



鸟类飞行原理

英文版：Avian Flight

[荷] 约翰·J. 维德勒 (John J. Videler) ©著

王正杰 王浩 于扬 ©译

 北京理工大学出版社
BEIJING INSTITUTE OF TECHNOLOGY PRESS

鸟类飞行原理

版权专有 侵权必究

图书在版编目 (CIP) 数据

鸟类飞行原理 / (荷) 约翰·J. 维德勒著; 王正杰, 王浩, 于扬译. —北京: 北京理工大学出版社, 2021. 5

书名原文: Avian Flight

ISBN 978 - 7 - 5682 - 9857 - 5

I. ①鸟… II. ①约… ②王… ③王… ④于… III. ①鸟类 - 飞行原理 - 普及读物 IV. ①Q959. 7 - 49

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2021) 第 095123 号

北京市版权局著作权合同登记号 图字: 01 - 2019 - 1896

Avian Flight was originally published in English in 2005. This translation is published by arrangement with Oxford University Press. Beijing Institute of Technology Press is solely responsible for this translation from the original work and Oxford University Press shall have no liability for any errors, omissions or inaccuracies or ambiguities in such translation or for any losses caused by reliance thereon.

出版发行 / 北京理工大学出版社有限责任公司

社 址 / 北京市海淀区中关村南大街 5 号

邮 编 / 100081

电 话 / (010) 68914775 (总编室)

(010) 82562903 (教材售后服务热线)

(010) 68948351 (其他图书服务热线)

网 址 / <http://www.bitpress.com.cn>

经 销 / 全国各地新华书店

印 刷 / 北京九州迅驰传媒文化有限公司

开 本 / 710 毫米 × 1000 毫米 1/16

印 张 / 16.5

字 数 / 244 千字

版 次 / 2021 年 5 月第 1 版 2021 年 5 月第 1 次印刷

定 价 / 119.00 元

责任编辑 / 刘 派

文案编辑 / 国 珊

责任校对 / 周瑞红

责任印制 / 李志强

图书出现印装质量问题, 请拨打售后服务热线, 本社负责调换

译者序

译者是在 2008 年在英国克兰菲尔德大学（Cranfield University）做访问学者期间，第一次接触关于柔性翼（Smart Wings）飞行器设计工作。2009 年回国后，为了充分发挥柔性可变形机翼在飞行器设计中的优势，开始关注仿生飞行器的研究与设计工作。英文原著《鸟类飞行》就是在科研过程中，为了学习更多自然界飞行生物的飞行技能，从而提升人造飞行器的性能这一目的而无意间获得的一份珍贵的学习资料。本书虽是由生物学家撰写的，但增加了技术性的论证以及科学性的原理阐释，使本书不同于一般的科普读物，具有严谨的科学推演以及系统的论证过程。本书最主要的特色还是作者深爱动物学研究，常年持续观察鸟类飞行，系统总结各类飞行生物飞行行为，并能从飞行器工程师的角度来研究、解释、阐述鸟类飞行的基本原理，力图揭示自然界中飞行生物更多神秘的飞行能力。可以说，目前这种学术专著在国内还不多见。科学性、系统性、详实性以及最可贵的真实性构成了原著独一无二吸引人的特色，这也是促使译者经历了艰难的翻译过程，希望国内相关领域更多的人看到此书，并通过阅读本书有所收获的初衷。

译者从事飞行器设计工作也有近 20 年的时间了，近 10 年关注仿生飞行器研究工作后，视线的确不由自主地关注自然界的飞行生物了。例如，在国外博物馆游玩以及欣赏观鸟爱好者的摄影作品时，都会特别留意自然界里飞行生物形态各异的羽翼、羽毛、身体外形，这也是工作不经意带来的乐趣吧。师法自然，道阻且长，但奥妙无穷！仅以此译文与广大读者共享自然界给我们的礼物。

本书由北京理工大学王正杰教授主持翻译。本书共9章，其中第1章至第3章由南京航空航天大学王浩翻译，第4章至第6章由北京理工大学王正杰、陈昊翻译，第7章至第9章由中国航空综合技术研究所张娜翻译。北京机电控制研究所于扬，以及当时在北京理工大学研究生求学期间的蔡长青对主要章节进行了校对修改。最后由王正杰教授对全书进行统筹与审校。本书由北京理工大学出版社引进版权出版，并一直给予鼓励与支持。在此我们表示由衷的感谢。

