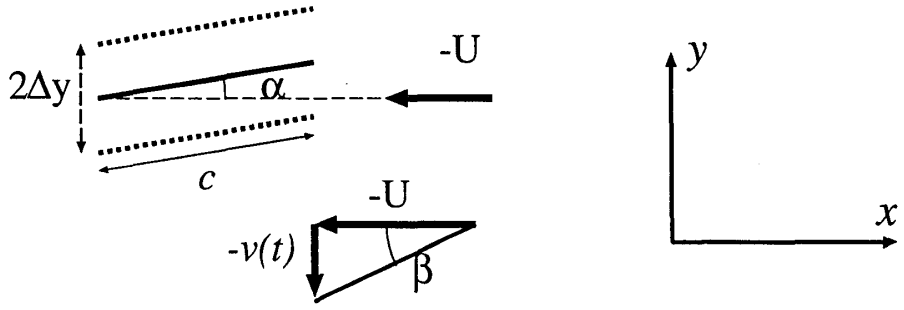

図 17: もっとも単純な 2 次元はばたきモデルの一例。定常翼理論を用いているので対気速度がゼロでは揚力が発生しない

れるモデルとの比較対照の基礎となるモデルである。

■状況設定　昆虫が平均速度 U で水平方向に移動している。昆虫は揚力係数、抗力係数がそれぞれ C_L, C_D である翅を持っており、はばたき運動の振幅は小さくて、かつ、1 次元的に振動していると見なすことができるものとする (図 17)。つまり翅の鉛直方向 (y 軸) の変位 y が時間の関数として、

$$y(t) = \Delta y \sin(2\pi f t) \tag{14}$$

とかかれる場合について考えよう (f ははばたき振動数)。翅の中心の速度 $v = v(t)$ は、$v(t) \equiv \frac{dy}{dt}(t)$ で与えられる。

すると翼の対気速度の大きさは、$\sqrt{U^2 + v^2}$、対気速度に対する相対的な迎角 $\alpha = \alpha(t)$ は、翼の水平面に対する迎角 $\alpha_0 = \alpha_0(t)$ を用いて、

$$\alpha(t) = \alpha_0(t) - \beta(t) \tag{15}$$

$$\beta(t) = \tan^{-1}(\frac{v}{U}) \tag{16}$$

となる (図 17 参照)。なお本節に限り、β は上の定義で与えられた量であるとし、第 4.2 節で用いられた β とは違うものであることを注意しよう。ここで迎角 α_0 は、周期 $1/f$ の周期関数である。

すると、翅にかかる力のそれぞれ水平成分 $F_x(t)$、垂直成分 $F_y(t)$ は、

$$F_x(t) = \frac{1}{2}\rho(U^2 + v^2)S\{-C_L \sin(\beta) - C_D \cos(\beta)\} \tag{17}$$

$$F_y(t) = \frac{1}{2}\rho(U^2 + v^2)S\{C_L \cos(\beta) - C_D \sin(\beta)\} \tag{18}$$

となることがわかる。

まず最初に、準定常性の仮定とこのモデルの関係を調べるため、無次元飛行速度 (13) に対応する量として、対気速度 U、はばたき振動数 f、そしてはばたき運動の振幅 Δy を用いて作った無次元数 J' を、

$$J' \equiv \frac{U}{2\pi \Delta y f} \tag{19}$$

と定義しよう。

■$C_L \sim C_D \sim O(1)$ の場合　最初に時間変動する項が v のみである場合を考える。これは揚力係数、抗力係数が時間的に一定と見なせる場合である。Reynolds 数が低い場合は、図 11 からわかるように、揚力係数はある程度以上迎角が大きいと粗い近似でほぼ一定と見なせる。抗力係数についてはその様なことはないため、この近似は便宜的なものであるが、簡単のため、この近似を採用する。

さらに、J' が大きいとして、はばたき運動の影響が平均揚力、平均抗力にどのように現れるのか確認してみよう。これは、$v/U \ll 1$ であることを意味するので、式 (17) と式 (18) は、

$$F_x(t) = \frac{1}{2}\rho U^2 S\{1+(\frac{v}{U})^2\}\{-C_D - C_L\frac{v}{U} + \frac{1}{2}C_D(\frac{v}{U})^2 + O((\frac{v}{U})^3)\}, \tag{20}$$

$$F_y(t) = \frac{1}{2}\rho U^2 S\{1+(\frac{v}{U})^2\}\{C_L - C_D\frac{v}{U} - \frac{1}{2}C_L(\frac{v}{U})^2 + O((\frac{v}{U})^3)\}, \tag{21}$$

のように、(v/U) の展開式 (の積) としてかける。ちなみに、$\frac{v}{U} = \frac{1}{J'}\cos(2\pi f t)$ である。

ここで、

$$\langle \cos^n(ft)\rangle \equiv \frac{1}{1/f}\int_0^{\frac{1}{f}} \cos^n(2\pi f t)\mathrm{d}t \tag{22}$$

としたとき、

$$\langle \cos(ft)\rangle = 0, \tag{23}$$

$$\langle \cos^2(ft)\rangle = \frac{1}{2}, \tag{24}$$

という恒等式を確認して、式 (20)、式 (21) を一周期で平均すると、

$$\langle F_x(t)\rangle = -\frac{1}{2}\rho U^2 S C_D(1 + \frac{1}{4J'^2} + O(\frac{1}{J'^4})) \tag{25}$$

$$\langle F_y(t)\rangle = \frac{1}{2}\rho U^2 S C_L(1 + \frac{1}{4J'^2} + O(\frac{1}{J'^4})) \tag{26}$$

となり、主流と平行な方向に抗力が、垂直な方向には揚力が生じていることがわかる。

この場合、平均揚力 $\langle F_y \rangle$ も平均抗力 $\langle F_x \rangle$ も $v=0$ の場合にくらべて増大しており、その係数は関数 $1+\frac{1}{4J^{/2}}+O(\frac{1}{J^{/4}})$ で表される。この係数はもちろんはばたき運動に起因している。結局はばたき運動により対気速度が大きくなり、そのぶん揚力が増えたという当然の結果が得られた。もちろん、より詳しい解析もその気になれば可能である。

■$U=0$ の場合　次に、対気速度がゼロの場合を考えよう。これは第 4.2 節で説明した空中停止の場合を考えようというものである。あらたに記号を付け直す煩わしさを逃れるために、ここでは図 17 の x 軸が鉛直上向き、y 軸が水平方向を表すとしよう。式 (17)、式 (18) の時間平均は、

$$\langle F_x(t) \rangle = \frac{1}{2}\rho S \langle v^2 C_L \rangle \tag{27}$$

$$\langle F_y(t) \rangle = \frac{1}{2}\rho S \langle |v| v C_D \rangle \tag{28}$$

となる。簡単な場合として、図 15 に示されたような状況で迎角が常に一定であるとしよう。すると式 (27) は $\langle v^2 \rangle$ の部分がゼロにはならないため、$U=0$ でも平均揚力が生じることがわかる。

もしやりたければ、C_L, C_D を時間変化させ、$\langle v^2 C_L \rangle$ や $\langle |v| v C_D \rangle$ の最適化を論じることも可能である。

なお、3 次元のはばたき運動で同様のことを行うには、翼を (普通) 翼弦方向に細かく切ってできた翼素と呼ばれる細長い要素に対して、基本的に本節で行ったのと同じ計算を行う、このさい、v や α, β 等が翼素の場所の関数にもなるので、より複雑になるが、基本的には計算が可能である。詳しくは文献 [10, 43] を参照されたい。

5.2　準定常性の仮定の破綻

さて、前節で述べたように、準定常性の仮定をはばたき飛行に適用すると、揚力などの物理量が比較的容易に計算できる。もちろん実際には 3 次元運動であるため、もう少し複雑にはなるが、基本的には変わりない。

さて、ある昆虫をえらび、そのはばたき運動のデータを観測により得たとする。一方、その翅をむしって、風洞実験などで翅の空力特性 (C_L, C_D など) を測ったとする。これらの情報から、前節で用いたような計算をおこなうと、この昆虫が (準定常性の仮定のもとで) 理論的に生成できる揚力が計算できることになる。特に、C_L の測定値の最大値を $\mathrm{Max}(C_L)$ などと表すと、当然 $C_L \leq \mathrm{Max}(C_L)$ なのだから、

$$\langle F_x(t) \rangle \leq \mathrm{Max}(\langle F_x(t) \rangle) \equiv \frac{1}{2}\rho S \langle v^2 \rangle \mathrm{Max}(C_L) \tag{29}$$

となる筈である。右辺は昆虫のはばたき運動に伴う揚力の理論的な最大値を表している[*12]。

ここで本当に評価すべき量は $\langle F_x(t)\rangle$ と mg の大小であり、$\langle F_x(t)\rangle > mg$ であれば、準定常性の仮定は成立することになる。もし $\langle F_x(t)\rangle < mg < \mathrm{Max}(\langle F_x(t)\rangle)$ ならば、本当は準定常性の仮定は破綻しているが、ここでの評価では判定できない ($\langle F_x(t)\rangle$ がわからないから)。万が一 $\mathrm{Max}(\langle F_x(t)\rangle) < mg$ となれば、準定常性の仮定は疑いもなく破綻していることになる。したがって、この最大値 (式 (29) の右辺) は、少なくとも昆虫にかかる重力 mg より大きくなければならない。

Ellington は、このような評価を用いて、特に空中停止を行う昆虫の飛翔を解析した[10]。その結果、驚くべきことに、少なくとも一部の昆虫に関しては準定常性の仮定は明らかに破綻しているということがわかったのである。表 2 に、空中停止の形にたいする結果を示した。典型的な空中停止 ($\beta \simeq 0°$) の場合は、必ずしも矛盾しないが、それは上の式で言う $\mathrm{Max}(\langle F_x(t)\rangle)$ に当たるものと mg の大きさが同じ程度だったという意味であり、ただちに準定常性の仮定が成立することが証明されたという意味ではない。なお例外として、コバチはこのグループに所属するが、解析結果は準定常性の仮定の破綻を示している。コバチの飛翔機構はかなり特殊であり、特に第 6.2 節のなかで説明している。

