arXiv:2611.31170v1 [physics.flu-dyn] 23 Nov 2026

涡环塑造水母的摄食效率景观

Harry Walden[1], *Ashutosh Tripathi[1], *Teo Lara[1], *Brandon Weissbourd[2,3]和 Jörn Dunkel[1]

麻省理工学院数学系，美国马萨诸塞州剑桥市，邮编 *02139*[2]麻省理工学院生物系，美国马萨诸塞州剑桥市，邮编 *02139*[3]麻省理工学院皮考尔学习与记忆研究所，美国马萨诸塞州剑桥市，邮编 *02139*

流体流动既促进又限制着海洋生物在广泛尺度范围内的摄食与运动。尽管人们已充分了解微生物如何在低雷诺数条件下应对生存挑战，但惯性流对较大型海洋生物摄食效率的影响仍未得到充分认识。在此，我们以水母为典型范例，研究猎物捕获率与通过表面形变产生惯性流所消耗能量之间的权衡。我们构建了摄食效率景观，预测在从斯托克斯泵送向惯性猎物输运过渡时会出现最佳摄食状态，而这一过渡由自生涡环所介导。这些预测为不同分类群水母物种的体型和拍动频率提供了统一的生物物理学解释；我们对海月水母海月水母的实验观察也支持由涡环主导的输运。更广泛地说，我们的结果表明，厘米级海洋捕食者能够利用惯性流高效捕获猎物。

海洋生物依赖流体流动来实现运动、猎物捕获和营养物质输运 [1–7]。水生微生物 [2, 7]，海绵 [8] 和珊瑚 [9] 通常处于黏性主导的可逆斯托克斯流 [10],中，而体型更大、移动速度更快的海洋动物则会产生更为复杂的惯性流 [4, 11, 12]。水母处于黏性效应和惯性效应都不可忽略的过渡状态 [13, 14], ，是最早利用其肌肉组织产生流动以实现运动和捕食的多细胞生物之一 [13, 14]。除了对海洋生态系统具有重要的生态意义之外 [15–17], ，水母还逐渐成为研究主动身体形变与流体动力学相互作用的模式系统，并在仿生软体机器人学 [18–20] 和神经机械驱动 [21]领域引起了日益浓厚的兴趣。近期的实验研究 [12, 19, 22–24] 和计算研究 [25–28] 揭示了有关水母游动流体力学的重要认识。相比之下，人们对于水母如何利用自生成流进行捕食和摄食的了解仍然有限。在此，为了更广泛地理解海洋生物如何在中等雷诺数下维持自身生存，我们将水母视为一种典型的模式生物，用于研究猎物捕获的物理极限，以及因此在向惯性流过渡时的能量消耗。

水母通过其钟形身体的肌肉收缩诱导流动，产生将猎物输送至口部捕获区域的流动 [11,29] （图 1a、b）。为了量化猎物捕获率并估算产生这些流动的能量成本，我们研究了一种考虑流体-结构相互作用和平流输送猎物的连续介质模型。结合流体模拟与代谢转换估算，我们构建了一个摄食效率景观，用于预测水母身体产生的功率

* 这些作者对本研究的贡献相同。

体型及其特征雷诺数。我们的分析所预测的最佳摄食状态与从黏性流向惯性流的转变相吻合，也与此前报道的各种水母物种的体型和摄食划水参数一致 [22, 23, 30]。具体而言，该模型表明，厘米级水母可以通过产生涡环实现最佳摄食效率，这与我们对海月水母海月水母的实验观察一致。

我们通过将水母表示为在黏性不可压缩流体中进行轴对称变形的半椭球形钟体，建立了一个流体动力学输运模型。与*A. aurita* [11, 22] 相匹配的典型变形序列见图 1b。流体速度场$\mathbf{u}(\mathbf{x}\ t)$在流体内部满足纳维–斯托克斯方程，并在远场满足远场衰减条件，在水母表面满足无滑移边界条件。水母的净运动由力与力矩平衡自洽地确定 [25, 31]。假设猎物输运主要由平流主导，则有效猎物浓度 $c(\mathbf{x}\ t)$随时间演化，满足

$$\frac{\partial c(\mathbf{x},t)}{\partial t} + \mathbf{u}(\mathbf{x},t)\cdot\nabla c(\mathbf{x},t) = 0 \qquad (1)$$

