微型昆虫飞行

Mao Sun*

北京航空航天大学流体力学研究所，北京，中国，邮编100191

（*m.sun@buaa.edu.cn）

现存有翅昆虫物种中，约有一半体型非常小（翅长≈0.3-4毫米）；它们被称为微型昆虫。然而，直到最近，我们对昆虫飞行力学的许多认识仍来自对体型相对较大的昆虫的研究，例如食蚜蝇、蜜蜂和天蛾。由于体型极小，许多微型昆虫飞行时的雷诺数（Re）约为10或更低。在如此低的Re下，空气的黏性效应非常显著：微型昆虫在空气中飞行，就如同大黄蜂在矿物油中飞行一样。微型昆虫必须采用新的扑翼模式和新的空气动力学机制才能飞行。在过去十年中，研究微型昆虫飞行力学的工作取得了许多进展：研究人员发现了新颖的扑翼模式，并揭示了新的气动力产生机制；在与流体力学相关的飞行问题方面也取得了进展，例如飞行功率需求和飞行动力稳定性。本文回顾了这些进展，并讨论了未来可能的发展方向。

一、引言

有翅昆虫的体型差异很大（Dudley，2000年；Polilov，2015）。我们经常在身边看到的昆虫，例如食蚜蝇、蜜蜂和天蛾，体型相对较大；它们的翅长（R）约为5–50毫米（Dudley，2000年）。但许多有翅昆虫体型很小，R 约为0.3–4毫米（Dudley，2000年；Polilov，2015），我们很少注意到它们。本文将这些极小的昆虫称为微型昆虫，将体型相对较大的称为中型和大型昆虫。图1对比了一种典型的微型昆虫（微小黄蜂）和一种中型昆虫（食蚜蝇，其体型与蜜蜂相同）。现存有翅昆虫物种中，近一半体型微小（Dudley，2000年）。然而，直到最近，我们对昆虫飞行力学的了解，大多仍来自对中型和大型昆虫的研究（Sane，2016年）。在讨论微型昆虫的飞行之前，我们先简要概述一下

中型和大型昆虫的飞行（扑翼运动学和空气动力学机制）；更详细的综述可见Sane（2003年）、Wang（2005年）、Shyy 等（2010年）以及Shelleyand Zhang（2011年）。

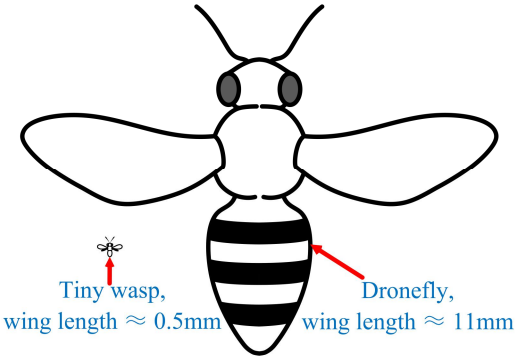

图1。典型微型昆虫（一种微小黄蜂 *Encarsiaformosa*）与中型昆虫（一种食蚜蝇 *Eristalis tenax*，其体型与蜜蜂相同）的比较示意图。

中型和大型昆虫在悬停飞行时，通常会在近似水平的平面内前后拍动翅膀 [图 2(a)], ，分别称为上拍和下拍；翅膀拍动所在的平面称为拍动平面（Weis-Fogh，1973；Ellington，1984*c*；Fry、Sayaman 和 Dickinson，2005；刘和孙，2008；Walker、Thomas 和 Taylor，2010）。在上拍或下拍开始时 [图 2(b)], ，翅膀加速的同时向下俯仰；在拍动的中段，翅膀以近似恒定的速度运动 [图 2(b)]；接近拍动结束时，翅膀减速的同时向上俯仰[图 2(b)]。前飞时，拍动平面向前倾斜（Dudley 和 Ellington，1900a；Meng 和 Sun，2016；Hedrick、Martínez-Blat 和 Goodman，2017）。

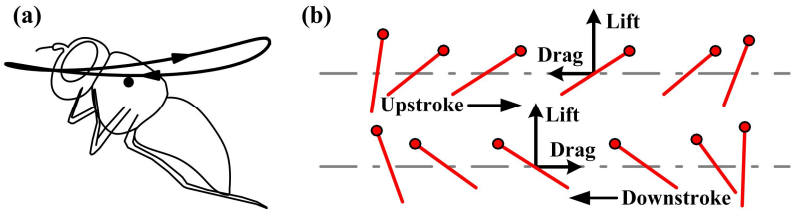

图2。（a）拍动示意图显示了一只食蚜蝇 *Eristalis tenax*（一种相对较大的昆虫）的翼尖轨迹（投影到昆虫的对称平面上；黑色曲线）；黑点表示昆虫身体上的翼根位置。（b）翅膀一段的运动以及空气动力升力和阻力的定义，黑点标示前缘。

尽管昆虫翅膀的拍动频率很高（通常高于 150 Hz），但由于翅长较短，翅膀相对于未扰动气流的速度较小。因此，为平衡重量所需的翅膀升力系数相对较高（Ellington，1984*a*、*b*、*c*、*d*；Dickinson、Lehman 和 Sane，1999）；所需的平均升力系数约为 2（Liu 和 Kawachi，1998；Sun 和 Du，2003），约为巡航飞机升力系数的三倍。这种较高的升力系数无法用传统定常气动学（适用于高雷诺数和附着流）解释，因此必然存在非定常气动机制（Ellington，1984*c*）。为解释较高的气动力系数，人们提出了几种非定常机制，包括“延迟失速”机制（Ellington *et al.*，1996；Liu 和 Kawachi，1998；Dickinson、Lehman 和 Sane，1999；Bomphrey *et al.*，2002；Zhang，2017）、“向上俯仰旋转”机制（Dickinson *et al.*，1999；Sun 和 Tang，2002a；Bomphrey *et al.*，2017）以及“快速加速”机制（Sun 和 Tang，2002a；Sane，2003）。延迟失速机制通过前缘涡产生较大的升力；在整个上拍或下拍过程中，前缘涡附着于翅膀并随其运动。“快速加速”机制指翅膀以较大攻角快速加速时能够产生较大的气动力。“向上俯仰旋转”机制指翅膀向前运动并同时快速向上俯仰时能够产生较大的气动力。

对于许多处于悬停飞行状态的昆虫，研究表明，翅膀在一次上拍或下拍过程中，其升力和阻力通常各有三个峰值（Wang、Birch 和 Dickinson，2004；Aono、Liang 和 Liu，2008；刘和孙 2008；Han、Chang 和 Han，2016），图3展示了一个示例（图中C_L和C_D 分别为升力系数和阻力系数；t 表示时间，T 表示扑翼周期；t/T=0–0.5：上拍；t/T=0.5–1：下拍）。上拍开始时（t/T≈0–0.1）或下拍开始时（t/T≈0.5–0.6）的力峰由快速加速机制产生。上拍中段（t/T≈0.1–0.4）或下拍中段（t/T≈0.6–0.9）较“宽”的力峰则源于延迟失速机制，即源于附着于翅膀并随其运动的前缘涡（LEV） [图3(c)]。上拍结束时（t/T≈0.4–0.5）或下拍结束时（t/T≈0.9–1）附近的力峰由抬头旋转机制产生。请注意，上拍或下拍开始时的C_L峰值远小于拍动中段的峰值；这是因为翅膀虽然处于快速加速状态，同时也在进行向下俯仰旋转

，[见图（2b）]。上拍和下拍结束时附近的C_L峰值也较小；这是因为翅膀虽然处于向上俯仰旋转状态，但同时也在快速减速。

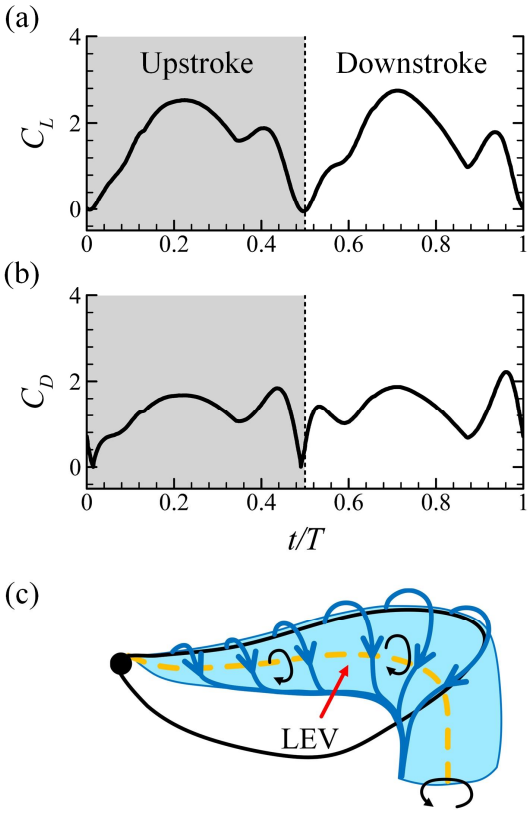

图3. 食蚜蝇在一个扑翼周期内的升力（a）和阻力（b）系数，改编自刘和孙（2008）。（c）附着于拍动翅膀上的前缘涡示意图。

由于延迟失速机制，在上拍或下拍中段出现的较大升力峰值约占拍动周期平均升力的60%–70%（刘和孙 2008；李、崔和金 2015）。由此可见，昆虫利用翅膀产生升力，以提供支撑体重的垂直力；而较高的升力主要由附着于翅膀上的前缘涡产生，也就是说，是由延迟失速机制产生的。

然而，上述关于中型和大型昆虫的结果并不适用于微型昆虫，因为空气黏度的影响非常显著。空气黏度对昆虫翅膀周围流动的影响取决于雷诺数（*Re*），它是作用于一定体积空气上的惯性力与黏性力之比。*Re*越小，黏性效应越显著。*Re* 与翅膀的弦长和相对速度均成正比（见第 II 节）。随着昆虫体型变小，这两个量

都会减小。因此，随着昆虫体型变小，*Re* 会迅速降低。对于微型昆虫，例如微小黄蜂 *Encarsia formosa* （翅长约为 0.6 毫米），*Re* 约为 10（Weis-Fogh, 1973）。在如此低的 *Re* 下，空气的黏性效应非常显著，以至于微型昆虫在空气中运动，就像大黄蜂在矿物油中运动一样。由于黏性效应非常显著，前缘涡会大幅扩散，因而只能产生很小的升力（Miller 和 Peskin，2004；Lyu、Zhu 和 Sun，2019）。因此，微型昆虫必须采用不同于中型和大型昆虫的翅膀运动学和空气动力学机制。

过去十余年间，关于微型昆虫飞行力学的研究取得了诸多进展：研究人员发现了新颖的扑翼模式，并揭示了气动力产生的新机制；在与流体力学相关的飞行问题上也取得了进展，例如飞行功率需求和飞行动力稳定性。在这篇专题综述文章中，我们试图回顾迄今为止微型昆虫飞行领域的重要研究成果，并探讨未来可能的研究方向。此外，本文还提供了开展该领域研究所需的背景知识。

II. 控制方程

昆虫周围流动的控制方程为不可压缩纳维–斯托克斯方程：

$$\nabla \cdot \mathbf{u} = 0 \tag{1}$$

$$\frac{\partial \mathbf{u}}{\partial t} + \mathbf{u} \cdot \nabla \mathbf{u} = -\frac{1}{\rho} \nabla p + \nu \nabla^2 \mathbf{u} \tag{2}$$

