两种突眼实蝇起飞过程实验观测与飞行特征分析*

陈小琳[1**] 苏冠廷[2] 郑孟宗[2] 曾 昱[3] 王 勇[1]
郝佳敏[2] 皇甫柠[4***] 朱朝东[1***] 葛斯琴[1***]

（1. 中国科学院动物研究所，北京 100101；2. 北京航空航天大学，北京 100191；
3. University of South Florida, Tampa, FL 33620；4. 国家自然博物馆，北京 100050）

摘 要 **【目的】**缺鬃突眼实蝇 *Pelmatops ichneumoneus* 和带拟突眼实蝇 *Pseudopelmatops angustifasciatus* 是实蝇科中形态奇异的珍稀类群，其飞行行为缺少研究。本文尝试对其起飞过程及飞行特征进行实验观测与分析，探讨其飞行运动学基础及头部长度不同的眼柄是否可能对其飞行模式及飞行能力等产生影响。**【方法】** 利用高速摄像机获取这两种实蝇起飞及前飞时的录像，进行飞行特征及飞行运动学参数的比较和分析。**【结果】** 缺鬃突眼实蝇和带拟突眼实蝇在起飞及随后的飞行过程中，在水平方向上均进行了近似直飞，飞行速度在起飞后逐步增大，合速度最高分别达 0.48 和 0.46 m/s，缺鬃突眼实蝇较带拟突眼实蝇更高。缺鬃突眼实蝇较带拟突眼实蝇的偏航程度更大，缺鬃突眼实蝇起飞后稳定飞行的扑翼频率为 77 Hz，带拟突眼实蝇为 88 Hz。带拟突眼实蝇相对缺鬃突眼实蝇的翅膀拍动幅值更小，两个物种两侧翅膀拍动幅值的差异与身体旋转行为相关。缺鬃突眼实蝇和带拟突眼实蝇眼柄长与体长的比值与其飞行合速度、偏航角、俯仰角、扑翼周期时长和拍动幅值正相关，而与扑翼频率负相关。**【结论】** 本研究可为深入探讨两种外形奇特昆虫的飞行模式及进化特点等奠定一定基础，亦可为某些特殊人造微型飞行器的设计提供有益视角和参考。

关键词 突眼实蝇；眼柄；起飞；前飞；飞行运动学参数

Flight characteristics of two stalk-eyed fruit flies during takeoff

CHEN Xiao-Lin[1**] SU Guan-Ting[2] ZHENG Meng-Zong[2] ZENG Yu[3] WANG Yong[1]
HAO Jia-Min[2] HUANGFU Ning[4***] ZHU Chao-Dong[1***] GE Si-Qin[1***]

(1. Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; 2. Beihang University, Beijing 100191, China;
3. University of South Florida, Tampa, FL 33620, America; 4. National Natural History Museum of China, Beijing 100050, China)

Abstract **[Aim]** To investigate the flight characteristics of *Pelmatops ichneumoneus* and *Pseudopelmatops angustifasciatus* (Diptera: Tephritidae), rare stalk-eyed fruit flies with large body sizes, and determine whether variations in eye-stalk length correlate with differences in flight behavior and flight mode. **[Methods]** High-speed videography was used to record and analyze the takeoff and forward flight of both species, and compare their flight characteristics and kinematic parameters. **[Results]** After takeoff, both species exhibited level flight, gradually increasing speed to a maximum of 0.48 m/s (*Pe. ichneumoneus*) and 0.46 m/s (*Ps. angustifasciatus*). *Pe. ichneumoneus* had a higher maximum speed and greater yaw rotation during turning compared to *Ps. angustifasciatus*. During stable flight, wingbeat frequency reached 77 Hz in *Pe. ichneumoneus* and 88 Hz in *Ps. angustifasciatus*. Furthermore, *Ps. angustifasciatus* had a smaller wing stroke amplitude than *Pe. ichneumoneus*, potentially contributing to differences in body rotation behavior. There was a positive correlation between eye stalk-to-body size ratio and flight velocity, yaw and pitch angles, wing stroke duration, and amplitude, and a negative

*资助项目 Supported projects：国家自然科学基金（32170444）；北京市自然科学基金（5244031）

**第一作者 First author，E-mail：xlchen@ioz.ac.cn

***共同通讯作者 Co-corresponding authors，E-mail：huangfuning@nnhm.org.cn；zhucd@ioz.ac.cn；gesq@ioz.ac.cn

收稿日期 Received：2024-06-26；接受日期 Accepted：2024-11-26

correlation to wingbeat frequency. **[Conclusion]** These results provide insights into the biomechanics and evolution of flight in stalk-eyed fruit flies and potential inspiration for the design of micro air vehicles.

Key words stalk-eyed fruit flies; eye-stalk; takeoff; flight; kinematics parameters

昆虫是地球上最早具有飞行能力的动物，且是无脊椎动物中唯一具备飞行能力的类群，其飞行模式多样，其中双翅目昆虫后翅退化为平衡棒，但在昆虫纲中拥有良好飞行能力，具备一系列重要飞行技能，如悬停、俯冲和急速折返等。

长期以来，国内外对双翅目昆虫飞行的行为特征及机理等已有较多研究和报道，集中在食蚜蝇科 Syrphidae（Du and Sun, 2010, 2012; Walker *et al*., 2010; Zhang and Sun, 2010; Chen *et al*., 2013; 陈茂伟和孙茂，2014；Chen and Sun，2014b）、果蝇科 Drosophilidae（Sun and Tang, 2002; Mao and Gang, 2003; Fry *et al*., 2005; Luo and Sun, 2005; Card and Dickinson, 2008; Chen and Sun, 2014）和丽蝇科 Calliphoridae（陈伟等, 1996; Schilstra and Hateren, 1999）等类群中，但对实蝇科 Tephritidae 昆虫的飞行行为和机理研究报道较少，如 Chen 等（2015）依据飞行磨及飞行肌超微结构，比较了桔小实蝇 *Bactrocera dorsalis* 不同日龄雌虫的飞行速度和飞行距离变化，以及崔建新等（2016）利用飞行磨系统对桔小实蝇开展吊飞试验，测定其飞行距离、飞行时间和平均飞行速度等。

缺鬃突眼实蝇 *Pelmatops ichneumoneus*（图 1：A）和带拟突眼实蝇 *Pseudopelmatops angustifasciatus*（图 1：B）隶属于双翅目中的实蝇科，是双翅目昆虫中头部形态奇异的珍稀昆虫，其复眼位于长眼柄的顶端（Chen *et al*., 2010）。在进行野外缺鬃突眼实蝇和带拟突眼实蝇飞行观察中发现，它们头部虽生长有眼柄，但其飞行能力和机动性依然很强。

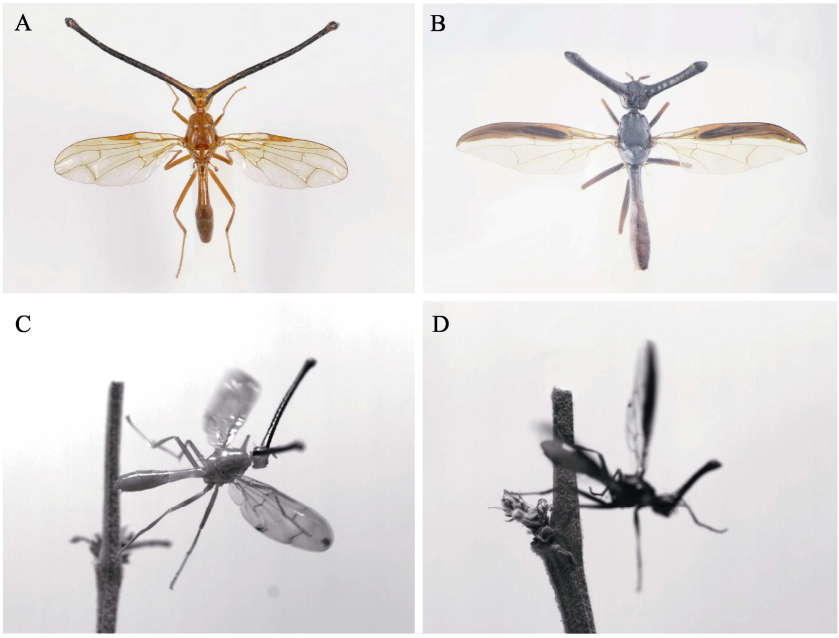


图 1　缺鬃突眼实蝇及带拟突眼实蝇的整体形态及飞行高速录像视频截图

Fig. 1　The overall morphology and screenshots of high-speed flight video recordings of *Pelmatops ichneumoneus* and *Pseudopelmatops angustifasciatus*

A. 缺鬃突眼实蝇整体背面观；B. 带拟突眼实蝇整体背面观；C. 缺鬃突眼实蝇飞行高速录像截图；D. 带拟突眼实蝇飞行高速录像截图。

A. Dorsal view of *Pe. ichneumoneus*; B. Dorsal view of *Ps. angustifasciatus*; C. Screenshots of high-speed video recordings of *Pe. ichneumoneus*; D. Screenshots of high-speed video recordings of *Ps. angustifasciatus*.