并在猎物捕获（“口部”）区域 $M(t)$施加吸收边界条件 $c(\mathbf{x}\ t) = 0$ 。该区域随身体坐标系一起运动，并作为辅助猎物场的汇 [SI] （图 1a）。典型猎物，如鱼卵，幼体和小型中型浮游动物可能呈稀疏分布 [32–34]；在这种情况下，式 (1) 将初始猎物分布建模为强度为 $c(\mathbf{x},0)$ [SI] 的泊松点过程，从而对长期平均猎物捕获率进行统计描述。

聚焦于形态动力学与*A. aurita*（图 1b）相似的水母，猎物输运基本上仅由两个参数决定：钟体半径 L 和收缩周期 τ（例如，*A. aurita* [22]的数值分别为 $L \sim 1.5\,\mathrm{cm}$ 和 $\tau \sim 1\mathrm{s}$）。这两个参数可与密度

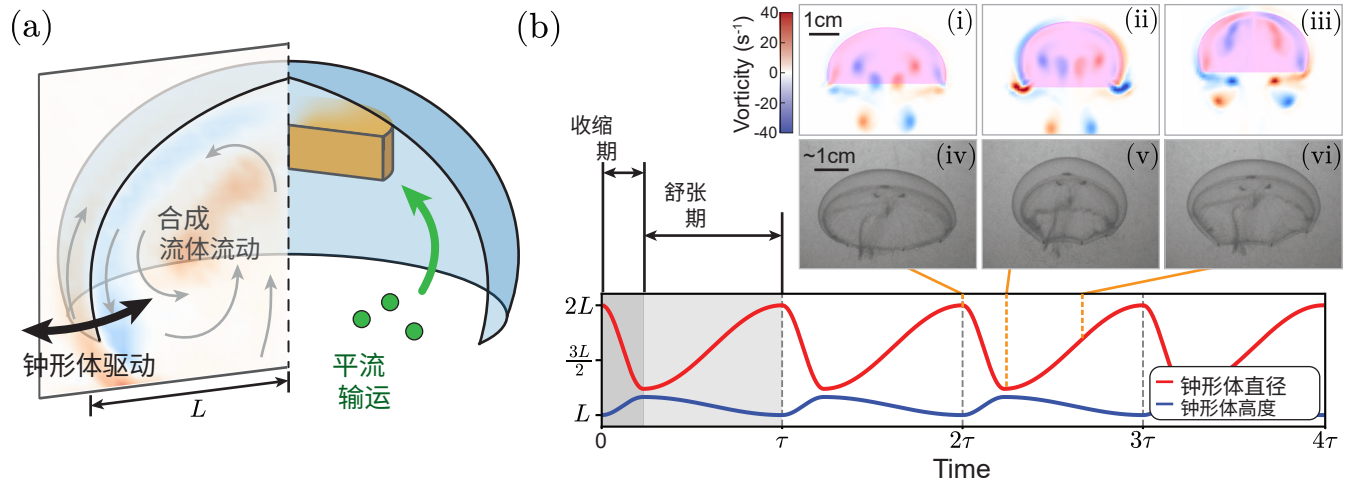

图 1。水母摄食将周期性的伞体运动与猎物输运相耦合。(a) 水母摄食过程示意图：钟形体驱动产生流体流动，将猎物输送至捕获区域。(b) 伞体形变的特征是快速收缩期，随后是缓慢舒张，此处分别展示了模型中的情况（i–iii），包括平面内涡量（Re $= 400$，见补充视频 S2），以及实验中的情况（iv-vi）。钟体半径和高度的演化经过设计，以匹配对 *A. aurita* ($\tau \sim 1$s) [22] 的实验观测。

ρ 以及水的动力黏度 μ 结合，构成特征雷诺数 Re $\equiv \rho L^2/\mu\tau$，用于衡量摄食划动过程中惯性力与黏性力的相对重要性。通过比较不同 Re 值下的黏性耗散损失与猎物代谢能量转化带来的能量收益，接下来便可确定最佳摄食状态。

为计算每次摄食划动的能量成本与代谢收益，我们采用浸入边界法 [35]，通过自适应网格求解器 I BAMR [36, 37] [SI] 求解流体与猎物的耦合系统（图 1b，i–iii；视频 S2）。通过对黏性耗散率与流体动能变化进行积分，我们得出水母在持续时间为 τ的一次划动中所做的总流体动力学功 W，

$$W = \int_0^\tau dt \int_\Omega d^3\mathbf{x} \left(\mu \|\nabla \mathbf{u}\|^2 + \frac{1}{2}\rho \frac{\partial}{\partial t} \|\mathbf{u}\|^2 \right). \quad (2)$$

