



昆蟲的體積小，且輕巧靈活，可以降落在很陡直的表面。
(圖片來源：陳舜田)



當生物移動時，視野所見的景物會朝生物運動的反方向移動，呈現具有方向性流動光影。

昆蟲機師 的完美著陸

■ 楊恩誠 · 陳宏源

人類雖然以高度的智慧製造了飛行器，實現了在天空翱翔的夢想，但是飛行器的著陸仍然有高度的風險。

目前飛行器的降落須依循既定路線對準跑道，並適時降低高度（國際規定下滑坡道在 3° 至 6° 之間），無風時降落不難，有側風與上下陣風時，困難度則大為提高，甚至有危險性。

飛機多是固定翼，機翼僅提供升力，不負責提供推力，直升機的旋翼則兼負二責。然而在自然界中，昆蟲之翼又比直升機的旋翼更複雜而有用，有太多奇妙的現象是當今科技仍無法達成的。在所有會飛行的動物中，不管是昆蟲、鳥類或哺乳類，很少出現因為著陸而造成傷亡的例子。

昆蟲的體積小，且輕巧靈活，甚至可以降落在垂直的表面上。以蒼蠅為例，一旦起飛，可在0.15秒內加速至每小時10公里的速度。牠的飛行技術尤其驚人，在飛行時轉向的角速度可達每秒6個旋轉，即 $2,160^{\circ}$ 。



蜜蜂在降落時，不需要跑道，只需要一小塊穩定的降落點即可。（圖片來源：陳舜田）



左圖顯示蜜蜂減低飛行速度並且靠近物體準備降落；右圖顯示蜜蜂結束飛行，降落在垂直的表面上。

蒼蠅能在有限的空間穿梭自如，還可以垂直上下飛行，甚至倒退飛行，即使因撞到障礙物而突然失速，也可以在幾毫秒內恢復飛行。牠還可以隨時起飛或降落，且不管在哪種表面上，每次降落都能輕巧地達成零著地速度。

雖然人類的航太科技已經相當成熟，但與昆蟲相比，仍然落後許多。昆蟲既沒有雷達偵測，也沒有GPS系統，無法預知著陸的情況，更不可能掛載大型電腦，或借助其他昆蟲幫忙導航。就視覺系統與人類相比，昆蟲的複眼無法聚焦，也不能轉動，牠們是如何達成完美的著陸呢？

據研究，昆蟲飛行時靠的是全身上下大量的感受器，而感受器中最重要的就是複眼。昆蟲的複眼負責接收視覺訊息，由許多小眼所組成，每個小眼能偵測1~2度視角內光線的變化。相鄰的小眼共同組成偵測光線移動的基本單位，以6個小眼為一組，可感受飛行中所產生的光影流（optical flow or

optic flow）的局部向量，並以這訊息判斷從飛行到著陸的各種參數。

所謂光影流，就是生物體在運動時，視覺範圍內所有可見物體的移動方向。譬如我們筆直前進，所有的物體都會從我們的視覺中心往外擴散，物體產生的局部向量都指向離開視覺中心的方向。同理，當我們往上運動時，在我們的視野內，光影流的局部向量都是往下的。昆蟲就是利用光影流的資訊，調整降落時的飛行速度、俯角，以及伸足觸地的時機，並得以安全著陸。

降落的導航

在1950年，吉布遜（Gibson）提出明亮的光影流可做為飛行器降落的參考數據。但研究人員發現早在3億年前，有翅昆蟲出現在地球上時，飛行昆蟲可能就已利用光影流做為飛行降落的參考了。由於昆蟲的複眼無法移動或轉向，因此昆蟲靠著本身

