

令和 5 年 5 月 30 日現在

機関番号：12501

研究種目：挑戦的研究(萌芽)

研究期間：2020～2022

課題番号：20K21442

研究課題名(和文)昆虫の多様な飛行形態の進化メカニズムの解明

研究課題名(英文)Evolutionary mechanisms of diverse forms of insect flight

研究代表者

中田 敏是(Nakata, Toshiyuki)

千葉大学・大学院工学研究院・准教授

研究者番号：80793190

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 5,000,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、昆虫の飛行形態における「トレードオフ仮説」の検証を通して、昆虫飛翔の多様化メカニズムの解明を目指した。このために、飛行中の鞘翅の状態(開閉)が異なる甲虫の飛行軌跡や翅運動を3次元再構築し、数値計算によって効率、安定性・機動性、鞘翅の硬さなどの観点から、その飛行性能を評価した。その結果、その生態、飛行効率、飛行安定性・機動性のトレードオフの妥協の結果として、甲虫の飛行形態が多様化した可能性があることが明らかとなった。また、新たに構築した昆虫誘導型飛行アリーナ・筋骨格系シミュレータによって、より包括的かつ対象種を広げた性能評価が可能となることが期待できる。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究の成果は、昆虫の飛行形態の多様化メカニズムの理解・解明に、本研究のような、工学的な定量的評価と、生態学・生理学的な適応性評価の両方を用いた包括的な評価の重要性を強く示しており、この点に大きな学術的意義がある。この挑戦的な取り組みから、性能評価におけるボトルネックも明らかとなり、その対策として開発された昆虫誘導型飛行アリーナによって、さらに昆虫飛翔の多様性への理解の深化が期待できる。現在、ドローンの高性能化のために、昆虫を規範とした飛行ロボットの開発も行われているが、本研究の手法・成果は、昆虫の飛行形態の設計原理の解明と共に、ドローンの新しい設計指針の創出にも繋がることを期待できる。

研究成果の概要(英文)：This study aimed to elucidate the mechanisms of evolution and diversification of insect flight by testing the 'trade-off hypothesis' in insect flight style. The three-dimensional flight trajectories and wing kinematics of beetles with different states of elytra (open/close) during flight were reconstructed and their flight performance was evaluated in terms of efficiency, stability/manoeuvrability and elytra stiffness experimentally and/or numerically. The results indicate that the diversity of the flight style of beetles may be the result of a compromise between the trade-offs of their ecology, flight efficiency and flight stability/manoeuvrability. It is also expected that the newly constructed flight arena and musculoskeletal simulator will enable a more comprehensive evaluation of the flight performance of various species.

研究分野：バイオメカニクス

キーワード：昆虫 飛行 空気力学 進化メカニズム 効率 安定性 甲虫

## 1. 研究開始当初の背景

昆虫の飛び方の多様化メカニズムの解明は生物学的に極めて重要であるが、その答えは得られていない。それは、昆虫の飛行が高速・3次元的で、その観察・解析が困難なため、ショウジョウバエなどのモデル生物の飛行メカニズムが集中的に、効率、安定性、機動性などの単一の性能の観点からしか調べられていないことが理由である。例えば蚊は、同じ双翅目で同程度のサイズであるショウジョウバエと比較して、羽ばたき周波数が高く、また、羽ばたき振幅が小さく、非効率である (Bomphrey *et al.* 2017 *Nature*) が、この翼運動が、羽音によるコミュニケーション (Cator *et al.* 2009 *Science*) の効率を高める可能性がある。また、翅の形態の違いのため、イトトンボと比べて、同じ蜻蛉目であるトンボの飛行効率が高いことがわかっている (Bomphrey *et al.* 2016 *Phil Trans R Soc B*) が、イトトンボの翅形状の利益は不明である。また、甲虫のうち、4WF (4 winged fliers: 鞘翅と膜状の後翅を同時に開くタイプ) は飛行中に容易に捕らえられるが、2WF (2 winged fliers: 後翅のみを用いて飛ぶタイプ) は機敏に飛び、捕獲が困難であり、2WF と 4WF の生態を比較すると、食性や活動時間に違いが見られる (Kojima & Kato 2017)。このような両者の生態の違いが生じた背景には、飛行性能のトレードオフが関わっているのではないかと考えられた。

一般的に、生物の形態は、様々なトレードオフや制約の中の妥協の結果であり、昆虫の多様な飛び方の進化メカニズムを解明するには、一つの指標で一つの種を評価するだけでなく、上記のように、機能のトレードオフとそれぞれの種の生態や系統との関係の理解が必要であるが、そのような試みはほとんどなかった。

