

Открытая заочная олимпиада по количественной биологии

Проводится с 2007 года Московским физико-техническим институтом (МФТИ) и Институтом теоретической и экспериментальной физики (ИТЭФ) при поддержке школы «Интеллектуал» (см. <http://int-sch.ru/cgi-bin/zs.cgi?p=content/about>).

- Основной целью Олимпиады является отбор школьников, не имеющих возможности пройти очное собеседование, для обучения в системе всероссийских биологических школ.
- По результатам Олимпиады создается открытая база данных о школьниках, интересующихся количественной биологией, преподавателях и образовательных учреждениях, работающих с этими школьниками. Эти данные могут быть использованы для приглашения одаренных школьников к участию в других естественнонаучных олимпиадах, кружках, школах и конференциях.
- В Олимпиаде 2008 г. могут принять участие все желающие с 8 по 11 класс. Для школьников 8-10 классов по результатам первого тура проводится второй тур.

Первый тур – заочный - проводится с момента опубликования этого объявления до 1 февраля 2009 г. (решения задач нужно выслать в течение этого срока).

- Прежде, чем приступить к решению задач, обязательно прочитайте пояснительный текст (см. Приложение).
- Решения в виде отдельных листов либо в тонкой тетради письмом или простой бандеролью высылайте по адресу: **117218 Россия, Москва, ул. Большая Черемушкинская, 25. ИТЭФ, Олимпиада.**
- Результаты первого тура будут опубликованы на сайте Летней Экологической школы (ЛЭШ, см. <http://www.lesh.org.ru/?page=index&ref=index>)

Второй тур – очный - проводится весной в форме краткосрочной (7 дней, ориентировочно 15-20 участников) школы по количественной биологии, с итоговым собеседованием. Результатом второго тура может являться приглашение на **Летнюю Экологическую школу** для обучения на отделении физико-математической биологии (ФМБио).

За справками и разъяснениями можно обращаться в Оргкомитет олимпиады:

по электронной почте okshtein@yandex.ru или по тел. (495) 1299768 (Игорь Леонидович Окштейн, сот. 8-916-1657538; Алексей Артемович Васильев), arnautova@mail.ru (Наталья Александровна Арнаутова, сот. 8-915-244-93-27).

Открытая заочная олимпиада по количественной биологии

1. Мышь на чашке весов теряет 0,012 г массы в час. Считая, что мышь не потеет, а субстратом дыхания являются углеводы, оценить расход субстратов. Какую массу может иметь эта мышь?

2. Энергетические затраты волнистого попугайчика (измеренные как потребление O_2) при больших скоростях полета представлены в таблице. Попробуйте объяснить эти данные, считая, что попугайчик при движении должен разгонять до своей скорости вытесняемые им объемы воздуха.

| | | | |
|---|------|------|------|
| (i) Потребление O_2 , л $kg^{-1}ч^{-1}$ | 22,5 | 26 | 35 |
| (v) Скорость, км/ч | 34,5 | 42,3 | 47,5 |

Можно ли экстраполировать (и как, если можно) представленные данные в область больших и меньших скоростей? Иначе: можно ли сказать, какой должна быть кривая для затрат в зависимости от скорости в более широком диапазоне скоростей?

3. Дыхательная техника. В некоторых восточных единоборствах бросок одним партнером другого выполняют в качестве совместного дыхательного упражнения. Такая практика подразумевает, что количество кислорода за один цикл вдох-выдох (соответственно из вертикального положения в

горизонтальное и обратно) достаточно для совершения в аэробном режиме работы по перемещению тела (точнее двух тел) при броске. Попробуйте оценить правильность последнего утверждения с помощью количественного расчета.

4. Коэффициент диффузии определен по формуле

$$J = D S \Delta c / \Delta x,$$

где J – поступление кислорода через слой толщиной Δx и площадью S , Δc – разность концентраций кислорода по разные стороны этого слоя.

Значение коэффициента диффузии кислорода в воде $D = 2,6 \cdot 10^{-5} \text{ см}^2 \text{ с}^{-1}$ при 25°C .