トンボなどの場合 ($0° < \beta < 90°$) は、準定常性の仮定は全く成立しない。Ellington 以外の解析結果も同様であり、このグループの飛翔機構は何らかの非定常効果が効いていることが強く示唆される。これに関しては、第 6.3 節で理論、観測について、第 7.1 節で 2 次元の数値計算例について述べる。

蝶などの場合 ($\beta \simeq 90°$)、いわゆる迎角がほとんど 90 度になってしまうため、明らかに準定常性の仮定がなりたたない。既に第 4.2 節で述べたように、実際の蝶の飛翔はかなり特殊であり、実際には剥離した渦、重心運動、3 次元性等の要素を組み合わせているのではないかと想像されるが、具体的にはあまりわかっていない。渦の影響については以後の章で議論する。また、重心運動と渦の運動の連携については、第 7.2 章で議論する。

結局、多くの昆虫の飛翔を、航空力学の単純な応用問題として取り扱うことは理論的な矛盾をはらむので、困難である。本質的な原因は、非定常効果を取り入れてこなかったことと、個別の問題に対して、それぞれの飛翔機構を考慮に入れてこなかったことにある。理論的に整備されている定常翼理論はもはや使えないことがわかったので、以後は統一的な取り扱いではなく、各論を議論することにする。次章以降では非定常効果、および個別

---

*12 もちろん、C_L などの時系列を正確に測定できればそれに越したことはないのだが、観測により小さな昆虫の翅の迎角を測定することは大変難しい。そこで不等式 (29) のような非常にゆるい評価を用いて準定常性の仮定の整合性を確かめようというわけである。

はばたき角 (cf. 図 14)	生物の例	準定常性の仮定の可否
$\beta \simeq 0°$	ミツバチ	△
$0° < \beta < 90°$	トンボ	×
$\beta \simeq 90°$	蝶	×

表 2: 準定常性の仮定の可否。△はここでの判定では評価できないもの、×は破綻しているものを表す。本文参照。

の揚力生成機構についての話を述べることにする。

6 動的な飛翔の理論

本章では、本質的に非定常な運動を解析するための幾つかの機構についての理論を説明する。それらは大別して、揚力を生成するのに必要な翅周りの循環を生成する機構についての理論と、翅から剥離した渦に着目し、渦により揚力を増大させる機構についての理論に分けられる。これらははばたき運動中の特徴的な部分のみを切り出したていたり、運動学的な考察に基づいている。流体運動の力学的な面については一部のモデルでしか考慮がされていない。具体的な量や関数が計算できるのは非粘性流体として取り扱った場合だけである。粘性の効果を考えたモデルは直接数値計算を行うことにより、定量的な結果を得ることができる。これに加えて、飛翔の物理という観点からは、定性的な理解が重要である。

ここでは、これらのモデルの紹介を通して、昆虫の飛翔という複雑な現象を、幾つかの面から見てもらいたいと思う。

6.1 突然動き出す翼

第 3 章で述べたように、翼が定常状態で揚力を発生するためには翼周りの循環が存在することが必要であり、そのためには境界層が剥離しなくてはならない。この剥離した渦は下流に流されていくので、対気速度が大きければそれだけ早く定常状態に近づくことが予想される。そこで、定常状態に落ち着くまでの系の変化や、その特徴的時間について調べることが必要となる。実際、理論解析 [9, 24] と実験 [26] によれば、静止状態から翼弦 c の翼をある速度 U で突然動かすという実験を行った場合（$Re = 1.4 \times 10^5$; Re が大きい場合）時間の関数としての翼の循環 $\Gamma(t)$ と、定常状態のとき理論予測される循環 $\Gamma_{\mathrm{th.}}$ の比について、以下のような知見が得られている。

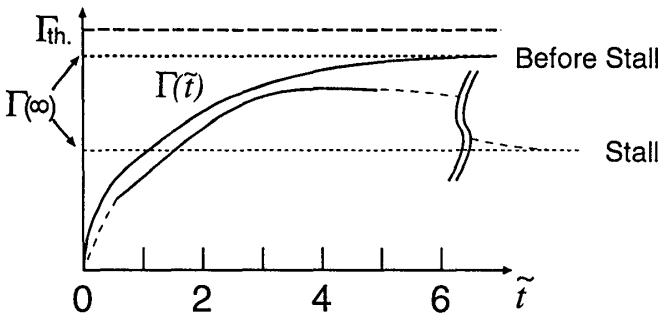

図 18: 静止状態から急に動き出した翼の循環の時間変化を示す図。失速しない場合は、循環 $\Gamma(t)$ はゼロから単調に大きくなり、最終的に理論値の 90% 程度のところに落ち着く。失速する場合は、循環 $\Gamma(t)$ の変化は単調ではなく、一時的に最終的な値 $\Gamma(\infty)$ より大きい値をとる。

失速が起こらない場合 ($\alpha < \alpha_s; \alpha_s$は失速角) は、理論、実験ともに運動をはじめてからの経過時間が、無次元時間 $\tilde{t} \equiv t\frac{U}{c}$ で 3 程度以上のときほぼ定常状態と見なせる。循環 Γ は、定常状態に至るまでに 0 から単調に増大するだけである。また、$\Gamma_{\mathrm{th.}}$ と定常状態における循環の実験値 $\Gamma(\infty)$ は完全には同じとはならず、$\Gamma(\infty)/\Gamma_{\mathrm{th.}} \simeq 0.9$ である。また失速が起こる場合 ($\alpha > \alpha_s$) については、理論値 $\Gamma_{\mathrm{th.}}$ と定常状態における実験値 $\Gamma(\infty)$ は違う値をとり、$\Gamma_{\mathrm{th.}} > \Gamma(\infty)$ という関係を満たす。ところが、定常状態に至る変化は単調ではない。$\Gamma(t)$ の緩和過程において、かなり長い間（少なくとも $2 < \tilde{t} < 5$ の間）$\Gamma(t)$ は一時的に定常状態より大きくなり、$\Gamma(\infty) < \Gamma(t) < \Gamma_{\mathrm{th.}}$ という大小関係が成立する (Wagner 効果)。その後 $\Gamma(t)$ は減少し、$\Gamma(\infty)$ に収束する。以上の結果を図 18 に定性的に示した。

ちなみに、第 3.3 節でも指摘したように、変化の途中では Kutta-Joukowski の定理は安易に適用できないことに注意しよう。実際、失速が起こらない場合 ($\alpha < \alpha_s$) 、揚力は時刻 $t = +0$ の時（$\Gamma(+0) = 0$ であるのに）ゼロではない。これは剥離した渦が翼近傍に存在するからである。

このように、準定常性の仮定が成立するためには、翼が動き出してからの無次元化時間 $\tilde{t}$ の、少なくとも数倍程度が経過していることが必要である。また、失速が起こる場合にも、最終的な状態に至る前には一時的に揚力が大きい時間帯が存在することがわかっている。後者の例は、昆虫の飛翔に対応する Re（ここで述べたより小さい場合）に重要となる。第 6.3 節で詳しく論じる。

6.2 叩く、放り出す、剥ぐ

第 3.3 節で見たように、翅周りの循環は、揚力生成の重要な要素である。この節では準定常性の仮定が成立し、かつ流体中に渦がないという場合を考えよう。第 5.2 節で述べたように、昆虫飛翔の多くの場合について準定常性の仮定は成立しえないという結論が出ていた。しかし、はばたき運動に特殊性を持たせることで、揚力生成をより大きくすることが可能である。ここではそういった機構のうち 2 つについて説明する。

■叩いて放り出す　まず、有名な「叩いて放り出す (clap and fling)」機構について説明しよう。これはコバチの飛行モデルとして有名である。コバチは典型的な空中停止飛行を行うが、第 5.1 節で行ったような計算では飛行がうまく説明できないことは既に第 4.2 節で述べた。

観測結果によると、コバチのはばたき機構は、図 19 に示したような過程をへている。最初二枚の翅は 1 の状態で根元が重なった状態であり、軸 A1 を中心に開くことで循環を得ている (この機構については後に説明する)。そのあと、翅は軸 A2 を中心に打ち下ろし運動を行い、ここでの翅の運動は並進成分を含むため、揚力が発生する。半周期はばたいたあと翅は後ろ（ここで 2 枚の翅は合わさらない）で再び軸 A1 を中心にして回転し、その後周期の最初の状態に戻る。最初叩いて放り出す以外は、図 15 のように、常に翼の一つの軸が運動方向を向くような運動を行っていると考えれば良い。

この機構の鍵は周期の初めに二枚の翅が開くとき (図 19 (a) での $1 \to 2$) に、十分大きな循環を生成できるか、というところにある。これを非粘性流体を用いて考察しよう。図 19 (b) に示されているように、二次元空間で考え、翼弦長 c の翅が閉じた状態から角速度 ω で開き (このとき翅の根元 O は閉じているとする)、角度が β になったとき、根元 O がわずかに開いたとする（放り出す)。根元 O が開く直前までは、この 2 枚の翅はくっついていて、一つの物体となっていた。したがって、循環保存の定理より、この 2 枚の翅の回りの循環はゼロである。しかし、循環保存の定理は物体が 2 つに割れた場合にそれぞれの循環がゼロのままであることは保証していない。この場合、開いた翅の間に流れ込む流れの存在により、根元 O が開いた瞬間左右の翅の周りには互いに逆向きの循環が生じる、ということになる。

この時の片側の翅回りの循環を Γ（2 枚の翅の循環の符号は逆である）とすると、Γ は

$$\Gamma = \omega c^2 f(\beta) \tag{30}$$

という形を持つことが、Lighthill による理論計算で求められている [18] 。Weis-Fogh は

この理論に基づく揚力の見積もりは、コバチの飛翔を説明できるとしている [31] 。

このメカニズムには準定常性との関係を考えたとき、大きな利点がある。もしここで述べたような特殊な機構を用いずにはばたき運動を行った場合には、Wagner 効果のような非定常効果が生じ、平均の循環 (そして平均揚力) は定常並進状態で予測されるものより小さくなる。一方、ここでの機構ならば、あわさった翅が離れた瞬間から一定の大きさの循環が存在すると理論的に保証されているため、緩和過程を考慮する必要がない。