如图 2a 所示，对于 *A. aurita*，W 随 τ 单调递减，这与较慢的划动会减少黏性损耗这一直觉相符。

水母需要捕获并代谢猎物以维持生存并做功。每个划动周期吸收的营养能量 Φ与进入捕获区域的猎物流量积分成正比，

$$\Phi = \gamma \int_0^\tau dt \int_{\partial M(t)} d\mathbf{S} \cdot \left[\mathbf{u}(\mathbf{x}, t) - \mathbf{U}(t) \right] c(\mathbf{x}, t), \quad (3)$$

其中，$\mathbf{U}(t)$ 是水母的净速度。通过求解方程（1）得到猎物场 $c(\mathbf{x}\ t)$，其初始密度恒定为 $c_0 \sim 3 \times 10^{-5}$ mg cm^{-3} [SI]。代谢转化系数 γ 由同化效率（~ 0.35）与猎物能量密度（$\sim 10^4$mJ mg^{-1}）的乘积给出；详细的代谢数据 [32–34, 38–43] 及敏感性分析见 [SI]。关键的是，我们的模拟表明，每次划水所同化的营养能量 Φ 会呈现阶跃式转变：收缩周期较短时处于高能量平台，收缩周期较长时则处于低能量平台（图 2b）。

摄食策略的长期可持续性取决于能量收益 Φ超过执行一次划动的能量成本 W，而盈余部分则用于基础代谢成本，以维持组织、生长并支持其他重要的生命过程。异速生长标度关系可根据动物界生物体的体重预测其基础代谢率 [44]，其中也包括水母；其代谢需求随生物体的体重变化 [45, 46]。这促使我们研究净比功率产生，

$$\Pi \equiv \frac{\Phi - W}{m\tau}, \quad (4)$$

其中，m是水母的干质量，可通过体型的经验标度关系 [43] [SI]进行估算。因此，我们将绝对功率输出与基础代谢率进行对比，从而能够比较不同长度尺度下的个体。

对于*A. aurita* ($L \sim 1.5$ cm)，比功率Π 在中等划水周期时达到最大值，这一周期与该生物体的典型值 τ ~1s相当（图 2c）。在快速划动的极限情况下（$\tau \to 0$），完成划水所需的功 W 最终会超过同化营养能量 Φ （图 2c，左），因此从长远来看，快速游泳 $\Pi < 0$不可行。相反，在缓慢划动的极限情况下（$\tau \to \infty$），机械功 W 与同化营养能量 Φ 相比微不足道（图 2c，右），但划动频率降低也会大幅减少猎物捕获