Объясните с этой точки зрения экспериментально установленное значение коэффициента обмена O_2 через легкие $\gamma = 0,33 \text{ л O}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$?

5. При погружении в воду ныряющие животные выдыхают воздух. Некоторые из ныряльщиков этого не делают. Как правильнее нырять с точки зрения экономии усилий при погружении на большую глубину (желая всплыть обратно)?

6*. Известно, что в носовой полости пустынной игуаны накапливается жидкость из носовых солевых желез, используемая для увлажнения вдыхаемого воздуха. Предполагается, что механизм увлажнения и изменения за счет этого температуры в дыхательных путях позволяет существенно экономить воду в условиях пустыни. Попробуйте понять, возможно ли это сделать и получите соответствующие оценки (сколько так можно сэкономить). Учтите, что поток воздуха при необходимости можно пропускать как через носовое, так и ротовое отверстие.

Приложение Задачи по количественной физиологии

Васильев Алексей Артемович, Окштейн Игорь Леонидович

Обозначения в ссылках:

ТБл – Васильев А.А. «Теоретическая биология», часть 1, М., МФТИ, 2002.

ФЖ – Шмидт-Ниельсен К. «Физиология животных: приспособление и среда», в 2-х т., М., Мир, 1982.

РЖ – Шмидт-Ниельсен К. «Размеры животных: почему они так важны?», М., Мир, 1988.

Многие школьники со склонностью к точным наукам воспринимают биологию как науку, в которой есть очень много описательной информации (подробных описаний жизнедеятельности), но нет расчетов, подобных физическим.

Так и было еще 10-15 лет назад, но сейчас уже все изменилось. Наряду с широко обсуждаемыми успехами молекулярной биологии и медицины, где получено много новых интересных качественных результатов, все более эффективными становятся количественные расчеты.

Живой организм можно рассчитывать. Такой расчет чем-то похож на расчеты, выполняемые инженерами для технических систем, но и во многом отличается.

В самом широком смысле такие расчеты рассматривает теоретическая биология [ТБл], которая объединяет биофизические подходы, количественную биологию, экономические подходы, представление о непредсказуемости индивидуального поведения как фундаментального свойства живого организма и т.д.

Полезно представить себе имеющиеся возможности в простейшем варианте, когда по аналогии с физикой определен некоторый набор количественных закономерностей и параметров (постоянных) в них, аналогичных фундаментальным физическим постоянным. Такой простой набор под названием «Справочные данные» дан в конце этого текста. Отличие биологических постоянных от физических в том, что, как правило, для первых нет смысла определять более двух значащих цифр.

Важнейшие постоянные – это:

1. Энергетический эквивалент одного литра кислорода при дыхании (аэробном) – примерно 20 кДж энергии
/1 л O₂ соответствует получению
2. коэффициент обмена O₂ через ед. поверхности органов дыхания (легких, жабр, влажной кожи, используемой для кислородного обмена):

$$\gamma = 0,33 \text{ л O}_2 \text{ м}^{-2} \langle \text{поверхности альвеол} \rangle \text{ ч}^{-1};$$

3. максимальная сила сокращения мышц 40-50 Н/см² <площади поперечного сечения мышцы>;

Несколько важных закономерностей:

1. Основной обмен (необходимые энергозатраты в состоянии покоя, т.е. поддержания организма в состоянии готовности для выполнения самых разнообразных физиологических нагрузок), выраженный в форме скорости потребления O₂ в час (m - масса в кг)

$$\text{у теплокровных (39}^\circ\text{C): } I_0 = 0,7 m^{3/4} \text{ л O}_2\text{/ч;}$$

$$\text{у холоднокровных (20}^\circ\text{C) } I_0 = 0,04 m^{3/4} \text{ л O}_2\text{/ч}$$

2. Метаболический диапазон, то есть диапазон между максимально достижимым (его можно поддерживать только в течение короткого времени) и минимально возможным уровнем метаболизма: обычно от I_0 до $10I_0$

