

Dissertation
zur Erlangung des akademischen Grades
doctor rerum naturalium
(Dr. rer. nat.)
im Fach Biologie
eingereicht an der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät I
der Humboldt-Universität zu Berlin
von

Dipl. rer. nat. Rhea von Busse
(28.März 1982, München)

Präsident der Humboldt-Universität zu Berlin
Prof. Dr. Jan-Hendrik Olbertz

Dekan der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät I
Prof. Dr. rer. nat. Andreas Herrmann

Gutachter: 1. Prof. Dr. rer. nat. York Winter
 2. Prof. (PhD) Anders Hedenström
 3. PD Dr. rer. nat. Christian Voigt

Tag der mündlichen Prüfung: 11.Februar 2011

Berichte aus der Biologie

Rhea von Busse

The trinity of energy conversion

kinematics, aerodynamics and energetics of
the lesser long-nosed bat (*Leptonycteris yerbabuenae*)

Shaker Verlag
Aachen 2011

Bibliographic information published by the Deutsche Nationalbibliothek

The Deutsche Nationalbibliothek lists this publication in the Deutsche Nationalbibliografie; detailed bibliographic data are available in the Internet at <http://dnb.d-nb.de>.

Zugl.: Berlin, Humboldt-Univ., Diss., 2011

Copyright Shaker Verlag 2011

All rights reserved. No part of this publication may be reproduced, stored in a retrieval system, or transmitted, in any form or by any means, electronic, mechanical, photocopying, recording or otherwise, without the prior permission of the publishers.

Printed in Germany.

ISBN 978-3-8322-9976-7
ISSN 0945-0688

Shaker Verlag GmbH • P.O. BOX 101818 • D-52018 Aachen
Phone: 0049/2407/9596-0 • Telefax: 0049/2407/9596-9
Internet: www.shaker.de • e-mail: info@shaker.de

The trinity of energy conversion

kinematics, aerodynamics and energetics
of the lesser long-nosed bat (*Leptonycteris yerbabuenae*)



The bat

Myself, I rather like the bat
It's not a mouse it's not a rat
It has no feathers, yet has wings,
It's quite inaudible when it sings.
It zigzags through the evening air,
And never lands on ladies' hair.
A fact on which men spend their lives
Attempting to convince their wives.

- Ogden Nash -

Contents

Zusammenfassung	8
Abstract	10
Publications and conferences	12
Introduction	15
<i>Animal flight</i>	15
<i>Bat wing anatomy</i>	16
<i>The lesser long-nosed bat</i>	19
<i>Kinematics</i>	21
<i>Aerodynamics</i>	23
<i>Respirometry</i>	27
Materials and methods	29
<i>Animals</i>	29
<i>Wind tunnel</i>	30
<i>Kinematics</i>	31
<i>Aerodynamics</i>	37
<i>Respirometry</i>	41
<i>Kinematics</i>	45
Results	47
Discussion	60
<i>Wing shape control</i>	60
<i>Comparison with other species</i>	65
<i>Aerodynamics</i>	71
Results and discussion	73
<i>Wake structure</i>	73
<i>Three dimensional wake topology</i>	75
<i>Flight forces</i>	79
Linking kinematics to aerodynamics	83
<i>Wing and vortex motion</i>	85

<i>Force generation</i>	87
<i>High-lift devices and flight control</i>	91
<i>Unsteady effects</i>	94
<i>Energetics</i>	97
Results and discussion	99
<i>Power input</i>	100
<i>Scaling with body mass</i>	104
<i>Aerodynamics and energetics</i>	108
Conclusion	112
<i>Wing shape control</i>	112
<i>Wake topology and aerodynamic forces</i>	113
<i>High-lift mechanisms and unsteady effects</i>	114
<i>Maneuvering</i>	115
<i>Power input and output</i>	116
<i>Scaling</i>	117
<i>Concluding remark</i>	118
List of symbols and abbreviations	121
References	124
Appendix	136
List of contributions	138
Acknowledgements	139

Zusammenfassung

In dieser Studie wurde das Zusammenspiel von Kinematik, Aerodynamik und Energieverbrauch der nektarfressenden Fledermausart *Leptonycteris yerbabuenae* während des Fluges in einem Windkanal bei Fluggeschwindigkeiten vom Schwirrflug bis 7 m/s untersucht.