缺鬃突眼实蝇和带拟突眼实蝇的身体及翅均较狭长，同一物种的雌性及雄性翅膀形态或眼柄长度等有差异，其中缺鬃突眼实蝇的雄性眼柄长度具有种内多态现象，其眼柄长度可大于、等于或接近于体长，其翅斑纹在雌、雄两性及个体间无明显差异。带拟突眼实蝇的雄性亦具种内多态现象，雄性个体间在眼柄长度和翅斑纹上均存在差别，雄性眼柄长度约为其体长的 1/3-1/2，雄性翅斑纹亦有宽带、窄带及过渡型之分（Chen *et al*., 2023）。

本文采用高速摄像机摄影法，观测及比较缺鬃突眼实蝇和带拟突眼雄性个体起飞过程中的飞行行为，并测定相关参数，探究眼柄长度差异是否对其飞行行为、飞行模式及飞行能力等产生一定影响，从而为进一步探讨两种昆虫的飞行机理及进化历程等提供依据，亦为特殊人造微型飞行器的设计等提供参考。

1 材料与方法

1.1 试虫

1.1.1 试虫来源 飞行观察实验对象分别是缺鬃突眼实蝇 1 头雄虫（图 1：A）和带拟突眼实蝇 1 头雄虫（图 1：B），均于 2022 年 7 月采自四川雅安周公山，且均为当年羽化的生命旺盛期成虫个体。试虫野外采集后在温室内饲养一周左右，待其适应新环境后进行飞行实验观测和运动参数测定，具体采样信息见表 1。饲喂时使用酵母糖溶液（酵母：糖比例为 3 g∶3.5 g，加入 220 mL 水中）进行喂养，环境温度为（25±1）℃、湿度为 60%±10%，光照为 9-15 h 的光照-黑暗循环周期。缺鬃突眼实蝇和带拟突眼实蝇均为珍稀昆虫，野外种群及个体数量稀少，且有季节和采集时间等限制，因此本文实验对象为两个物种的 2 头雄性个体。

1.1.2 试虫飞行观察实验前预处理及虫体测量 开展飞行观察实验的个体，在实验现场短时（1-2 min）冷冻麻醉后进行体重、翅长、体长及眼柄长度的测量，眼柄长度包含复眼在内。体重及形态学参数的获取通过人工测量进行，相关测量值及眼柄长和体长的比值见表 1。体重测量时使用电子秤（型号 SF-400C，永康市转金工贸有限公司产品），形态学测量使用普通米尺。其中缺鬃突眼实蝇个体的眼柄接近于体长，为体长的 0.84 倍；带拟突眼实蝇的翅型为前缘宽条带，眼柄为体长的 0.42 倍。

1.2 仪器

高速摄像机选用 Fastcam Nova R2 型号，为日本活图隆(Photron)公司产品。

1.3 方法

1.3.1 突眼实蝇起飞实验观测系统搭建 基于两台高速摄像机搭建了缺鬃突眼实蝇和带拟突眼实蝇飞行实验观测系统，如图 2 所示。两台高速摄像机呈光轴正交放置，摄像机的帧率设定为 2 000 帧/s，图像分辨率为摄像机全分辨率 1 920×1 080 像素。拍摄过程中两台摄像机的快门同步触发。镜头选用 Nikon AF-S 60 mm f/2.8G ED 镜头。多盏摄影灯为拍摄区域提供照明补偿。相机视场宽度为 86 mm，约容纳 4-5 头昆虫体长。观察箱大小为 300 mm×300 mm×300 mm，其一面玻璃被移除并用白纸覆盖以方便进行昆虫取放等操作。拍摄过程中，昆虫大致在观察箱的中心位置进行飞行，距离各壁面均超过 10 倍翅膀长度，确保录制的任何飞行过程中壁面效应对飞行的影响可忽略。

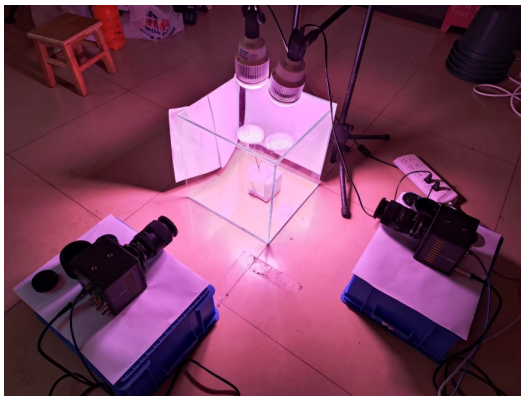


图 2 突眼实蝇起飞实验观测系统的组成及布局

Fig. 2 Experimental setup for high-speed videography of *Pelmatops ichneumoneus* and *Pseudopelmatops angustifasciatus*

1.3.2　高速摄像机的标定　高速摄像机位置确定后，采用基于共面点的分步线性标定方法对系统进行标定（Li *et al*., 2018; Su *et al.*, 2020）。标定后的系统可基于二维图像像素坐标获得三维空间坐标。本实验使用的昆虫飞行实验观测系统所测量的标定点间距最大测量误差为 0.05 mm，即最大相对测量误差为 0.5%，该误差包含了标定板印刷误差、摄像机标定误差、图像坐标提取误差和三维重构计算误差等，观测精度能够满足实蝇科昆虫飞行实验观测要求。

1.3.3　突眼实蝇飞行高速图像的拍摄　在一个小型养虫盒中间圆孔中插入 1 根小树枝，作为昆虫在观察箱内的飞行起点。然后将养虫盒置于观察箱底部中间的白色泡沫纸板上，并调节泡沫板厚度，使小树枝高度的顶端位于两台高速摄像机焦点位置。相机正对观察箱的两侧用白纸遮挡，以减少拍摄时的背景干扰。待摄像机调试好后，将已完成虫体测量的昆虫释放至小树枝顶端，并使其自行起飞（若停滞太久，可用小树枝或毛笔轻触体侧，使其起飞）。在实蝇起飞的同时触发摄像机开关进行拍摄。每个个体重复拍摄 5 次。

1.3.4　突眼实蝇飞行翅身特征点标记　借助所搭建的起飞实验观测系统，完成针对缺鬃突眼实蝇和带拟突眼实蝇的飞行过程定量运动学观测。使用 ImageJ 软件将拍摄所得的照片序列合成视频，并选定截取图片序列的起始帧和终止帧，再使用 DLTdv7 软件（Hedrick, 2008）在 MatLab 平台上对翅身特征点进行标记获取其二维像素坐标。翅身特征点包括：点 1（昆虫身体质心）、点 2（昆虫腹部尖端）、点 3-6（左翅，按顺序为翅尖、翅根和半展长处的翅膀前缘及尾缘）、点 7-10（标记右翅，按顺序为翅尖、翅根和半展长处的翅膀前缘及尾缘）。其中虫体质心根据实际测试法确定为中胸部位。