3. Затраты на движение в зависимости от размера (m – масса в кг):

$$\text{бег} \quad 2,7 m^{-7/18} \text{ ккал/(кг км)}$$

$$\text{полет} \quad 0,9 m^{-5/18} \text{ ккал/(кг км)}$$

$$\text{плавание} \quad 0,4 m^{-5/18} \text{ ккал/(кг км)}$$

Эти величины определены путем измерения скорости потребления O₂ (т.е. равны выделению энергии в форме теплоты, которое сопровождает движение, и, следовательно, уже учитывают КПД превращения химической энергии в механическую работу) за вычетом основного обмена

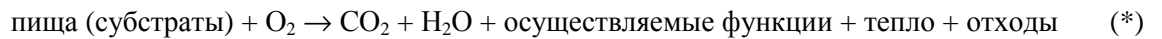
4. Площадь поверхности тела (m^2) в зависимости от массы организма (кг)

$$S(m) = 0,1 m^{2/3}$$

Есть два подхода при использовании информации такого рода для количественного анализа жизнедеятельности.

Первый – пытаться объяснить происхождение наблюдаемых закономерностей и значения входящих в них величин.

Например, пересчет литров O_2 в Дж следует из стехиометрии биохимических превращений. Дыхание животных можно описать следующим уравнением:



Продукция тепла, потребление кислорода и образование воды в процессе жизнедеятельности связаны между собой. Соответствующие количественные характеристики зависят от вида энергетического субстрата (используемых питательных веществ), как показано в таблице.

Как видно из таблицы, количество энергии, получаемой при потреблении 1 литра кислорода, мало отличается при использовании различных субстратов. Если принять, что один литр эквивалентен 4,8 ккал = 20 кДж, то ошибка не превысит 5%.

| питательное вещество | ккал/г | л O_2 /г | ккал/ л O_2 | ДК= CO_2/O_2 | г H_2O /г | г H_2O / ккал |
|-------------------------|--------|------------|---------------|-------------------|-------------|--------------------|
| Углевод | 4,2 | 0,84 | 5,0 | 1,00 | 0,56 | 0,13 |
| Жир | 9,4 | 2,0 | 4,7 | 0,71 | 1,07 | 0,11 |
| Белок (→ мочевины) | 4,3 | 0,96 | 4,5 | 0,81 | 0,39 | 0,09 |
| белок (→ мочевины к-та) | 4,25 | 0,97 | 4,4 | 0,74 | 0,50 | 0,11 |

⇒ пересчет 4,8 ккал = 20 кДж = 1 л O_2

Общность строения позвоночных животных объясняет формулу зависимости площади от массы тела (интересно, что она применима для столь разных по форме животных, как змея, еж и собака [РЖ, с.]).

Общность функционирования объясняет равенство коэффициента обмена O_2 через ед. поверхности органов дыхания у разных животных. Наблюдаемому равенству есть и дополнительные объяснения экономического характера. Если бы одни организмы использовали имеющиеся возможности в полной мере, а другие – нет, то первые имели бы существенное конкурентное преимущество (это объясняют экономические соображения). Физико-химические соображения объясняют, почему значения коэффициента обмена не отличаются при дыхании в воде и в воздухе. Аналогично можно объяснить наличие максимальной силы сокращения на единицу площади.

Зависимость основного обмена от массы (и другие закономерности энергопотребления) объяснить сложнее. В частности, их связь с механической прочностью и перемещением конечностей см. в книге К.Шмидта-Ниельсена «Размеры животных: почему они так важны?» [РЖ, с.].

Можно найти также объяснения другим важным закономерностям и наблюдаемым характеристикам.

Наблюдаемое содержание гемоглобина объясняет оптимизационная альтернатива в задаче про кровь.

В медицинской или экспериментальной биологической практике кровь разделяют на фракции центрифугированием, при котором происходит осаждение эритроцитов, а плазма крови оказывается над ними. Смешивая затем разделенные фракции, можно, в частности, подобрать любое желательное содержание эритроцитов и соответственно гемоглобина в получаемом препарате крови и за счет этого изменять ее свойства.