Messungen der Kinematik zeigten, dass sich Flügelbewegung und -morphologie mit der Fluggeschwindigkeit verändern, wobei niedrige Geschwindigkeiten durch eine flexible, gekrümmte Flügeloberfläche und eine mehr horizontal ausgerichtete Schlagebene charakterisiert sind, und hohe Geschwindigkeiten eine relativ starre Oberfläche und eine mehr vertikal ausgerichtete Schlagebene aufweisen. Die Flügelfläche, der Anstellwinkel und die Krümmung des Flügels, welche Determinanten der Auftrieberzeugung sind, nehmen mit zunehmender Fluggeschwindigkeit ab. Der Armflügel ist für die hauptsächlichen Veränderungen der Flügelfläche während des Flügelschlages verantwortlich. Der Anstellwinkel des Armflügels zeigt positive Werte während des Flügelschlages bei Geschwindigkeiten ab 1 m/s, was eine kontinuierliche Kraftproduktion dieses Flügelteils andeutet. Die unterschiedliche Spannung der Flugmembran am inneren und äußeren Bereich des Flügels während des Aufschlags verändert die Luftströmung über den Flügel und könnte eine Druckdifferenz entlang der Flügelspannweite erzeugen, die für die Ablösung des umgekehrten Wirbelrings (reversed vortex loop) verantwortlich ist. Mehrere Mechanismen, wie etwa eine erhöhte Krümmung des Flügels und ein erhöhter Winkel der Anströmkante ermöglichen einen hohen Anstellwinkel bei niedrigen Geschwindigkeiten ohne dass die Stömung abreißt. Die Anströmkante könnte zur Anpassung der Luftströmung über den Flügel beitragen, indem sie die Entstehung des Anströmkantenwirbels (leading edge vortex) beeinflusst. Bei Geschwindigkeiten unter 3,25 m/s ist der Handflügel während des Aufschlags gedreht, so dass die Unterseite des Flügels nach oben zeigt. Die niedrigen Werte des Schlagebenenwinkels, des Abschlagverhältnisses (d.h. der Dauer des Abschlages relativ zur Dauer des gesamten Flügelschlages) und des Spannweitenverhältnisses (d.h. des Verhältnisses der Spannweite in der Mitte des Aufschlags zu der in der Mitte des Abschlages) deuten auf den erhöhten Einfluss des Aufschlags zur Auftriebproduktion und reduziertem Vortrieb bei niedrigen Geschwindigkeiten hin. Die Strouhalzahl, die auf die Unbeständigkeit der Luftströmung hinweist, war während des Abschlages über den gemessenen Geschwindigkeitsbereich konstant, was darauf schliessen lässt, dass der Winkel der Schlagebene angepasst wird um optimale Flusseigenschaften, sogar bei niedrigen Geschwindigkeiten zu gewährleisten.

Die Wirbelanalyse hat, in Übereinstimmung mit vorherigen Studien, gezeigt, dass jeder Flügel einen eigenen Wirbelring generiert, der von Anfang des Abschlages bis Mitte des Aufschlages andauert und einen Abwind erzeugt. Außerdem wird ein umgekehrter Wirbelring (reversed vortex loop) am Ende des Aufschlags abgelöst, der einen Aufwind erzeugt. Der Flügelschlag ist bis zur Hälfte des Aufschlags belastet, während die Übergangsphase zwischen Auf- und Abschlag unbelastet ist. Das Verhältnis zwischen Auftriebskraft und Körpergewicht gewährleistet Auftrieb bei allen gemessenen Geschwindigkeiten und bestätigt die benutzte Messtechnik sowie das Berechnungsmodell (siehe

Materials and methods). Das Verhältnis zwischen Auftriebskraft und Luftwiderstand zeigt die höchsten Werte und demnach die maximale Flugeffizienz, bei mittleren Geschwindigkeiten.

Der Flügelspitzenwirbel (tip-vortex) folgt der Flügelspitze sowohl in der Spannweite als auch in der vertikalen Position (in z-Richtung), mit der geringsten Übereinstimmung bei niedrigen Geschwindigkeiten. Die Position des Stammwirbels (root-vortex) kann nicht eindeutig einer Quelle zugeordnet werden, da er sich bei niedrigen Geschwindigkeiten in der Mitte des Flügels ablöst und bei hohen Geschwindigkeiten am inneren Flügel.