1.3.5　高速摄像图像的分析　根据飞行情况规定世界坐标系（X, Y, Z），其中 Z 轴正方向为竖直向上方向，水平的 X 轴正方向由飞行轨迹终点指向起点，Y 轴正方向根据右手法则来确定。在世界坐标系中的位移表示为（x_b, y_b, z_b），速度表示为（u_b, v_b, w_b），x_b 和 u_b 近似可视作突眼实蝇水平直飞速度，y_b 和 v_b 近似可视作突眼实蝇偏离飞行直线轨迹的侧向速度，z_b 和 w_b 则为其飞行的竖直速度。此外，基于突眼实蝇身体质心、腹部尖端这些特征点的三维空间轨迹，计算得到其飞行过程的三维位移、速度和身体俯仰角 ψ_b 及偏航角 θ_b 等身体运动学特征参数（图 3：A，B）。其中身体俯仰角指质心-尾尖连线与水平面的夹角，偏航角指飞行过程中身体与竖直方向平行的矢状对称面的角度方位。

此外，额外考虑翅膀翅尖、翅根和半展长处的翅膀前缘及尾缘这些特征点，计算得到突眼实

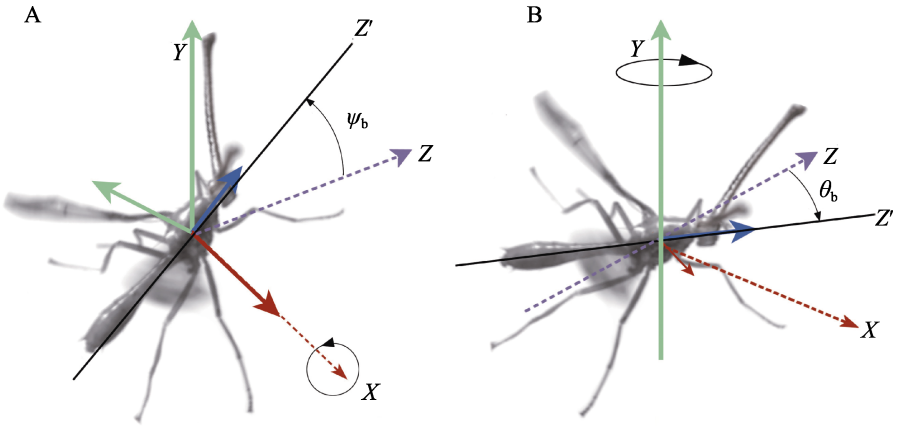


图 3　突眼实蝇起飞过程的身体运动学特征参数

Fig. 3　Configuration of kinematic parameters of stalk-eyed fruit fly body motion during takeoff

A. 俯仰角（ψ_b）；B. 偏航角（θ_b）。

A. Pitching angle (ψ_b); B. Yawing angle (θ_b).

蝇扑翼偏离角 θ_w、拍动角 ϕ_w 和翻转角 ψ_w 等翅膀运动学特征参数，以建立对扑翼规律的周期性描述。其中翅拍平面及翅运动参数的定义如图 4（A，B）所示。翅拍动平面指过翅根且基于飞行过程中翅尖瞬时位置的最佳拟合平面。偏离角 θ_w 指翅膀展向线与其向拍动平面的投影线之间的夹角，用于描述翅膀偏离拍动平面的情况。拍动角 ϕ_w 指翅膀展向线（翅根与翅尖连线）向拍动平面的投影线和拍动平面与水平面交线之间的夹角，描述翅膀在拍动平面内的拍动运动。翻转角 ψ_w 指翅膀平面与拍动平面之间的夹角，用于描述翅膀绕翅膀展向线的翻转情况。

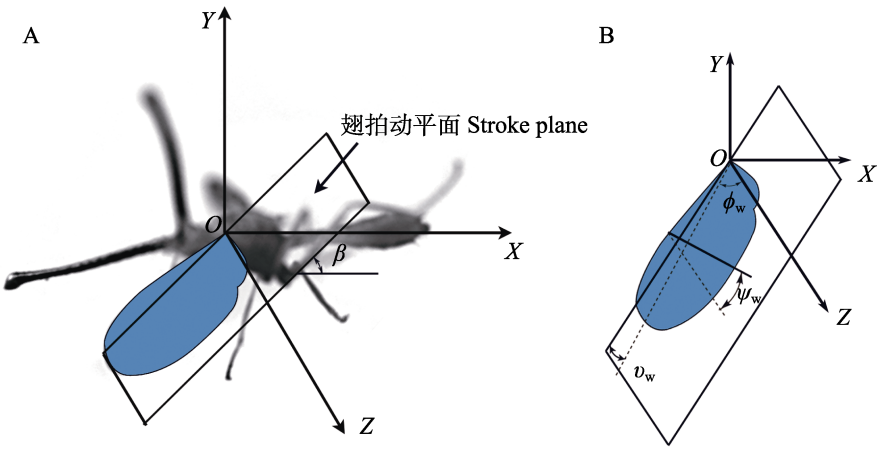


图 4　突眼实蝇起飞过程的翅膀运动学特征参数

Fig. 4　Configuration of kinematic parameters of stalk-eyed fruit fly wing motion during take off

A. 翅拍动平面；B. 翅欧拉角（偏离角 θ_w、拍动角 ϕ_w 和翻转角 ψ_w）。

A. Stroke plane; B. Euler angles (deviation angle θ_w, stroking angle ϕ_w and pitching angle ψ_w).

2　结果与分析

2.1　缺鬃突眼实蝇和带拟突眼实蝇起飞的一般过程

缺鬃突眼实蝇的起飞共经过约 5 次完整拍动。经最初的 2 次拍动后拍动频率基本保持不变，各拍动参数变化趋于周期性。带拟突眼实蝇共经过约 6 次的完整拍动，亦经最初 2 次拍动后拍动频率基本保持不变，各拍动参数变化趋于周期性。因此可利用 3-5/6 次拍动的数据来确定拍动平面，进而获得翅膀转动角度及身体运动姿态数据等。图 5 和图 6 分别示缺鬃突眼实蝇和带拟突眼实蝇起飞过程的代表性图像序列。

2.2　缺鬃突眼实蝇和带拟突眼实蝇虫身飞行运动学特征参数

虫身飞行运动学特征参数主要用于描述虫体飞行时随时间的变化，如位移和速度，以及身体空间方位情况的变化，如偏航角（θ_b）和俯仰角（ψ_b）等。

2.2.1　位移和速度　缺鬃突眼实蝇和带拟突眼实蝇虫身飞行特征中的位移和速度随时间的变化如图 7（A-D）所示。对于缺鬃突眼实蝇（图 7：A，B），t = 0 ms 时为起飞起始点，对应坐标为（0,0,0）。缺鬃突眼实蝇在起飞后前飞，整个飞行过程 X 方向的位移逐渐减小到 - 0.021 m，说明在整个飞行过程中缺鬃突眼实蝇在水平方向向前飞行了 0.021 m。由于整个飞行过程 Y 方向位移的绝对值始终低于 0.001 m，说明可以近似认为该缺鬃突眼实蝇在水平方向呈直飞。同时整个飞行过程中该缺鬃突眼实蝇没有清晰的爬升行为（Z 方向位移最大仅为 0.002 m）。此外，整个飞行过程，缺鬃突眼实蝇的直飞速度逐渐增大，最高速度可达 0.48 m/s（表 1）。

对于带拟突眼实蝇（图 7：C，D），其在水平方向亦进行了一个近似直飞的飞行过程（Y 方向位移几乎为 0），共飞行了 0.024 m，同时进行了爬升，在 Z 方向位移最高可达 0.012 m，爬升