由于译者的水平有限，译文中定有许多不妥之处，欢迎读者批评指正。

王正杰
北京理工大学
2021年5月

英文版序

鸟类是有羽毛的四足脊椎动物，它们的翅膀就是前面两只脚。已确认的鸟类物种数量接近1万种。不是所有的鸟都会飞。世界上大约有8500种飞行生物，每一种都有自己特定的飞行方式。尽管所有鸟类直接与飞行相关的身体结构是类似的，但是飞行方式的确是有极大的不同。探究它们多样性的结构和最基本的飞行要求是很吸引人的。事实上，脊椎动物的结构和运动都应满足空气动力学原理，即，飞行时必须战胜它们自身的重力，所以，我们想知道飞行生物是如何实现的。这个话题涉及多个学科。已知的物理规律告诉我们：飞行生物为了征服空气，它们的形态、生理细节以及行为特点必须适应它们在空气中的运动。然而，涉及各学科的大量知识被分散在各类专业文献中，不容易找到的。在论文中出现的空气动力学原理经常用数学术语进行描述，对于那些主要对鸟类感兴趣的人来说，因为没有相应的解释，他们并不理解数学描述的含义。另一方面，单纯从物理或数学的角度是很难把握生物现象的复杂性的。我想展示围绕鸟类飞行的各个方面的相互关系，试图使从事各个学科研究的读者都能容易理解。

鸟类翅翼的结构和功能与飞机机翼在很多方面有本质的区别。鸟的翅翼由臂和手组成，可以伸展和折叠。在滑翔和扑动飞行时，翅翼的形状会发生剧烈变化。鸟类扑动翅翼可以提供升力和推力。利用空气动力学理论可以清晰地解释飞机是如何飞行的，但是，无法解释清楚鸟类的扑动飞行和滑翔飞行的相关原理。大多数鸟都能停在树枝上。了解鸟类飞行原理也正是出版本书的目的。

《鸟类飞行》这本书涵盖了鸟类空中运动的主要方面，包括科学史、空气动力学

力学、功能形态学、进化论、运动学、生理学、动力学和飞行消耗。这本书力争做到通俗易懂，但读者最好也能够对生物、物理和数学有一些基本的了解。

这本书面向对鸟类形态和能力之间对应关系感兴趣的广大读者。这本书会引起专业的鸟类学家以及业余观鸟者的注意，也会引起那些对通用飞行或者飞行器飞行性能感兴趣的人们的关注。在本书中，涉及的方程式、模型和复杂的技术细节都被放在单独的方框里，即使不看方框里的这些信息也不影响对本书主要论点的理解。书中常见的和科学的鸟类名字都延用了 Dickinson (2003) 之后的“霍华德·摩尔的世界鸟类完整清单”。

我个人对这个话题的兴趣可追溯到 20 世纪 60 年代早期，当时我看了 E. J. Slijper (他是我在牛津大学的动物学教授) 与代尔夫特大学航空学者 J. M. Burgers 写的一本题为《动物的飞行艺术》的专著。随后的二十多年来，我与荷兰格罗宁根大学的生态学家 Serge Daan 和他的小组，以及与以色列海法大学空气动力学家 Daniel Weihs 合作，对茶隼的飞行性能和能量学进行了研究，也终于有机会为该领域做出了实际的贡献。茶隼和粗腿秃鹰的研究让我终生沉迷于这个领域。

鸟类飞行之所以迷人，有很多原因。正如我所希望展示的，我们并不完全了解鸟类，以及它们是如何生存的。鸟类在起飞、拍打翅膀或滑翔飞行以及着陆时的许多行为特征仍然是个谜。这些动作通常是如此之快，以至于必须用慢动作来研究，才能领会到底发生了什么。对鸟类内部变化的了解就更难了。我们缺乏对鸟类飞行行为认识的另一个重要原因是我们无法看到或测量鸟在空气中运动时产生的反应。因此，现在仍然有一层神秘的面纱遮挡了鸟类与空气和重力的相互作用关系，让我们看看未来还有多远可以解除这层面纱。

观看各种各样的鸟类，特别注意它们的运动，将有助于更多地了解它们的飞行机制，但也同时强调了一个感受，即离我们完全明白鸟类的飞行原理还有很长的路要走。这本书中提供的背景知识是为了我们观察鸟类更有意义。接下来的部分给出一个观察鸟类的实例。