其中$\boldsymbol{u}$ 为流体速度，p 为压力，ρ 为密度，ν 为运动黏度，∇ 为梯度算子，∇^2 为拉普拉斯算子。

以翼弦长度c 为参考长度，以平均拍翅速度U 为参考速度（$U=2\Phi r_2 f$，其中 Φ 为拍翅振幅，r_2为翅膀的回转半径，f为拍动频率），并以扑翼周期T 为参考时间（$T=1/f$），则无量纲化后的纳维-斯托克斯方程可写为：

$$St \frac{\partial \boldsymbol{u}^*}{\partial t^*} + \boldsymbol{u}^* \cdot \nabla \boldsymbol{u}^* = -\nabla p^* + \frac{1}{Re} \nabla^2 \boldsymbol{u}^* \tag{3}$$

$$\nabla \boldsymbol{u}^* = 0 \tag{4}$$

其中，符号“*”表示无量纲量：$u^*=u/U$；$p^*=p/(\rho U^2)$；$Re=cU/\nu$ （雷诺数）；以及 $St=(c/U)/(T/2)$（斯特劳哈尔数）。众所周知（例如参见 Batchelor，1970），雷诺数表示流体惯性力（由对流加速度引起的那部分惯性力）与黏性力之比；斯特劳哈尔数表示物体运动的特征时间（此处为 T）与流体对流的特征时间（U/c）之比。由于 U 和 T 都与拍动频率 f 有关，St 可写为 $St = c/(\Phi r_2)$。对于许多昆虫，Φ 约为 120°，且 c/r_2约为 1.65（Weis-Fogh，1973），因此 $St \approx 0.3$。Re 与 c 和 r_2均成正比。当昆虫的体型非常小时，c 和 r_2都非常小，因此 Re 会变得很低。也就是说，对于微型昆虫，式（3）中的黏性力项（右侧第二项）会非常大，即黏性效应会非常强。

给定昆虫的翅膀运动（通常通过测量获得）后，可以对方程（3）和（4）进行数值求解，从而得到昆虫周围的流动以及作用于昆虫的气动力。这些方程也用于分析流动和空气动力学机制。

III. 典型微型昆虫：*ENCARSIA FORMOSA*

如前所述（第 I 节），微型昆虫必须采用不同于中型和大型昆虫的扑翼运动学和空气动力学机制，才能产生飞行所需的气动力。微型昆虫采用何种拍动模式，又如何产生所需的气动力？Cheng and Sun (2018年) 通过研究一种典型微型昆虫——微小黄蜂 *Encarsia formosa* 的悬停飞行，探讨了这些问题；其翅长（R）约为 0.6 毫米，质量（m）约为 0.02 毫克。他们首先使用高速摄像机测量详细的翅膀运动学数据，然后根据翼运动数据求解纳维-斯托克斯方程，获得昆虫周围的流动以及作用于昆虫的气动力。

他们发现，微小黄蜂的翅膀运动模式独具特色，与中型和大型昆虫的模式截然不同。图4给出了翅膀运动图：设T 为扑翼周期的周期。一个扑翼周期可分为四个阶段。首先，在上拍阶段，翅膀以接近90°的攻角迅速向下、向后加速 [图4(a)；$t/T \approx 0$-0.25；第一阶段], 随后，翅膀在昆虫身体后方的左右两侧合拢，同时以接近0°的攻角缓慢向上移动

； [图4(a)，t/T ≈0.25-0.5；第二阶段]。接着，在下拍开始时，翅膀绕后缘快速旋转 [图4(b)，$t/T \approx$ 0.5-0.6；第三阶段] 随后以大攻角向前扫动 [图4(a)，$t/T \approx$ 0.6-1.0；第四阶段]。第一阶段中，翅膀以接近90°的攻角快速向下、向后加速，其运动类似船桨划水；这一阶段称为“冲击划桨”。第二阶段称为“拍合并缓慢上移”。第三阶段是众所周知的“甩动”运动，最早由Weis-Fogh于1973年在该物种中发现（本节后文和第五节将进一步讨论这一运动）。第四阶段称为前扫。如第一节所述，中型和大型昆虫的翅膀大致在一个平面内拍动，即它们的上拍和下拍都在同一平面内。对于微小黄蜂，上拍呈现非常深的U形 [图4(a)]，，下拍也呈U形，但浅得多；在一个完整的拍翅周期中，翼尖描绘出一个“扭曲”的8字形环路 [图4(a)]。

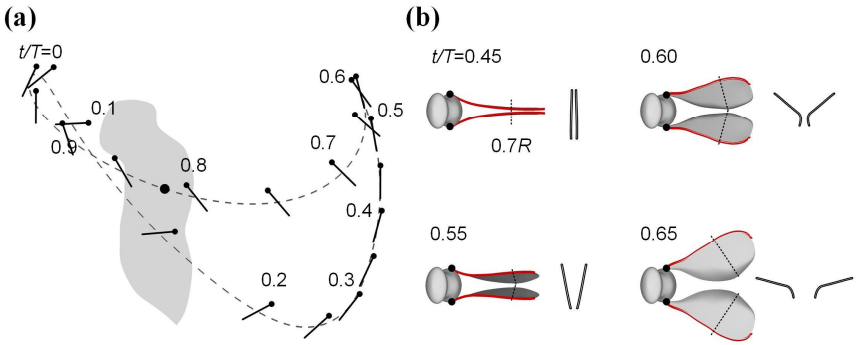

图 4。（*a*）展示*E.formosa*翅膀运动的拍动示意图。虚线曲线表示翼尖轨迹（投影到昆虫的对称平面上）；黑线表示翅膀在时间上等距的 20 个位置处的方向，点标示前缘；黑点定义了翅膀在昆虫身体上的翼根位置。（*b*）背侧拍动反转时的翅膀运动，显示“甩动”。*R*，翅长。改编自 Cheng and Sun (2018)。

翅膀扑动的这些奇特特征会对气动力产生带来什么影响？计算得到的气动力如图5所示；在图中以及本文其余部分，翅膀总气动力的垂直分量和水平分量分别称为垂直力和水平力。当翅膀不在水平面内平移时，垂直力是

翅膀的升力，水平力也不是翅膀的阻力。采用翅膀回转半径处的速度来代表翅膀的速度 [图5(e)]。升力和阻力分别定义为总气动力中垂直于和沿着翅膀速度方向的分量。如图所示，在冲击划桨过程中会产生一个较大的垂直力峰值 [图5(a)，$t/T \approx 0$–0.2]；在“甩动”以及向前扫掠开始阶段，还会产生另一个较小的垂直力峰值 [图5(a)，$t/T \approx 0.55$–0.75]。周期的其他阶段不会产生任何正的垂直力；在“拍合并缓慢上移”运动过程中，运动速度较慢，阻力较小；此外，两片翅膀会“拍合”并近似作为一片翅膀运动，从而进一步减小阻力或负垂直力（Cheng and Sun，2019年）。冲击划桨贡献了总垂直力的70%，而“甩动”和向前扫掠开始阶段贡献了其余的30%。

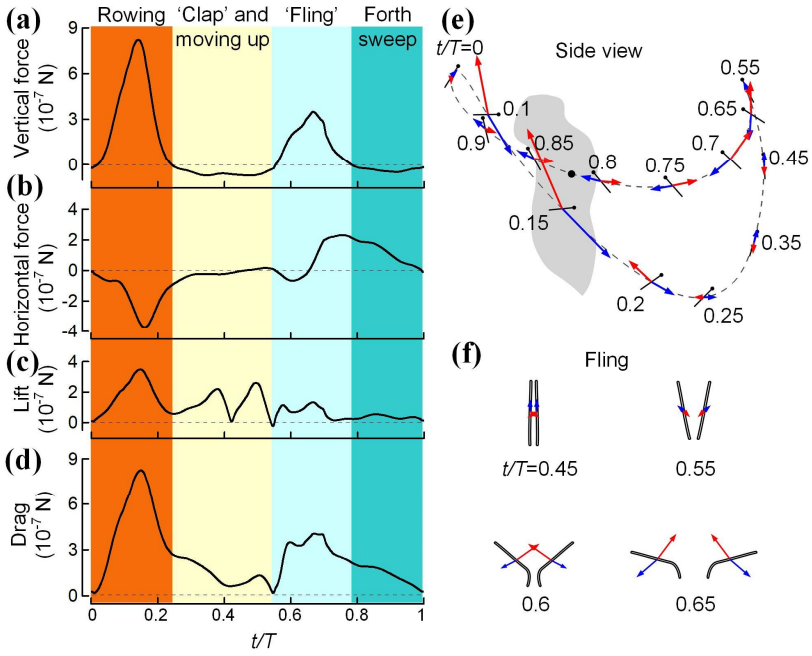

图5. 气动力。（*a*–*d*）翅膀的垂直力、水平力、升力和阻力。（*e*）示意图展示了一个拍动周期内不同时刻的翅膀位置、速度矢量和力矢量（侧视图）。（*f*）翅膀处于“甩动”运动时的后视图，以0.7*R*处的翅膀截面表示，并展示相应的速度矢量和力矢量。蓝色箭头表示速度；红色箭头表示力。改编自 Cheng and Sun (2018)。

作者进一步解释说，冲击划桨期间出现的垂直力峰值主要来自翅膀的阻力（此时，翅膀表面几乎呈水平），而较大的阻力则是由于翅膀快速加速所致

（称为“冲击划桨”机制）。至于“甩动”期间以及向前扫掠开始时出现的垂直力峰值，也主要来自翅膀产生的较大阻力 [见图5(a)、(d)和(f)]。较大阻力的产生机制是，翅膀对张开时会形成一个快速旋转的空气低压区，并持续到向前扫掠开始时，从而产生较大阻力（称为“甩动”机制）。“甩动”机制由 Weis-Fogh (1973)、Maxworthy (1979) 以及 Spedding 和 Maxworthy (1986) 发现；此后许多研究者对其进行了深入研究，例如 Sun 和 Yu (2003)、Miller 和 Peskin (2005)、Lehman 和 Pick (2007)、Arora 等（2014）以及 Santhanakrishnan (2014)。

因此我们看到，微小黄蜂利用独特的翅膀运动所产生的阻力，以及新颖的空气动力学机制（“冲击划桨”和“甩动”），来抵消黏度增加所带来的原本十分显著的影响。通过考察流动方程（式（3））， 也可以解释这两种机制，方程重写如下：

$$\underbrace{St\frac{\partial \boldsymbol{u}^*}{\partial t^*}}_{\substack{\text{inertial force}\\ \text{(local rate of change)}}} + \underbrace{\boldsymbol{u}^*\cdot\nabla\boldsymbol{u}^*}_{\substack{\text{inertial force}\\ \text{(convection)}}} = -\nabla p^* + \underbrace{\frac{1}{Re}\nabla^2\boldsymbol{u}^*}_{\text{viscous force}} \tag{5}$$

当雷诺数 非常小时，式（5）右侧的第二项所表示的黏性效应非常显著。正如第 II 节所述，St 中使用的特征时间通常是 T（即扑翼周期）。然而，当翅膀在很短的时间内（例如 $0.1T$）发生很大的速度变化（即加速度很大）时，就会出现一个新的、更小的时间尺度。以这个较小的特征时间作为参考时间，St 就会增大一个数量级。这会使式（5）左侧的第一项——惯性力——变大，从而克服显著的黏性效应。

微型昆虫可能利用阻力机制飞行，这一点此前已有研究提出（Horridge, 1956；Jones 等，2015）。Jones 等（2015）提出了两种能够利用阻力产生支撑体重的垂直力的翅膀运动模式（图6）。图6(a)中翅膀的向下运动看起来与微小黄蜂的划桨运动相似，但两者有一个重大区别：在Jones 等提出的运动中，翅膀以近似恒定速度运动，而真实的微型昆虫则以快速加速度运动。若没有较大的加速度，就无法产生所需的巨大阻力（垂直力）。