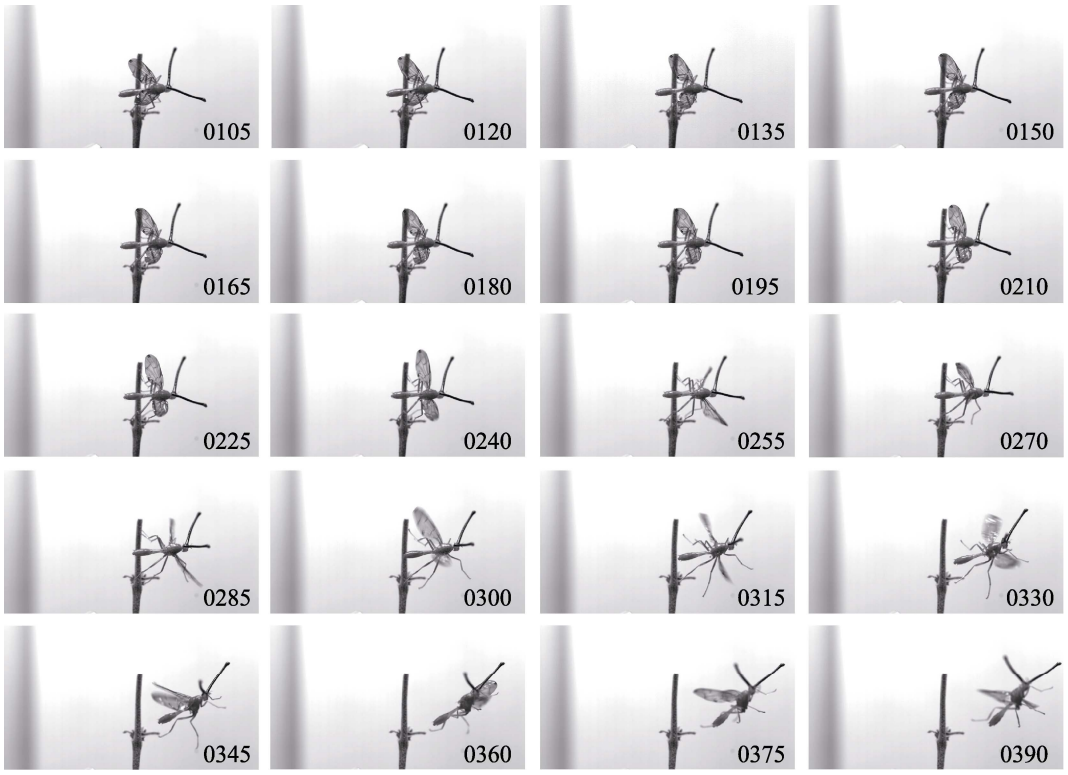


图 5　缺鬃突眼实蝇起飞过程代表性图像序列

Fig. 5　Video sequence of *Pelmatops ichneumoneus* during takeoff

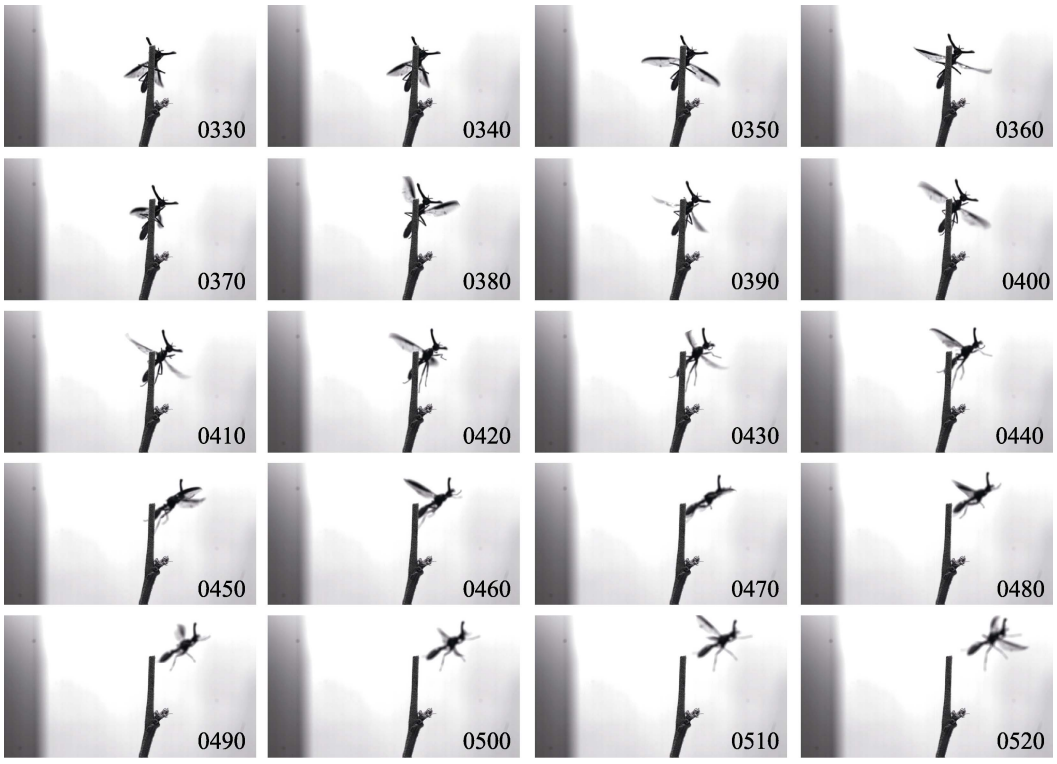


图 6　带拟突眼实蝇起飞过程代表性图像序列

Fig. 6　Video sequence of *Pseudopelmatops angustifasciatus* during takeoff

表 1　突眼实蝇的形态学数据及飞行运动学参数

Table 1　Morphological data and flight kinematic parameters of *Pelmatops ichneumoneus* and *Pseudopelmatops angustifasciatus*

物种名称 Species names	虫体测量数据 Insect body measurement data					虫身飞行运动学特征参数 Insect body flight kinematic parameters			翅膀扑翼飞行特征参数 Wing flapping kinematic parameters				
									左翅 Left wing		右翅 Left wing		翅 Wing
	体长（mm） Body length (mm)	翅长（mm） Wing length (mm)	眼柄长（mm） Eye-stalk lenfth (mm)	眼柄长/体长 Eye-stalk lenfth/Body length	体重（g） Weight (g)	合速度（m/s） Maximum body speed (m/s)	偏航角平均变化率（°s^{-1}） Average change rate of yaw angle (°s^{-1})	俯仰角平均变化率（ψ_b, °s^{-1}） Average change rate of pitch angle (ψ_b, °s^{-1})	扑翼周期时长（°）（ms） Flapping cycle duration (ms)	拍动幅值 Stroking amplitude (°)	扑翼周期时长（ms） Flapping cycle duration (ms)	拍动幅值（°） Strokingamplitude (°)	扑翼频率（Hz） Flapping frequency (Hz)
缺鬃突眼实蝇 *Pe. ichneumoneus*	19.00	15.00	16.00	0.84	0.08	0.48	- 700	- 560	12.8	118.1	12.9	129.6	77
带拟突眼实蝇 *Ps. angustifasciatus*	12.00	13.25	5.00	0.42	0.04	0.46	- 300	380	11.4	114.0	11.5	115.0	88