理論的な見地からみてもこの機構は興味深い。Kelvin の定理によれば、非粘性流体中では物体の周りの循環は時間的に一定でなくてはならない。しかしこの機構では、物体の位相的構造が変化することで物体の周りの循環を生成している。そこには第 3.3 節で述べたような、粘性流体に対するある種のモデルとしての非粘性流体 (Kutta の条件)、という見方すら必要とせずに、循環の発生が説明できているのである。

しかしながら、この機構は実は現実の観測とは異なっている。実際の流体には小さくても粘性が存在するのが普通なので、薄くても境界層があり、翅の運動に伴って境界層は剥離する。その剥離より翅の周りの循環は理論値より大きく (およそ 3 倍) になることが実験的に確かめられている [21, 22]。ちなみに Lighthill の理論に、この剥離渦を表す点渦を付け加えると、実験と理論は合うようになる [8]。このことから、非粘性流体を用いた Lighthill の理論そのものがここで破綻したというよりは、渦の存在を考慮に入れなかったことが理論と実験の解離をもたらしたと言えよう。

このように、この機構は昆虫独特のものであること、理論的面白さがある点で注目に値する。

■剥ぐ　つづいて蝶の巡航飛行時などに見られる「むきとり機構」(peel mechanism) について説明しよう [10]。この場合も 2 次元空間、非粘性流体で考えるが、すこし注意して欲しいのは、その状況が先とは異なっていることである。ここでは、図 20(a) のように、昆虫を前面から見た様子を考えるが、その打ち下ろし運動では、図 20(b) に示されているような、「むきとり」が生じていると考える。(この後は「典型的な空中停止」で述べたような運動をすればよい) この過程を、図 20(d) に示されるような二次元空間における 2 つの線分で考える。最初合わさった翅が先端から徐々に「むきとら」れていくことで翅が開くという機構である。ここで、簡単のために、角 β は一定で、2 枚の翅の分離点 S が一定の速度 u で下に動くような状況で翅が開いていくものとしよう。むきとられた翅の長さが x になったとき、2 枚の翅が離れたとすると、一枚の翅の循環 Γ は

$$\Gamma = uxg(\beta) \tag{31}$$

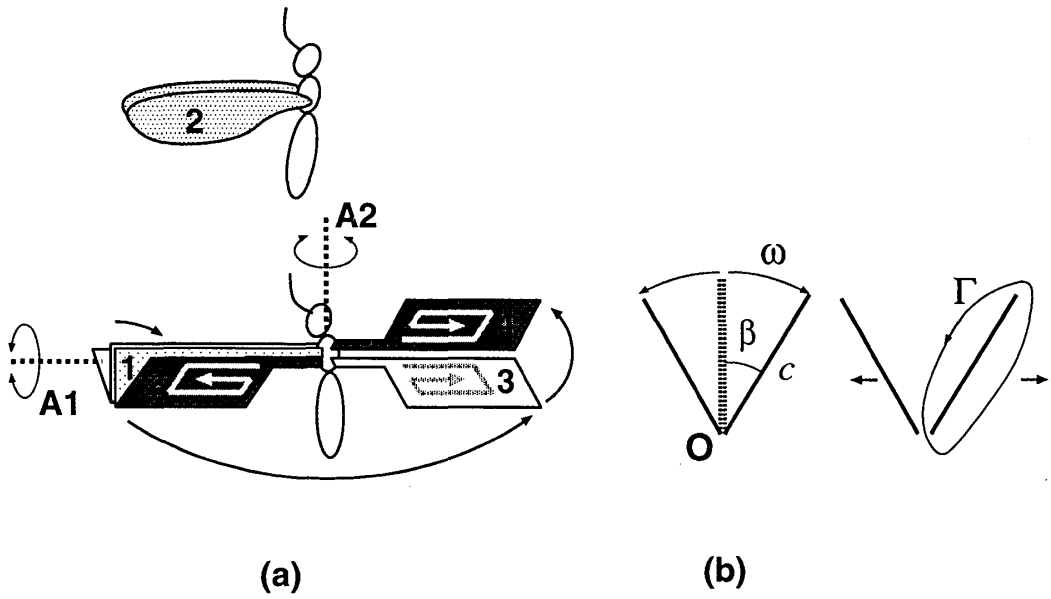

図 19: 放り出し機構についての説明図。(a) 放り出し機構の概念図。片側の翅に着目すると、これらは軸 A1, A2 に対して続いた回転を行い、1 → 2 → 3 → 4 の順に移動する。回転 1 → 2 で循環を生成し、回転 2 → 3 で揚力を得ている。3 → 4 では翅が 軸 A1 の周りに回転し、その後 4 → 1 と戻る。2 と 3 では、見えている面が逆になるため、図の濃淡を逆にしている。(b) (a) のうち、翅が 1 → 2 と運動している部分を A1 軸から見た図。

と表される (次元解析的には明らかであろう)。ここで $g(\beta)$ は解析的な計算により求められる関数であるが、$g(\beta = 0, \pi) = 1$, $g(\beta = \frac{1}{2}\pi) = 2$ であり、$\beta = \frac{1}{2}\pi$ を中心とした山形をしている。これは式 (30) に出てくる $f(\beta)$ の形とは正反対の特徴をしている (図 21 参照)。これは、最初 2 枚の翅が離れる過程が少し違うだけなのに、出てくる結果は全然異なっていることを意味する。この機構が循環を生成するのには、はばたき角 β が $\frac{1}{2}\pi$ の付近が最も効率がよい。「叩いて放り出す」機構の場合は、β が 0 または π に近い場合が効率が良かったことを考えると、正反対であることが分かる。

ただし、先の「叩いて放り出す」機構とこの「剥きとり」機構とでは 2 枚の翅が離れるやり方が異なっており、前者はある軸の周りの回転、後者は接触面の移動という違いがある。ある大きさの循環を生成するのに必要な仕事の大きさといった意味でどちらがより効果的であるのか、という問題は無次元化関数 f, g の大きさを比べるだけではわからない。

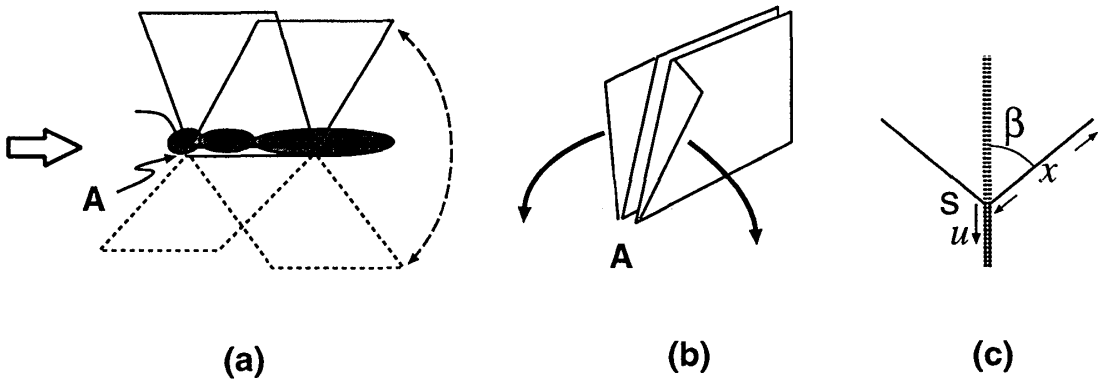

図 20: むきとり機構についての説明図。(a) はばたき運動を前から見た状態を考える（実際のはばたき運動はもっと複雑でありうる）。(b) (a) を矢印からみた図。最初二枚の翅がほとんど合わさった状態で、これが離れることにより大きな循環を生成する。(c) (b) で、翅が合わさった状態から離れる様子をモデル化したもの。先端から徐々に翅がむきとられてゆくことにより、大きな循環を生成する。

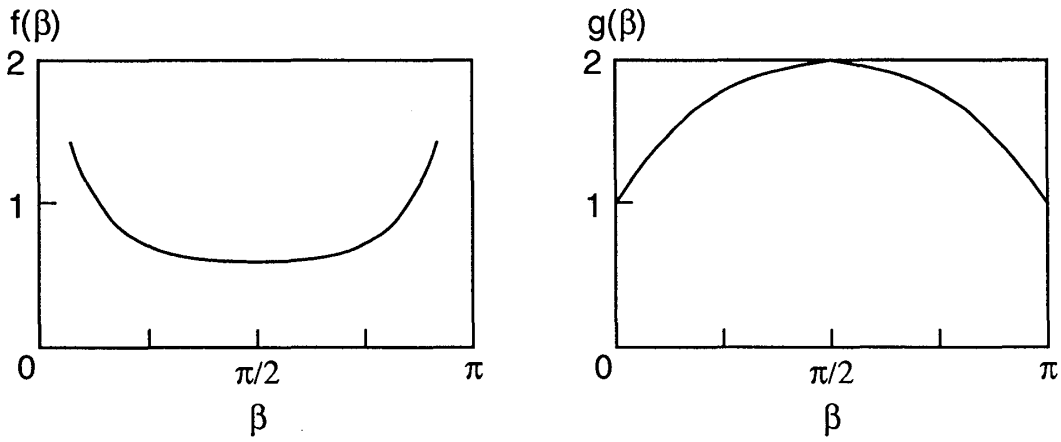

図 21: 「叩いて放り出す」機構と、「剥きとり」機構のそれぞれにおける生成された循環の違い。横軸は、2 枚の翅が離れた時の翅の角度を鉛直上方向から測った大きさ、縦軸は式 (30)(「叩いて放り出す」)、式 (31)(「剥きとり」) に現れる無次元関数 f, g の形を表す。

6.3 動的失速

第 3.3 節で、揚力生成に関して翼周りの循環が重要であること、その生成要因は境界層内の渦度が剥離により流れ出すことであると述べた。これらの動力学は粘性流体のものなので、非粘性流体の保存則は成立しない。しかし粘性の影響が小さく、また渦度が境界層内や剥離した渦など局所的に存在する場合には、非粘性流体渦なし流れ（必要があれば幾つかの渦が加わったもの）で理解が容易になる。