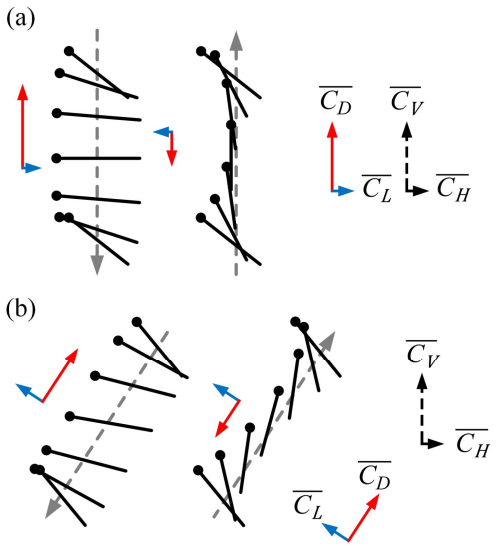

图 6. 理想化翅膀运动学（以翅膀的若干截面表示）。圆点代表翅膀的前缘，下拍和上拍分别显示。实心红色箭头表示每次下拍或上拍期间无量纲阻力（C_D）的方向和相对大小，实心蓝色箭头表示无量纲升力（C_L）的方向和相对大小。右侧的实心坐标轴表示一个扑翼周期内的净 C_D 和 C_L 。无量纲垂直（C_V）力和无量纲水平（C_H）力的方向相对于全局坐标系始终一致（虚线箭头）。(a) 垂直的、基于阻力的拍动仅利用 C_D 产生 CV。(b) 倾斜的混合式拍动同时利用 C_L 和 C_D 产生 C_V。改编自 Jones等人（2015）。

IV. 不同体型的微型昆虫系列

A. 一些不同体型的微型昆虫

如前所述，中型和大型昆虫的上拍和下拍通常是平面的（图2）。但是，对于前一节（第III节）讨论的微小黄蜂 *E。formosa* 而言，中型和大型昆虫通常采用的平面上拍会变为深U形上拍 [图4(a)]。深U形上拍的第一部分（翅膀快速向下加速）通过“冲击式划桨”机制产生非常大的垂直力；其第二部分（翅膀拍击并缓慢向上运动）则产生非常小的负垂直力。因此，深U形上拍能够产生较大的平均垂直力，并克服黏度增加所带来的原本难以应对的影响。

微小黄蜂*E。formosa* 是一种体型非常小的昆虫，R≈0.6 毫米，Re≈10 （m≈0.02 毫克）。Lyu、Zhu 和 Sun（2019年）查阅文献后注意到，体型相对较大的微型昆虫小型果蝇，其R≈3 毫米，Re≈80 （m≈0.72 毫克），具有

浅U形上拍（Fry、Sayaman 和 Dickinson，2005年；Meng 和 Sun，2015）。图7中绘出了果蝇与微小黄蜂的翼尖轨迹：果蝇的U形上拍（图7上方）比微小黄蜂的浅得多（图7下方）。这启发 Lyu、Zhu 和 Sun（2019年）推测，随着昆虫体型减小，即雷诺数 减小，为克服越来越显著的黏性效应，昆虫会采用越来越深的U形上拍，如图7中用虚线绘制的翼尖轨迹所示。

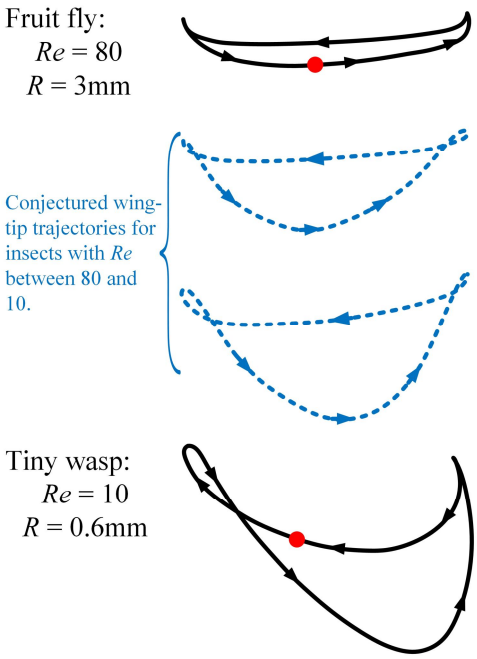

图7. 上：果蝇（雷诺数=3 毫米）的翼尖轨迹（投影到昆虫的对称平面上）；果蝇是一种体型相对较大的微型昆虫。下：微小黄蜂的翼尖轨迹（雷诺数=0.5 毫米）；它是一种典型的微型昆虫。中：推测的体型介于两者之间的昆虫的翼尖轨迹。

他们测量了几种体型小于小型果蝇、大于微小黄蜂的昆虫的翅膀运动。这些昆虫包括：蔬菜斑潜蝇美洲斑潜蝇（LS）（雷诺数≈40，R≈1.5 毫米，m≈0.25 毫克）、蠓*Forcipomia gloriose*（FG）（雷诺数≈29.8，R≈1.4 毫米，m≈0.2 毫克）、蠓*Dasyhelea flaviventris*（DF）（雷诺数≈23.7，R≈0.95 毫米，m≈0.08 毫克）、瘿蠓*Anbremia sp.*（AS）（雷诺数≈17.4，R≈1.3 毫米，m≈0.05 毫克）和蓟马西花蓟马（FO）（雷诺数≈13.5，R≈0.79 毫米，m≈0.02 毫克）。图8绘出了这些昆虫扑翼模式的拍动示意图（图中也包括小型果蝇*D. virilis*和微小黄蜂*E. formosa* 的示意图）。正如

前文所述，中型和大型昆虫（例如食蚜蝇，见图2）的上拍和下拍大致呈平面运动；而从图8可以看出，微型昆虫的上拍则变为U形，且体型越小，采用的上拍U形越深 [图8(a)–(g)]。这正是作者此前的推测（见图7）。

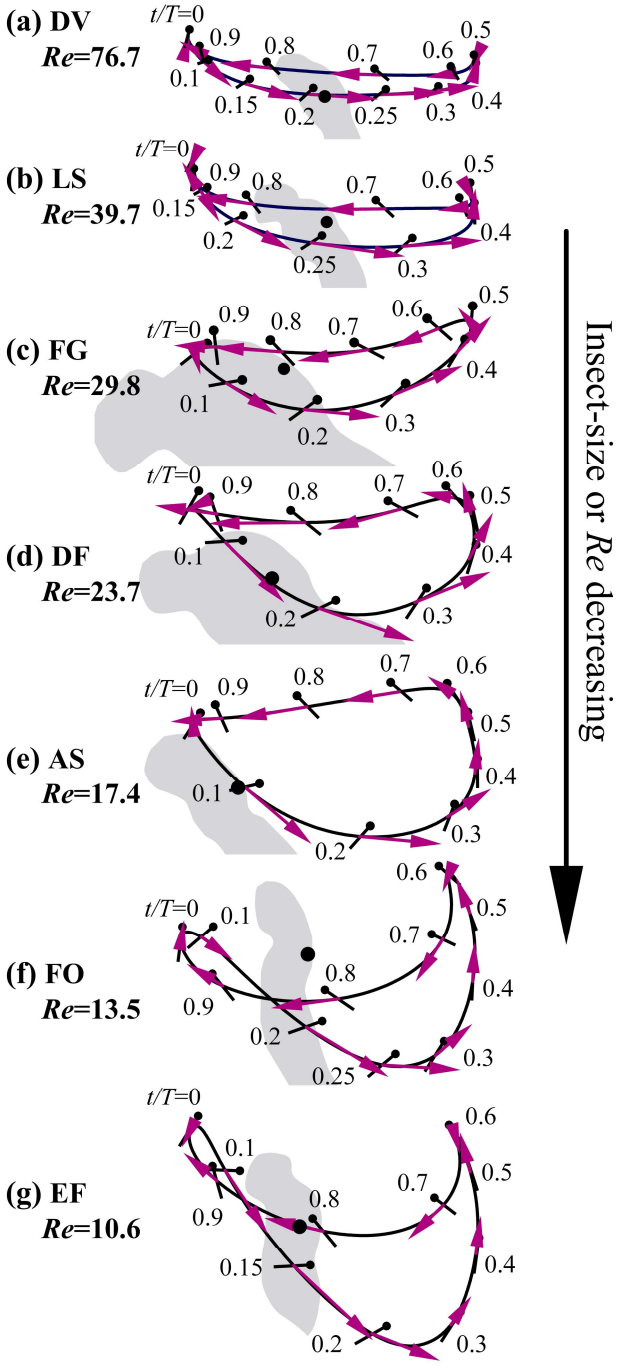

图 8。展示昆虫翅膀运动的拍动示意图。实线曲线表示翼尖轨迹（投影到昆虫的对称平面上）；黑线表示

一个拍动周期中不同时刻翅膀的朝向，圆点标示前缘；黑点标示昆虫身体上的翼根位置；紫色箭头表示回转半径处的翅膀速度。改编自 Lyu、Zhu 和 Sun（2019）。

此外，对于其中体型最小的两种昆虫——蓟马 *F. occidentalis* 和微小黄蜂 *E. formosa*——下拍也变成了U形，但下拍的U形曲线比上拍的浅 [图8(f)和8(g)]；因此，在一个完整的拍翅周期中，翼尖沿着“扭曲”的8字形环路运动。

作者利用翼运动数据（Lyu、Zhu 和 Sun，2019），求解了纳维-斯托克斯方程 [式（3）和式（4）]，得到了昆虫所受的气动力，并展示了以下结果。对于体型相对较大的微型昆虫，U形上拍通过提高翅膀速度，产生的垂直力大于平面上拍。对于体型非常小的昆虫，例如第III节讨论的微小黄蜂 *E. formosa*，U形上拍的弯曲程度很大；在第一阶段，翅膀猛烈撞击空气（“冲击划桨”），产生极大的向上阻力（垂直力）；而在第二阶段，翅膀缓慢划过空气，产生极小的向下阻力。他们还指出，一些微型昆虫也会采用“甩动”机制。

B. 更微小的昆虫（一种翅膀长有刚毛的微型甲虫）

在上一个小节中，我们讨论了不同体型的某些微型昆虫的飞行，其中最小的是微小黄蜂*E. formosa* 和蓟马*F.occidentalis* （m≈0.02 毫克）。但还有许多体型更小的有翅昆虫，而这些最小的有翅昆虫大多具有刚毛翅（Polilov，2005年；Farisenkov等，2020）；图9示意了一种刚毛翅。

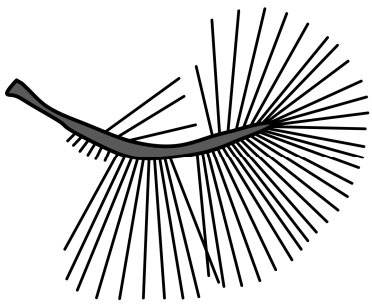

图9. 微型甲虫*Paratuposa placentis*刚毛翅的示意图，根据 Farisenkov等（2022年）的照片绘制。

这些体型更小的昆虫是否采用更深的U形上拍，或同时采用深U形上拍和深U形下拍，还是采用其他新颖的扑翼模式？Farisenkov等 （2022年）研究了一种微型甲虫*Paratuposaplacentis* 的飞行，其m 仅为0.0024毫克（R=0.49毫米，Re=9）。他们采用高速摄像获取翅膀运动学数据，通过电子显微镜测量获取形态学数据，并运用计算流体力学方法计算流动和气动力。