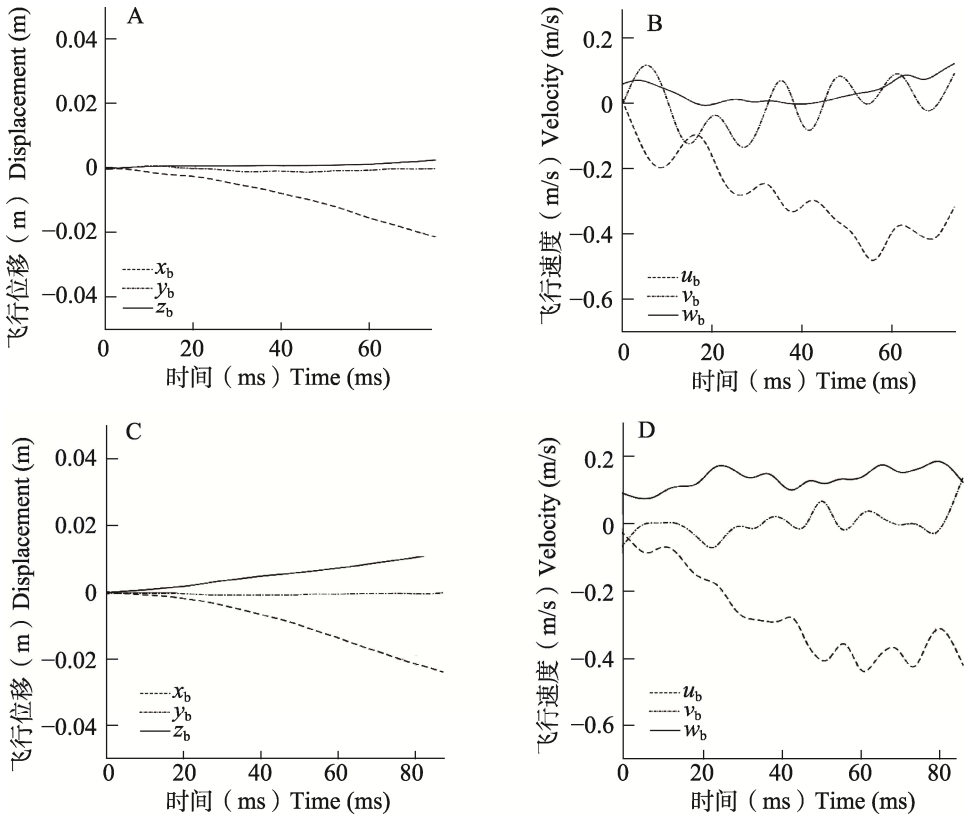


图 7　突眼实蝇虫身起飞运动学特征参数-飞行位移和飞行速度

Fig. 7　Body kinematics (displacement and velocity) of stalk-eyed fruit flies during takeoff

A. 缺鬃突眼实蝇的飞行位移；B. 缺鬃突眼实蝇的飞行速度；C. 带拟突眼实蝇的飞行位移；D. 带拟突眼实蝇的飞行速度。x_b 为身体坐标系下向后的位移，y_b 为身体坐标系下向右的位移，z_b 为身体坐标系下向上的位移；u_b 为身体坐标系下对应 x 轴的速度，v_b 为身体坐标系下对应 y 轴的速度，w_b 为身体坐标系下对应 z 轴的速度。

A. Flight displacement of *Pe. ichneumoneus*; B. Flight velocity of *Pe. ichneumoneus*; C. Flight displacement of *Ps. angustifasciatus*; D. Flight velocity of *Ps. angustifasciatus*. x_b is the backward displacement in the body coordinate system, y_b is the rightward displacement in the body coordinate system, and z_b is the upward displacement in the body coordinate system; u_b is the velocity corresponding to the x-axis in the body coordinate system, v_b is the velocity corresponding to the y-axis in the body coordinate system, and w_b is the velocity corresponding to the z-axis in the body coordinate system.

角约为 25°。与缺鬃突眼实蝇的飞行过程类似，带拟突眼实蝇的直飞速度随着飞行过程进行而逐渐增大，最高可达 0.44 m/s，爬升速度在整个飞行过程中较为恒定，一直保持 0.13 m/s 左右，其合速度约为 0.46 m/s（表 1）。

缺鬃突眼实蝇在起飞后，其水平方向的飞行速度 u_b 和 v_b 随时间震荡，且振荡周期与扑翼周期高度重合，说明翅膀的周期性运动对 u_b 和 v_b 有影响。在起飞后的第一个扑翼周期中，u_b 小于后续扑翼周期，说明起飞初期缺鬃突眼实蝇的前飞速度较低。在后续扑翼周期中随着翅膀的周期性运动，u_b 展现出较好的周期性。

带拟突眼实蝇在起飞之后，X 方向的直飞速度在 0- 40 ms 期间震荡增长，最终为 - 0.40 m/s，在随后的飞行中 u_b 在 - 0.35- - 0.45 m/s 之间维持周期性变化。说明在 0-40 ms 间，带拟突眼实蝇向前加速飞行，随后近似匀速前飞。

Z 方向的飞行速度 w_b 不受翅膀周期性运动的影响。缺鬃突眼实蝇在起飞后的第一个周期和最后一个周期内分别取得 0.09 和 0.12 m/s 的最大上飞速度，在其余的飞行时间内 w_b 几乎为 0。因此缺鬃突眼实蝇在飞行初期和飞行末期均有

小幅度的上飞，其余时间保持平飞。而带拟突眼实蝇 Z 方向的飞行速度 w_b 在起飞开始便在 0.08-0.20 m/s 之间小幅震荡。因此，带拟突眼实蝇在在飞行期间保持小幅度的向上飞行。

综上所述，缺鬃突眼实蝇和带拟突眼实蝇在起飞和随后的飞行中，均在水平方向上进行了近似直飞，同时带拟突眼实蝇还进行了爬升角约为 25°的爬升，缺鬃突眼实蝇则基本保持水平飞行。缺鬃突眼实蝇和带拟突眼实蝇的飞行速度在整个飞行过程中均逐步增大，合速度最高分别可达 0.48 和 0.46 m/s。

2.2.2 偏航角（θ_b）和俯仰角（ψ_b） 虫身飞行运动学特征参数中用于描述昆虫飞行过程中身体方位变化情况的，主要包含偏航角（θ_b）和俯仰角（ψ_b）。缺鬃突眼实蝇和带拟突眼实蝇在起飞过程中，偏航角（θ_b）和俯仰角（ψ_b）的观测结果见图 8（A，B）。

如图 8（A）所示，缺鬃突眼实蝇的偏航角 θ_b 从 t = 0 ms 时的 22°开始，逐渐减小至 - 30°，平均变化率为 - 700 °s^{-1}。俯仰角 ψ_b 从 t = 0 ms 时的 0°开始，逐渐减小至 - 42°，平均变化率为 - 560 °s^{-1}。如图 8（B）所示，带拟突眼实蝇的偏航角 θ_b 在 0-40 ms 期间从 18°下降至 0°，随后稳定在±8°之间，平均偏航角变化率约为 - 300 °s^{-1}。带拟突眼实蝇的俯仰角 ψ_b 从 t = 0 ms 时的 - 66°开始，逐渐增加至 - 33°，平均变化率为 380 °s^{-1}。总体而言，带拟突眼实蝇身体角的变化率小于缺鬃突眼实蝇。

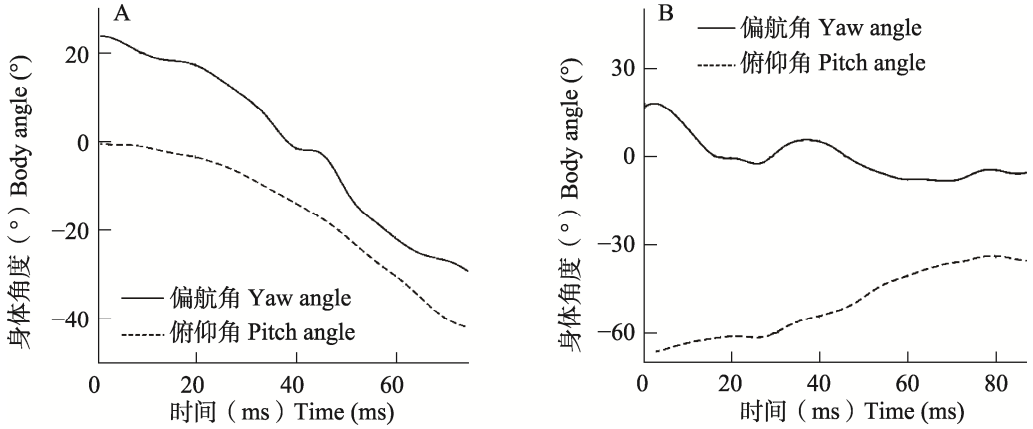


图 8 突眼实蝇的虫身飞行运动学特征参数-偏航角（θ_b）和俯仰角（ψ_b）

Fig. 8 Body kinematics (yaw angle and pitch angle) of stalk-eyed fruit flies

A. 缺鬃突眼实蝇；B. 带拟突眼实蝇。

A. *Pe. ichneumoneus*; B. *Ps. angustifasciatus.*

此外，缺鬃突眼实蝇和带拟突眼实蝇飞行过程身体（以质心和尾部连线表示，黑色圆点表示质心）划过的轨迹分别如图 9（A-D）和图 10（A-D）所示。

结合身体角数据，可以清晰地看到缺鬃突眼实蝇在整个飞行过程中身体向左侧进行偏航转动，同时进行上仰翻转（图 9：A-D）；带拟突眼实蝇在整个飞行过程中身体微微进行下俯翻转，其偏航转动程度相对缺鬃突眼实蝇更小（图 10：A-D）。