Таблица показывает, как изменяется вязкость крови в зависимости от соотношения эритроцитарной фракции (вариант: гемолизированная кровь – это кровь с разрушенными эритроцитами) и фракции плазмы крови.

| содержание гемоглобина c , г/100 мл крови | 0 | 5 | 10 | 15 | 18 |
|--|---------------------------------------|-----|-----|-----|-----|
| | вязкость крови η , 0,01 г/(см с) | | | | |
| интактные эритроциты | 1,8 | 2,5 | 3,7 | 5,8 | 9,0 |
| гемолизированная кровь | 1,8 | 2,2 | 2,8 | 3,6 | 4,6 |

Вязкость крови важна для кровообращения и естественно было бы предположить, что содержание гемоглобина в ней позволяет наилучшим образом удовлетворять потребности организма. Какое содержание гемоглобина в цельной крови следует считать наилучшим с учетом приведенных данных? Течение крови подчиняется закону Пуазейля (если не считать, что при малом диаметре сосудов в капиллярах величина потока несколько превышает значение, рассчитываемое по формуле Пуазейля).

Решение (исх. данные – ФЖ, с.106; закон Пуазейля и кровь – с. 167). Оптимизационная альтернатива очевидна: при малом содержании гемоглобина кровь легко перекачивать (она имеет низкую вязкость), но в этом случае она переносит мало кислорода; при высоком содержании гемоглобина кровь превращается в желе и ее невозможно перекачивать.

Переносимое количество кислорода определяет произведение потока Q (по формуле Пуазейля) на концентрацию кислорода, которая пропорциональна содержанию гемоглобина. Перенос кислорода в зависимости от содержания гемоглобина определяет отношение $c/\eta(c)$ (другие величины не зависят от содержания c).

⇒ максимальный перенос обеспечен при содержании гемоглобина <в интактных эритроцитах>, определяемом как максимум отношения $c/\eta(c)$. При графическом решении (плавно соединяя точки зависимости $\eta(c)$ по данным из таблицы) положение максимума можно определить, проводя из начала координат касательную к графику (такой способ представлен в РЖ, с.). При таком решении или непосредственно из таблицы видно, что вблизи максимума $c/\eta(c)$ есть широкое плато, где отношение практически не изменяется. Это позволяет понять, почему содержание гемоглобина в норме заметно отличается, в частности, у мужчин (13–16 г/100 мл крови) и женщин (12–14 г/100 мл крови).

/Этот вывод менее очевиден при аналитическом решении (например, интерполируя табличные данные зависимостью типа сплайна, а затем находя дифференцированием максимум отношения $c/\eta(c)$), которое требует к тому же значительно больше усилий. /

Максимуму отношения $c/\eta(c)$ в диапазоне 125–140 г отвечает наблюдаемое **содержание кислорода** около 200 мл/л (учитывая, что одной молекуле кислорода отвечает 17000 Да в молекуле гемоглобина, а моль газа при 37° – это примерно 25 л)

Задача про высоту прыжков объясняет **зависимость высоты прыжка с места от массы прыгательной мускулатуры**.

Задача о высоте прыжка для организмов с различной массой, подобных по строению.

Рекорд по прыжкам в высоту с места принадлежит малому галаго – небольшому тропическому примату, который весит около 250 г. Оценить высоту рекордного прыжка галаго, если известно, что крупные прыгательные мышцы составляют почти 10% массы его тела, а максимальная сила сокращения мышц <у самых разных животных – от насекомых до человека> составляет 40–50 Н/см² поперечного сечения мышцы. Как высота прыжка зависит от массы животного при условии геометрического подобия?

Решение. Масса прыгательных мышц 25 г. Это соответствует объему $V_{\text{мышц}} = 25$ мл, учитывая, что плотность живых тканей мало отличается от плотности воды (в общем случае связь массы и объема $m = \rho V$). Развиваемая сила $F = f S$, где $f = 40\text{--}50$ Н/см², а S – площадь поперечного сечения мышц. Совершаемая работа $A = F \Delta l$ (где Δl – растяжение мышцы) идет на увеличение потенциальной энергии при прыжке, которая составляет $E = m g h$. Растяжение мышц – 40–50% их длины, т.е. $\Delta l = 0,4\text{--}0,5 l$.