观鸟

几乎所有地方都可以观察到鸟类美丽的、多样的和令人着迷的轻松的飞行，

然而还是有些地方更适于观鸟。作为一名海洋生物学家，我的工作要求我教一个地中海岩石海岸海洋生物的野外课程，因此每年我要去一个我最喜欢的地方，那里也适合观鸟。我有特权住在岩石尽头悬崖上的拉·瑞弗拉塔灯塔俯瞰美丽的科西嘉岛上的卡尔维湾。这里是候鸟的聚集地，但也有许多本地鸟类居住在陡峭的悬崖上或藏在丰富的马奎斯植被中。从微小的马尔莫拉莺到鱼鹰，种类和大小都有很大的差异，但最让我印象深刻的并不是这种类型的差异。每个物种都表现出不同的飞行技巧，甚至那些在大小、形状和行为上似乎非常匹配的技巧。有一天早上，我从那个有利位置观察到的各种飞行行为，下面的个人印象就证明了这一点。

捕鱼鱼鹰主要采用拍动翅翼飞行。翅膀拍击的幅度很浅，有时看起来好像在手和手臂之间有一个噼啪声。早上早些时候，鱼鹰利用半岛上高耸的岩石所阻碍的海风的上升运动来飞翔。鱼鹰是能够迎风盘旋的最大鸟类之一。迎风悬停是指鱼鹰以风的速度逆风飞行。它们在捕鱼时会使用迎风悬停技能，这样可以短暂地停留在水面上的一个地方，然后半开着翅膀潜入水中。鱼鹰刚从水面起飞时会发出一种奇特的扇动翅膀的声音，这样做显然是为了除去羽毛间的水分。通常要经过几次打击鱼鹰才能跃入水里。鱼鹰在水里挣扎很剧烈。它们一只爪子抓着一一条鱼在试图离开水时会疯狂地拍打着翅膀。一旦飞到空中，鱼的头部就会被鱼鹰保持在空气动力学有利的位置上。尽管抓着鱼，鱼鹰不需要拍打翅膀仍能在上升气流中盘旋，它们的翅膀保持伸展，主羽毛分开，在滑翔飞向巢穴的方向之前能迅速上升到灯塔上方。

半岛上有三种猎鹰：

茶隼的典型特征是它可以迎风盘旋，茶隼扇动翅膀，使头部保持在一个非常固定的位置。它们能很好地利用上升气流，使它们能一动不动地挂在一个地方。

我不确定爱莉奥诺拉的猎鹰是否在这里繁殖，但它们定期给黄莺造成破坏。爱莉奥诺拉的猎鹰飞行能力令人印象深刻。它们的手翼的尖端向后，而深灰色身体像细长的箭一样快速射过悬崖和露出地面的岩石。它们从不迎风盘旋。

在陡峭的悬崖上筑巢的游隼比上面说的这两种猎鹰更健壮，体型也更大。狩猎开始时，它们在高空盘旋等待机会，发现猎物后会以极快的速度俯冲下来捕捉

猎物。

这三种猎鹰的飞行方式截然不同。

在灯塔附近的小岛岩石上可以看到两种海鸥。奥杜安的海鸥只是偶尔出现。除了红嘴带黑带和深绿色的脚外，它们看起来很像数量众多的黄腿海鸥。它们的喙是黄色的，上面有一个红点。奥杜安的海鸥的翅膀看起来比黄腿海鸥的翅膀稍微纤细一些。这两个物种都很好地利用有利的风环境在岩石周围翱翔和滑翔。他们在风中轻松地航行数小时。从我的高处，我可以从上、侧、下观察飞行。海鸥可以伸展手臂并向后掠，纹丝不动地滑翔。它们的身体呈优美的流线型，与翅膀相比看起来很小。有时它们会转变成伸展翅膀缓慢拍打飞行。奥杜安的海鸥以一种典型的方式觅食，它们迎着风在水面上非常近地飞行。它们会减慢速度，直到失速，然后用喙快速地把小鱼从水里叼出来。它们也可以在没有风的情况下，以翼展一半的高度在水面上缓慢滑翔。失速是由翅翼围绕展向轴快速旋转几次引起的。它们抓住食物，必须短暂地拍打翅膀以再次上升高度。奥杜安的海鸥显然利用了地面效应增加了翼产生升力的效率。书中第4章将对这一现象进行解释。

这里的欧洲鸬鹚在栖息点捕食时，会离水面很低。灯塔附近的海鸟，主要是欧洲风暴海燕和马恩岛海鸥也会靠近水面飞行。

一对普通的乌鸦在灯塔旁边陡峭的悬崖上筑巢。科西嘉乌鸦可能是地方性的种族比大陆上的同类要小。乌鸦知道所有的飞行技巧。它们翅膀的拍打给人以强烈的印象，它们也能在上升气流中翱翔。乌鸦求偶飞行真是在炫技，转弯、旋转和突然急速向上飞，并能在惊险的特技飞行中降落。