蒼蠅能在有限的空間穿梭自如，還可以垂直上下飛行，甚至倒退飛行，即使因撞到障礙物而突然失速，也可以在幾毫秒內恢復飛行。

昆蟲飛行時靠的是全身上下大量的感受器，而感受器中最重要的就是複眼。



蜜蜂降落不需要跑道，就能從空中直接安全著陸。不論在花朵或蜂箱旁邊，從來沒有看過蜜蜂著陸失事。（圖片來源：陳舜田）

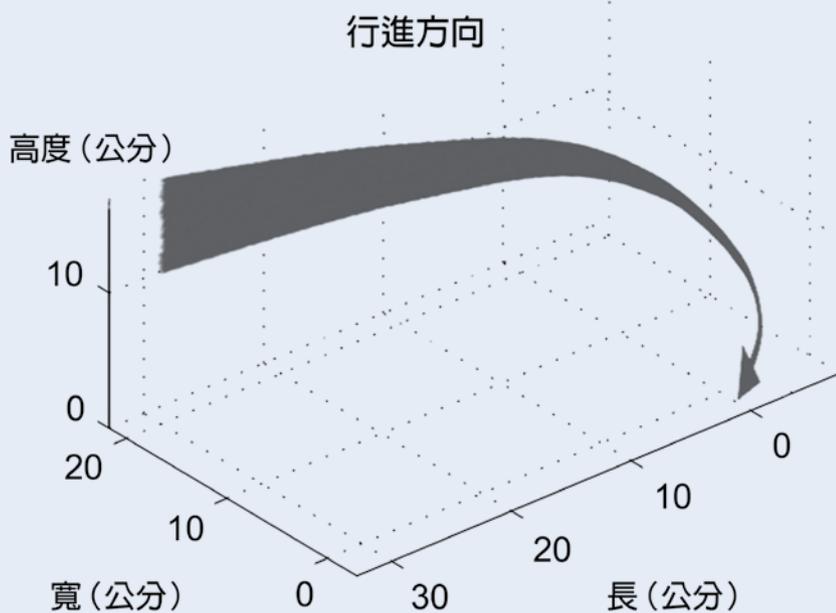
的移動來產生光影流，不同的飛行速度、模式就產生不同種類的光影流。以下以蜜蜂為例，說明它們如何利用光影流展現完美的降落。

蜜蜂降落不需要跑道，就能從空中直接安全著陸。不論在花朵或蜂箱旁邊，從來沒有見過蜜蜂著陸失事。研究發現，在降落時，蜜蜂視覺系統接收朝向特定方向移動的光影流，而這光影流可以分為水平分向及垂直分向，光影流的速度就代表蜜蜂降落時的水平向前的速

度，以及垂直向下降的速度。因此蜜蜂利用光影流的速度就可得知本身的飛行速度。

若把水平速度除以垂直速度，取反正切函數，就可以得到蜜蜂降落時下降的角度，以這方法可以得到不同時間點的水平速度、垂直速度，以及下降的角度。經由統計分析，由這3個參數可以得到下列3個有趣的發現。

- (1) 蜜蜂降落的水平速度 (V_f) 與高度成線性關係。



當蜜蜂降落時，位置、高度的關係圖。圖中的灰色箭頭表示蜜蜂降落所經過的軌跡。
 (圖片來源：改自Srinivasan et al., 2001)

水平速度約為飛行高度的4.21倍。且當高度下降時，水平速度也減緩，當觸及地面時，水平速度遞減為0。因此蜜蜂在降落時，不需要跑道，只需要一小塊穩定的降落點即可。

(2) 蜜蜂降落的垂直速度 (V_d) 也與高度成線性關係。

垂直往下降的速度是當時高度的4.28倍，這表示當高度下降時，蜜蜂往下的速度也降低，往下的動量也減弱，因此在觸及地表時，所承受的力道也

可以隨著減輕，不會造成與地表的激烈碰撞。

(3) 當蜜蜂在特定高度飛行時，地表的影像反射到複眼所產生光影流的俯角是 $\theta = -\tan^{-1}(V_d / V_f)$ 。

由於水平及垂直速度與高度成線性關係，因此蜜蜂在降落時，會維持光影流的角速度約為每秒500度。固定光影流的角速度，是蜜蜂降落時的重要依據，牠不需要知道飛行的高度及下降的速度，只需要控制向前的速度，調整光影流的方向及速度。如此一來，高度及下降的速度會隨著向前的速度遞減，在觸及地面時的水平及垂直速度降為0，得以安全地降落在地表上。