测得的翅膀运动学如图 10 所示：图中以拍动示意图展示了翼尖轨迹（侧视图），并标出了 20 个等时间间隔时刻的翅膀方向。在图 10 中，曲线 ABC 表示上拍时的翼尖轨迹，曲线 CDA 则表示下拍时的翼尖轨迹。Farisenkov 等人（2022年）将一次上拍（或下拍）分别划分为动力阶段和恢复阶段。

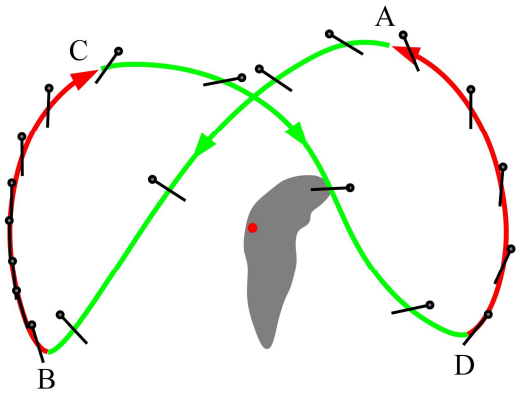

图 10. *Paratuposa placentis*的翅膀运动拍动示意图。实线表示翼尖轨迹（投影到昆虫的对称平面上）；黑线表示一个拍动周期内不同时刻翅膀的方向，点标示前缘；红点表示昆虫身体上的翼根位置。改编自 Farisenkov等人（2022年）。

首先，我们来看上拍。在拍动的第一阶段（动力阶段）（图10，从A到B，标为绿色），翅膀以较大的速度和加速度向下、向后运动，攻角接近90°。在上拍的第二阶段（恢复阶段）（图10，从B到C，标为红色），翅膀以接近零的攻角缓慢向上运动 [在开始向上运动时，昆虫背部的两只翅膀合拢（“拍击”）（见图11，后文将讨论）], 在向上运动接近结束时，两只翅膀开始分开。请注意，微型甲虫的上拍与前文各节（第III节和第IV-A节）讨论的微型昆虫的深U形上拍相似。

接下来，我们来看下拍。在拍动的第一阶段（图10，从C到D，标为绿色），与上拍的第一部分相似，翅膀以较大的速度和加速度运动，攻角接近90°，但此时翅膀向下、向前运动，而非向下、向后运动。在拍动的第二阶段（图10，从D到A，标为红色），与上拍的情况相似，翅膀以接近零的攻角缓慢向上运动；两只翅膀也处于合拢状态，但此时位于昆虫前方。下拍也类似于深U形拍动。由于上拍和下拍都呈深U形，翼尖轨迹构成一个8字形环路（图10）。

根据对微型甲虫运动学和形态学数据的测量，作者计算了昆虫周围的流动，并得到了刚毛翅上的气动力，如图11示意图所示。从图11可以看出，在U形上拍的第一阶段（动力阶段），翅膀以较大的速度和加速度运动，攻角接近90°，由此产生很大的、几乎指向上方的阻力（“冲击划桨”机制）；而在翅膀缓慢向上运动的第二阶段（恢复阶段），产生的阻力较小，也几乎指向上方。下拍的情况也一样（图11）。

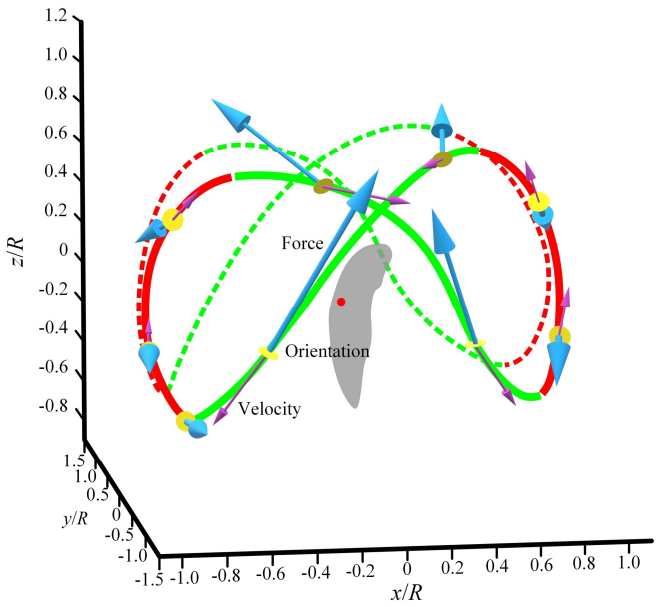

图 11. 翅尖轨迹以及气动力和翼速度的方向：青色箭头表示气动力；洋红色箭头表示翅尖速度；黄色圆盘表示翅膀在九个时刻的背侧表面朝向。不透明和透明曲线分别对应右翅和左翅。改编自 Farisenkov 等（2022年）。

前文各节（第III节和第四节B）讨论的最小昆虫，即微小黄蜂*E. formosa* 和蓟马*F.occidentalis*，主要采用深U形上拍（冲击划水机制）和较浅的U形下拍，以克服强烈的黏性效应。本小节讨论的微型甲虫*P.placentis* 体型更小。由上述讨论可知，微型甲虫*P.placentis* 的翅膀运动方式与蓟马*F*。*occidentalis* 和微小黄蜂*E*。*formosa*略有不同：比较图8(f)、(g)和图10可见，它们都有深U形上拍；唯一的区别是，微型甲虫*P.placentis* 也有深U形下拍，而蓟马*F*。*occidentalis* 和微小黄蜂*E*。*formosa*只有较浅的U形下拍。对于蓟马*F*。*occidentalis* 和微小黄蜂*E*。*formosa*，在一个完整的拍翅周期中，翼尖沿着“扭曲的”8字形环路运动 [图8(f)和(g)], ；而对于微型甲虫*P.placentis*，翼尖沿着“正常的”8字形环路运动（图10）。

在第III节和本节（第四节）中，我们讨论了迄今已测量翅膀运动学的八种微型昆虫。这些昆虫的大小以体质量 *m* 表示，范围从 *m*≈0.72 毫克（小型果蝇 *D. virilis*）到 *m*≈0.0024 毫克（微型甲虫 *P.placentis*）。根据测量数据（图8和图10），可以观察到拍动模式呈现以下变化趋势：中型和大型昆虫常见的平面上拍转变为U形上拍；昆虫体型越小，所采用的U形上拍就越深。当 *m* 降至约0.02毫克时（微小黄蜂 *E. formosa* 和蓟马*F.occidentalis*），下拍也变为U形，但U形较浅[（图8（f）和（g）]。当 *m* 降至约0.0024毫克时（微型甲虫 *P. placentis*），下拍也变为深U形（图10）。深U形上拍或下拍具有以下特点：在第一阶段，[翅膀快速向下并向后（或向前）加速运动，], 通过“冲击式划动”机制产生很大的垂直力；在第二阶段（翅膀拍击并缓慢向上运动），只产生很小的负垂直力，因此，深U形上拍或下拍可产生较大的平均垂直力。

V. 刚毛翅与膜状翅膀

许多体型最小的飞行昆虫都具有刚毛翅（图9），例如蓟马（Lewis, 1973）、微小甲虫（Polilov，2005年）和缨小蜂（Huber和Noyes，2013年）。其中一些昆虫的翅膀部分由刚毛构成（翅膀由膜质部分和

一圈边缘刚毛组成），例如微小黄蜂 *E. formosa*（Weis-Fogh，1973）。最近的研究表明，对于微型甲虫 *P.placentis*而言，使用刚毛翅是其快速飞行的先决条件（Farisenkov 等，2022年）。因此，讨论刚毛翅颇有意义。本文将探讨以下问题：刚毛翅能否产生与膜翅同样大的气动力；刚毛如何产生气动力；刚毛翅相较于膜翅有哪些优势；以及这些极为纤细的刚毛是否足够坚硬，能够承受气动力?

A. 气动力

Sunada 等 (2002) 测量了形状相同的刚毛翅模型和实心板翅的气动力。研究考察了几种简单的翅膀运动：以恒定角速度和恒定角加速度进行方位角旋转，以及以恒定速度和恒定加速度进行平移。他们指出，当 雷诺数 约为 10 及以下时，作用于刚毛翅模型的气动力仅略小于作用于实心板翅的气动力 [刚毛翅微型昆虫的飞行雷诺数为 雷诺数≈10 及以下（例如，参见 Sunada 等，2002；Lyu、Zhu 和 Sun，2019；Farisenkov 等，2022）]。类似的实验研究（Lee 和 Kim，2017）表明，在较高的 雷诺数下，刚毛翅产生的气动力远小于相应实心板翅产生的气动力。在上述实验中（Sunada 等，2002；Lee 和 Kim，2017），翅膀模型呈矩形平面形状，刚毛沿弦向排列。 在真实的刚毛翅中（如图 9 所示），翅膀内侧部分的刚毛朝前和朝后伸展，而外侧部分的刚毛则朝侧面伸展。Kolomenskiy 等（2020）采用具有微型甲虫真实形态的刚毛翅模型，开展了实验与数值研究。研究发现，在所考察的生物学相关流动参数状态下，刚毛翅产生的气动力相当于等效膜翅的 60% 至 96%。实验中，翅膀进行的是恒定速度旋转，而非真实的扑翼运动。在近期的一些数值研究中，研究人员采用了微型甲虫（Farisenkov 等，2022）和微小黄蜂（Jiang 等，2022）的真实翅膀运动和真实刚毛翅形态。研究表明，刚毛翅产生的气动力超过相应膜翅的 80%。

上述研究表明，在刚毛翅微型昆虫的 雷诺数 （雷诺数≈10 及以下）下，刚毛翅产生的气动力仅略小于相应膜翅产生的气动力。

B. 气动力的产生机制

刚毛翅在形态上与轮廓相同的膜翅截然不同。膜翅是实心的，像一块平板；而刚毛翅的刚毛之间留有间隙，像一把梳子（图9）；间隙宽度约为刚毛直径的10倍（Sunada 等，2002；Jones 等，2016）。它们产生气动力的机制应该不同。如上文所述（第III节和第四节），最小昆虫的翅膀以接近90°的攻角运动，产生较大的阻力，以提供支撑体重的垂直力。对于以接近90°攻角运动的平板翅，显然，阻力主要来自翅膀迎风面与背风面之间的压力差（摩擦力与表面相切，对阻力的贡献很小）。刚毛翅的情况则不同。翅膀上的每根刚毛都是非常细长的“圆柱体”。当翅膀的雷诺数为10（以翅膀的平均弦长为基准）时，刚毛的雷诺数仅约为0.05（以刚毛直径为基准）。也就是说，刚毛周围的流动必定是斯托克斯流，刚毛受到的阻力必定类似于圆柱体在斯托克斯流中的阻力，其中一半来自摩擦力，另一半来自压力。Barta和Weihs（2006）将刚毛翅建模为一排平行的细长体（细长比小于0.01的杆状椭球体），并解析求解了斯托克斯方程；在此模型中，刚毛显然通过斯托克斯流（或爬行流）机制产生力。由于他们求解的是斯托克斯方程，其模型翅膀的雷诺数（雷诺数 以翼弦长度为基准）必须趋近于零，即雷诺数 << 1；“刚毛”附近的流动（近场）和远场流动都属于斯托克斯流。Lee、Lee和Kim（2020）、Lee和Kim（2021）以及Wu、Liu和Sun（2021）将刚毛翅建模为一排二维圆柱体，并用数值方法求解纳维-斯托克斯方程。在这里，只要雷诺数足够低、不发生湍流，雷诺数 可以取任意值（对于微型昆虫，雷诺数≈10，这当然不是问题）。Lee、Lee和Kim（2020）考察了刚毛间隙宽度变化以及雷诺数 变化对刚毛周围流动的影响。Lee和Kim（2021）以及Wu、Liu和Sun（2021）研究了……的影响