Отсюда $f S \Delta l = m g h$, т.е. $h = f S \Delta l / (m g) = 0,4\text{--}0,5 f V_{\text{мышц}} / (m g) = 1,6\text{--}2,5$ м, где учтено, что $S l = V$. Реальная высота рекордного прыжка немногим более 2 м.

Полученный ответ можно представить в зависимости от отношения $a = V_{\text{мышц}} / V$, где V – объем тела. Тогда $h = 0,4\text{--}0,5 a f / (\rho g)$, т.е. высота прыжка (относительно центра масс) зависит не от массы животного, а от относительной массы прыгательной мускулатуры. Для очень мелких животных (размером с блоху) эта высота уменьшается из-за силы сопротивления воздуха.

Развитие: оценка времени разгона и развиваемой мощности (как дополнение списка рассчитанных величин в ФЖ, с.)

В связи с высотой прыжка можно обсуждать **связь мировых рекордов в беге на 100 метров, прыжка с шестом, тройного прыжка и прыжка в длину**.

Как связаны между собой скорости бега на короткую дистанцию, высота подъема при прыжке в высоту с места и при прыжке в высоту с шестом; длина прыжка в длину, длина тройного прыжка?

Решение. Прыжок в высоту с шестом – это преобразование кинетической энергии разбега, к которой присоединяется дополнительный толчок при прыжке, в потенциальную энергию подъема: $mgh = mv^2/2$. Если принять скорость разбега за 10 м/с, то высота прыжка за счет разбега $h = v^2/2g = 5$ м. С ней суммируется энергия толчка одной ногой, т.е. еще 0,5 м или около того (человек - не галаго). Нужно учесть также, что исходное положение центра тяжести выше поверхности на 70-90 см.

Аналогично: прыжок в длину ограничен длиной 10 м, учитывая, что кинетическая энергия разгона суммируется с энергией толчка одной ногой. Вспомним решение задачи о движении тела, брошенного со скоростью v под углом α к горизонту. Время движения t до обнуления вертикальной составляющей скорости достижения определяет вертикальная составляющая начальной скорости: $v \sin \alpha = g t$. Тогда расстояние до точки падения $l = 2 t v \cos \alpha = v^2/g \sin 2\alpha$ (учитывая, что падение после обнуления вертикальной составляющей скорости также займет время t). Максимальная длина $l = v^2/g$ получается при начальном угле 45°. При этом максимальная высота $h = gt^2/2 = v^2/2g \sin^2 \alpha = l/4$. При начальной скорости полета около 10 м/с высота составляет 2,5 м. Однако такой расчет для описания реальных прыжков в длину следует использовать с большой

осторожностью. Каждый знает, что реальная траектория прыгунов выглядит гораздо более пологой. Кстати, если бы прыгун мог без потери энергии переориентировать начальную скорость в любом другом направлении, то шест ему был бы не нужен (и высота прыжка высоту без шеста составляла бы не 2,4 м, а 5-6 м, как высота прыжка с шестом). Очевидно, есть ограничения на преобразование направления скорости, точнее, при изменении направления неизбежны потери, которые тем больше, чем больше изменяется направление. Для ориентира можно учесть примерно трехкратное различие высоты прыжка в высоту с шестом и без шеста (если отсчитывать от центра тяжести). При такой интерпретации ясно, что при изменении направления на 90° потери составляют не менее $2/3$ от исходной энергии (в действительности они еще больше, если учесть вклад в энергию от прыжка без учета разбега). Другой очевидный ориентир – отсутствие существенных потерь, если направление не изменяется. Тогда ясно, почему прыгун использует более пологую траекторию, чем для начального угла 45° . Он выбирает угол, позволяющий использовать наличие вертикальной составляющей, при котором потери за счет изменения направления еще не слишком велики. При полном отсутствии последней длину прыжка будет описывать падение с высоты центра тяжести бегущего человека до высоты центра тяжести в лежачем положении. Тогда (при падении с высоты около 0,5 м со скоростью около 10 м/с) время прыжка 0,3 с, а расстояние (длина прыжка) будет лишь около 3 м.

Вариант представления прыжка: горизонтальная составляющая за счет разбега (около 10 м/с), вертикальная – за счет толчка (1 м/с в соответствии с задачей о высоте прыжков с места, учитывая неудобство комбинированного движения и то, что человек не идеальный прыгун как галаго). Тогда практически нет потерь и соотношение скоростей 10/1 или несколько менее.