## 2. 研究の目的

上記の背景から、本研究の最終目的は、機械工学と進化生態学の性能評価手法を融合することで、昆虫の飛行形態の「トレードオフ仮説」を検証し、昆虫の多様な飛行形態の進化メカニズムを解明することである。これに向けて本研究では、甲虫目の中でも鞘翅の開閉など飛行形態が特に多様な甲虫を対象に、効率・安定性と機動性のトレードオフが飛び方の多様化に与える影響を調べ、甲虫の飛行形態の多様化メカニズムの解明を目指した。

## 3. 研究の方法

本研究では、上記の目的の達成に向けて、主に甲虫の効率と安定性・機動性という観点から包括的に評価した。それぞれの評価指標は、系統の異なる種で調べた。それぞれの指標を評価するにあたって、以下の技術を適宜用いた。

・撮影環境：本研究では、甲虫の飛行時の翅・胴体の運動を精度よく測定するために、赤外線照明を用いた撮影環境を新たに構築した。本環境では、高速度カメラの画角の背景に赤外線照明を配置することで、甲虫の影を撮影することができる。甲虫と背景のコントラストが大きいため、後述の解析なども行いやすい画像を取得できる。胴体の姿勢や 4WF の鞘翅の位置の測定には、コントラストだけではなく、表面の模様も重要な手がかりとなるため、必要に応じて、カメラの方向からも赤外線照明を照射した。

・画像処理と 3次元再構築：飛翔する甲虫の特徴点を自動で追跡するために、オプティックフローなどによってクリックを補助する新たなトラッキング用ソフトウェアを開発した。また、深層学習を用いた自動追跡手法についても検討した。現在広く用いられている DeepLabCut (Mathis *et al.* 2018 *Nature Neurosci*) と同様の手法ではあるものの、撮影対象である昆虫の特性を活かし、胴体の向きを画像内で補正した後に、翼運動の追跡を行うことで、より精度良く翼運動を追跡できることが明らかとなった。

・シミュレーション：測定した翼・胴体の形態・軌跡に基づいて、モデルを移動・変形させることで、3次元流体シミュレーション (Nakata & Liu 2012, *J Comput Phys*) を行った。

これらの技術を用いて、甲虫の飛行軌跡や飛行性能 (効率: どれくらい少ない消費エネルギーで飛行できるか、安定性・機動性: どれくらい落ちにくい・どれくらい機敏に飛べるか) を評価した。また、これらと並行して、甲虫の鞘翅の硬さの評価・比較や、ロボティクスに基づく筋骨格系の羽ばたき運動調整メカニズムを調査することで、より多様な観点から、目的の達成を目指した。

## 4. 研究成果

(1) クロコガネの飛行行動 上記の撮影環境・解析手法の構築で得られた知見を用いて、4種のクロコガネ属 (オオクロコガネ、クロコガネ、コクロコガネ、マルオクロコガネ) の飛行軌跡を測定し、その飛行特性を評価した。その結果、旋回速度等で定義される機動性などでは差が見られなかったものの、オオクロコガネは他と比較して、より速く、高く飛行することが明らかと

なった(図1)。オオクロコガネは広葉樹の葉を食べるのに対して、他は草本植物を食べるため、この飛行高度・速度の違いはそれぞれの、宿主植物の空間的な分布の違いの帰結である可能性があり、クロコガネ属の飛行行動の多様化メカニズムに関して新たな知見が得られた(Harada, Nakata, Kan, *Kojima* 2021 *Appl Entomol Zool*)。

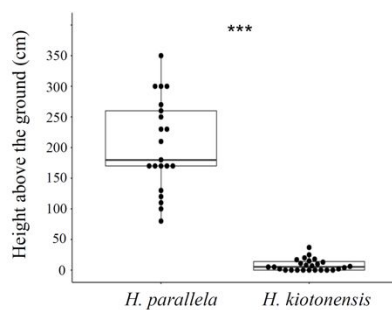


図1 オオクロコガネ (*H. Paralleria*) とクロコガネ (*H. kiotonensis*) の飛行高度。

(2) 数値流体シミュレーションによる性能評価 飛行アリーナで、4WF (アオドウガネ、カブトムシ) 2WF (シラホシハナムグリ、シロヘリミドリツノカナブン) の飛行中の翅運動を2-3台の高速度カメラを用いて撮影し、その胴体・翼の3次元運動を再構築した。この結果、2WFと比較して、4WFは胴体角が鉛直に、羽ばたき面が水平に近く、羽ばたき振幅が大きいことが明らかになった。この胴体・翼の3次元運動を用いて、数値シミュレーションによってアオドウガネとシラホシハナムグリの飛行性能を評価した(図2)。また、翼運動の微調整によって空気力の釣り合いを取った後、各方向に擾乱を与え、安定性解析を行なった。その結果、以下の事が明らかとなった。