……的 间歇性阵风以及 翅膀加速度的影响。两组研究均得出以下结果。当雷诺数 刚毛翅的雷诺数约为10或更低时（刚毛的雷诺数约为0.05或更低），每根刚毛附近的流动在本质上属于斯托克斯流：刚毛前方和后方的流线呈对称分布；表面摩擦力和压力对刚毛所受阻力的贡献大致相同。远离刚毛处的流动（远场）则与相应平板翅周围的流动相似。最近，Jiang 等 （2022）在数值求解纳维-斯托克斯方程时，采用了微小黄蜂刚毛翅的真实构型以及真实的扑翼运动。他们也发现，刚毛上的气动力约有一半来自表面压力，另一半来自表面摩擦力。

从上述结果可以看出，刚毛翅与膜翅的阻力产生机制不同：对于膜翅，翅膀阻挡流动，使迎风面产生正压力、背风面产生负压力；阻力来自压力作用（摩擦应力几乎没有贡献）。对于刚毛翅，每根刚毛都处于爬行流中，并产生厚而强的剪切层；强烈的黏性力在每根刚毛的迎风面和背风面之间造成很大的压力差，并在刚毛表面产生很大的摩擦应力，从而使每根刚毛都承受很大的阻力；压力和摩擦力对阻力的贡献相同。

C. 刚毛的变形

如上文所述（A 小节），在与生物相关的雷诺数范围内（*Re*≈10 及以下，以翼弦长度为基准）工作的刚毛翅，产生的气动力接近膜翅产生的气动力。刚毛翅的投影翼面积远小于等效膜翅的投影翼面积；例如，微型甲虫*P.placentis* 的刚毛翅投影翼面积仅为等效膜翅的 15%（Kolomenskiy *etal.*，2020）。这意味着，刚毛翅单位面积所受的力远大于相应膜翅单位面积所受的力。此外，刚毛十分细长，看起来具有柔性。人们可能会直觉地认为，刚毛是否会发生较大变形，以及翅膀几何形状能否保持不变。

Jiang 等（2022年）最近研究了这个问题。他们考虑了 e

寄生蜂 *Anagrus Haliday* 的刚毛翅。他们首先测量了形态特征和刚毛的杨氏模量，随后对刚毛翅模型进行了流固耦合计算 [即求解纳维-斯托克斯方程（方程（3）和（4））并与弹性体的平衡方程]耦合。测量结果表明，刚毛呈圆锥形管状结构，向尖端逐渐变细；刚毛的杨氏模量为 18.6–25.2 GPa，远高于通常认为的 8–10 GPa（Seale 等，2018年）。计算结果表明，在文献所述微小黄蜂所经历的极端流速和攻角（90°）下，刚毛仅发生轻微偏转（弯曲角小于 0.3°）。也就是说，在高气动载荷下，刚毛翅几乎不会变形，翅膀几何形状可以保持不变。

上述结果针对的是寄生蜂 *A. Haliday*。对于其他具有刚毛翅的微型昆虫，目前尚无如此详尽的定量研究。然而，从几种具有刚毛翅、自由飞行的微型昆虫的高速视频记录中，例如起飞飞行中的蓟马（Santhanakrishnan *et al.*，2014年）和悬停飞行中的蓟马（Lyu、Zhu 和 Sun，2019年）、悬停及前飞中的微小黄蜂 *E. formosa* （Cheng and Sun，2018、2021）以及悬停及前飞中的微型甲虫 *P.placentis* （Farisenkov，2022年），均未观察到明显的翅膀（刚毛）变形。这表明，纤细的刚毛具有特殊的形态结构和材料特性，能够抵抗变形。

D. 刚毛翅的优点

如上文（A 小节）所示，在雷诺数约为 10 或更低时，刚毛翅能够产生与膜翅相近的气动力。而且，人们已经观察到，许多最小昆虫的翅膀是由刚毛构成，而非膜翅。那么，与膜翅相比，刚毛翅具有哪些优点呢？研究人员已针对这一问题开展了一些研究。下面我们将讨论这些研究的一些结果。

刚毛翅的翅膀表面积远小于轮廓相同的膜翅。因此，人们通常认为，刚毛翅比等效膜翅轻得多，拍动刚毛翅所需的惯性功率也远小于拍动膜翅所需的惯性功率（例如参见 Sunada、Kawachi 和 Yasuda，2003；Weihs 和 Barta，

2008）。但直到最近，人们才对这一潜在优势开展了定量研究。在对微型甲虫 *P.placentis* 的研究中，Farisenkov 等（2022年）根据测量数据确定了刚毛翅的质量和转动惯量。他们采用一些体长约为 1 毫米的大型膜翅昆虫的翅厚，估算了等效膜翅的质量和转动惯量。他们发现，刚毛翅比等效膜翅轻，且转动惯量更小。在评估刚毛翅和膜翅的转动惯量后，他们通过数值求解纳维-斯托克斯方程，计算了自由飞行的微型甲虫的惯性功率和气动功率 [飞行所需的功率是气动功率与惯性功率之和（见第 VI 节）]。他们发现，在扑翼周期的动力阶段，刚毛翅的瞬时功率可达每千克体质量 110 W（$W \cdot kg^{-1}$）；而使用膜翅时，该数值可达 180–210 $W \cdot kg^{-1}$。这表明，使用刚毛翅时，微型甲虫所需的功率远低于使用膜翅的情况。（需要指出的是，在这项研究中，根据一些大型膜翅昆虫的翅厚估算出的等效膜翅质量可能偏大。此外，在估算等效膜翅的转动惯量时，研究采用了均匀翅厚度，这可能会高估转动惯量。未来对体型相近的微型刚毛翅与膜翅昆虫开展研究，或许能澄清这一问题。）

一些刚毛翅微型昆虫会在下拍开始时进行“甩动”运动（在甩动运动中，左右翅膀最初彼此平行且距离很近，即处于“拍击”状态，随后翅膀绕后缘快速旋转并张开，形成 V 形）。在甩动运动的后期，可以产生相对较大的垂直力；这种气动力产生机制称为甩动机制（Maxworthy，1979）。甩动运动还可以增强随后下拍时的垂直力产生（例如，Miller 和 Peskin，2004；Cheng and Sun，2021）。1973 年，在微小黄蜂*E. formosa* 身上发现了甩动运动（Weis-Fogh，1973），此后许多研究对此进行了探讨（例如，Spedding 和 Maxworthy，1986；Sun 和 Yu，2003；Miller 和 Peskin，2005，2009；Kolomenskiy 等 2010；Arora 等 2014）。这些研究考察了膜翅；研究了流动结构和气动力产生机制、两翅之间初始距离的影响、

翅膀的影响、翅翼柔性的影响等。这些研究的一项重要发现是，甩翅的代价相当高：将翅膀张开所需的阻力，可能比以相同运动方式移动单只翅膀所需的力大一个数量级。刚毛翅是否也是如此？Santhanakrishnan等（2014）用二维（2D）多孔平板模拟刚毛翅，对这一问题进行了研究。他们对多孔平板及相应的实心平板求解了纳维-斯托克斯方程。研究发现，与实心翅相比，翅膀的多孔特性显著减小了阻力。这一结果或许表明，与实心翅相比，刚毛翅可以减小将两翅甩开的阻力。不过，多孔平板并不等同于刚毛翅，因此有必要直接研究刚毛翅周围的流动。Jones等 （2016）和 Wu、Liu 和 Sun（2022）通过数值求解纳维-斯托克斯方程，研究了二维刚毛翅及相应实心翅周围的流动和气动力。Kasoju 等 （2018）以及 Kasoju 和 Santhanakrishnan（2021）使用机器人刚毛翅模型，通过实验研究了三维（3D）翅膀的情况。二维数值研究和三维实验研究均表明，在甩动运动中，与实心翅相比，刚毛翅能显著减小将翅膀甩开的阻力。

根据以上讨论，可以看出刚毛翅相较于膜状翅膀有两项优势：质量更轻，因此拍动时所需的惯性功率更小；在甩动运动中，张开翅膀所需的力也小得多。刚毛翅可能还有其他优点，有待日后发现。

VI. 功率需求与飞行稳定性：尺寸效应

A. 功率需求

飞行昆虫的翅膀必须产生垂直力以支撑其重量，并产生推力使身体在空气中前进。产生这些力时，飞行肌必须做功，以克服气动阻力来带动翅膀运动，并加速翅翼质量。克服气动力所需的功率称为气动功率，克服翅膀惯性力所需的功率称为惯性功率。这两者之和就是飞行肌必须提供的机械功率。已知飞行肌的代谢率后，机械功率可用于计算肌肉的机化学效率；而了解惯性功率对机械功率的贡献有多大，

便能告诉我们弹性肌肉系统对昆虫是否必不可少（Ellington，1984c；Dudley 和 Ellington，1990b）。因此，研究机械功率需求对于理解昆虫飞行的生理与生物力学机制至关重要。

惯性功率的计算相对简单。测得扑翼运动学、翅膀质量及其分布后，即可求得翅转动速度和加速度以及翅膀的转动惯量；据此便可直接计算惯性功率。气动功率的计算则涉及流动计算，即数值求解纳维-斯托克斯方程 [方程（3）和（4）], ，或使用动力相似缩比翼模型进行力与力矩测量。通常将机械功率记为 P ，其扑翼周期平均值记为$\bar{P}$ 。由于翅膀在周期的某些阶段会加速，而在其他阶段会减速，惯性功率因而机械功率P 可能在周期的某些阶段变为负值。负功率如何计入功率收支，取决于飞行肌的弹性能量储存能力。计算P 时，研究人员通常考虑两种极限情况，而实际的P 介于这两种极限之间（Dudley，2000年）。一种极限情况是弹性能量储存率为0%，此时功率收支中忽略负功；另一种极限情况是弹性能量储存率为100%，此时负机械功可以完全储存在弹性元件中，之后释放出来做正功。周期平均机械功率除以昆虫质量，称为质量比功率，记作 P^*，

$$P^* = \bar{P}/m \tag{6}$$

其中，m 表示昆虫的质量。显然，P^* 表示昆虫单位质量（重量）所需的功率。由于P 有两个极限值，P^*也有两个极限值。在弹性功率储存为 0% 的情况下，质量比功率记为 $(P^*)_1$ ；在弹性功率储存为 100% 的情况下，则记为 $(P^*)_2$。

早期关于飞行功率需求的研究针对的是中型和大型昆虫，这些昆虫已有翅运动学与形态学数据（例如 Dudley 和 Ellington，1900a；Lehman 和 Dickinson，1997；Sane 和 Dickinson，2001；Sun 和 Tang，2002b；Young 等，2009）。近年来，研究人员测量了多种微型昆虫所需的数据（Lyu、Zhu 和 Sun，2019；Farisenkov 等，2022），因此可以计算它们的功率需求。Lyu 和 Sun（2021）