/Отметим, что наблюдение за реальной траекторией прыжка (считая, что прыгун выбирает такой вариант, при котором длина прыжка максимальна) позволяет определить третью ориентирующую точку для определения функции потерь в зависимости от направления по отношению к исходному.

Еще одно интересное развитие: обсудить физическую сторону преобразования энергии при изменении направления (шест как аналог стержня маятника и/или как упругий элемент; нога в том же качестве; упругие сухожилия животных, передвигающихся прыжками, как кенгуру; прыжок в высоту после разбега с помощью упругой подставки в гимнастике).

+ по аналогии с задачей про гемоглобин можно обсудить ширину плато вблизи 45° и возможности использовать такое плато/

Тройной прыжок это разгон и три последовательных толчка одной ногой (с последовательными потерями скорости при толчках). Развитие этой темы: задача про кенгуру (попробуйте ее решить)

0. Интенсивность обмена у кенгуру в зависимости от скорости передвижения качественно отличается от интенсивности обмена других теплокровных животных. Если у других животных, бегущих на четырех конечностях, обмен возрастает примерно линейно во всем диапазоне скоростей от нуля до 30 км/ч, то у кенгуру обмен сначала быстро возрастает в диапазоне от 0 до 7 км/ч (когда передвижение происходит «на пяти конечностях», которыми являются 4 лапы и хвост), а затем практически не изменяется. В диапазоне от 7 до 25 км/ч (когда кенгуру передвигается прыжками на задних лапах, а массивный хвост используется для балансировки) практически не изменяется также и число прыжков в единицу времени, составляя 150 прыжков/мин при скорости 20 км/ч. Чему равна высота прыжка кенгуру при этой скорости и какой должна быть интенсивность обмена?

Под каким углом к горизонту прыгает кенгуру и можно ли за счет изменения углы увеличить отношение скорость (расстояние)/затраты? Учтите, что 40% потенциальной энергии прыжка кенгуру запасает в упругом сухожилии и она используется в следующем прыжке.

Можно ли оценить (какое предположение для этого нужно сделать), какую силу развивают мышцы кенгуру при прыжке и как она соотносится со значением в справочных данных?

Построить в абсолютных единицах ($л\ O_2\ кг^{-1}ч^{-1}$) зависимость обмена от скорости для кенгуру массой 18 кг и теплокровного животного той же массы, передвигающегося на четырех конечностях. Чем можно объяснить отличие этих зависимостей и ожидаемые предпочтения при выборе кенгуру скорости своего передвижения?

Второй подход – считать, что перечисленные закономерности выполнены, и выводить следствия из них.

Например, можно обратить внимание на различную зависимость от массы различных важнейших характеристик организма: основной обмен пропорционален $m^{3/4}$, площадь поверхности пропорциональна $m^{2/3}$, энергия, необходимая для подъема тела пропорциональна собственной массе m .

Из сравнения площади тела и наблюдаемого энергопотребления организма следует **необходимость в органах дыхания**

необходимость в специализированных органах дыхания для теплокровных и холоднокровных организмов

Органы дыхания необходимы, если площадь поверхности тела недостаточна для обеспечения требуемого потока кислорода. Требуемый поток задан наблюдаемой интенсивностью обмена. Интенсивность обмена I растет с увеличением массы (вместе с интенсивностью основного обмена I_0 , который пропорционален $m^{3/4}$). Поступление кислорода через единицу поверхности

определяет коэффициент обмена для специализированных органов γ (см. выше или в справочных данных). Если рассматривать поступление через поверхность тела, то оно не превышает величины γS , где $S(m) = 0,1 m^{2/3}$ – площадь поверхности тела (m^2) в зависимости от массы организма (кг).

Тогда критическое условие

$$I = \gamma S$$

Подставляя в качестве I значение I_0 для теплокровных, получим критическую массу (как максимально возможную, т.к. увеличение I в сравнении с I_0 даст уменьшение массы) из уравнения

$$0,7 m^{3/4} = 0,33 0,1 m^{2/3}$$

Решение как масса порядка $(1/20)^{12}$ кг очевидно не имеет смысла, что означает невозможность существования теплокровных организмов без специализированных органов дыхания (многократно увеличивающих поверхность обмена).