Kelvin の定理から、翼の後縁から剥離した渦（渦度をもった部分の集合と考えることにする）*13 は、揚力生成に必要な翼周りの循環を生成する効果を持つことがわかる。

一方、失速が起こったときなど、翼の前縁からの渦が剥離した場合、この渦は揚力生成に逆の効果をもたらすように思われる。この渦の循環の符号は、後縁から剥離した渦と逆なので、翼周りの循環を減少させる効果をあたえる。また、翼周りの流れが下向に曲がるのを押さえている。ともに揚力生成にはマイナスのように思われる。実際、飛行機の翼のように高 Reynolds 数の場合は、失速は揚力を急減させる要因である。

ここでは、この前縁剥離渦が実は昆虫などの揚力生成に重要な役割を果たしているという理論を紹介しよう。

翼の前縁と後縁の両方から同時に剥離が起こる場合、どういったことが起こるのか議論する。図 22 を見よう。静止状態から速度 U の一様流れ場に置かれた翼に生じるであろう剥離渦の循環を図のように $\Delta\Gamma_1, -\Delta\Gamma_2$ $(\Delta\Gamma_1, \Delta\Gamma_2 > 0)$ とし、翼周りの循環を $-\Gamma$ $(\Gamma > 0)$ とする。剥離渦の符号は、流れが翼を回り込むうちに剥離が起こると考えれば明らかであろう。これらを囲む領域でケルビンの定理が成立することを要請すると、

$$-\Gamma + \Delta\Gamma_1 + (-\Delta\Gamma_2) = 0 \tag{32}$$

という関係式が成立する。この式から $\Gamma = \Delta\Gamma_1 - \Delta\Gamma_2$ となるので、揚力を大きくする、つまり Γ を大きくするには、$\Delta\Gamma_1$ を大きくし、同時に $\Delta\Gamma_2$ を小さくする必要がある。$\Delta\Gamma_2$ は失速に伴うものであるから、なるべく迎角を大きくして Γ を増やしつつ（迎角を大きくする）、失速に伴う $\Delta\Gamma_2$ が生じないようにする（迎角を大きくしすぎない）、というのが定常翼が大きな揚力を得るための模範解答であった。

*13 ここでの渦度と渦（あるいは渦巻き）の概念は以下の通りである。渦度は速度場の回転 $\nabla \times \boldsymbol{u}$ であり、局所的な概念であるが、渦は閉じた流線で記述されるような（流体の回転的な運動）やや大域的な概念である。例えば、境界層の内部では速度勾配があるので、渦度はあるが、大域的な回転運動は普通起こっていないので渦巻きはない。

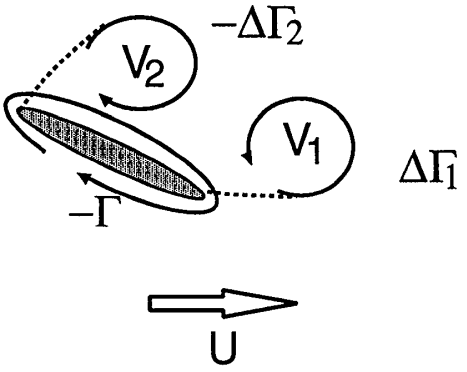

図 22: 失速を説明する概念図。楕円は翼を表す。矢印は渦が存在する領域を囲っており、方向で領域の循環を表している。渦が翼の前縁、後縁のどちらから剥離しているかを明らかにするために、点線で渦と縁を結んでいる。

Reynolds 数が高い場合には前縁からの剥離渦 V_2 は渦の形を取らず細かな構造となって、図に示したように V_1, V_2 と分けて書くことができなくなる。したがって Reynolds 数が高い場合は、揚力を大きくするための処方せんは上の段落に書いた方法しかあり得ない。ところが、昆虫の飛翔に関係する Reynolds 数の領域 ($10 < Re < 10^3$) では、秩序構造を持つ渦 V_1, V_2, が剥離し、一時的に揚力が増大する。これが動的失速 (dynamic stall) という、昆虫の飛翔機構の解明に大きく役立つと考えられる機構である。

動的失速を理論的にモデル化して考えるために、流れが非粘性流れであり、翼を翼弦長 c の二次元平板とし、渦 V_1, V_2 が点渦であり、剥離してしばらくの間はそれぞれ翅の前縁、後縁から流れに平行に速度 U で流されるものとしよう。2 つの渦の存在を、空気の運動量の向きを変える機構だと考えると、流体と翼全体で運動量の合計は不変であるから、渦により生成した流体の運動量と、翼が得た運動量の合計はゼロである。そこで、流体が得た運動量の大きさを計算すれば揚力が計算できる。

2 つの渦の中点に生じる速度の y 成分 V は概ね,

$$V \sim \frac{1}{c}(\Delta\Gamma_1 + \Delta\Gamma_2) \tag{33}$$

程度であるので、この付近の流体の運動量の鉛直下向き成分の大きさは、$\rho V c^2$ 程度である。この運動量を、渦が翼を離れるまでの時間で割ってやると、この間に翼が得る揚力が計算できる。ここでは簡単に、翼弦の長さ程度の距離を進むのにかかった時間 c/U で見積もることにすると、

$$L \sim \rho U(\Delta\Gamma_1 + \Delta\Gamma_2) \tag{34}$$

程度となり、剥離渦 (の循環の大きさの和) が一時的な揚力生成の源となっていることが

わかる[*14] [*15]。

この場合、渦 V_1, V_2 が同時に動くことから、揚力生成は2つの渦が翼から離れる間の時間に限られる。その後時間が経っても2つの渦が生成する運動量は増えるわけではないので、時間が経つと剥離渦が生成する揚力はなくなり、失速した定常翼として振る舞う。

動的失速の実験結果 [4]($Re = 192$) によれば、平板を静止状態から一定速度に急速に加速した時を時刻 $t = 0$ とすると、$\alpha > 13.5°$ の場合に失速がおこり、翼弦 c と流速 U で決まる時間 ($t^* \equiv c/U$) の2倍程度までの間、前縁剥離渦が翼の近くに留る。揚力生成はこの間に、のちの定常状態 ($t > 7.5t^*$) における揚力の約 1.8 倍にまで増大することがわかっている（図 23 参照)。Wagner 効果のところで述べた $Re = 1.4 \times 10^5$ の場合に比べると、瞬間最大揚力を得るまでの時間が短い。

この動的失速による非定常揚力を継続的に生成するには、翼長と流速で決まる程度の時間周期で翼を前後または上下に振動させ、その度ごとに動的失速を起こさせれば良いことがわかる。これこそまさにはばたき運動そのものであるので、はばたき運動と、動的失速の機構は相性が良い。

動的失速は加速の初期段階に大きな揚力が得られるという特徴がある。これは通常の飛行機などで失速を起こさないように翼を動かした場合には、加速初期において得られる揚力が小さく、その後定常理論で計算される値に近づくのと対照的である（第 3.7 節)。非定常運動を行うはばたき機構においてどちらが有利かは論をまたない。また、「叩いて放り出す」機構 (第 6.2 節) のように、技巧的な3次元運動も必要としない。この機構はたしかに理論的に興味深いが、昆虫の飛翔機構としてはやや特殊な機構であるという側面は否定できない。一方、動的失速は、本質的に2次元空間で説明可能な現象であることからもわかるように、より普遍性があると期待されるのである。

Brodsky [3] は、高速度カメラで固定されたクジャクガの飛行を解析し、はばたき運動に伴って渦輪が発生することを発見した。Wang [28] はトンボなどに属するはばたき運動

---

*14 ここでの議論は、van der Berg らが、3次元のはばたき模型の解析において行った揚力の定量的な見積もり [1] を2次元の場合に分かりやすくアレンジしたものである。3次元の場合、渦 V_1, V_2 は一つの渦輪として観測される。

*15 ちなみに、Kutta-Joukowski の定理もこのような見積もりを使って定性的に導くことができる（大阪府立大学の西岡通男先生による)。失速が無い場合、前縁から剥離は起こらず、後縁から渦が剥離して十分時間が経ったとすると $-\Delta\Gamma_2 = 0, \Delta\Gamma_1 = \Gamma$ である。このとき、下向きの運動量は、翼と、渦 V_1 の間に生成されていると考えることができる。翼と、渦 V_1 の間の距離を l とすると、この間の下向速度の大きさは $V \sim \frac{1}{l}\Gamma$ の程度であるので、この付近に生成された下向きの運動量の大きさは、$\rho V l^2$ の程度である。この場合、渦 V_1 は、速度 U で流されているので、l は $l = Ut + l_0$ (l_0 は定数) となり、時間的に変化している。そこで、運動量を時間で微分してやると、揚力が $\frac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}t}(\rho V l^2) \sim \rho U \Gamma$ と計算され、Kutta-Joukowski の定理（に比例する量）が導出できる。

(第 4.2 節) の 2 次元モデルをつくり、周囲の流体の直接数値シミュレーションを行うことで、動的失速に伴う揚力を計算した（第 7.1 節)。この結果は準定常性の仮定を用いて計算される揚力よりも大きく、トンボの典型的なパラメータを用いること、トンボの重力を支えることができた。この論文は西暦 2000 年に発表されたが、Wang によると「はばたき運動が典型的な昆虫の重さを支えることができるはじめての計算例」ということである。また、Ellington ら [11, 32, 33, 34] は、スズメガの飛行（空中停止を含む）解析と、これに流体力学的に相似な模型の解析を行った。彼は動的失速がこの蛾のはばたき機構にも存在することを発見し、その大きさと、渦の循環を解析した値を用いた理論解析の値と比較して、よい一致を得たと述べている。

ただ、この理論の最大の難点は、いかにして $\Delta\Gamma_1, \Delta\Gamma_2$ の大きさを見積もるか、という点にある。動的失速では、定常翼理論のように第一原理（ここでは Euler 方程式に、Kutta の条件のような簡単な仮定を置くこと）で循環を見積もることができないので、実験結果と理論の整合性を見積もることはできても [1]、はばたき運動に伴う揚力生成を予言することはできない。そういう意味で、動的失速の理論は昆虫の飛翔を説明するものの一つとして期待されているが、まだ発展途上であり、今後実験、理論両方からの研究発展が期待されると言えよう。