计算了六种微型昆虫在悬停飞行时的功率需求；这些昆虫包括蔬菜潜叶蝇 *L。sativae*（*m*≈0.25 mg）、蠓 *F.gloriose*（*m*≈0.2 mg）、蠓 *D。flaviventris*（*m*≈0.08 mg）、瘿蚊 *A。*sp.（*m*≈0.05 mg）、蓟马 *F.occidentalis*（*m*≈0.02 mg）以及小型黄蜂 *E. formosa*（*m*≈0.02 mg）。这些微型昆虫的质量范围为 0.02 mg 至 0.25 mg。研究人员从文献中获得了中型和大型昆虫的功率需求数据，其质量范围约为 1 mg（果蝇 *D.melanogsater*）至 1600 mg（天蛾 *Manduca Sexta*）。如今，既有微型昆虫的功率需求数据，也有中型和大型昆虫的相关数据，因此研究人员可以考察昆虫在“完整体型范围”内，功率需求如何随体型变化。图 12 改编自 Lyu 和 Sun（2021），比较了这些昆虫的质量比功率（包括早期文献研究的九种中型和大型昆虫，以及 Lyu 和 Sun 研究的六种微型昆虫）。最近，Farisenkov 等（2022）计算了体型更小的微型昆虫——微型甲虫 *P.placentis*（*m*≈0.0024 mg）的功率需求。该微型甲虫的结果（P^*）$_1$ ≈ （P^*）$_2$ = 28W·kg^{-1} 也已加入图 12。

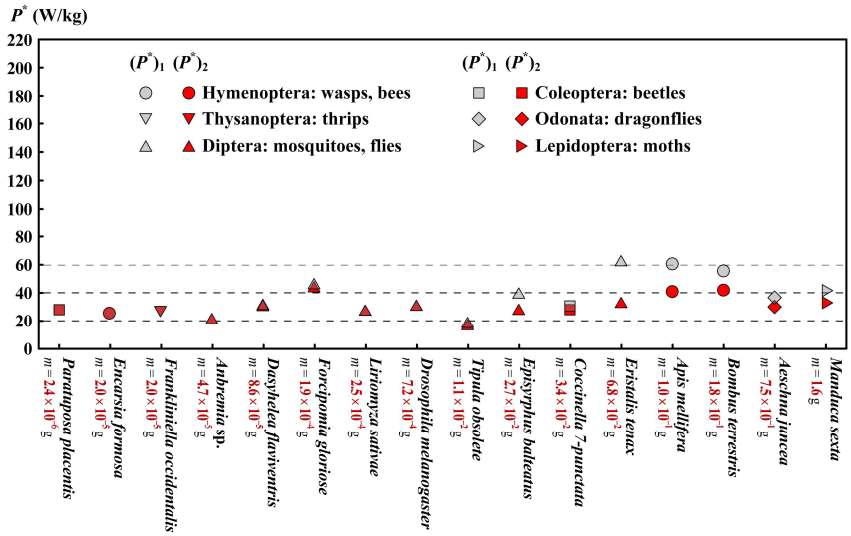

图 12. 十六种昆虫在 0% 和 100% 弹性能量储存情况下的质量比功率。改编自 Lyu 和 Sun（2021）。

图 12 中，最小昆虫（微型甲虫 *P.placentis*）的质量为 0.0024 mg，而最大昆虫（天蛾 *M. sexta*）的质量为 1648 mg。它们的质量相差六个数量级。如图 12 所示，尽管体型差异极大，这些昆虫的质量比

功率差异却相对较小：这些昆虫的（P^*）$_2$ 约为 20–40 W/kg，而（P^*）$_1$约为 20–60 W/kg。与体型差异相比，它们的质量比功率差异可以忽略不计，也就是说，昆虫悬停飞行时的功耗大致与其质量成正比。假设同一种肌肉的单位肌肉质量平均功率相同，那么上述体型与比功率的关系表明，不同体型昆虫的飞行肌肉质量与昆虫质量之比大致相同。

B. 飞行稳定性

动态飞行稳定性（内在稳定性或被动稳定性）在研究昆虫飞行生物力学时至关重要（Taylor and Thomas, 2003年；Sun and Xiong, 2005年；Hedrick, Cheng and Deng, 2009；Ristroph 等. 2013年；Cheng and Deng, 2011年）。这是研究飞行控制的基础，因为飞行系统的被动稳定性体现了基本系统的动态特性，例如哪些自由度不稳定、不稳定性发展得有多快、哪些变量可观测，等等。

在研究昆虫的飞行稳定性时，通常采用平均模型（例如 Taylor and Thomas，2003年）：将昆虫视为具有 6 个自由度的刚体，并用拍翼周期平均力和力矩表示扑动翅的作用。因此，昆虫的运动方程与飞机的运动方程相同。通过将机体运动近似为围绕稳定、对称的参考飞行状态的一系列小扰动，对运动方程进行线性化。线性化后，纵向和侧向小扰动方程相互解耦，可以分别求解。纵向（或侧向）小扰动方程是由四个线性微分方程组成的系统。将纵向（或侧向）方程的系统矩阵记为 $\boldsymbol{A}$（$\boldsymbol{A}$中各元素的数值可通过数值求解纳维-斯托克斯方程，或通过实验测量扑动翅的气动力和力矩来计算。随后，飞行稳定性问题解的核心要素是 $\boldsymbol{A}$ 的特征值。作为四阶矩阵，$\boldsymbol{A}$ 有四个特征值（λ_1、λ_2、λ_3、λ_4）。一个实特征值或一对共轭复特征值代表系统的一个固有模态。飞行机体从参考飞行状态发生初始偏差后的运动，是各固有模态的线性组合。在一个固有模态中，特征值的实部决定扰动量的变化率

扰动量的增长。实特征值为正（负）会使各扰动量呈指数增长（衰减），因此相应的固有模态在动力学上不稳定 [称为不稳定发散模态（稳定衰减模态）]。对于不稳定发散模态，初始值增至两倍所需的时间（t_d）为

$$t_d = 0.693/\lambda \tag{7}$$

一对共轭复特征值，例如 $\lambda_{1,\ 2}= s\pm\omega i$，会使扰动量随时间呈振荡变化，其角频率为 ω 。当s 为正时，运动幅度会增大（称为不稳定振荡模态）。振荡幅度加倍所需的时间为

$$t_d = 0.693/s. \tag{8}$$

直到最近，关于飞行稳定性的研究都针对中型和大型昆虫（例如Taylor and Thomas，2003年；Cheng and Deng，2011年；Wu and Sun，2012年）；这些昆虫的质量约为 1600 mg（天蛾）至 1 mg（蚊子和果蝇）。这一范围涵盖了许多有翅昆虫的质量，但不包括质量小一个数量级以上的微型昆虫。此前缺乏对微型昆虫进行稳定性分析，其中一个原因是无法获得它们的翅膀运动学和形态学数据。最近，研究人员测量了一些微型昆虫的翅膀数据（Lyu、Zhu 和 Sun，2019年；Farisenkov 等，2022年），因此可以计算这些微型昆虫的稳定性特征。作为第一步，Lyu 和 Sun（2022年）研究了两种悬停微型昆虫的纵向飞行稳定性问题：蔬菜潜叶蝇*L. sativae* (m≈0.25 mg）和瘿蚊 *Anbremia sp.* (m≈0.05 mg）。他们发现，对于这两种微型昆虫，各存在一对实部为正的复特征值，λ_1和 λ_2，以及两个负实特征值（λ_3 和 λ_4），其中一个绝对值较大，另一个绝对值较小。因此，纵向运动具有三种固有模态：不稳定振荡模态、稳定快速沉降模态和稳定慢速沉降模态。由于存在不稳定模态，瘿蚊和蔬菜潜叶蝇的纵向运动是不稳定的。

通过与中型和大型昆虫的结果进行比较，他们指出，这两种微型昆虫的模态结构与中型和大型昆虫相同：均具有一个不稳定振荡模态、一个稳定快速沉降模态和一个稳定慢速沉降模态。也就是说，尽管所研究的昆虫质量相差 30000 倍（瘿蚊的质量为 0.05 mg；天蛾的质量为 16000

mg），它们具有相同的模态结构。由于存在不稳定模态，所研究的各种体型昆虫的悬停飞行都是被动不稳定的。这意味着，要使飞行保持稳定，就必须对其进行主动控制：昆虫需要不断对周围环境作出反应并调整翅膀运动，以免翻滚。神经系统的响应时间必须足够快，才能及时作出反应，防止不稳定模态增长过大。因此，不稳定模态的增长率备受关注。扰动的初始值加倍所需的时间，t_d [式（7）或（8）]，代表不稳定性增长率。Lyu 和 Sun（2022年）计算了两种微型昆虫的t_d 值，也利用先前研究中的 λ_1 和 λ_2 值，计算了其他中型和大型昆虫的t_d值。图 13 绘出了这些昆虫（12 个物种）的t_d 值。Lyu 和 Sun（2022年）推导出了t_d 关于m 的近似解析表达式；该表达式表明，t_d 与m 的 0.17 次方成正比（也绘于图 13）。也就是说，m 越小，t_d 就越小（即不稳定性发展得越快）。这意味着，与大型昆虫相比，微型昆虫需要更快的神经系统来控制不稳定性。例如，微型昆虫瘿蚊的响应时间（以t_d表示）——其m≈0.05 mg——需要比大型昆虫天蛾（m≈1600 mg）快约 7 倍。

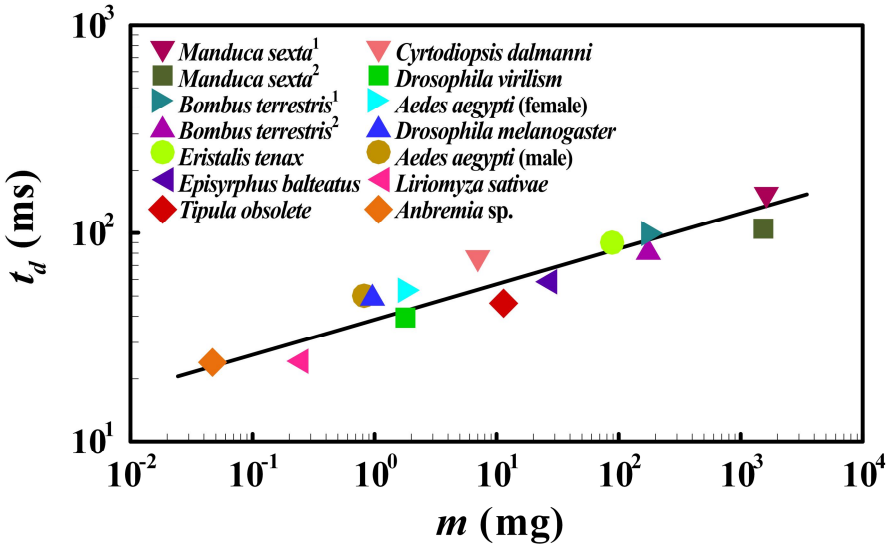

图 13。十二种昆虫的t_d 与m 之间的关系。改编自 Lyu 和 Sun（2022年）。

VII. 结论

为了克服极强的黏性效应，微型昆虫必须采用不同于中型和大型昆虫的翅膀运动和空气动力学机制。现有数据表明，翅膀运动会发生以下变化：中型和大型昆虫常用的平面上拍会转变为U形上拍。随着昆虫体型（以其质量 m 表示）减小，昆虫会采用越来越深的U形上拍。当 m 减小至约0.02 mg时，下拍也会变成U形，但其U形较浅。当 m 减小至约0.0024 mg时，下拍也会变成深U形。深U形上拍或下拍的特点是：第一阶段，翅膀以接近90°的攻角迅速向下加速，“撞击”空气，产生较大的阻力或垂直力（“冲击划桨”机制）；第二阶段，翅膀彼此靠近，以零攻角缓慢向上运动，“切过”空气，产生极小的负垂直力。因此，深U形上拍或下拍会产生较大的平均垂直力。需要指出的是，上述结果仅来自目前已测量翅膀运动学的八种昆虫（果蝇 *D. virilis*，m≈0.72mg；蔬菜斑潜蝇 *L. sativae*，0.25 mg；蠓 *F. gloriose*，0.2 mg；蠓 *D.flaviventris*，0.08 mg；瘿蚊 *Anbremia*sp.，0.05 mg；蓟马*F.occidentalis*，0.02 mg；微小黄蜂 *E. formosa*，0.02 mg；微型甲虫 *P. placentis*，0.0024mg）。测量更多微型昆虫的翅膀运动至关重要，这样才能了解上述拍动模式变化趋势是否普遍存在，以及是否还存在其他新颖的拍动模式和新的空气动力学机制。