今天早上看到一只冠鸦，似乎外形上不好，羽毛有点乱，还少了几根主羽。它一直向西北方向飞行，应该是要直飞到法国海岸。冠鸦翅膀的拍击是连续的，但不规则。所以在海面上的飞行高度不断下降，冠鸦有时会用力拍打翅膀以获得一定的高度。看来主羽的破坏，确实让它很难以180公里的速度飞到法国海岸了。

坐在屋顶上的是蓝色的岩石画眉，它从高处跳下来，唱着响亮的短歌。它向下飞行时包括短暂的滑行，期间不时有扇动翅膀的动作。响亮的歌声和引人注目的飞行模式显然是为了表明这个地盘是它的。回去时却是默默的没有动静。

一只黄斑鹡栖息在4-5米高的龙舌兰干花茎顶端，它随时保持着警觉的姿态，以便能在离栖地几米的地方快速飞行。这种快速往回捕食的策略在全世界的黄斑鹡中都很常见。尽管它们在飞行运动学的细节上会有不同，但大体模式是非常相似的。

这里有大量的马莫拉莺；它栖息在马奎斯小灌木的最高树枝上唱歌。它紧张的短距离的来回飞行，或者轻轻扇动翅膀从一个栖木跳到另一个栖木，它这么做很可能是为了宣布这是它的地盘。它似乎通过在植被上爬行寻找看不见的小昆虫来吃。当受到惊吓时，这些莺会以一种非常密集的跳跃飞行的方式飞过几百米的距离。这个过程包括几次高频率的翅膀拍击，然后合上翅膀短暂地向上飞行。马莫拉莺看起来不像欧洲金翅雀的跳跃飞行那样有规律和稳定。欧洲金翅雀会以稳定的节奏飞行，在快速的翅膀拍击中明显地加快速度，随后是明显的向上反弹。这是一匹奔腾的馬的稳定模式。亲缘关系很近的欧亚金翅雀的飞行方式相似但不同。我可以坐在这里看飞行技巧的变化。

鸟类的飞行观察带给我强烈的冲击，它们的飞行技术的真实千差万别，丰富多样。每一种方法都能让鸟儿飞起来，但如何做到呢？似乎很难相信有一个共同的原则。这本书试图总结有关鸟类飞行的各个方面的知识，满足人们对鸟类生活这一方面的兴趣，同时也让我们像自然学习更多的东西。

作者

目 录

第 1 章 获取知识	1
1.1 引言	1
1.2 古代思想	2
1.3 认知编年史	5
1.4 空气动力学的兴起	10
1.5 基本原则的应用	14
1.6 20 世纪的知识积累	18
1.7 新举措	23
1.8 总结和结论	24
第 2 章 飞行装置	26
2.1 引言	26
2.2 翼形态	27
2.2.1 内翼设计	27
2.2.2 鸟类翅膀的外形	30
2.2.3 蜂鸟和雨燕的翅膀	33
2.2.4 信天翁和大海燕的翅膀	35
2.3 动翼特性	36
2.3.1 桡骨与尺骨的拉伸并行作用	37

2.3.2 手翼	39
2.4 翼的尺度比例	39
2.5 鸟类翅膀的功能性解释	41
2.6 尾部结构与功能	42
2.7 与飞行有关的身体其他部分	45
2.8 总结和结论	46
第3章 飞行羽毛	48
3.1 引言	48
3.2 轮廓羽毛的一般描述	49
3.2.1 轴	49
3.2.2 羽片	51
3.2.3 微观结构	51
3.3 羽毛力学性能	53
3.3.1 硬度和弹性	53
3.3.2 原位应变测量	56
3.3.3 透气性	56
3.4 飞行相关微结构的功能解释	58
3.4.1 初级飞羽重叠区	58
3.4.2 减音结构	61
3.4.3 有凹缘的初级飞羽	62
3.5 尾部羽毛	64
3.6 羽毛肌肉和神经	64
3.7 总结和结论	66
第4章 空气动力学	68
4.1 引言	68
4.2 力与功率的粗略估计	69