Для холоднокровных при $I_0 = 0,04 m^{3/4}$ л $O_2/ч$ критическая масса имеет порядок 1 кг, но интерпретация такого значения требует большой аккуратности, учитывая возведение в 12-ю степень отношения коэффициентов в правой и левой части (и зависимость I_0 от температуры). Если обмен больше основного двукратно, то критическая масса будет меньше примерно в 4000 раз, составляя доли грамма. В реальности есть холоднокровные организмы, например, безлегочные саламандры с массой несколько грамм. Этот факт можно объяснить их активностью при температуре ниже 20° , при которых определена величина I_0 (в частности, пребыванием в воде). Величина I_0 зависит от температуры экспоненциально, уменьшаясь вдвое или более с уменьшением температуры на 10° . Высокая активность для них возможна кратковременно за счет анаэробных процессов с последующим длительным восстановлением

Из сравнения наблюдаемого энергопотребления и мощности при подъеме вверх следует **различие способности подниматься вверх для организмов с различной массой**

обременительность подъема вверх в зависимости от массы

Насколько различаются между собой скорости подъема вверх по дереву, развиваемые медведем (масса 256 кг) и белкой (масса 1/16 кг). Реальна ли скорость подъема 1 м/с?

Решение. Для медведя $I_0 = 0,7 \cdot 64$ л $O_2/час = 45$ л $O_2/час = 900$ кДж/час = 250 Вт. При скорости подъема 1 м/с требуемое энергопотребление $I = mgv/КПД = 256 \cdot 10/0,25 = 10\ 000$ Вт, что нереально. Если считать, что предельная мощность составляет $10 I_0$, то скорость подъема не превышает 0,25 м/с.

Для белки эта величина в 8 раз больше (учитывая различие масс, тенденция $m^{-1/4}$) и при том же предположении составит 2 м/с.

Список задач такого рода можно продолжить. Основу для формулирования задач по количественной физиологии дает книга Шмидта-Ниельсена «Физиология животных» (можно также использовать книги: В.Н.Казаров, В.А.Лекаев, Н.И.Тарапата «Физиология в задачах», Феникс, Ростов-на-Дону, 1996; В.А.Лекаев «Ключ к пониманию физиологии»)

Предлагаем Вам еще несколько задач. Попробуйте решить некоторые из них (хотя бы одну). Для этого Вам понадобятся не только знания по биологии, но и знания по физике, химии, математике.

Попробуйте сформулировать дополнительные соображения, которые важны для применимости полученного Вами решения.

1. Некоторые биофизики утверждают, что человек способен развивать мощность до 20 кВт. С какой скоростью тогда человек мог бы бежать по лестнице или в гору? Какое ускорение он мог бы тогда развивать? Попробуйте сравнить его с ускорением при прыжке с места.

Какое потребление пищи было бы при этом необходимо? Какой режим кровообращения необходим для поддержания такой активности при известных характеристиках системы кровообращения (содержание гемоглобина, кислородная емкость крови, объем крови, объем сердца)? Способна ли сердечная мышца обеспечить требуемый режим?

Какой темп испарения влаги требуется для того, чтобы поддерживать постоянную температуру тела в этом режиме? Какой результирующий темп потери веса будет сопровождать этот режим?

2. Общие метаболические затраты для собаки весом 18 кг возрастают в зависимости от скорости линейно так, что при изменении скорости в диапазоне от 1,3 км/ч до 10 км/ч затраты возрастают с 0,9 до 2,4 л O_2 на кг веса в час. Чем можно объяснить наблюдаемую зависимость и порядок затрат?

3. Известно, что птицы способны к длительным перелетам на дальние расстояния. Определить, какая масса птицы критична с точки зрения перелета на расстояние 3000 км. Способна ли к перелету на такое расстояние птица размером с воробья?