许多微型昆虫的翅膀是刚毛状的，而非膜状的。迄今为止，关于刚毛翅的数值研究均基于纳维-斯托克斯方程，并在刚毛表面采用无滑移条件；实验研究则使用在矿物油中运动的动力学缩比模型。也就是说，在数值研究和实验研究中，流动都被假定处于连续介质状态。众所周知，要使流动处于连续介质状态，努森数（Kn）必须足够小 [Kn是空气的分子平均自由程（λ）与几何结构的特征长度（L_c）之比，例如圆柱的直径]。通常，当 Kn 0.001 时，流动处于充分的连续介质状态，纳维-斯托克斯方程有效，且可以采用无滑移边界条件。当 Kn 0.001 时，将会出现

$\lesssim$

$\gtrsim$

稀薄气体效应，但如果 0.001 Kn 0.1，稀薄气体效应主要出现在非常靠近物体边界的区域，主要现象是无滑移条件遭到破坏：流动在边界处发生滑移（ 0.001 Kn 0.1 的流动状态称为滑移区）（Dyson *et al*., 2008）。正如一些研究者所指出的（Liu 和 Aona，2009；Santhanakrishnan，*et al.*，2014），由于刚毛翅的几何长度尺度较小，Kn 可能大于 0.001，因此可能存在稀薄效应。在 20°C 和标准压力下，使用文献中给出的公式（例如，参见 Gu *et al.*，2019），计算得到空气的 λ 为 0.065 μm。已有测量的刚毛翅刚毛直径（D）约为 0.65 μm 至 2.4 μm（Jones *et al.*，2016；Farisenkov *et al.*，2022；Jiang *et al.*，2022）。以D 为特征长度，Kn 的范围为 0.027 至 0.1；流动完全处于滑移区。稀薄效应有待未来研究。

在研究微小刚毛翅甲虫 *P.placentis* 时，研究者利用一些体型较大的膜翅昆虫的翅厚，估算了等效膜翅的质量。估算出的质量可能偏大；此外，在估算等效膜翅的转动惯量时，采用了均匀翅厚度，这可能会高估转动惯量。对等效膜翅的质量和转动惯量的高估，可能导致惯性功率也被高估。因此，刚毛翅微型昆虫是否比同等大小的膜翅昆虫所需功率小得多，目前仍不清楚。对体型相同的微型刚毛翅昆虫和膜翅昆虫进行研究，或许能澄清这一问题。

本文对两种微型昆虫的悬停飞行进行了飞行动力稳定性分析：蔬菜潜叶蝇 *L. sativae* （m≈0.25 毫克）和瘿蚊 *Anbremia sp.* （m≈0.05 毫克）。分析表明，这两种微型昆虫的纵向模态结构与中型和大型昆虫相同：存在一个不稳定振荡模态、一个稳定快速沉降模态和一个稳定慢速沉降模态。由于存在不稳定模态，飞行是不稳定的。较小昆虫与较大昆虫的区别在于，较小昆虫的不稳定性增长得更快。该稳定性分析基于平均模型理论，并将飞行视为定点平衡。由于扑动翅的气动力和惯性力周期性变化，

悬停或匀速飞行的昆虫属于周期性强迫系统，飞行通常并非处于定点平衡，而是处于周期运动平衡。对于身体振荡幅度相对较小的昆虫，平均模型理论能给出良好的结果；但对于拍翅频率下身体振荡幅度相对较大的某些昆虫（例如大型蛾和蝴蝶），则需要进行周期运动稳定性分析（Wu and Sun，2012）。八种微型昆虫的翅膀和身体运动已通过视频记录并测量（Lyu、Zhu 和 Sun，2019；Farisenkov 等，2022）。从视频记录中可以观察到，在这八种昆虫中，体型最小的微型甲虫 *P.placentis* 身体俯仰振荡幅度相当大：其振荡过程中身体俯仰角的变化约为 30°。对于这类微型昆虫，可能需要将飞行视为周期运动平衡，并采用 Floquet 理论，或通过求解与纳维-斯托克斯方程耦合的完整运动方程进行数值模拟，以分析其飞行稳定性。这是一项非常有趣且重要的未来研究，因为了解昆虫的被动稳定性特性，是研究其飞行稳定机制的基础。

飞行控制是昆虫飞行的重要组成部分；没有控制，昆虫便无法真正飞行。飞行控制涉及“内部”控制系统（感觉系统和神经运动控制系统）与“外部”动力学（被动稳定性、翅膀运动变化和气动力变化）的耦合。飞行控制大致分为两类。一类是稳定控制，用于稳定飞行（在悬停或匀速飞行期间防止扰动不断增大）。另一类是机动控制，用于实现特技飞行，例如快速改变飞行方向、从倒栽坠落状态恢复，以及降落在天花板上。对于中型和大型昆虫，研究人员已在稳定控制（例如，Ristroph等，2010年；Cheng、Deng 和 Hedrick，2011年；Ristroph 等，2013年；Windsor 等，2014年）和机动控制（例如，Haselsteiner、Gilbert 和 Wang，2014年；Liu 等，2019年；Wang、Melfi 和 Leonardo，2022年）方面开展了有趣且重要的研究。然而，迄今为止，关于微型昆虫飞行控制的研究尚属空白。强烈建议开展这一方向的研究。

致谢

作者感谢 X. Cheng、Y. Z. Lyu、Z. H. Zhu、L. G. Liu、W. Y. Cai 和 W .

J. Liu 对他们提供的帮助表示感谢，并感谢 Y. l. Zhang、Y. P. Liu 和 D. Du 提出的宝贵意见。作者感谢中国国家自然科学基金通过项目编号 11832004 和 11721202 提供的经费支持。

参考文献

Aono, H., F. Liang 和 H. Liu, 2008, 《昆虫悬停飞行中的近场与远场空气动力学：一项综合计算研究》, 《实验生物学杂志》。, **211**, 239。Arora, N., A. Gupta, S. Sanghi, H. Aono 和 W. Shyy, 2014, 《与“拍击与甩动”运动相关的升力—阻力及流动结构》, 《流体物理》, **26**, 071906。Barta, E. 和 D. Weihs, 2006, 《紧密相邻的有限排列细长体周围的爬行流》, 《流体力学杂志》**551**, 1。Batchelor, G. K., 1970, 《流体动力学导论》, 剑桥大学出版社。Bomphrey, R. J., T. Nakata, N. Philips 和 S. M. Walker, 2017, 《巧妙的翅膀旋转与后缘涡使蚊子能够进行高频飞行》, 《自然》**544**, 92–95。Bomphrey, R. J., R. B Srygley, G. K. Taylor 和 A. L. R. Thomas, 2002, 《昆虫翅膀周围流动的可视化》, 《流体物理》**14**, S4。Cheng, B. 和 X. Y. Deng, 2011, 《扑翼飞行的平移与转动阻尼及其在悬停时的动力学与稳定性》, IEEE《机器人学汇刊》**27**, 849。Cheng, B., X. Deng 和 T. L. Hedrick, 2011, 《自由飞行天蛾（六斑喙天蛾）的俯仰机动机制与控制》, 《实验生物学杂志》214, 4092。Cheng, X. 和 M. Sun, 2016, 《小型昆虫悬停飞行中的翅膀运动学测量与空气动力学》, 《科学报告》**6**, 25706。Cheng, X. 和 M. Sun, 2018, 《极小型昆虫利用新型翅膀扑动和阻力原理产生支撑体重的垂直力》, 《流体力学杂志》**855**, 646。Cheng, X. 和 Sun, M., 2019, 《通过翅膀运动的定量测量重新审视小型黄蜂*Encarsia formosa*的拍击与甩动机制》, 《流体物理》**31**, 101903。Cheng, X. 和 M. Sun, 2021, 《微型昆虫*Encarsia formosa* 前飞中的翅膀运动学与气动力》, 《流体物理》33, 021905。Dickinson, M. H., F. O. Lehman, S. P. Sane, 1999, 《翅膀旋转与昆虫飞行的

空气动力学基础》，《科学》，**284**，1954。Dudley, R., 2000，《昆虫飞行生物力学：形态、功能与演化》，普林斯顿：普林斯顿大学出版社。
Dudley, R. 和 C. P. Ellington, 1900a，“大黄蜂前飞力学：I. 运动学与形态学”，《实验生物学杂志》，**148**，19。Dudley, R., C. P. Ellington, 1990b，“大黄蜂前飞力学：II. 准定常升力与功率需求”，《实验生物学杂志》**148**，53。
Dyson, P., R. S. Ransing, P. M. Williams 和 P. R. Williams, 2008，《纳米／介观尺度流体性质：数值处理》。约翰·威立父子有限公司。Ellington, C. P., 1984a，“昆虫悬停飞行空气动力学：I. 准定常分析”，《伦敦皇家学会哲学汇刊B辑》，**305**，1。Ellington, C. P., 1984b，“昆虫悬停飞行空气动力学：II. 形态参数”，《伦敦皇家学会哲学汇刊B辑》，**305**，17。Ellington, C. P., 1984c，“昆虫悬停飞行空气动力学：III. 运动学”，《伦敦皇家学会哲学汇刊B辑》，**305**，41。Ellington, C. P., 1984d，“昆虫悬停飞行空气动力学：IV. 空气动力学机制”，《伦敦皇家学会哲学汇刊B辑》，**305**，79。Ellington, C. P., 1984e，“昆虫悬停飞行空气动力学：VI. 升力与功率需求”，《伦敦皇家学会哲学汇刊B辑》**305**，145。Ellington, C. P., C. van den Berg, A. P. Willmott 和 A. L. R. Thomas, 1996，《昆虫飞行中的前缘涡》，《自然》，**384**，626。Farisenkov, S. E., D. Kolomenskiy, P. N. Petrov, T. Engels, N. A. Lapina, F. O. Lehmann, R. Onishi, H. Liu, A. A. Polilov, 2022，《新型飞行方式与轻质翅膀提升微小甲虫的飞行性能》，《自然》，**602,**96。Farisenkov, S. E., N. A. Lapina, P. N. Petrov 和 A. A. Polilov, 2020，《最小型甲虫非凡的飞行性能》，《美国国家科学院院刊》**117**，24643。Fry, S. N., R. Sayaman 和 M. H. Dickinson, 2005，《果蝇悬停飞行的空气动力学》，《实验生物学杂志》，**208**，2003。
Gu, X. J., R. W. Barber, B. John 和 D. R. Emerson, 2019，《滑移流与早期过渡区中流体绕圆柱体流动的非平衡效应》，《流体力学杂志》**860**，654。
Han, J. S., J. W. Chang 和 J. H. Han, 2016，《前进比对仿昆虫扑翼前飞升力增强的影响》，《流体力学杂志》。