なお、実際のはばたき運動に伴う剥離渦と翅との相互作用はここに示したものに比べてかなり複雑である。Dickinson [5] らは、ハエの空中停止を詳細に解析し、その結果動的失速のほかに翅の回転に伴う揚力（彼らはテニスのスピンなどに現れるマグヌス効果と同じだと言っている）や、「後流捕獲」（過去のはばたき運動により生成された流れを利用）なども観測している。こういった複雑な渦-翅相互作用まで含めると、揚力生成の機構はかなり高度な運動となる（ためしに、日本語の解説 [36] などを読んで、本稿で示した説明でどこまで理解が可能か試してみてはどうだろうか)。これらを理解しようとすると、渦の動力学に立ち入らざるを得ない。そこで流体の運動を直接計算することに主眼をおいたモデルを次章で紹介する。いずれも、渦と翅（あるいは翼）の動力学の普遍的な面に着目したモデルである。

その前に、空中停止に着目し、運動学的な観点からの解析を行うモデルを一つ説明して、この章を終えることにする。

6.4　渦輪理論

ここでは空中停止時の揚力生成を説明する現象論について紹介する [10] 。

これまで見てきたように、昆虫が落ちないためには重力に抗する力を発生させなければ

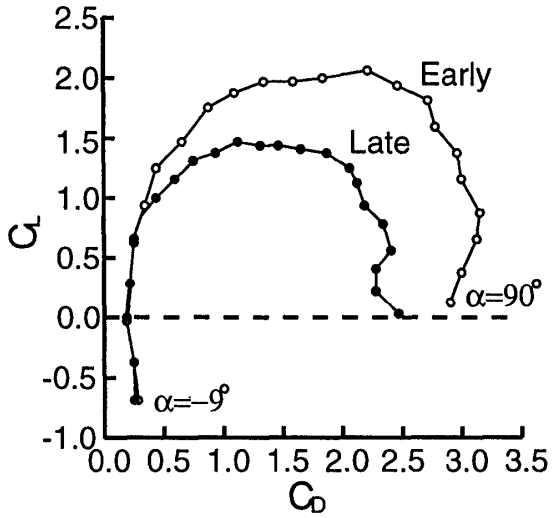

図 23: 静止流体中に置かれた平板を急に加速したときの、ある瞬間における極性図を実験により求めたもの。"Early" は $t = 2t^*$ 程度の、"Late" は $t = 7t^*$ のものである。加速初期において、平板の翼特性が向上していることがわかる。

ならなかった。そのために翅を用いて空気塊の運動量を変え、その反作用として力を得ていた。

空中停止した状態の昆虫を外から見ると、周りの空気の流速はゼロである。一方、翅の周り (翅の運動が及ぶ範囲) では平均して運動量を持っていなければならない。するとこの領域 S と、S の外側では速度差が生じ、間に渦度がゼロでない領域がある。これを模

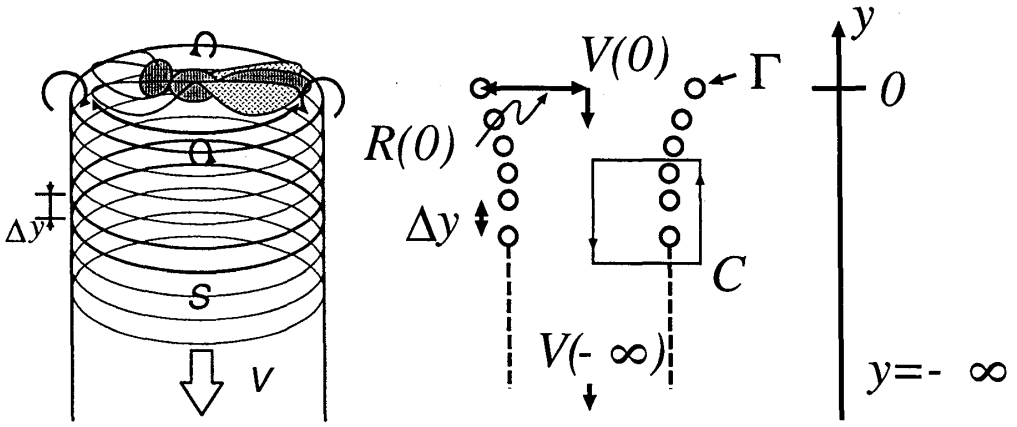

図 24: 渦輪理論の概念図。はばたきにより渦輪が形作られ、一周期ごとに下に下がっていくことにより渦輪列ができるという描像である。右側の図はその絵を水平方向から見た図である。

式的に示したのが図 24 である。

この渦度は翅がはばたき運動をしたことにより生じたものであり、直接的には翅の端から生成した剥離渦が主な寄与をしている。しかしここでは粗い見方をとり、左右の翅が循環 Γ の一つの渦輪を、はばたき周期毎に作っているという描像で考えることにする。

一回のはばたきで生成される渦輪の半径を R、循環の大きさを Γ、とし、領域 S 内での空気が平均して速度 V で下方に進んでいるとする。昆虫の揚力は直接的には翅にかかる圧力によりもたらされる。従って、図に示したように座標軸を設定すると、対称軸（y 軸）上での圧力分布は不連続になり、$y = \pm 0$ での値は、昆虫の上下の圧力に対応するので、一致しない。しかし速度場は非圧縮なので連続である、と考えることができる。そこで、$y = +\infty, y = +0,\ y = -0, y = -\infty$ のそれぞれ 2 点をむすぶ流線上で、Bernoulli の定理を適用し、

$$P(+\infty) = P(+0) + \frac{1}{2}\rho V(0)^2 \tag{35}$$

$$P(-0) + \frac{1}{2}\rho V(0)^2 = P(-\infty) + \frac{1}{2}\rho V(-\infty)^2 \tag{36}$$

という等式を得る。ここで無限遠での圧力は等しい、つまり $P(+\infty) = P(-\infty)$ であることに注意すると (空気の質量と重力に起因する圧力勾配は無視する)、上の 2 式から $y = \pm 0$ の圧力差 ΔP を計算することができる。それは、

$$\Delta P = P(-0) - P(+0) = \frac{1}{2}\rho V(-\infty)^2 \tag{37}$$

となる。従って昆虫にかかる力 F は、

$$F = \Delta P S(0) = \frac{1}{2}\rho S(0) V(-\infty)^2 \tag{38}$$

となる。この力は昆虫にかかる重力 mg に等しく、

$$mg = \frac{1}{2}\rho S(0) V(-\infty)^2 \tag{39}$$

という関係がある。

一方、運動量の観点で考えると、昆虫のはばたきは、$y = +\infty$ における静止空気塊を $y = -\infty$ で速度 $V(-\infty)$ に加速しており、その反作用として自らは揚力を得ている。この観点にたつと、昆虫が受ける力は、

$$F = \rho S(-\infty) V(-\infty)^2 \tag{40}$$

となる。式 (38) と式 (40) が等しいとおくと、

$$S(0) = 2S(-\infty) \tag{41}$$

となることがわかる。また、$y = -0, -\infty$ での流量保存の条件から $S(0)V(0) = S(-\infty)V(-\infty)$、すなわち、

$$V(0) = \frac{1}{2}V(-\infty) \tag{42}$$

となることもわかる。

さて、ここで翅が放出する渦輪の循環 Γ と、翅の下に生成される流速 $V(-\infty)$ の関係を求めよう。渦輪が下方に進む速度が $V(-\infty)$ でよく近似されるとしよう。すると渦輪どうしの間隔 Δy は、はばたき周期 T と、

$$V(-\infty)T = \Delta y \tag{43}$$

という関係にある。また、ストークスの公式を経路 C に用いると、$V(-\infty)$ と Γ の関係が

$$V(-\infty) = \frac{\Gamma}{\Delta y} = \frac{\Gamma}{V(-\infty)T} \tag{44}$$

となることがわかる。ここで第二の等号の後の式を導くのに式 (43) を用いた。結局、式 (39) を活用すると、

$$\Gamma = \frac{2mg}{\rho S(0)}T \tag{45}$$

という等式が計算できることになる。

この等式の右辺は観測可能な量であり、この量を用いれば、循環 Γ が計算できる。この循環 Γ はこれまで見てきたように、揚力形成と密接にかかわっている量である。この式は、運動学的な制限から循環の値を求めたものであり、これが、はばたき運動から流体力学的に解析された循環と一致する必要があることになる。

この理論を実際のはばたき運動に近い形にアレンジしたり、より詳細に各種の量を見積もることも可能であり、そうした場合、この理論は実際の空中停止をよく説明できているようである [10] 。

7 飛翔の流体力学モデル

第 6 章では、流体の性質（粘性や渦の存在）やその動力学にたいして簡略化を行い、これらをできるだけ理論的に取り扱うことで、飛翔の物理の側面を主に定性的に理解することを目標とした。

この章では流体の非定常運動が本質的に効く現象をとりあげることで、渦の動力学が昆虫の飛翔にどのような影響を及ぼすのかを考察する。

ここで取り扱う2つのモデルは昆虫飛翔とその回りの流れを直接数値計算したものではないが、前の章で扱った段階と、昆虫の飛翔そのものとの中間に位置するモデルであり、この段階のモデルで初めて現れる現象も数多い。以下でそのモデルを説明しよう。

7.1　2次元はばたき翼の流体力学モデル

まず考えるのは、2次元空間で一様流に置かれた翼がはばたき運動するというモデルである。基本的な状況設定は、第5.1節と同じなのだが、違うのは周囲の流体運動を直接数値計算で求めるということである。複雑なはばたき運動は大幅に簡略化するが、そのぶん周囲の流体運動をきちんと解く、という思想のモデルは流体研究者が得意とするジャンルの問題である。

このモデルを解析する際問題となるのは無限遠での境界条件である。通常の数値計算法では、有限領域内に物体を配置し、その中での流体運動を解析する。その有限領域の外の流れは解かないため、領域の境界条件を与えてやらなければならない。この境界条件（流速あるいは圧力）をどう与えるのかという問題は重要である。なぜなら、ここでの境界条件は直ちに有限領域内の運動量変化と関係し、その変化が揚力生成と密接に結び付いているからである。Wang は、周囲の空間を翼を含むある大きさの領域と、その外に分けるという方法で、無限領域までの流体運動を解く方法を開発した [27]。また、共形変換を用いることで楕円の外側領域を長方形領域に変換し、計算の簡単化を実現している。この種の問題としては非常にシンプルなアルゴリズムであるというのが、彼女の方法の特徴の一つである。