(A) アオドウガネ(4WF)の鞘翅が生成する空気力は後翅や胴体と比較して非常に小さい(図2a)。この結果は、カブトムシで得られた先行研究(Le et al. 2013 *J R Soc Interface*)の知見と同じである。

(B) 今回シミュレーションを行なった個体では、シラホシハナムグリ(2WF)の方が軽量であり飛行速度が遅いにも関わらず、飛行の際に消費するパワーはシラホシハナムグリ(2WF)の方が大きい(図2a,b)。すなわち、シラホシハナムグリの飛行形態で飛行する場合は、より大きなエネルギーが必要になる。

(C) 鞘翅を閉じて飛ぶシラホシハナムグリ(2WF)は、飛行している際の小さい外乱による姿勢の変化によって、翼運動を制御しなくては姿勢が崩れてしまう不安定モードが存在するのに対して、翅の運動の違いによって、アオドウガネ(4WF)ではその不安定モードが存在しないことがわかった。すなわち、シラホシハナムグリの飛行形態は、より不安定であるが、姿勢を変化させやすいため、より機動性の高い飛行形態である可能性がある。

上記の結果から、アオドウガネ(4WF)の飛行形態は安定かつ効率的に飛行するのに適しているのに対して、シラホシハナムグリ(2WF)の飛行形態はより大きなエネルギーが必要になるものの、姿勢の変化がしやすく、機動性が高い。この結果はトレードオフ仮説を支持するものである。

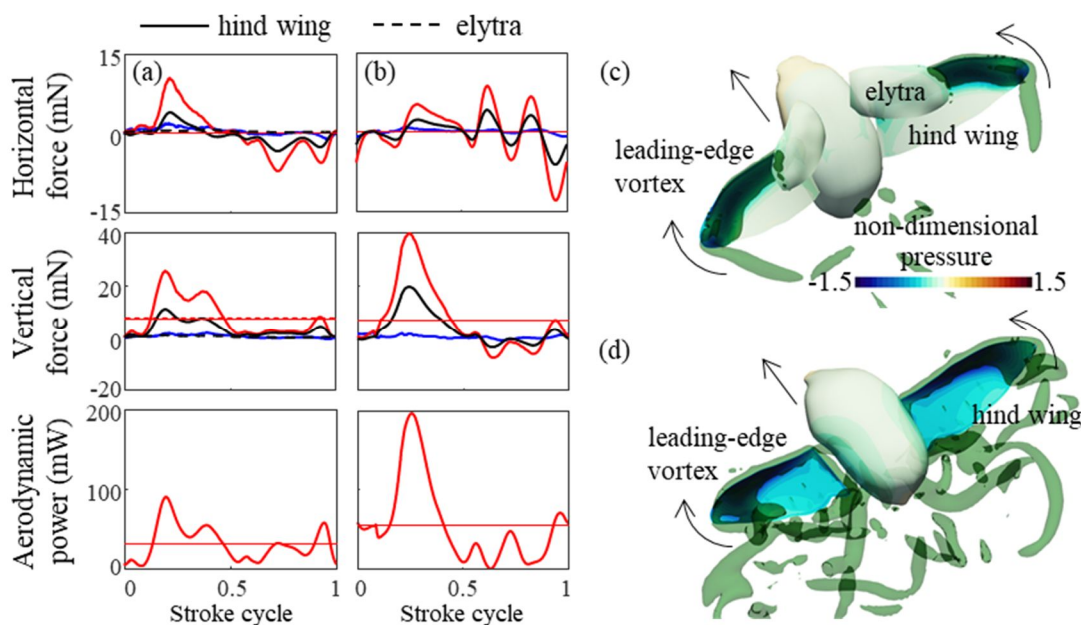


図2 甲虫飛行の流体力学シミュレーション。(a)アオドウガネと(b)シラホシハナムグリの羽ばたきによる水平方向・鉛直方向空気力と空気パワー。(c)アオドウガネと(d)シラホシハナムグリの羽ばたきによる流れ場。