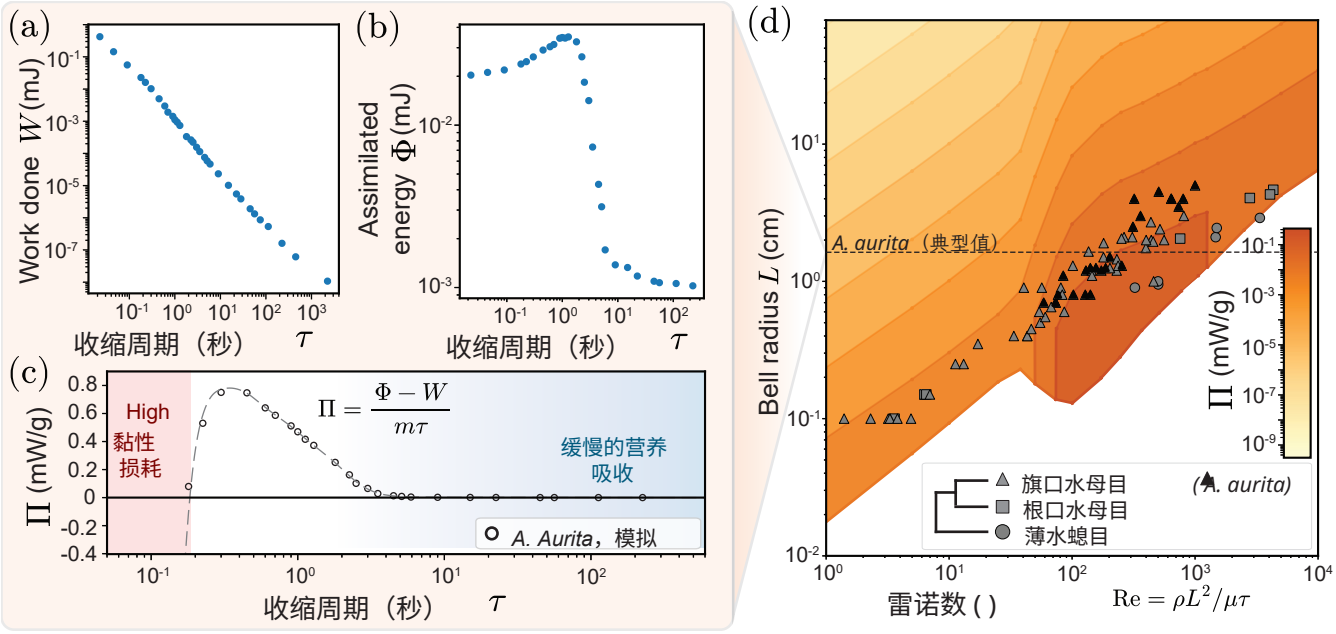

图 2. 能量平衡分析预测的最佳摄食模式与流体动力学功之间的关系，与多种钟形水母物种的实验数据一致。(a) 模拟表明，W每次收缩的净流体动力学功会随划动周期 τ的增加而降低。(b) 摄食获得的同化营养能量 Φ 会随收缩周期呈阶梯式变化。(c) 比功率 Π 在中等划动周期时达到最大值：短周期时黏性损耗占主导，而长周期时猎物捕获受划动频率限制（虚线为拟合线，仅作视觉参考）。(a–c) 面板采用 $A.\ aurita$ 的典型值 $L = 1.5$ cm。(d) 观察到的形态与 $A.\ aurita$ 相似的水母物种，其能量平衡状态接近最佳状态。正的净比功率增益 $\Pi > 0$ 将可存活（橙色）与不可存活（白色）状态区分开来。观察性研究 [22, 23, 30] 汇总的数据以符号表示，并按系统发育目标注。

率。这种慢动作策略最终无法捕获足够的猎物来维持其他生命过程。因此，图 2a-c 的结果表明，$A.\ aurita$ 通过划水，在猎物捕获与水动力功之间取得平衡。

为检验上述结果能否推广至其他水母物种，我们考虑了从亚毫米到米级的伞体半径 L 。图 2d 中的热图区分了参数平面（Re L）上的不可存活（白色，$\Pi < 0$）和可存活（橙色，$\Pi > 0$）参数状态。将先前针对涵盖多种体型和分类群的伞形水母开展的实验研究 [22, 23, 30] 所得的典型（Re L）值（符号）叠加后可以发现，它们大多接近模型预测的最佳摄食状态（深橙色）。敏感性分析 [SI] 表明，猎物可获得性降低会使最佳状态向较低雷诺数偏移。然而，即使在这种更不利的条件下预测的最优值发生偏移，实验数据仍处于可存活区域。这或许反映出，水母采取的摄食策略既能有效利用能量，又能适应营养物质可获得性的变化。

为理解最佳水母摄食模式中的主导流体动力学机制（图 2d），我们研究了涡量场 $\nabla \times \mathbf{u}$。在$A.\ aurita$的典型（Re，L）值下，我们的模拟预测了涡环对的形成（图 3a；视频 S2）。我们通过成像观察$A.\ aurita$ 利用被动示踪剂进行的输运，对这一预测进行了定性验证（图 3b） [SI，视频 S3]。先前关于水母游泳过程中涡环的研究 [12, 24, 47] 表明，在一次划水期间由最初的伞部收缩形成的下方涡环所产生的反作用力，有助于实现高效推进。相比之下，我们发现，向口部输送猎物主要由上方涡环主导；该涡环形成于一次划水的舒张期（图 3c）。我们的结果与计算机模拟和体内研究一致；这些研究利用拉格朗日相干结构确定了水母的猎物捕获区域 [4, 11], ，同时将流体动力学与生物学数据统一起来。

此外，我们还提高了雷诺数范围内的分辨率，从而能够检验涡环是否有助于高效摄食这一假设（图 3d）。我们的模拟预测，猎物捕获效率会从低 Re 值时的低效状态急剧转变为高 Re 值时的高猎物捕获率（图 3e 中的黑色圆点）。为确认上方涡环确实能够定量解释观察到的转变，我们构建了一个降阶模型，其中单个涡环在由刚性壁面围成的流体圆柱中传播。根据 [48], ，初始环量 Γ 由标度关系 $\rho\Gamma/\mu \sim \mathrm{Re}$ 确定。通过采用固定网格数值方法计算由此产生的流体流动，