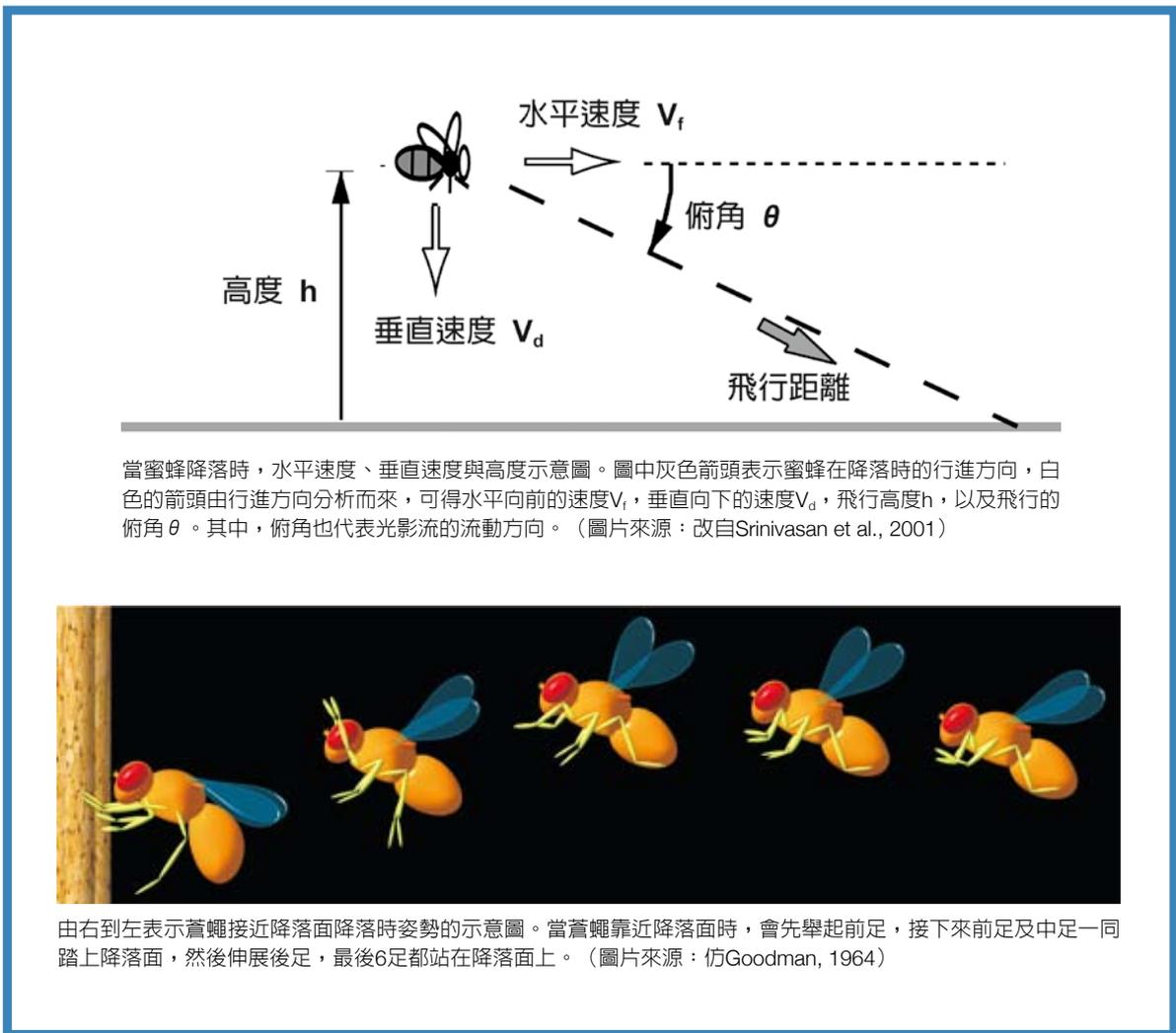
但某些時候，昆蟲可能需要加強控制降落的穩定性，或需要降落在柔軟或有彈性的表面，因此有時當水平速度、垂直速度已經等於0了，蜜蜂仍未觸及地表，這時蜜蜂就需利用重力加強著地的力道。

光影流除了可以做為昆蟲平緩降落的依據之外，也能幫助昆蟲閃避障礙物、防止碰撞、偵測本體旋轉方向、鎖定飛行的中心軌道、入巢、編隊飛行，或增強在雜亂背景環境狀況下的飛行判斷，例如強風或被雨滴擊中，在飛行時的控制上扮演極重要的角色。