(3) 鞘翅の硬さ 飛行の際に鞘翅を開く甲虫と閉じる甲虫では、鞘翅の形態や構造が異なる。ロードセルとサーボモータを用いた硬さ試験によって、10種類の甲虫の鞘翅の硬さを調べた結果、鞘翅を閉じて飛行する甲虫の鞘翅が、鞘翅を開いて飛行する甲虫と比較して優位に硬いことがわかった。ウズラを用いた実験の結果、ウズラによる攻撃の後でも、硬い鞘翅を持つ種は損傷が少なく、この硬さが捕食に対する防御として機能していることがわかった。また、野生のムク

ドリは、その捕食の困難さから、硬い鞘翅を持つ種を捕食しないことがわかった。

(4) 昆虫誘導型飛行アリーナ 飛翔昆虫を撮影する場合、昆虫が複数の高速度カメラの画角に入るよう、昆虫を飛行させる必要があるが、その誘導は容易ではなく、この撮影の困難さが飛翔昆虫の包括的な性能評価を妨げている。この解決のために、飛翔昆虫の3次元的位置・速度をリアルタイムで取得可能なモーションキャプチャシステムと、風速と視覚刺激を動的に変更可能なアリーナを統合した、昆虫誘導型飛行アリーナを構築した(図3)。このアリーナは、昆虫の位置に応じて風速を変更するため、昆虫を高速度カメラの狭い画角に誘導できる。このため、前進飛行中の昆虫の翅運動をより長時間測定できる。例えば、シラホシハナムグリの飛行を撮影した結果、風のない空間で飛翔させた場合と比較して、4倍程度の羽ばたきを撮影できた。本アリーナによって、今後、より多様な昆虫の翅運動を効率的に取得できる。また、このトラッキング手法を応用して、蚊の待機行動時や宿主探索行動時の飛行性能の評価を行い、蚊の待機行動時には姿勢・速度に異方性があること、宿主探索行動時には風速の影響を強く受けることを明らかにした。

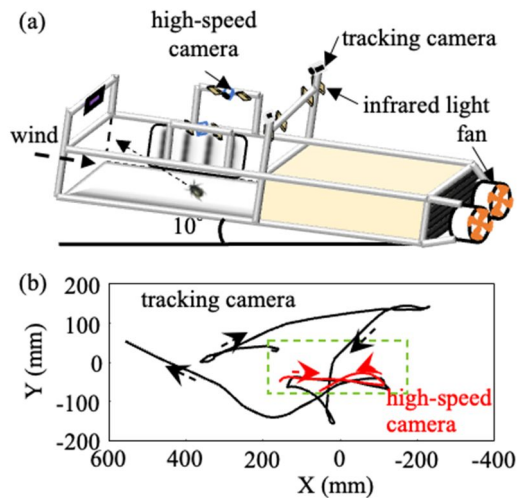


図3 (a)昆虫誘導型飛行アリーナ。(b) 飛行アリーナでのシラホシハナムグリの飛行軌跡。高速度カメラの画角(緑)に昆虫が誘導される。

(5) 筋骨格系シミュレータ 昆虫の羽ばたき運動を生成する筋骨格系は複雑であり、その飛行制御の力学的なメカニズムは詳しくわかっていない。飛行形態の多様化メカニズムの解明に向けて、翅の運動生成・制御の力学的メカニズムの理解は非常に重要である。そこで、操縦筋を電磁アクチュエータによって模擬した筋骨格シミュレータを構築した(図4)。このシミュレータを用いた実験の結果、操縦筋の駆動タイミングが、翅の運動・空気力に強い影響を与えることが明らかとなった。スズメガの操縦筋の駆動タイミングが非常に精密であることが筋電位の測定から明らかになっている(Putney *et al.* 2019 PNAS)が、本研究の成果は、この精密さが、姿勢制御のための力学的な要件であることを示している(Koizumi, Nakata & Liu *et al.* 2022 J Biomech Eng Sci)。