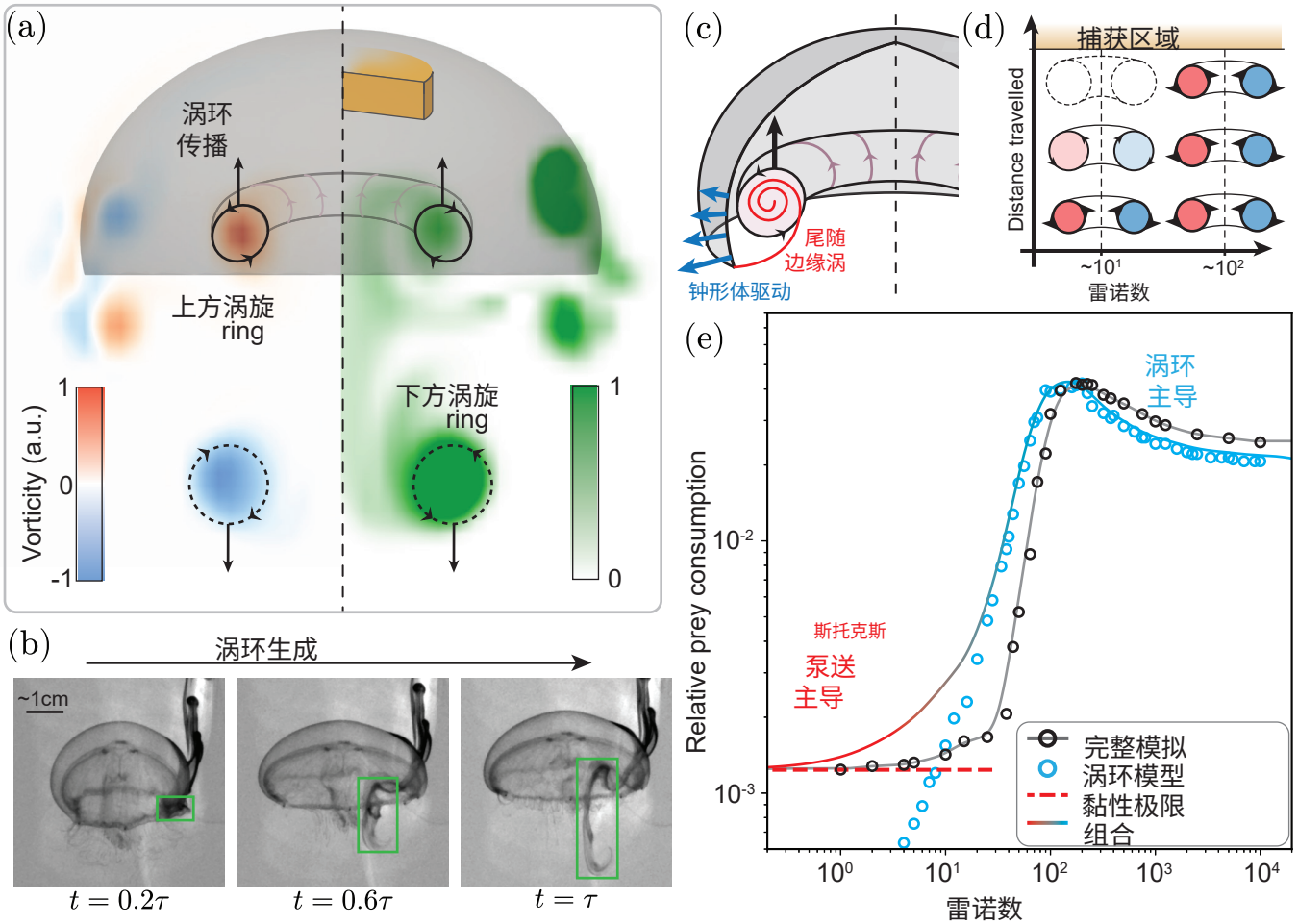

图 3. 涡环动力学在高雷诺数下再现了阶梯状的猎物捕获转变。(a) 流体-猎物建模预测了长寿命涡旋结构的存在。在 $\mathrm{Re} = 10^3$ 下，快照显示了模拟的涡量（红色/蓝色，左）和猎物密度（绿色，右），并叠加了涡环示意图。有关涡环形成的详细信息，请参见补充视频 S1和补充图 S5。(b) 实验结果证实了这一预测：*A. aurita* 与被动染料发生相互作用。绿色框表示一次收缩过程中染料的输运情况，与数值预测 [图 (a)]在定性上相符。请参见补充视频 S3。(c) 示意图展示了钟体扩张过程中上部涡环的形成及其随后传播。(d) 在高雷诺数下，涡环会保持长寿命，并在猎物输运中发挥关键作用。该示意图说明了在 $\mathrm{Re} = 10^1$下，涡旋结构在到达捕获区域之前发生衰减；而在 $\mathrm{Re} = 10^2$ 下，涡环仍保持相干。(e) 最小涡环模型再现了完整模拟 [图 2]中的现象学特征。涡环模型与拟合得到的斯托克斯贡献相结合，再现了完整浸没边界问题解中观察到的阶梯状摄食转变。