2.3 缺鬃突眼实蝇和带拟突眼实蝇翅膀扑翼飞行特征参数

翅膀扑翼飞行特征参数用于描述昆虫飞行过程翅膀扑翼过程中的运动学特征，主要包含用于描述翅膀瞬时空间方位的拍动角（ϕ_w）、翻转角（ψ_w）和偏离角（θ_w），以及用于描述翅膀周期性运动状态的扑翼周期和拍动幅值。翅膀的上拍（Upstroke）运动、下俯（Pronate）运动和桡侧偏移（Radially-deviate）运动会分别增大拍动

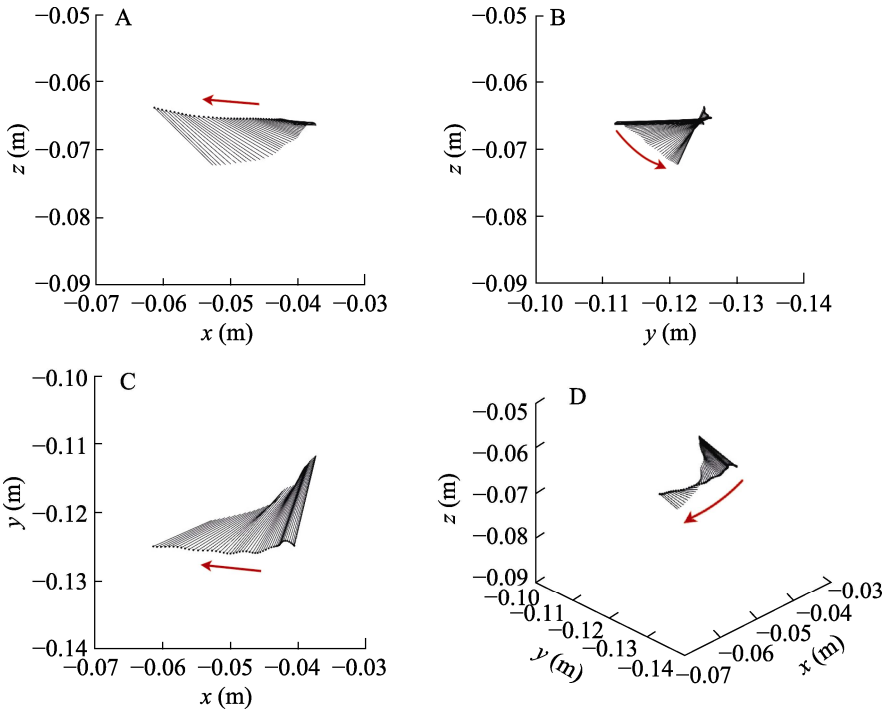


图 9　缺鬃突眼实蝇的身体轨迹三视图和三维视图

Fig. 9　Body trajectory of *Pelmatops ichneumoneus* during takeoff

A. 正视图；B. 左视图；C. 俯视图；D. 三维视图。黑点表示头部，箭头表示速度方向。图 10 同。

A. Front view; B. Left view; C. Top view; D. 3D view. Black dots represent the head and arrows indicate direction. The same for Fig. 10.

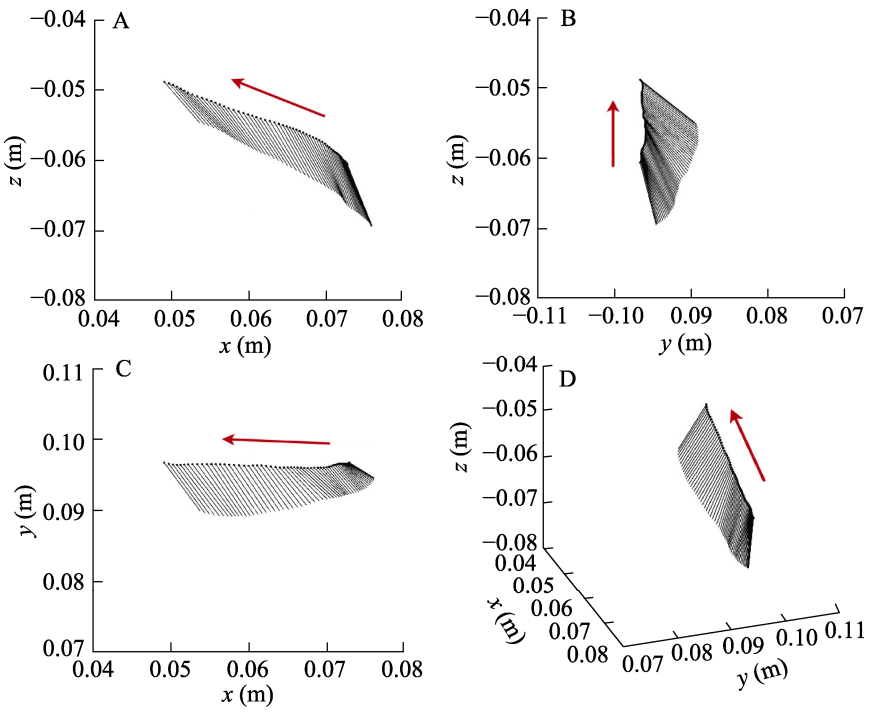


图 10　带拟突眼实蝇的身体轨迹三视图和三维视图

Fig. 10　Body trajectory of *Pseudopelmatops angustifasciatus* during takeoff

A. 正视图；B. 左视图；C. 俯视图；D. 三维视图。

A. Front view; B. Left view; C. Top view; D. 3D view.

角、翻转角和偏离角。

缺鬃突眼实蝇和带拟突眼实蝇在飞行过程中，其翅膀角度参数随时间的变化分别如图 11（A，B）和图 11（C，D）所示。其拍动角、翻转角和偏离角均呈现较明显的周期性。

由拍动角 ϕ_w 的时间序列可知，每次飞行过程至少包含 4 个完整的扑翼周期(起始于下拍开始，结束于上拍结束)，由此可以得到各飞行过程中扑翼周期时长和拍动幅值，从而建立对突眼实蝇飞行中翅膀运动状态的周期性描述。缺鬃突眼实蝇和带拟突眼实蝇飞行过程中扑翼周期性参数的计算结果列于表 2 中。

由表 2 可知，缺鬃突眼实蝇的左翅在第一个扑翼周期的时长为 18.0 ms，随后的第 2-5 周期，每个周期的时间在 12.0-13.5 ms 间小幅波动并趋于稳定，平均周期时长为 12.8 ms。缺鬃突眼实蝇的右翅在第一个扑翼周期的时长为 17.5 ms，随后的第 2-5 周期，每个周期的时间在 12.0-13.5 ms 间小幅波动并趋于稳定，平均周期时长为 12.9 ms。左翅的拍动幅值在 96.5°-133.5°之间波动，平均值为 118.1°；右翅的拍动幅值在 112°-141°之间波动，平均值为 129.4°。