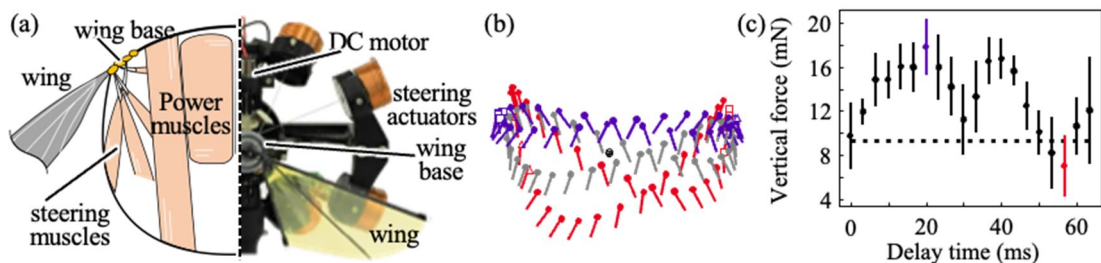


図4 (a) 昆虫の胸部(左)と筋骨格系シミュレータ(右)。(b) 筋骨格系シミュレータによる羽ばたき運動。操縦筋を模擬した電磁アクチュエータを駆動しない場合(灰色)に対して、操縦筋を駆動することで、多彩な翅運動が生成される(紫・赤)。(c) 電磁アクチュエータの駆動による翅運動の変化は翅による空気力に強く影響を与える(破線は電磁アクチュエータを駆動しない場合の空気力を表す)。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計2件（うち査読付論文 2件 / うち国際共著 0件 / うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Sakito Koizumi, Toshiyuki Nakata, Hao Liu	4. 巻 18
2. 論文標題 Development of a flapping mechanism inspired by the flexible wing-base structure of insects for wing motion control	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Journal of Biomechanical Science and Engineering	6. 最初と最後の頁 22-00347
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1299/jbse.22-00347	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Harada Masahiro, Nakata Toshiyuki, Kan Shogo, Kojima Wataru	4. 巻 n/a
2. 論文標題 Flight behavior of four species of Holotrichia chafer (Coleoptera: Scarabaeidae) with different habitat use	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Applied Entomology and Zoology	6. 最初と最後の頁 n/a
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s13355-021-00733-x	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計13件（うち招待講演 3件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 日高航輔、小島渉、中田敏是、劉浩
2. 発表標題 鞘羽の開閉が甲虫の飛行性能に及ぼす影響
3. 学会等名 日本機械学会関東支部第28期総会・講演会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 日高航輔、中田敏是、劉浩
2. 発表標題 深層学習を用いた昆虫羽ばたき翼の自動追尾手法の開発
3. 学会等名 日本機械学会 第31回バイオフィロントニア講演会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 小島 渉
2. 発表標題 鞘翅の生態学
3. 学会等名 第二回 オンライン基礎昆虫学会議（招待講演）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 中田 敏是
2. 発表標題 飛翔生物の空気力学
3. 学会等名 流れと澁みを騙る会 2 0 2 2（招待講演）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 中田 敏是
2. 発表標題 飛翔生物を規範としたドローンの高性能化
3. 学会等名 第58回飛行機シンポジウム（招待講演）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 小枝大桃，吉川航平，小泉咲人，中田敏是，劉浩
2. 発表標題 雄の蚊の待機・交尾行動時の羽音と飛行特性
3. 学会等名 第46回エアロアクアバイオメカニズム学会講演会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 小枝大桃, 吉川航平, 小泉咲人, 中田敏是, 劉浩
2. 発表標題 雄の蚊の待機・交尾行動時の飛行特性
3. 学会等名 日本機械学会関東学生会第62回学生員卒業研究発表講演会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 吉川航平, 小枝大桃, 中田敏是, 劉浩
2. 発表標題 自動誘導・撮影アリーナを用いた風外乱下での蚊の飛行性能評価
3. 学会等名 日本機械学会第33回バイオフロンティア講演会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 佐藤涼, 藤井悠輔, 中田敏是, 劉浩
2. 発表標題 飛翔昆虫の飛行メカニズムの解明に向けた昆虫誘導アリーナの開発
3. 学会等名 日本機械学会第33回バイオフロンティア講演会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 小泉咲人, 中田敏是, 劉浩
2. 発表標題 昆虫の操縦筋による翼運動制御とその進化-ロボティクスからのアプローチ
3. 学会等名 日本機械学会第33回バイオフロンティア講演会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 小枝大桃, 吉川航平, 小泉咲人, 中田敏是, 劉浩
2. 発表標題 羽ばたき周波数の変化が蚊の飛行軌跡に及ぼす影響
3. 学会等名 日本機械学会第34回バイオエンジニアリング講演会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 小泉咲人, 中田敏是, 劉浩
2. 発表標題 昆虫の筋骨格系を規範とした柔軟・冗長な羽ばたき機構の創製
3. 学会等名 日本機械学会ロボティクス・メカトロニクス講演会2022
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 小島渉, 中田敏是
2. 発表標題 甲虫類の硬い外骨格は鳥類からの捕食回避機能を持つ
3. 学会等名 第67回日本応用動物昆虫学会大会
4. 発表年 2023年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究分担者	小島 渉  (Kojima Wataru)  (70750462)	山口大学・大学院創成科学研究科 ・講師    (15501)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件



8 . 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関			
英国	The Royal Veterinary College			