我们发现，降阶涡环模型中的猎物消耗量（图 3e，蓝色圆点）在转变点及以上（$\mathrm{Re} > 10^1$）均与完整的流体-猎物模拟结果（图 3e，黑色圆点）吻合良好。低于转变点时，降阶模型则变得不准确：它预测低 Re（斯托克斯）极限下的猎物捕获率会逐渐衰减，这与完整模型模拟中观察到的平台期相矛盾。这一差异可解释为：尽管在 $\mathrm{Re} \to 0$ 时，平流无法在完整周期内 [10] 产生净输运，但吸收性捕获区域打破了时间可逆性，因此仍会产生有限的捕获比例。因此，我们将这种猎物捕获模式称为斯托克斯泵送。通过近似将猎物总消耗量表示为渐近斯托克斯泵送贡献（红色虚线）与涡旋介导的贡献（蓝色圆圈）之和，可定性地重现完整模型中观察到的转变行为（红蓝渐变实线，图 3e），这证实了在雷诺数足够高时，上部涡环主导猎物捕获。

近几十年来，水母在生物材料 [26, 49, 50],软体机器人学 [18–20, 51–54], 和神经力学 [21]领域日益受到关注。在此，我们结合数值流体输运分析、代谢估算和实验观测，揭示这些生物体如何利用自身产生的惯性流高效摄食。

我们的流体-猎物模型所预测的最佳摄食状态，与体型跨度很大且隶属不同分类群的水母物种的实验观测结果一致，这一事实凸显了物理选择压力在生物系统进化过程中的重要性。

致谢 海月水母 由新英格兰水族馆提供。T.L.、H.W. 和 A.T. 感谢麻省理工学院数学 SPUR 项目的支持。本研究获得了 MathWorks 科学奖学金（H.W.）的支持。B.W. 得到了 Picower 学习与记忆研究所、Freedom Together 基金会和 Searle 学者计划的支持。本研究还获得了 Schmidt Sciences, LLC（向 J.D. 提供）以及 MathWorks 教授基金（向 J.D. 提供）的支持。