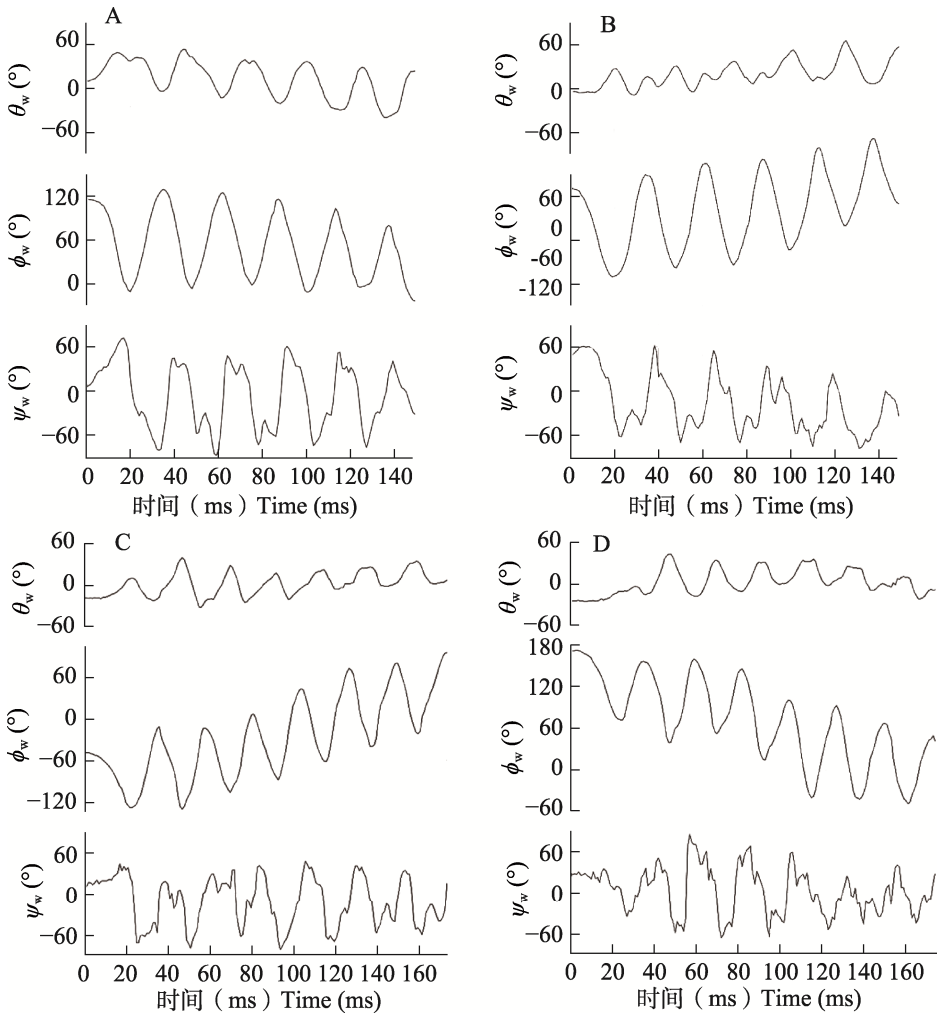


图 11　突眼实蝇扑翼飞行特征参数——拍动角（ϕ_w）、翻转角（ψ_w）和偏离角（θ_w）

Fig. 11　Wing flapping kinematics (stroking angle ϕ_w, pitching angle ψ_w and deviation angle θ_w) of stalk-eyed fruit fly

A. 缺鬃突眼实蝇左翅；B. 缺鬃突眼实蝇右翅；C. 带拟突眼实蝇左翅；D. 带拟突眼实蝇右翅。

A. *Pe. ichneumoneus* (left wing); B. *Pe. ichneumoneus* (right wing); C. *Ps. angustifasciatus* (left wing); D. *Ps. angustifasciatus* (right wing).

表 2　突眼实蝇起飞及随后前飞过程中的翅膀扑翼周期特征参数

Table 2　Wing flapping kinematics during takeoff and subsequent forward flight in stalk-eyed fruit fly

自起飞开始的扑翼周期序号 Number of flapping cycle starting from takeoff	缺鬃突眼实蝇 *Pe. ichneumoneus*				带拟突眼实蝇 *Ps. angustifasciatus*			
	左翅 Left wing		右翅 Right wing		左翅 Left wing		右翅 Right wing	
	扑翼周期时长（ms） Flapping cycle duration (ms)	拍动幅值（°） Stroking amplitude (°)	扑翼周期时长（ms） Flapping cycle duration (ms)	拍动幅值（°） Stroking amplitude (°)	扑翼周期时长（ms） Flapping cycle duration (ms)	拍动幅值（°） Stroking amplitude (°)	扑翼周期时长（ms） Flapping cycle duration (ms)	拍动幅值（°） Strokingamplitude (°)
1	18.0	132.0	17.5	129.5	18.5	98.5	18.0	91.0
2	13.5	133.5	13.5	134.5	11,0	118.0	12.0	118.0
3	12.5	122.0	13,0	141.0	11.5	103.0	11.5	100.0
4	13.0	120.5	13.0	131.0	11.5	113.0	11.0	108.3
5	12.0	96.5	12.0	112.0	11.5	119.5	11.5	136.0
6	-	-	-	-	11.5	115.5	11.5	121.0
7	-	-	-	-	-	-	11.5	106.5
非扑翼首周期平均值 Average and not the first cycle	12.8	118.1	12.9	129.6	11.4	114.0	11.5	115

带拟突眼实蝇的左翅第一个扑翼周期的时长为 18.5 ms，随后的第 2-6 周期，每个周期的时间在 11.0-11.5 ms 间小幅波动并趋于稳定，平均周期时长为 11.4 ms。带拟突眼实蝇的右翅第一个扑翼周期的时长为 18.0 ms，随后的第 2-6 周期，每个周期的时间在 11.5-12.0 ms 间小幅波动并趋于稳定，平均周期时长为 11.5 ms。左翅的拍动幅值在 98.5°-119.5°之间波动，平均值为 114.0°；右翅的拍动幅值在 91.0°-136.0°之间波动，平均值为 115.0°。

因此，两种突眼实蝇起飞后的第一个飞行周期均长于之后的周期，从第二个周期开始翅膀的扑翼周期趋于稳定；同种实蝇的左翅和右翅的扑翼周期时长基本相同，即在飞行过程中两侧翅膀具有相同的扑翼频率。缺鬃突眼实蝇起飞后稳定飞行的扑翼频率为 77 Hz，而带拟突眼实蝇稳定飞行的扑翼频率更高，为 88 Hz。对于拍动幅值而言，带拟突眼实蝇相对缺鬃突眼实蝇更小。在所观测到的飞行过程中，带拟突眼实蝇两侧翅膀具有几乎相同的拍动幅值，但缺鬃突眼实蝇两侧翅膀拍动幅值大小具有差异。缺鬃突眼实蝇这一两侧翅膀扑翼行为不对称的现象，与其在飞行过程中展现出比带拟突眼实蝇更明显的身体旋转行为相符合。

2.4　缺鬃突眼实蝇和带拟突眼实蝇形态学参数与飞行运动学参数间关系分析

昆虫的飞行能力、飞行特征及飞行模式等与其身体结构、形态特征和能耗等紧密相关。根据 2.1 和 2.2 节的研究结果及表 1 可知，在缺鬃突眼实蝇和带拟突眼实蝇的重要形态学特征参数中，眼柄长与体长的比值与飞行运动学参数中的合速度、偏航角、俯仰角、扑翼周期时长和拍动幅值呈正相关关系，而与扑翼频率呈负相关关系。此外，体型较小的拟突眼实蝇翅拍动幅值，比体型较大的突眼实蝇的翅拍动幅值偏小。

3　讨论

对于实蝇科昆虫起飞及随后前飞阶段飞行运动学参数的观测与分析，在本文之前未曾进行

过研究。本研究针对实蝇科昆虫中头部长有眼柄的两个珍稀物种，即缺鬃突眼实蝇和带拟突眼实蝇，进行了起飞及前飞阶段合速度、偏航角、俯仰角、扑翼周期时长、拍动幅值及扑翼频率等重要运动学特征参数的测量和分析，并对两个物种的不同特点进行了比较。

目前在双翅目昆虫中，主要开展过食蚜蝇科及果蝇科中一些物种起飞阶段飞行运动学特征的观测和分析。Chen 等（2013）报道了长尾管食蚜蝇 *Eristalis tenax* 的自主起飞过程，其在最初的 10-14 次拍动中，翅膀的拍动幅值逐渐增大，在经过大约 12 个周期后完全起飞到空中。这与缺鬃突眼实蝇和带拟突眼实蝇的起飞过程有较明显不同。缺鬃突眼实蝇在最初的 5 次拍动中，翅膀的拍动幅值第 2 和第 3 次最大（左右翅不同），第 5 次最小；而带拟突眼实蝇在最初的 5 次拍动中，第 1 次最小，第 5 次最大，中间的拍动幅值先从大到小，后又从小变大。缺鬃突眼实蝇和带拟突眼实蝇经过大约 5-6 个翅膀的拍动周期后完全升入空中，这与长尾管食蚜蝇亦有明显差异。此外，长尾管食蚜蝇可以通过增加腿部用力来实现快速起飞以躲避天敌（Chen and Sun, 2014），而缺鬃突眼实蝇和带拟突眼实蝇快速起飞以躲避天敌的机制，则有待进一步的研究。

黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 在自主起飞时，首先打开翅膀至背部靠后的位置，之后腿部即开始起跳，与此同时，翅膀迅速向下拍动，腿部伸展与翅膀下拍同步，之后即完全升入空中（Card and Dickinson, 2008; Chen and Sun, 2014）。黑腹果蝇仅经过 1 次翅膀的完整拍动便升入空中，这与缺鬃突眼实蝇和带拟突眼实蝇的起飞过程有着明显不同，缺鬃突眼实蝇和带拟突眼实蝇需经 5-6 次的完整扑翼周期。此外，黑腹果蝇起飞后的随后稳定飞行中，其翅扑翼频率亦与缺鬃突眼实蝇和带拟突眼实蝇差异很大，黑腹果蝇为 261 Hz，而缺鬃突眼实蝇和带拟突眼实蝇分别为 77 和 88 Hz。再者，果蝇扑翼幅值约为 160°（Aono *et al*., 2008），其明显大于缺鬃突眼实蝇（左翅 118°，右翅 129°）和带拟突眼实蝇（左翅 114°，右翅 115°）。由此可见，双翅目昆虫在起飞及随后的前飞过程中，其飞行运动学参数非常多样，十分值得进一步更加深入和细致地探讨。

另一方面，通过对缺鬃突眼实蝇和带拟突眼实蝇这两个物种起飞阶段主要运动学特征参数的比较，可以看到两个物种在合速度、偏航角、俯仰角、扑翼周期时长、拍动幅值及扑翼频率方面均存在较明显差异，其中前 5 个参数均为缺鬃突眼实蝇数值更大（更长或更高），但扑翼频率则相反，缺鬃突眼实蝇更低。若将眼柄长度与体长的比值加入进行分析，则该数值与前 5 个参数（合速度、偏航角、俯仰角、扑翼周期时长、拍动幅值）均呈正相关，而与扑翼频率负相关（表 1）。这可能说明，两个物种不同长度的眼柄，可能与其不同的飞行模式相关。从而进一步推测，其眼柄可能会因长度不同，对其飞行姿势和机动性等产生一定影响，并一定程度决定飞行行为的差异。具有较长的眼柄，可能会在增加阻力及减弱俯仰方向机动性的同时，一定程度增加升力。但眼柄是否确实可以增加升力，则需要在今后的研究中，进一步考虑眼柄姿态等对飞行中虫体静态稳定性的影响等。这显然需进行更加细致和完备的对比性实验，以及进行更多重要参数的测定和分析，从而对其进行验证或证伪。鉴于两个物种的珍稀性，进一步开展实验观测与比较分析的工作难度可能较大。有关两种特殊形态实蝇起飞及随后前飞过程中，重要飞行运动学参数的比较和分析结果，亦可能为某些特殊人造微型飞行器的设计提供有益视角和参考。

参考文献 (References)

Aono H, Liang F, Liu H, 2008. Near- and far- field aerodynamics in insect hovering flight: An integrated computational study. *Journal of Experimental Biology*, 211: 239–257.

Card G, Dickinson M, 2008. Performance trade-offs in the flight initiation of *Drosophila*. *Journal of Experimental Biology*, 211(Pt 3): 341–353.

Chen M, Chen P, Ye H, Yuan RL, Wang XW, Xu J, 2015. Flight capacity of *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae) adult females based on flight mill studies and flight muscle ultrastructure. *Journal of Insect Science*, 15(1): 141–147.

Chen MW, Sun M, 2014. Experimental measurement and force analysis of a fast takeoff in dronefly. *Acta Aeronauticaet Astronautica Sinica*, 35(12): 3222–3231. [陈茂伟, 孙茂, 2014. 蜂蝇快速起飞过程的实验观测及力学分析. 航空学报, 35(12): 3222–3231.]

Chen MW, Sun M, 2014. Wing/body kinematics measurement and force and moment analyses of the takeoff flight of fruitflies. *Acta Mechanica Sinica*, 30(4): 495–506.

Chen MW, Zhang YL, Sun M, 2013. Wing and body motion and aerodynamic and leg forces during take-off in droneflies. *Journal of the Royal Society Interface*, 10(89): 20130808.

Chen XL, Huangfu N, Wang Y, Zeng Y, Chua TH, Zhu CD, 2023. New integrated evidences reveal male polymorphism and species delimitation in stalk-eyed fruit flies. *Zoologica Scripta*, 52(6): 629–644.

Chen XL, Zhang YZ, Li J, Zhu CD, 2010. A review of stalk-eyed fruit flies (Diptera: Tephritidae: Trypetinae). *Zootaxa*, 2654(1): 1–16.

Chen W, Zhang ZT, Fu Q, 1996. The wingbeat patterns and frequencies of some insects. *Acta Entomologica Sinica*, 39(3): 346–252. [陈伟, 张志涛, 傅强, 1996. 若干吊飞昆虫的翅振模式及翅振频率. 昆虫学报, 39(3): 246–252.]

Cui JX, Dong JF, Ren XH, Wu LM, Zuo WQ, Wang Y, 2016. Effects of gender and age (in days) on flight capacity of an experimental population of the oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Hendel). *Acta Ecological Sinaca*, 36(5): 1292–1302. [崔建新, 董钧锋, 任向辉, 吴利民, 左文倩, 王颖, 2016. 日龄及性别对橘小实蝇实验种群飞行能力的影响. 生态学报, 36(5): 1292–1302.]

Du G, Sun M, 2010. Effects of wing deformation on aerodynamic forces in hovering hoverflies. *Journal of Experimental Biology*, 213(Pt 13): 2273–2283.

Du G, Sun M, 2012. Aerodynamic effects of corrugation and deformation in flapping wings of hovering hoverflies. *Journal of Theoretical Biology*, 300: 19–28.

Fry SN, Sayaman R, Dickinson MH, 2005. The aerodynamics of hovering flight in *Drosophila*. *Journal of Experimental Biology*, 208(Pt 12): 2303–2318.

Hedrick TL, 2008. Software techniques for two- and three-dimensional kinematic measurements of biological and biomimetic systems. *Bioinspiration & Biomimetics*, 3(3): 034001.

Li QS, Zheng MZ, Pan TY, Su GT, 2018. Experimental and numerical investigation on dragonfly wing and body motion during voluntary take-off. *Scientific Reports*, 8(1): 1011.

Luo GY, Sun M, 2005. The effects of corrugation and wing planform on the aerodynamic force production of sweeping model insect wings. *Acta Mechanica Sinica*, 21(6): 531–541.

Mao S, Gang D, 2003. Lift and power requirements of hovering insect flight. *Acta Mechanica Sinica*, 19(5): 458–469.

Schilstra C, Hateren JH, 1999. Blowfly flight and optic flow. I. *Thorax* kinematics and flight dynamics. *Journal of Experimental Biology*, 202 (Pt 11): 1481–1490.

Su GT, Dudley R, Pan TY, Zheng MZ, Peng LS, Li QS, 2020. Maximum aerodynamic force production by the wandering glider dragonfly (*Pantala flavescens*, Libellulidae). *Journal of Experimental Biology*, 223(Pt 14): jeb218552.

Sun M, Tang J, 2002. Unsteady aerodynamic force generation by a model fruit fly wing in flapping motion. *Journal of Experimental Biology*, 205(Pt 1): 55–70.

Walker SM, Thomas ALR, Taylor GK, 2010. Deformable wing kinematics in free-flying hoverflies. *Journal of the Royal Society Interface*, 7(42): 131–142.

Zhang YL, Sun M, 2010. Wing kinematics measurement and aerodynamics of free-flight maneuvers in drone-flies. *Acta Mechanica Sinica*, 26(3): 371–382.