Die Flugkraft korreliert bei allen Fluggeschwindigkeiten mit der Flügelfläche über die Dauer des Flügelschlages. Die Flugkraft, die mittels der zeitlich variierenden Kinematikparameter (Flügelfläche, Flügelschlaggeschwindigkeit und Anstellwinkel) berechnet wurde (siehe linking kinematics and aerodynamics, Seite 88) unterscheidet sich sichtlich von der Flugkraft aus den Wirbeln. Die durchschnittliche Flugkraft aus den Kinematikdaten ist ungefähr zweimal so groß wie die Flugkraft aus den Wirbeln bei 2 m/s und nähert sich mit zunehmender Geschwindigkeit an.

Die Krümmung des Flügels variiert signifikant mit der Geschwindigkeit, zeigt aber nur eine geringe Übereinstimmung mit den Kraftkoeffizienten des Flügelspitzenwirbels (tip-vortex) und des umgekehrten Wirbelrings (reversed vortex loop) über die Zeit. Der minimale Anstellwinkel und der minimale Winkel der Anstellkante stimmt zeitlich mit der maximalen Stärke des umgekehrten Wirbelrings überein. Der Vergleich des Kraftkoeffizienten des Flügelspitzenwirbels (tip-vortex) mit dem Anstellwinkel zeigt eine Zeitdifferenz, die eine verspätete Wirbelablösung relativ zur Flügelbewegung und das Vorhandensein von instationären Effekten (unsteady effects) andeutet.

Die Messung der Stoffwechselleistung ergab keinen signifikanten Unterschied zwischen den Fluggeschwindigkeiten, aber einen signifikanten Unterschied zwischen den zwei Individuen. Die Besuche des Fütterungsapparates beim Schwirrflug waren kaum länger als fünf Sekunden, was die Messung der Stoffwechselleistung unterschätzen könnte. Die maximale Sauerstoffaufnahme während des Schwirrfluges übersteigt jene während des horizontalen Vorwärtsfluges um einen Faktor von 1,1 bis 1,5. Der interspezifische Vergleich der Stoffwechselleistung fliegender Fledermäuse zeigt, dass sich die Flugkosten in Abhängigkeit von dem Körpergewicht nach der folgenden Formel verhalten: $P = 0.233 m^{0.788}$. Die Transportkosten, die mit dem Gewicht und der Fluggeschwindigkeit des Tieres normalisiert wurden, nehmen mit zunehmender Geschwindigkeit ab und ebenso ein wenig mit zunehmendem Gewicht. Die U-förmige mechanische Leistung und die konstante Stoffwechselleistung deuten eine unterschiedliche mechanische Effizienz bei unterschiedlichen Geschwindigkeiten an, mit der höchsten mechanischen Effizienz bei hohen und niedrigen Geschwindigkeiten.

Abstract

In the presented studies the interactions of kinematics, aerodynamics and energy consumption were examined in a nectar-feeding bat species *Leptonycteris yerbabuenae*, flying in a wind tunnel over a range of flight speeds from 0 m/s (hovering) to 7 m/s.

The kinematics revealed that the wing motion changed gradually from a flexible, cambered wing surface with a more horizontally-directed stroke plane at low speeds to a fairly rigid surface with a more vertically-directed stroke plane at high speeds. The wing area, angle of attack, and camber, which are determinants of the lift production, all decreased with increasing speed. The armwing is responsible for the main changes in the wing area during the wing beat. The angle of attack of the armwing, shows positive values above 1 m/s throughout the stroke, indicating continuous force production for this part of the wing. The different slackness of the membrane of the inner and outer wing during the upstroke induces a different airflow over the wing, which may cause a pressure difference along the wing span that is responsible for the shedding of a reversed vortex loop. Several mechanisms allow for a very high angle of attack at low speeds without stalling, including a higher camber of the wing and a larger deflection of the leading edge flap. The leading edge flap may also contribute to adjusting the airflow over the wing by influencing the formation of the leading edge vortex. At speeds below 3.25 m/s, the handwing performs a backward flick where it is turned up side down; the low values of the stroke plane angle, the downstroke ratio and the span ratio indicate a greater contribution of the upstroke to the weight support at low speeds than at higher speeds, with higher lift production and reduced thrust production at those low flight speeds. The Strouhal number is used as an indicator of the unsteadiness of the airflow and is determined by the vertical stroke amplitude, which is a function of the stroke plane angle and the amplitude within this plane. The Strouhal number shows constant values during the downstroke across the range of speeds studied, which suggests an adjustment of the stroke plane angle to maintain favorable flow characteristics, even at low speeds.