808，485。

Haselsteiner,A. F., C. Gilbertr, Z. J. Wang, 2014, “虎甲利用带有半个步幅延迟的比例控制律追捕猎物,”《皇家学会界面杂志》**11**, 20140216. Hedrick, T. L., Martinez-Blat, J., Goodman, M.J., 2017, “通过飞行运动控制调节天蛾六斑喙天蛾的速度,” 昆虫生理学杂志**96**, 115.Hedrick, T. L., B. Cheng, X. Deng, 2009, “扑翼飞行中的扑翼时间与被动转动阻尼的尺度关系,”《科学》**324**, 252.Horridge, G. A., 1956, “微小昆虫的飞行,”《自然》**178**, 1334. Huber, J. T. and J. S. Noyes, 2013, “一种新的姬小蜂属及其新种 Tinkerbella nana（膜翅目、姬小蜂科），兼论其姐妹属 Kikiki，并讨论节肢动物的体型下限,” J. Hymenoptera Res. **32**, 17. Jiang, Y. G., P. Zhao, X. F. Cai, J. X. Rong, Z. H. Dong, H. W. Chen, P. Wu, H. Y. Hu, X. X. Jin, D. Y. Zhang, and H. Liu, 2022, “材料、微结构和空气动力学方面的刚毛翅设计使微小黄蜂能够进行扑翼飞行,” iScience **25**(1), 103692. Jones, S. K., R. Laurenza, T. L. Hedrick, B. E. Griffith, and L. A. Miller, 2015, “最小飞行昆虫产生垂直力的升力机制与阻力机制,” *Theor. Biol.***384**, 105. Jones, S. K., Y. J. J. Yun, T. L. Hedrick, B. E. Griffith, and L. A. Miller, 2016, “刚毛可降低最小昆虫将翅膀“甩”开的所需作用力,”《实验生物学杂志》**219**, 3759 Kasoju, V., C. Terrill, M. Ford, and A. Santhanakrishnan, 2018, “拍击与甩动过程中，微小昆虫刚毛翅简化物理模型中的泄漏流,” Fluids **3**, 44. Kasoju, V. T. and A. Santhanakrishnan, 2021, “甩动过程中刚毛翼对的空气动力学相互作用,”《流体物理》**33**, 031901. Kolomenskiy, D., S. Farisenkov, T. Engels, N. Lapina, P. Petrov, F. O. Lehmann, R. Onishi, H. Liu, and A. Polilov, 2020, “极小昆虫刚毛翅的气动性能,” Exp.Fluids **61**, 194 Kolomenskiy, D., H. K. Moffatt, M. Farge, and K. Schneider, 2010, “涡量

在一些悬停昆虫拍击—甩动—扫动过程中产生," Theor. Comput.Fluid Dyn. **24**, 209. Lee, J., H. Choi, and H. Kim, 2015, "悬停昆虫升力的尺度定律," 《流体力学杂志》**782**, 479. Lee, S. H. and D. Kim, 2017, "受姬小蜂翅膀启发的平移梳状板空气动力学," 《流体物理》**29**, 081902. Lee, S. H. and D. Kim, 2021, "阵风流中刚毛翅的气动响应," 《流体力学杂志》**913**, A4 (2021). Lee, S. H., M. Lee, and D. Kim, 2020, "二维刚毛翅的最优构型," 《流体力学杂志》**888**, A23. Lehmann, F. O., M. H. Dickinson, 1997, "黑腹果蝇产生较大作用力时功率需求和肌肉效率的变化," 《实验生物学杂志》**200**, 1133. Lehmann, F. O. and S. Pick, 2007, "拍动轨迹决定拍动的昆虫翅膀中翅膀间相互作用带来的气动收益," 《实验生物学杂志》**210**, 1362 Lewis, T, 1973, 蓟马, 学术出版社, 纽约。Liu, H. and H. Aono, 2009, "昆虫悬停空气动力学的尺寸效应：一项综合计算研究," 《生物启发与仿生》**4**, 015002. Liu, H. and K. Kawachi, 1998, "昆虫飞行的数值研究," J. Comp. Phys.**146**, 124. Liu, P., S. P. Sane, J. M. Mongeau, J. Zhao, B. Cheng, 2019, "苍蝇利用快速的视觉介导旋转机动，在天花板上倒挂着陆" 《科学进展》**5**, eaax1877. Liu, Y. P. and M. Sun, 2008, "悬停食蚜蝇的翅膀运动学测量与空气动力学," J. Exp. Biol., **211**, 2014. Lyu, Y. Z. and M. Sun, 2021, "不同尺寸昆虫悬停飞行的功率需求," 昆虫生理学杂志**134**, 104293. Lyu, Y. Z. and M. Sun, 2022, "不同尺寸昆虫悬停飞行的动态稳定性," 《物理评论E》, **105**, 054403.

Lyu, Y. Z., H. J. Zhu, and M. Sun, 2019年, “极低雷诺数下扑翼的气动力与涡结构,” 《流体物理》**31**, 041901。Lyu, Y. Z., H. J. Zhu, and M. Sun, 2019年, “微型昆虫的扑翼模式变化与空气动力学机制,” Phys. Rev.E, **99**, 012419。Maxworthy T., 1979年, “昆虫悬停飞行中产生升力的Weis-Fogh机制实验。第一部分：甩动动力学,” 《流体力学杂志》**93**, 47。Meng, X. G. and M. Sun, 2015, “悬停果蝇的空气动力学与涡结构,” 《流体物理》**27**, 031901。Meng, X. G. and M. Sun, 2016年, “雄蜂蝇前飞的翅膀与身体运动学,” 《生物启发与仿生》**11**, 056002。Miller, L. A. and C. S. Peskin, 2004, “涡旋黏附时：微小昆虫飞行中的气动转变,” 《实验生物学杂志》**207**, 3073。Miller, L. A. and C. S. Peskin, 2005年, “最小昆虫的‘拍击与甩动’计算流体力学研究,” 《实验生物学杂志》**208**, 195。Miller, L. A. and C. S. Peskin, 2009, “微小昆虫飞行中的柔性拍击与甩动,” 《实验生物学杂志》**212**, 3076。Nakata, T. and H. Liu, 2012年, “柔性翅膀悬停天蛾的气动性能：一种计算方法,” Proc. R.Soc. B **279**, 722。Polilov, A. A., 2005年, “羽翅甲虫Acrotrichis montandoni和Ptilium myrmecophilum（鞘翅目，羽翅甲科）的解剖结构,” 《昆虫学评论》**85**(5), 467。Polilov, A. A., 2015, “小即是美：最小昆虫的特征与微型化极限,” 《昆虫学年度评论》**60**, 103。Ristroph, L., A. J.Bergou, G.Ristroph, K. Coumes, G. J. Berman, J. Guckenheimer, Z. J. Wang, and I. Cohen, 2010年, “通过诱发空中失足，发现果蝇的飞行自动稳定器,” 《美国国家科学院院刊》107, 4820。Ristroph, L., G. Ristroph,S. Morozova, A. J. Bergou, S.Chang, J. Guckenheimer, Z. J. Wang, and I. Cohen, 2013年, “昆虫飞行中身体俯仰的主动与被动稳定,” 《皇家学会界面杂志》**10**, 20130237。

Sane, S. P., 2003年, “昆虫飞行的空气动力学,” 《实验生物学杂志》**206**, 4192。Sane, S. P., 2016年, “微型昆虫飞行的神经生物学与生物力学,” Current Opinionin Neurobiology **41**, 158。Sane, S.P. and M.H. Dickinson, 2001年, “扑翼控制飞行力：升力与阻力的产生,” 《实验生物学杂志》**204**, 2607。Santhanakrishnan, A., A. K. Robinson, S. Jones, A. A. Low, S. Gadi, T. L. Hedrick, and L. A. Miller, 2014年, “微小昆虫飞行中相互作用的多孔翅膀所采用的拍击与甩动机制,” 《实验生物学杂志》**217**, 3898。Seale, M., C. Cummins, I.M. Viola, E. Mastropaolo and N. Nakayama, 2018年, “毛发状结构作为生物机器的设计原理,” 《皇家学会界面杂志》**15**, 20180206。Shelley, M. and J. Zhang, 2011年, “与流体流动相互作用的拍动与弯曲体,” 《流体力学年度评论》**43**, 449。Shyy, W., H. Aono, S. K. Chimakurthi, P. Trizila, C. K. Kang, C. E. S. Cesink, and H. Liu, 2010年, “扑翼空气动力学与气动弹性研究的最新进展,” 航空航天科学进展**46**, 284。Spendding, G. R. and T. Maxworthy, 1986年, “刚性二维甩动中的环量与升力产生,” 《流体力学杂志》165, 247。Sun, M. and G. Du, 2003年, “昆虫悬停飞行的升力与功率需求,” 力学学报, **19**, 24。Sun, M. and J. Tang, 2002年, “果蝇模型翅膀产生非定常气动力,” 《实验生物学杂志》**205**, 55。Sun, M. and J. Tang, 2002b, “Drosophila virilis悬停飞行的升力与功率需求,” 《实验生物学杂志》**205**, 2413。Sun, M. and Y. Xiong, 2005年, “悬停大黄蜂的动态飞行稳定性,” 《实验生物学杂志》**208**, 447。Sun, M. and X. Yu, 2003年, “执行甩动后平移、以及平移后拍击的两个翼型周围的流动,” 力学学报**19**, 103。Sun, M. and X. Yu, 2006年, “微小昆虫悬停飞行中的气动力产生,” 《美国航空航天学会杂志》**44**, 1532

Sunada, S., K. Kawachi, 和 K. Yasuda，2003年，“旋翼式刚毛翅的优势”，《飞机杂志》**40**，1000。Sunada, S., H. Takashima, T. Hattori, K. Yasuda, 和 K. Kawachi，2002，“刚毛翅的流体动力学特性”，《实验生物学杂志》**205卷**，2737。Taylor, G. K. 和 A. L. R. Thomas，2003，“沙漠蝗 Schistocerca gregaria 的动态飞行稳定性”，《实验生物学杂志》**206卷**，2803。Walker, S. M., A. L. R. Thomas 和 G. K. Taylor，2010年，“自由飞行食蚜蝇的可变形机翼运动学”，《皇家学会界面杂志》**7**，131。Wang, Z. J.，2005年，“解析昆虫飞行”，《流体力学年度评论》**37**，183。Wang, Z. J., J. M. Birch 和 M. H. Dickinson，2004，“低雷诺数悬停飞行中的非定常力与流动：二维计算与机器人机翼实验的比较”，《实验生物学杂志》，**207**卷，449。Wang, Z. J., J.Melfi Jr., A. Leonardo，2022年，“蜻蜓翻正反射中的恢复机制”，《科学》**376**卷，754。Weihs, D. 和 E. Barta，2008，“极低雷诺数下扑翼飞行的梳状翼”，《美国航空航天学会杂志》**46卷**，285。Weis-Fogh, T.，1973，“对悬停动物飞行适应性的快速估算，包括升力产生的新机制”，《实验生物学杂志》，**59**，169。Windsor, S. P., R. J. Bomphrey 和 G. K. Taylor，2014，“天蛾 Hyles lineata 的基于视觉的飞行控制”，《皇家学会界面杂志》**11**，20130921。Wu, J. H. 和 M. Sun，2012，“两种悬停模型昆虫纵向动力学的 Floquet稳定性分析”，《皇家学会界面杂志》**9**，74。Wu, Y. K., Y. P. Liu, 和 M. Sun，2021，“快速加速运动中刚毛翅模型的非定常空气动力学”，《流体物理》**33**，111902。Wu, Y. K., M. Sun 和 Y. P. Liu，2022年，“甩动运动中刚毛翼对的翼间相互作用机制”，《流体物理》**34**，071903。Young, J., S.M. Walker, R.J. Bomphrey, G.K. Taylor, A.L.R. Thomas，2009，“昆虫翅膀设计和变形的细节提升空气动力学功能与飞行效率”，《科学》**325**卷，1549。Zhang J.，2017，“拍翼的足迹”，《流体力学杂志》**818**卷，1。