[1] C. Brennen 和 H. Winet，纤毛和鞭毛推进的流体力学，《流体力学年度评论》9，339（1977年）。[2] T. Omori 和 T. Ishikawa，游泳、摄食、泵送和感知的纤毛流体动力学，《流体》10，080501（2025年）。[3] J. H. Costello 和 S. P. Colin，钵水母海月水母的形态、流体运动与捕食，《海洋生物学》121，327（1994年）。[4] J. Peng 和 J. O. Dabiri，拉格朗日相干结构对惯性粒子的输运：其在水母摄食中捕食者—猎物相互作用方面的应用，《流体力学杂志》623，75（2009年）。[5] J. B. Kirkegaard 和 R. E. Goldstein，群体领鞭毛虫的滤食、近场流与形态，《物理评论E》94，052401（2016年）。[6] R. E. Goldstein，作为生物流体动力学模式生物的绿藻，《流体力学年度评论》47，343（2015年）。[7] J. Liu、J. H. Costello 和 E. Kanso，营养物输运的流动物理驱动纤毛虫的功能设计，《自然通讯》16，4154（2025年）。[8] S. S. Asadzadeh、T. Kiørboe、P. S. Larsen、S. P. Leys、G. Yahel 和 J. H. Walther，海绵泵的流体动力学与海绵体制的进化，eLife 9，e61012（2020年）。[9] O. H. Shapiro、V. I. Fernandez、M. Garren、J. S. Guasto、F. P. Debaillon-Vesque、E. Kramarsky-Winter、A. Vardi 和 R. Stocker，涡旋纤毛流主动增强礁珊瑚中的质量输运，《美国国家科学院院刊》111，13391（2014年）。[10] E. M. Purcell，低雷诺数下的生命，《美国物理学杂志》45，3（1977年）。[11] M. Dawoodian 和 A. Sau，桨动水母的动力学与猎物捕获：三维模拟和拉格朗日相干结构分析，《流体力学杂志》912，A41（2021年）。[12] J. O. Dabiri、S. P. Colin、J. H. Costello 和 M. Gharib，扁圆形水母产生的流动模式：野外测量与实验室分析，《实验生物学杂志》208，1257（2005年）。[13] P. Cartwright、S. L. Halgedahl、J. R. Hendricks、R. D. Jarrard、A. C. Marques、A. G. Collins 和 B. S. Lieberman，中寒武纪保存异常完好的水母，PLOS ONE 2，1（2007年）。[14] F. Pallasdies、S. Goedeke、W. Braun 和 R.-M. Memmesheimer，从单个神经元到水母海月水母的行为，eLife 8，e50084（2019年）。[15] G. C. Hays、T. K. Doyle 和 J. D. Houghton，水母的营养级重要性是否发生了范式转变？《生态学与进化趋势》33，874（2018年）。[16] J. E. Purcell，水母和栉水母暴发与人类种群增长及环境扰动相伴发生，《海洋科学年度评论》4，209（2012年）。[17] L. Brotz、W. W. L. Cheung、K. Kleisner、E. Pakhomov 和 D. Pauly，水母种群增加：大型海洋生态系统中的趋势，《水生生物学》690，3（2012年）。[18] J. C. Nawroth、H. Lee、A. W. Feinberg、C. M. Ripplinger、M. L. McCain、A. Grosberg、J. O. Dabiri 和 K. K. Parker，具有仿生推进功能的组织工程水母，《自然生物技术》30，792（2012年）。[19] S. R. Anuszczyk、K. Phaychanpheng 和 J. O. Dabiri，从尾流动力学到自由游泳生物混合机器人水母的能量消耗：多尺度分析，arXiv:2604.25257（2026年）。[20] S. R. Anuszczyk 和 J. O. Dabiri，用于海洋探索的活体水母机电增强，《生物启发与仿生学》19，026018（2024年）。[21] B. Weissbourd、T. Momose、A. Nair、A. Kennedy、B. Hunt 和 D. J. Anderson，用于系统神经科学和进化神经科学的遗传学可操作水母模式生物，《细胞》184，5854（2021年），出版商：爱思唯尔。[22] M. J. McHenry 和 J. Jed，水母（海月水母）流体动力学与游泳性能的个体发育尺度变化，《实验生物学杂志》206，4125（2003年）。[23] S. P. Colin 和 J. H. Costello，六种共存水螅水母的形态、游泳性能与推进模式，《实验生物学杂志》205，427（2002年）。[24] B. J. Gemmell、D. R. Troolin、J. H. Costello、S. P. Colin 和 R. A. Satterlie，涡环控制与机动性，《皇家学会界面杂志》12，20150389（2015年）。[25] A. Hoover 和 L. Miller，驱动水母钟体以其固有频率振动的益处：一项数值研究，《理论生物学杂志》374，13（2015年）。[26] A. P. Hoover、B. E. Griffith 和 L. A. Miller，利用主动游泳的三维水母模型量化水母力学空间中的性能，《流体力学杂志》813，1112（2017年）。[27] C. Hamlet、A. Santhanakrishnan 和 L. A. Miller，钟体脉动动力学和口腕对倒立水母倒立水母产生的交换流影响的数值研究，《实验生物学杂志》214，1911（2011年）。[28] A. P. Hoover、A. J. Porras 和 L. A. Miller，泵动还是滑行：共振与被动能量回收在水母游泳性能中的作用，《流体力学杂志》863，1031（2019年）。[29] Z. Wagner、J. H. Costello 和 S. P. Colin，以哲水蚤为食的钵水母的流体与捕食者—猎物相互作用，《流体》5，60（2020年）。[30] G. M. von Montfort、J. H. Costello、S. P. Colin、A. C. Morandini、A. E. Migotto、M. M. Maronna、M. Reginato、H. Miyake 和 R. M. Nagata，钵水母纲水母游泳模式的个体发育转变、生物力学权衡与宏观进化