この方法を用いると、断面が楕円形をしている単一の翼が任意に運動するとき、周りの流れ場が直接数値計算で求められることになる。2つばかり解析例を紹介しよう。

まず第一に、一様流に平行に置かれた翼が一様流と垂直方向に振動している場合を考えよう (図17で、$\alpha = 0°$ の場合)。もし、準定常性の仮定が成立するとした場合、第5.1節での解析結果を見るまでもなく、対称性から平均揚力はゼロとなる。ここで説明した、Navier-Stokes 方程式に基づいた流体の直接数値計算を用いた解析では、剥離渦の動力学を含む非定常な流体運動が現れるが、平均揚力はやはりゼロとなる。

一方、抗力を考えるとき、両者には差が現れる。定常翼理論の簡単な場合の結果 (25) は、$1/J'$ の増加にともなって単調に増加する。これははばたき運動により相対的な対気速度が増加したことの直接の帰結である。しかし、Wang らの計算によれば、直接数値計算したときの抗力ははばたき振動数に依存し、その振る舞いはパラメータ $J'' \equiv fc/U$ で決定付けられる。ほかのパラメータを固定したときには、J'' がある値を取るときに推進

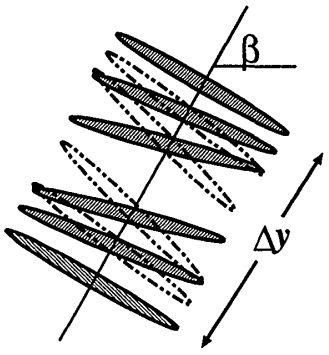

図 25: 空中停止の 2 次元モデル。楕円が翼を表し、振幅 Δy で振動し、翼は一周囲の間に図で示されているような運動を行うことで迎角を変化させる。

効率 $Q \equiv \langle F_x(t)\rangle u_0/\langle F_y(t)u_y(t)\rangle$ が最大値を取ることがわかった。その意味で流体の非定常運動があって初めて、翼の運動の効率化が導かれることが示された [29]。

また、彼女はこのモデルを使った空中停止の解析も行なっている。これは静止流体の中に翼を配置し、その翼を斜め方向に振動させ、その振動にともなう流体力学的力を測る、というものである (図 25)。この運動は、第 4.2 節で述べた 3 種類の運動の中では「トンボの空中停止」に属する。この運動の解析を行った結果、正負の符号をもつ剥離渦 (dipole jet) が生成され、それに伴って揚力が発生していることが示された。この dipole jet は、第 6.3 節で述べた前縁と後縁から剥離した渦と本質的に同じものだと思われる。

この運動にトンボの典型的パラメータを代入すると、生成揚力が、自重を支えられることが示されたという。この研究は、準定常性の仮定が空中停止では破綻するという結果に対して 2 次元運動で本質的な揚力が生成できるという例を示すものであり、非定常運動の重要性を改めて例示したものである。

7.2 2 次元はばたき推進モデル

さて、これまでのモデルは昆虫の飛翔機構を解明することに特化したものであったが、ここでは、すこし視点を広げて考えることにしよう。

■渦-翅 相互作用 今までに強調してきたように、昆虫の飛翔機構には幾つかの流体力学的作用が非常に重要な役割を果たしている。それは、境界層の剥離により形成される秩序だった渦と、翅との相互作用である。これまで解説してきた昆虫の飛翔機構は、循環生成の機構を論じるか、あるいは渦の存在を考慮に入れ、様々な単純化を図って問題を取り扱ってきた。

例えば動的失速では、2つの異符号の渦（3次元では渦輪）の放出による一時的な揚力生成をはばたき運動と組み合わせることで、大きな揚力が定常的に生成することを説明した。また、渦輪理論では、空中停止の状態を理論的に取り扱うために、渦輪が並んで静止している状態を考えた。

しかし、これらの理論が不足しているのは、剥離してできた渦の循環の大きさをどの様に見積もるか、ということである。これには剥離についての知見が必要となるが、今のところ、運動する物体から剥離する渦の強さを予測する理論はない。これは定常翼理論で、Kutta の条件を用いれば翼回りの循環（従って放出された渦の循環も）が計算できたのとは対照的である。

加えて、剥離した渦の運動がほとんど考慮されていない点にも不満がある。対気速度により渦が速やかに下流に流されていく場合は問題にならないのかもしれないが、昆虫の複雑な飛行に渦が翅や別の渦と相互作用をする効果が全くないと考えるのには無理があろう。

これらの問題を理論的に解決するには、少なくとも現状では流体運動の基礎方程式である Navier-Stokes 方程式に基づいて数値計算（直接数値計算）を行い、各種の物理量や渦の動力学を調べる必要がある。しかしこの計算は前の節で述べたように、境界条件など幾つかの問題がある。これらの問題をクリアした数値計算法をもちいた計算では、前節で述べたようなかなり単純な翅の運動に伴う流れを計算するに留まっているのが現状である。

なお有限領域での計算では、翅の運動に伴う回りの流体の3次元数値計算が Liu らにより試みられ、定量的な比較が行われている [19, 20]。もちろんこれらの直接数値計算には、実験では得られない非常に詳細なデータが得られるなどの利点がある。昆虫の飛翔を解析する一つの方向はこのような精密化である。しかし精密化を目指せば目指すほどデータが膨大になり、その解釈や理解が難しくなる。これは第 2.1 節で、「歩行の物理」を考えたときのことを思い出してもらえればわかるだろう。

加えて、昆虫の自由運動を含めた計算となると、筆者の知る限りまだ数値計算は行われていない。そもそも流体中の物体が、流体と相互作用して動く様を直接数値計算で求めることは、全く不可能とは言わないまでもかなり難しい。それは一枚の紙が落ちる様子すらまだ完全には計算機の中では再現できていないことを考えれば明らかであろう。さらに昆虫の場合、はばたき運動に意思判断による制御が関わってくる可能性があるため、問題は複合的かつ複雑である。

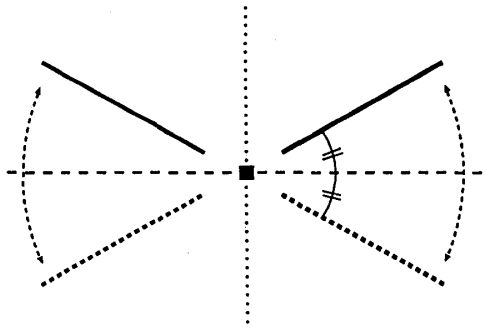

図 26: 二次元対称はばたきモデル。説明は本文を参照。

一方で、渦-翅 相互作用だけ取り出しても、実はかなり複雑で、まだよくわかっていない。そこで、ここでは、昆虫飛翔を重心運動と渦-物体相互作用が組合わさった系だと考えることにする。こういう系には例えば蝶の飛翔（特に蝶は飛行中の重心運動が他の昆虫に比べて大きい）が挙げられるが、そのほかにも興味ある現象が数多く存在する。例えばコインを水の中に落としてみた時、底まで落ちていくときの運動形態は 4 種類 (定常的落下、振動、宙返り、カオス的) が知られている [12]。この動力学はコインの運動にともなう剥離渦と、コインの相互作用によるものである。また、旗が風にはためく様子を考えると、この運動にも剥離渦がかかわっていると考えられている [35]。

そこで、はばたき運動を行うある単純化した系を設定し、数値計算により剥離した渦と翅の相互作用を計算して、そこに現れる特徴的な現象の解析を行う。このようなアプローチにより渦と翅の相互作用についての知見を蓄積し、昆虫の飛翔を始め、上に例示したような系に見られる普遍的な現象を解析しようというわけである。そのような系を筆者らは解析している。

■ 2 次元対称はばたきモデル　図 26 は、そのモデルの図である。系は左右鏡像対称とし、2 つの線分が黒四角で表される軸を中心にはばたき運動を行う。その運動は水平面 (破線) に対し対称である。重力も無視することで左右に加えて上下の対称性を与えることにする。このモデルを 2 次元非粘性流体にいれ、運動させると、(左右対称性から) 系の重心は点線にそって上下動する。なお、今までに説明してきた渦と翅の相互作用を実現するために、翅の先端からの剥離は認めることにする。

このように対称性を高めた理由は、実質的な自由度を制限することで、見える現象が単純になるからである。しかし、単純であることは必ずしも自明であることを意味しない。一見すると、数値計算してもこのモデルの重心は、ある点の周りで上下に振動するだけのように思われるかもしれない（第 7.1 節で見たように、Wang の計算では一様流の中にお

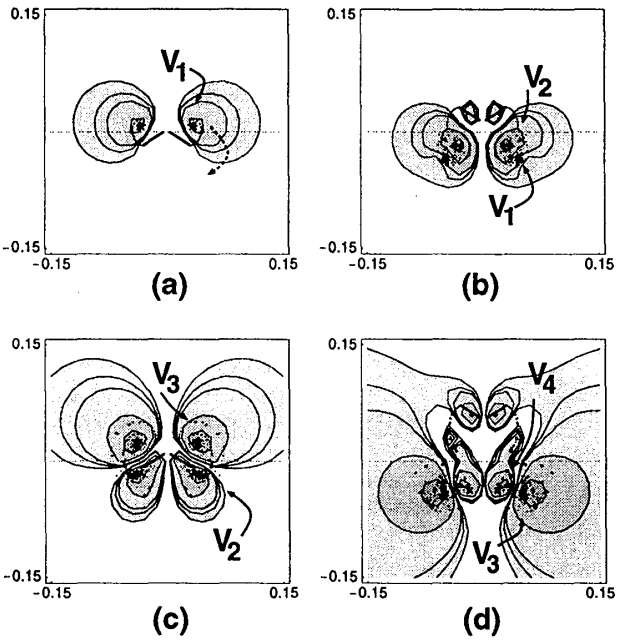

図 27: 二次元対称はばたきモデルの数値計算例。2 本の線分は翅を、水平な破線は初期の重心位置を表す。翅の端から出ている（点で構成された）曲線が、渦を形成する渦層である。曲線は流線を表す。渦と物体の相互作用の詳細は本文参照。