4.2.1 升力抵消重力、诱导功率和诱导阻力	71
4.2.2 推力	72
4.3 尾迹的可视化	74
4.4 稳定滑翔翼附近的流动	77
4.4.1 普通的臂翼环流	78
4.4.2 前缘涡流	81
4.4.3 后掠角度对流动的影响	84
4.4.4 小羽翼的可能功能	87
4.5 扑翼飞行的空气动力学	88
4.5.1 常规流动	88
4.5.2 扑翼上的前缘涡流	89
4.6 尾部空气动力学	90
4.7 总结和结论	91
第5章 鸟类飞行的演化	93
5.1 引言	93
5.2 始祖鸟	95
5.3 树栖起源说还是奔跑起源说	98
5.4 恐龙起源假说	100
5.5 始祖鸟如何跑过水面	103
5.5.1 脚和水面相互作用的计算方程	106
5.5.2 奔跑中始祖鸟的气动力计算	108
5.5.3 生态演化	111
5.6 其他与鸟类飞行相关的化石	113
5.7 总结和结论	116
第6章 鸟类飞行模型	118
6.1 引言	118

6.2	飞行计划	119
6.2.1	不同距离和体重的飞行策略	120
6.2.2	起飞	123
6.2.3	滑翔停顿	123
6.3	巡航飞行特征	125
6.3.1	鸟翼拍打运动学	125
6.3.2	单翼拍打的细节	132
6.3.3	鸟翼拍打运动学规律	134
6.4	悬停	135
6.5	有风悬停	138
6.6	降低扑翼飞行能量需求的方法	142
6.6.1	间歇飞行	142
6.6.2	编队飞行	145
6.7	滑翔	145
6.7.1	悬挂滑翔	146
6.7.2	动态翱翔	146
6.7.3	后掠飞行和阵风飞行	148
6.7.4	热气流飞行	148
6.8	操纵	149
6.9	速度的精确测量	150
6.10	总结和结论	151
第7章	鸟类飞行动力	154
7.1	引言	154
7.2	欧椋鸟研究	156
7.3	肌肉运动	158
7.4	胸肌产生力和做功：应变计——三角肌嵴	163
7.5	上冲程主要肌肉	168

7.6	尾部转向	168
7.7	翼拍循环与呼吸运动	170
7.8	总结和结论	171
第8章	鸟类飞行能量	173
8.1	引言	173
8.2	体重减少量估计法	178
8.2.1	早期研究	178
8.2.2	长途飞行脂肪消耗研究	181
8.2.3	体重减少量法的风洞试验	182
8.3	呼吸速率试验法	184
8.3.1	心率测试法	186
8.4	风洞气体交换法	187
8.5	稳定同位素转换法	191
8.5.1	双标水法试验结果	193
8.5.2	海洋鸟飞行能量消耗	196
8.5.3	双标水法风洞试验	199
8.5.4	重碳法风洞试验	199
8.6	悬停飞行能量消耗	200
8.7	总结和结论	202
第9章	飞行能量消耗对比	205
9.1	引言	205
9.2	如何公平地对比	206
9.3	与体重相关的飞行能量消耗	207
9.4	鸟类与其他飞行者的对比	211
9.5	单位能量消耗的代谢率	215
9.6	气动模型的预测值	217

6 ■ 鸟类飞行原理

9.6.1 鸟类飞行模型	218
9.6.2 生物能（输入）与机械能（输出）间的转换	219
9.7 悬停飞行	221
9.8 总结和结论	224
附录 1 书中学术术语释义	225
参考文献	228

第 1 章

获取知识

1.1 引言

不去了解前人发现了什么就开始思考任何科学问题是不明智的。鸟类飞行有着悠久的历史，在史前的洞穴就能发现关于此类的绘画，这种兴趣也源自人类对能够像鸟类一样飞翔的渴望。本章主要讲述了理解鸟类飞行原理的发展过程。

在古希腊哲学家和自然科学家亚里士多德（公元前 384—322）是鸟类飞行研究的开创者。他的思维方式对我们来说并不是很熟悉，要弄清楚他到底是怎么想的也并不容易，他的一些经典的观点延续了 20 多个世纪。大约是在 1 000 年前，文艺复兴时，更多的有试验倾向的科学开始出现。自由思想家达·芬奇、伽利略以及后来的 Giovanni Borelli 这样的思想家挑战古老的想。物理学在 17 世纪和 18 世纪爆发，其基本规律的发现仍然支配着现代思维。惠更斯、牛顿、莱布尼兹、伯努利和欧拉的贡献构成了流体力学原理的坚实基础（液体和气体）。这些原理的典范是在纳维 - 斯托克斯方程中，描述了流体在三维空间中的压力和速度分布。

大约从 18 世纪末，乔治·凯利开始研究试验生物学，直接研究鸟类飞行，而不是理论上的原理。大约一个世纪后，Otto Lilienthal 驾驶他设计的鸟翼机器；Etienne - Julesmarey 制作了第一部关于飞鸟的高速电影，为研究低速拍打翅膀提供了可能；Osborne Reynolds 提供了关于确定各种流体流动模式的缩尺原理。