9760 (2023年)。[31] S. Childress，《游泳与飞行力学》，剑桥数学生物学研究（剑桥大学出版社，1981年）。[32] C.-H. Han、M. Kawahara 和 S.-i. Uye，日本富营养半咸水湖中钵水母海月水母广义种与中型浮游动物营养关系的季节变化，《浮游生物与底栖生物研究》4，14（2009年）。[33] D. K. Stoecker、A. E. Michaels 和 L. H. Davis，海月水母对微型浮游动物的摄食，《浮游生物研究杂志》9，901（1987年）。[34] Z. Barroeta、M. P. Olivar 和 I. Palomera，加泰罗尼亚海以南海域（地中海西北部）浮游动物和鱼类幼体的能量密度，《海洋研究杂志》124，1（2017年）。[35] C. S. Peskin，浸入边界法，《数值学报》11，479（2002年）。[36] B. E. Griffith、R. D. Hornung、D. M. McQueen 和 C. S. Peskin，浸入边界法的一种自适应、形式上具有二阶精度的版本，《计算物理学杂志》223，10（2007年）。[37] B. E. Griffith 和 X. Luo，混合有限差分/有限元浸入边界法，《生物医学工程数值方法国际期刊》33，e2888（2017年）。[38] J. Goldstein 和 J. Javidpour，选择性摄食可保护海月水母（海月水母广义种）免受微塑料过量负荷的影响，《海洋污染通报》188，114702（2023年）。[39] L. Friis Møller 和 H. Riisgard，普通海月水母及两种水螅水母——管状萨氏水母和 Aequorea vitrina——的摄食、生物能量学与生长，《海洋生态学进展系列》346，167（2007年）。[40] R. Pereira、M. A. Teodósio 和 S. Garrido，海月水母摄食行为的实验研究：推断其对温带河口育幼区的潜在捕食影响，《河口、海岸与陆架科学》146，102（2014年）。[41] J. Bradford-Grieve、R. Murdoch、M. James、M. Oliver 和 J. McLeod，新西兰附近副热带辐合区在1993年南半球冬季和春季的中型浮游动物生物量、组成及其对浮游植物的潜在摄食压力，《深海研究第一辑：海洋学研究论文》45，1709（1998年）。[42] C. Hannides、I. Siokou-Frangou、S. Zervoudaki、C. Frangoulis 和 M. Lange，塞浦路斯沿海水域中型浮游动物的生物量与丰度及其与爱琴海（地中海东部）的比较，《地中海海洋科学》16，373（2015年）。

[43] H. Ishii 和 F. Tanaka，《东京湾海月水母的呼吸速率与代谢需求：特别关注大型水母》，Plankton Benthos Res. 1, 64 (2006)。[44] G. B. West、J. H. Brown 和 B. J. Enquist，《生物学中异速标度定律起源的一般模型》，Science 276, 122 (1997)。[45] R. Larson，《东北太平洋水母的呼吸与碳周转率》，Comp. Biochem. Physiol. A Mol. Integr. Physiol. 87, 93 (1987)。[46] N. Olesen、K. Frandsen 和 H. U. Riisgård，《浅峡湾中海月水母的种群动态、生长与能量学》，Mar. Ecol. Prog. Ser. 105, 9 (1994)。[47] B. J. Gemmell、J. H. Costello 和 S. P. Colin，《探索水母中的涡增强与操控机制及其对高能效推进的贡献》，Commun. Integr. Biol. 7, e29014 (2014)。[48] N. Didden，《涡环的形成：卷起与环量产生》，Z. Angew. Math. Phys. 30, 101 1979( )。[49] R. M. Alexander，《水母中胶层的黏弹性》，J. Exp. Biol. 41, 363 (1964)。[50] W. M. Megill、J. M. Gosline 和 R. W. Blake，《水螅水母多管水母中胶层内含纤维蛋白的弹性纤维的弹性模量》，J. Exp. Biol. 208, 3819 (2005)。[51] A. Villanueva、C. Smith 和 S. Priya，《由形状记忆合金复合驱动器驱动的仿生机器水母（Robojelly）》，Bioinspir. Biomim. 6, 036004 (2011)。[52] A. Villanueva、P. Vlachos 和 S. Priya，《海月水母与 Robojelly 的柔性边缘运动学和涡形成》，PLOS ONE 9, e98310 (2014)。[53] P. Gunnarson 和 J. O. Dabiri，《利用涡环冲浪实现节能推进》，PNAS Nexus 4, pgaf031 (2025)。[54] T. Wang、H.-J. Joo、S. Song、W. Hu、C. Keplinger 和 M. Sitti，《一种用于有效水下推进与操控的多功能类水母机器人平台》，Sci. Adv. 9, eadg0292 (2023)。[55] K. J. Burns、G. M. Vasil、J. S. Oishi、D. Lecoanet 和 B. P. Brown，《Dedalus：用于数值模拟的灵活谱方法框架》，Phys. Rev. Res. 2, 023068 2020( )。[56] V. N. Mahajan，《用于带环形光瞳成像系统的泽尼克环形多项式》，J. Opt. Soc. Am. 71, 75 (1981)。