The wake analysis showed that, in agreement with previous studies, each wing generates its own vortex loop, which is present from the beginning of the downstroke until mid-upstroke and induces a downwash; at the end of the upstroke the reversed vortex loops are shed, inducing an upwash. The stroke is loaded until about half way into the upstroke, while the transition between the up- and downstroke is unloaded. The lift-to-weight ratio lay within 8% of weight support at all measured speeds, validating the measuring technique used and the calculation model (see Materials and methods). The lift-to-thrust ratio shows the highest values, indicating a maximal flight efficiency at intermediate speeds.

The tip-vortex follows the wing tip closely in span and position in the z-direction, with the lowest correlation at low speeds. The path of the root-vortex can not be correlated exclusively to one parameter, since it is shed from the mid-wing at low speeds and from the inner-wing at higher speeds. The flight force is highly correlated to the wing area and the wing speed over time at all speeds.

The flight force calculated from the kinematic parameters changing over time differs greatly from the flight force measured from the wake (see page 88). The mean flight force using the kinematics is about twice as high as the wake flight force at 2 m/s, but the estimates converge with increasing speed.

The camber shows the lowest correlation to both the force coefficients of the tip-vortex and the reversed vortex loop over time, but shows a high correlation with speed. Both the minimum angle of attack and the minimum angle of the leading edge flap coincide with the maximal strength of the reversed vortex loop. The comparison between the force coefficient of the tip-vortex and the angle of attack showed a time lag, indicating a delayed vortex shedding relative to the wing motion and the presence of unsteady effects.

The metabolic power input did not differ significantly between flight speeds. However, the two individuals differed significantly with the female having higher energetic flight costs probably due to the precedent pregnancy. It must be noted that visits to the feeder were rarely longer than 5 s during hovering flight, which could result in an underestimation of the metabolic rate for these flights. The maximal oxygen consumption during hovering flight exceeded that of level forward flight by a factor of 1.1 - 1.5. An inter-specific comparison of metabolic power in flying bats showed that flight costs scale with body mass as $P = 0.233 m^{0.788}$. The cost of transport, which is normalized by the weight of the animal and flight speed, decreased with increasing flight speed and also to a small degree with increasing body mass. The U-shaped mechanical power output and the flat metabolic power input indicate a changing mechanical efficiency over speed, with the highest mechanical efficiency at low and high speeds.

Publications and conferences

Publications

in preparation

R. von Busse, F. Muijres, C. Johansson, Y. Winter, A. Hedenström

Linking kinematics to aerodynamics

in preparation

R. von Busse, C. Johansson, Y. Winter, A. Hedenström

Flight kinematics of the nectar feeding bat Leptonycteris yerbabuenae

The Journal of Experimental Biology

2010

M. Wolf, C. Johansson, R. von Busse, Y. Winter, A. Hedenström

Kinematics of flight and the relationship to the vortex wake of Pallas' long tongued bat (Glossophaga soricina)

The Journal of Experimental Biology 213, 2142-2153

2009

A. Hedenström, F. Muijres, R. von Busse, C. Johansson, Y. Winter, G. R. Spedding

High-speed stereo DPIV measurements of bat wakes flying freely in a wind tunnel

Experiments in Fluids 46:923-932

2008

C. Johansson, M. Wolf, R. von Busse, Y. Winter, G. R. Spedding, A. Hedenström

The near and far wake of Pallas' long tongued bat (Glossophaga soricina)

The Journal of Experimental Biology 211, 2909-2918

2007

A. Hedenström, C. Johansson, M. Wolf, R. von Busse, Y. Winter, G. R. Spedding

Bat flight generates complex aerodynamic tracks

Science, Bd.316, S. 894

Conferences

August 2010

The trinity of energy conversion

15th IBRC, Bat conference, Prague, Czech Republic

October 2009

Bat research at Lund University

Bat Migration Symposium, Lund, Sweden

July 2009

Bat flight

SEB annual main meeting, Glasgow, Scotland