かれた楕円翼が対称にはばたいたとき、たとえ渦の剥離を考えても揚力の生成は対称であったということに注意しよう)。

このモデルを、「離散渦法」という数値計算法を用いて計算することで、系の振る舞いを知ることができる。離散渦法の詳細は、例えば文献 [17] を参照されたい。ここでは、この計算法は 2 次元の非粘性流体の数値計算に昔から使われており、境界と、剥離した渦をともに点渦（正確には小さな半径をもつ渦の塊）で近似するという計算方法であるということだけを頭に入れてもらいたい。

■対称性の崩れ　一つの興味深い結果は、パラメータを調節することで、この系の重心がある一定方向に向けて動き出すということである [14]。そのもっとも特徴的な力学を示したのが図 27 である。時間は (a) → (b) → (c) → (d) の順序で進む。第一周期目の打ち下ろし (a) と打ち上げ (b) では、基本的に一つの秩序渦 (それぞれ V_1, V_2) が揚力生成に寄与している。その大きさはほぼ同じで符号が逆であるので、この間平均揚力は打ち消されて主要な寄与をしない。一方第二周期目の打ち下ろし (c) では、第一周期目の打ち上げ時に生成された渦 V_2 が翅の下に留まったまま、新しい渦 V_3 が生成されている。この時、2 つの渦が力の生成に寄与するという、(a) で示される場合とは本質的に違う機構が用い

られている。ここでの揚力生成は非常に大きく、大きな重心運動を引き起こす。以後、系の上下対称性は崩れてしまい、非対称な運動が発生する。この場合は最終的には一方向に定常速度で進行するようになる。

この結果が示すことは、第一に渦-翅 の相互作用は簡単に予想できるほど単純ではないことである。その主な原因は、翅の運動により生成された剥離渦が、流体中に留まることで、ある種の履歴が残ることにある。第二周期目は、第一周期目の状態の履歴が残っているため、第一周期目とは異なる。そのため、はばたき運動自体は対称かつ周期的という単純なものであっても、振る舞いが変わるのである。第二に、この現象は2次元で対称性が高く、離散渦法という計算手法も直接数値計算に比べればはるかに簡単であるために、系の振る舞いに関する、より深い物理的考察が可能になる、ということである。

それでは、どのような物理的考察が可能なのだろうか。

■重心運動と飛翔機構の変化　流体現象には、スケーリング則が成立するという一つの重要な特徴がある。たとえば一様流中におかれた円柱の周りの流れを考えるとして、Reynolds 数が同じだが、大きさや流速が違う2つの系が与えられたとすると、もし大きさや時間のスケールを適切に変えれば、両者は全く同等だと見なせる。つまり、この場合、重要な無次元パラメータは Reynolds 数であり、これさえわかれば、付随する流体現象は統一的に取り扱うことができるのである。

では、図 27 で示された対称はばたきモデルを記述する無次元パラメータは何か。まず考え付くのが Reynolds 数である。しかし、ここでは非粘性流体を考えているため、Reynolds 数は同じ（無限大）である。*16 そこで、重心運動を決定づける無次元パラメータとして $\chi \equiv \rho l^2/M$ という量を考えることにしよう。ここで ρ は2次元流体の密度、l は翼長、M はモデルの質量（翅と胴体の質量の合計）である。この量は、生成される流体力学的力の大きさが ρ に比例し、モデルの慣性を表す量が M であることに注意すれば、流体力学的力が加速度に変わる割合に関係していることがわかる。

しかし、χ という量を変化させるとき、このモデルの振る舞いにどのような変化が生じるのかは自明ではない。詳しくは文献 [15] に述べられているが、このモデルが対称性の破れを起こすためには、χ がある値より小さくなければならないことがわかっている。パラメータ χ が小さいということは、他のパラメータが同じならば質量が大きいことを意味する。このモデルでは重力を考えていないため、「落ちる」ということは考えなくてよ

*16 粘性ではないが、剥離により流体中に放出された渦の散逸を単純化したモデルが筆者らにより現在研究中である。例えば、すべてのパラメータが同じであっても安定定常状態が複数存在する場合がある（双安定状態の存在）などの結果が分かっている。

いわけだが、質量が大きいということは、生じた流体力学的力に対して発生する加速度が小さいということである。言葉を変えると、「このモデルは重くなければ一方向に動きださない」ということで、これまた一見常識と矛盾するように思われる。

実は先に説明したような渦-翅相互作用が成立するには、渦の運動と翅の運動が連動していることが必要である。そして χ が大きくなると、重心速度（従って静止系に対する翅の速度）が大きくなり過ぎてしまう。重心速度が大きくなると、連動が破れ、渦-翅相互作用が成立しなくなる。これは数値計算で確かめられ、ある種の次元解析を用いて説明されている。

■はばたきモデルの物理:次元解析　この次元解析を紹介しよう。まずはばたき運動の特徴的速度 u を、翅の長さ (l) とはばたき周期 T を用いて $u \sim lT^{-1}$ と見積もる。ここで「特徴的速度」とは、はばたきを開始してから前のパラグラフで述べた相互作用が生じるまでの時間 $[0, 2T]$ の間における最大値を意味すると考えてもらってよい[*17]。

次に、翅の回りの循環が、翅の速度と翅の長さで決定されるものと考えると、その特徴的な大きさ Γ が、$\Gamma \sim ul = l^2T^{-1}$ となる。循環の見積もりがわかると、それに伴って揚力 L の大きさが、$L \sim \rho u\Gamma = \rho l^3T^{-2}$ と見積もられることになる。揚力がわかると、運動方程式を用いて、重心運動の加速度 a が、$a = LM^{-1} \sim \rho l^3T^{-2}M^{-1} = \chi lT^{-2}$, 速度 v が $v = aT \sim \chi lT^{-1}$, そして変位 y が $y = vT \sim \chi l$ となることが順にわかる。

剥離してできた渦の運動は、翅付近の流速で決まっていると仮定すると、この速度は $u \sim lT^{-1}$ という量で決まることになる。一方、重心の速度 v は、χ に比例する項を含み、$v \sim \chi lT^{-1}$ という関係になっている。χ が十分小さいときは、渦は u のみで決定される速度で動く。この時が、対称性の崩れが観測された場合に対応する。しかし、χ が大きくなると、重心速度が大きくなることで翅が渦に急速に近づくことになる。渦に対してあまりに大きな速度で翅が近づくと、渦が崩壊し、渦-翅相互作用が成立しなくなる[*18]。

興味深いことには、この χ というパラメータは、先に例示したコインを水中に落とした時の運動を特徴づけるパラメータの一つでもある。コインの運動を考えても、ここでのべたはばたきモデルと同様、剥離渦が生成する流体力学的力と、コインの慣性質量が重要となる。そういった意味で、この χ というパラメータは流体と相互作用しながら自由運動する物体の振る舞いを特徴づける量の一つであることがわかる。

---

*17 実際には、u を時間の関数として $u(t)$ と書いたとき、もし相似則が成立するなら関数 $\frac{u(t/T)}{lT^{-1}}$ が l, T に依存しないという意味である。詳しくは、文献 [15] を見られたい。

*18 詳細な動力学は筆者らにより現在研究中である。

8　終わりに

本稿で取り扱ってきた題材は、昆虫の飛翔そのものを正面から解析したというものよりも、物理的に面白いと思われるものから選んだ。流体の粘性がなかったり、運動が単純化、もしくは意図的に対称性を高めるなどの形で変形されたり、動力学はときには無視されている。たぶん個々のモデルを見たときに、疑問が湧いてくるものが多かったのではないか。

これらの各種の単純化は、飛翔における本質の一部を浮き上がらせるために行われたものであり、各理論からの基礎的知見が実際の昆虫飛翔の解析に役立つだろうという信念のもとに行われている。

昆虫の飛翔のように、複雑かつ複合的な現象を解析するとき、色々な側面から見ることで全体像を浮かび上がらせようというやり方は、たとえば道ばたに落ちている石の形を電話だけをつかって伝えるということに似ている。この石はとても変な形をしているが、上から見ると、平行四辺形に見える。また横から見ると空豆型に見え、引っくり返すと真ん中に三日月形の凹みがあり、周囲はざらざらしている。もちろんこういった個々の記述は石の形の一部を、不十分に述べているに過ぎないわけであるが、積み重ねることで、かなりの本質的な部分がわかるであろう（なにが本質かは目的により異なるのだが）。これを石の表面の各点の３次元データを数値化して伝えるとすれば、記述の正確さはもちろん増すわけであるが、「石の形について知る」という目的を達成するのは容易ではない。

本稿では「昆虫飛翔の物理」について、揚力生成機構というテーマを絞り、それをいろんな面から眺めてきたわけだが、仮におぼろげでも全体像のようなものが見えてきたならば、著者の意図は伝わったことになる。それをよりクリアにするのが、研究者の今後の役割といえるであろう。

最後に研究を始めるに至ったきっかけをすこし書くことをお許し頂きたい。

私が現在の研究をやる前には大学院では熱対流乱流の解析を行っていた。その研究で学位をとり、ポスドクとして北海道にやってきたとき、環境や身分の変化もあって、何か新しいことをやりたくなった。そのとき、現在の共同研究者でもある柳田達雄博士に「蝶の飛跡はカオスのようだが、このモデル化を一緒に考えてみないか」と誘われたのが事の発端である。当初柳田博士の頭には、飛跡を表す単純な数理モデルのようなものが念頭にあったそうだが、やはりまずは蝶の飛翔機構を理解すべきではないか、という話になった。蝶の翅のアスペクト比が他の生物に比べて小さいから、翅の端からの剥離渦が重要だろうということで、２次元モデルを考えることにした（第 7.2 節）。そこで、渦が大事だ