展現降落姿勢的訊號

昆蟲在飛行時會即時產生相對的光影流，光影流的速度取決於昆蟲的飛行速度，光影的大小則取決於物體與昆蟲之間的距離。當昆蟲

降落，迫近地面時，會展現特定的降落姿勢。以蒼蠅為例，首先翅膀的拍動模式會改變，然後把前足高舉，當前足觸及降落面時，中足同時也往降落面方向施力，前、中足都抓穩後，



光影流除了可以做為昆蟲平緩降落的依據之外，也能幫助昆蟲閃避障礙物，或增強在雜亂背景狀況下的飛行判斷，在飛行時的控制上扮演極重要的角色。

■ 昆蟲僅利用少量的感應資訊及簡單的原理，
就可以把飛行展現得非常完美。

後足才往降落平面伸直，最後6隻腳都成功地接觸降落面，完成降落。

早在1960年，固特曼（Goodman）等人就已提出一系列降落姿勢的研究。研究中指出，昆蟲的降落姿勢是一種固定的行為模式，當視覺訊息滿足某些條件，物體產生的光影投射在昆蟲複眼上的範圍變大，或光影流擴大的速度達到某種程度時，就可引發昆蟲降落的行為。因此當物體與昆蟲之間距離縮短，或物體迅速膨大時，都可引發昆蟲探足降落。此外，在越接近地表或降落面時，所接受到的反射光範圍越小，光強度也隨著下降，這背景亮度下降也可引發昆蟲的降落行為。

降落行為的引發與複眼視覺系統有直接的關係，把昆蟲的觸角移除或遮蔽單眼，都對降落行為的進行沒有太大的影響。但若把昆蟲的複眼遮蔽，則不管是距離、物體大小，或是光亮度的改變，都無法引發探足的降落行為，顯示昆蟲是利用複眼所接收到的光影或光影流來調控降落姿勢，因此在降落時不會造成體壁與降落面的碰撞。

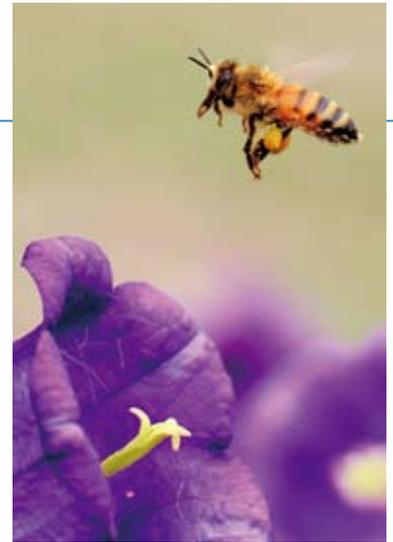
蒼蠅飛行的控制僅由數百個神經元來執行，這只占蒼蠅腦中大約34萬個神經細胞的一小部分。只用這幾百個神經元，蒼蠅似乎無法在飛行時執行與人造飛行器相同的龐大精密計算，以及即時解出所有與飛行有關的微分方程式，但蒼蠅在飛行上的表現，卻幾乎沒有任何人造飛行器可以媲美。

不管是戰鬥機或是昆蟲，都必須遵守相同的物理定律才能在空中翱翔。人類利用大量感應器及龐大複雜的運算，來得知飛行時的速度、高度、滾動、傾斜等狀態。相較於人造飛行器，昆蟲僅利用

少量的感應資訊及簡單的原理，就可以把飛行展現得非常完美，以及應付各種飛行時的突發狀況。若能把這概念運用在飛行科技上，將可以使得飛行器輕量化，並且更加靈活。

在國防科技層面，利用光影流的原理對於現有的飛行器做修正，可以補強飛機降落的穩定性與安全性，對於飛行速度、角度也有更多的參考依據，並可在正確適當的時機放下降落緩衝的裝置。此外，利用這種原理還可以研發微型飛行器，執行偵察或救援的任務，在衛生安全方面，也有助於對偏遠地區的監測或疫區的探索。

昆蟲的飛行機制是經過了三億多年的進化，長時間的精進所造就的，對人類而言，飛行器的問世只不過1個世紀而已，要在短短的時間內發展出高度靈活精巧的飛行系統，師法自然界的昆蟲絕對是一個正確的方向。小小昆蟲，大大智慧，每隻會飛的昆蟲都是最完美的機師。



昆蟲在飛行時會即時產生相對的光影流，光影流的速度取決於昆蟲的飛行速度，光影的大小則取決於物體與昆蟲之間的距離。（圖片來源：陳舜田）

楊恩誠·陳宏源

臺灣大學昆蟲學系