という話になってきた時、渦があるならはばたき運動が上下対称であっても、重心は非対称に動くのか、という問題が現れ、そこから現在の研究が始まったわけである。

対称なはばたき運動に伴う重心運動、という問題は、わかってもらえやすいのが利点である。一方、2次元だから、対称だから、蝶ではない（よって研究の意義がわからない）という指摘もしばしばなされた。研究会などでも、昆虫の飛翔は渦と物体の相互作用が重要な場合の一つなのだ、ということを言うべく準備をするのだが、力不足で伝わらないことも多く、個人的には悶々とした時期がある。そんなとき、早川編集長から「昆虫の飛翔の物理」という解説を書かないか、と誘って頂いた。力不足ではないかとも思ったのだが、これは自分の考えを整理するとともに、研究の導入部分を埋める絶好のチャンスだと、引き受けることにしたのである。

その意図が成功したか失敗したのかはわからないが、自分としては、昆虫の飛翔という問題の面白さ、奥の深さとともに、渦と物体の相互作用を知ることが今後の発展にとって重要なのである、という主張をしたつもりである。流体力学や生物流体力学に、いままでより興味を持ってもらえたなら流体力学を専門とする筆者にとっては嬉しいことである。

■謝辞　ここで是非、原稿を読んで頂いた多くの方への謝辞を申し述べたい。核融合科学研究所の後藤晋博士、鳥取大学工学部の大信田丈志博士は、流体力学の専門家として、有益なコメントを頂いた。後藤博士には原稿の誤植や式変形まで丁寧に見て頂き、また大信田博士は2度に渡ってチェックをして頂いた。航空技術研究所の徳川直子博士は、翼に関する資料を親身になって探して頂いたうえ、航空理論に関する幾つかの重要な指摘をして頂いた。大阪府立大学の村上洋一博士も、同様に翼に関する資料を探して頂いた。大阪大学基礎工学部の一宮尚志博士は、流体力学を専門としない物理学者として、有益なコメントを頂いた。また、北海道大学工学部の望月修博士は、剥離に関する筆者の質問に快く答えて頂いた。京都大学総合人間学部課題演習・理論の学生さんには、未完成の原稿を読んで、質問の形で多くの指摘をして頂いた。及川ゆき子さんには、校正を手伝って頂いた。

いずれも大変お忙しい中、快く時間をさいて頂いて、大変感謝している。もし内容が良いと思って頂けたなら、そこには上記の方々の助けがあったからである。しかし、もし間違いなどがあった場合、その全責任は筆者の誤解、理解不足、あるいは表現力不足によるものであることは言うまでもない。

最後に、この原稿を書く機会を与えてくださった物性研究編集長 早川尚男博士と、この興味深い問題を考えるきっかけを与えてくれた共同研究者の柳田達雄博士、また活気と楽しさに満ちた研究生活を共に過ごさせてもらっている北大・電子研の西浦研究室の学生、スタッフに感謝する。

参考文献

[1] C. V. D. Berg and C. P. Ellington. The three-dimensional leading-edge vortex of a 'hovering' model hawkmoth. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 352:329–340, 1997.

[2] C. R. Betts and R. J. Wootton. Wing shape and flight behaviour in butterflies(lepidoptera: Papilionoidea and hesperioidea): a preliminary analysis. *J. Exp. Biol.* , 138:271–288, 1988.

[3] A. K. Brodsky. Vortex formation in the tethered flight of the peacock butterfly *Inachis Io* l.(lepidoptera, nymphalidae) and some aspects of insect flight evolution. *J. Exp. Biol.* , 161:77–95, 1991.

[4] M. H. Dickinson and K. G. Göts. Unsteady aerodynamics performance of model wings at low Reynolds number. *J. Exp. Biol.* , 174:45–64, 1993.

[5] M. H. Dickinson, F-O. Lehmann, and S. P. Sane. Wing rotation and the aerodynamics basis of insect flight. *Science*, 284:1954–1960, 1999.

[6] R. Dudley. Biomechanics of flight in neotropical butterflies: morphometrics and kinematics. *J. Exp. Biol.* , 150:37–53, 1990.

[7] R. Dudley. *The Biomechanics of Insect Flight.* Princeton University Press, Princeton, 2000.

[8] R. H. Edwards and H. K. Cheng. The separation vortex in the Weis-Fogh circulation-generation mechanism. *J. Fluid Mech.* , 120:463–473, 1982.

[9] C. P. Ellington. The aerodynamics of flapping animal flight. *Amer. Zool.* , 24:95–105, 1984.

[10] C. P. Ellington. The aerodynamics of hovering insect flight. *R. Soc. Lond. B*, 305:1–180, 1984.

[11] C. P. Ellington, C. Berg, A. P. Willmort, and A. L. R. Thomas. Leading-edge vortices in insect flight. *Nature*, 384:626–630, 1996.

[12] S. B. Field, M. Klaus, M. G. Moore, and F. Nori. Chaotic dynamics of falling disks. *Nature*, 388:252–254, 1997.

[13] C. H. Greenwalt. Dimensional relationships for flying animals. In *Smithonian Miscellaneous Collections*, volume 144, pages 1–46, Washington, 1962. Smithonian Institution.

[14] M. Iima and T. Yanagita. Is a 2D butterfly able to fly by symmetric flapping? *J. Phys. Soc. Japan*, 70(1):5–8, 2001.

[15] Makoto Iima and Tatsuo Yanagita. An analysis of a symmetric flapping model: A symmetry-breaking mechanism and its universality. *Theoretical and Applied Mechanics*, 50:237-245, 2001.

[16] A. B. Kesel. Aerodynamic characteristics of dragonfly wing sections compared with technical aerofoils. *J. Exp. Biol.* , 203:3125–3135, 2000.

[17] A. Leonard. Vortex methods for flow simulation. *J. Comp. Phys.* , 37:289–335, 1980.

[18] M. J. Lighthill. On the Weis-Fogh mechanism of lift generation. *J. Fluid Mech.* , 60:1–17, 1973.

[19] H. Liu, C. P. Ellington, E. Kawachi, C. V. D. Berg, and A. P. Willmott. A computational fluid dynamic study of hawkmoth hovering. *J. Exp. Biol.* , 201:461–477, 1998.

[20] H. Liu and K. Kawachi. A numerical study of insect flight. *J. Comp. Phys.* , 146:124–156, 1998.

[21] T. Maxworthy. Experiments on the Weis-Fogh mechanism of lift generation by insects in hovering flight. part I. Dynamics of the 'fling'. *J. Fluid Mech.* , 93:47–63, 1979.

[22] G. R. Spedding and M. Maxworthy. The generation of circulation and lift in a rigid two-dimensional fling. *J. Fluid Mech.* , 165:247–272, 1986.

[23] S. Sunada, K. Kawachi, I. Watanabe, and A. Azuma. Performance of a butterfly in take-off flight. *J. Exp. Biol.* , 183:249–277, 1993.

[24] von H. Wagner. Über die entstehung des dynamishen auftriebes von tragflügeln. *Žtschr. f. angew. Math. . und Mech.* , 5(1):17–35, 1925.

[25] J. M. Wakeling and C. P. Ellington. Dragonfly flight. I. Gliding flight and steady-state aerodynamic forces. *J. Exp. Biol.* , 200:543–556, 1997.

[26] P. B. Walker. A new instrument for the measurement of fluid motion; with an application to the development of the flow around a wing started impulsively from rest. *Rep. Memo. aeronaut. Res. Coun. no. 1402*, 1931.

[27] Z. J. Wang. Efficient implementation of the exact numerical far field boudary condition for poisson equation on an infinite domain. *J. Comp. Phys.* , 153:666–670, 1999.

[28] Z. J. Wang. Two dimensional mechanism for insect hovering. *Phys. Rev. Lett.* , 85:2216–2219, 2000.

[29] Z. J. Wang. Vortex shedding and frequency selection in flapping

flight. *J. Fluid Mech.* , 410:323–341, 2000.

[30] T. Weis-Fogh. Energetics of hovering flight in hummingbirds and drosophila. *J. Exp. Biol.* , 56:79–104, 1972.

[31] T. Weis-Fogh. Quick estimates of flight fitness in hovering animals, including novel mechanisms for lift production. *J. Exp. Biol.* , 59:169–230, 1973.

[32] A. P. Willmott and C. P. Ellington. The mechanics of the flight in the hawkmoth *Manduca Sexta* I. kinematics of hovering and forward flight. *J. Exp. Biol.* , 200:2705–2722, 1997.

[33] A. P. Willmott and C. P. Ellington. The mechanics of the flight in the hawkmoth *Manduca Sexta*II. aerodynamics consequences of kinematic and morphological variation. *J. Exp. Biol.* , 200:2723–2745, 1997.

[34] A. P. Willmott, C. P. Ellington, and A. L. R. Thomas. Flow visualization and unsteady aerodynamics in the flight of the hawkmoth, *Manduca Sexta. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 352:303–316, 1997.

[35] J. Zhang, S. Childress, A. Libchaber, and M. Shelley. Flexible filaments in a flowing soap film as a model for one-dimensional flags in a two-dimensional wind. *Nature*, 408:835–839, 2000.

[36] M. ディッキンソン. 昆虫飛翔の空気力学 (原題: Solving the mystery of insect flight, Scientific American, June, 2001) . 日経サイエンス, pages 46–54, 9 2001.

[37] アンドレイ K. ブロドスキ (小山重郎, 小山晴子訳). **昆虫飛翔のメカニズムと進化**. 築地書館株式会社, 1997.

[38] マクマホン, ボナー (木村武二, 八杉貞雄, 小川多恵子訳). **生物の大きさとかたち - サイズの生物学 -**. SA ライブラリー 6. 東京化学同人, 1983.

[39] ランダウ, リフシッツ (竹内 均訳) . **流体力学 1** . 東京書籍, 東京, 1970.

[40] 谷 一郎. **流れ学 (第 3 版)**. 岩波全書, 東京, 1967.

[41] 今井 功. **流体力学 (前編)**. 裳華房, 東京, 1973.

[42] 永井 実. **イルカに学ぶ流体力学**. テクノライフ選書. オーム社, 1999.

[43] 東 昭. **生物の動きの事典**. 朝倉書店, 1997.

[44] 巽 友正. **流体力学**. 培風館, 東京, 1982.