4*. Известно, что наиболее крупные наземные и морские животные не являются хищниками, а ориентированы на потребление первичной продукции биомассы в виде растительной пищи или фитопланктона. Можно

предположить, что следующим шагом в эволюции могло бы быть совмещение активного образа жизни и фотосинтеза как надежного и независимого от посредничества других организмов способа поддержать активный образ жизни. Весьма привлекательной выглядит перспектива не перерабатывать грубую растительную пищу, а сразу синтезировать за счет энергии света необходимые питательные и пластические вещества, принимая наиболее удобное положение для фотосинтеза (в частности, при необходимости занимая для этого место поверх других фотосинтезирующих организмов).

Проанализируйте в количественном выражении возможность (и целесообразность) совмещения фотосинтеза и двигательной активности (например, в варианте «фотосинтезирующий человек», что дало бы для защитников животных возможный идеальный образ человека будущего), учитывая характерную фотосинтетическую продуктивность листьев $20 \text{ мкмоль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ при ярком солнечном освещении (сухой вес 1 дм^2 листовой поверхности, обеспечивающий такую скорость фотосинтеза, составляет примерно $0,5 \text{ г}$) и потребности, обеспечивающие двигательную активность животных, которые в зависимости от массы тела m составляют в покое для теплокровных организмов $0,7 \text{ м}^{-1/4}$ ($\text{л O}_2 \text{ кг}^{-1} \text{ч}^{-1}$), а для холоднокровных – $0,04 \text{ м}^{-1/4}$ (при температуре среды 20°C).

Учтите также, что поступление CO_2 (A) неизбежно сопряжено с потерями воды (E), которые на два–три порядка больше в расчете на число молекул (точнее, $E/A = 1,6 \Delta w/\Delta c$, где Δc – разность концентраций CO_2 в воздухе и хлоропласте, а Δw – дефицит давления паров воды в воздухе, определяемый как разность между насыщающим давлением паров воды и наблюдаемым давлением паров при данной температуре).

Демонстрацию необходимости согласования широкого разнообразия физиологических и биотехнологических возможностей дает задача про кита:

Известно, что ныряющие животные перед погружением в воду выдыхают воздух из легких. Это позволяет осуществить гораздо более быстрое погружение в воду и многократно уменьшить выделение азота из крови при подъеме с большой глубины (т.е. предотвратить развитие кессонной болезни). С учетом выдоха запас кислорода в легких не вносит существенного вклада в их кислородный баланс при погружении. Зато у них значительно больше кислородная емкость крови (у тюленей и китов кислородная емкость крови составляет $300\text{--}400 \text{ мл/л}$ крови <в сравнении с 200 мл/л у человека>) и больше общий объем крови. Для оценок принять, что общий объем крови двукратно превосходит объем крови у других животных того же размера. Кроме того, известно, что у ныряющих животных с погружением в воду происходит значительное уменьшение основного <кислородного> обмена, за счет чего они могут проводить под водой значительно более длительное время, чем другие животные того же размера (в частности, наблюдают десятикратное уменьшение частоты сердечных сокращений, уменьшение кровоснабжения почек, мышц других органов, переключение на анаэробные процессы в мышцах).

В океане на глубине 4 км было найдено тело кита, зацепившегося за препятствие. Предполагают, что кит нырнул на эту глубину. Оценить, насколько реально это предположение, принимая, что масса кита составляет 10 т .

Решение. На основании данных, приведенных в условии и справочных данных можно проанализировать достаточность имеющегося запаса кислорода, исходя из баланса:

$$\text{запасы кислорода} = \text{затраты на основной обмен} + \text{затраты на погружение}$$

Оценка запасов кислорода: $2 \cdot 0,055 \cdot 10^4 \text{ л}$ крови 350 мл/л крови = 385 л O_2 . Возможность существенно увеличить запасы – за счет кислорода, связанного с миоглобином в тканях (тогда вполне можно ожидать, что общий запас будет больше в 2 раза и даже более по сравнению с полученной оценкой) + можно проверить, что в легких будет малое количество кислорода (объем легких 630 л , в которых 130 л кислорода, после выдоха – значительное уменьшение, т.е. по сравнению с другими запасами вклад мал, но заметен)

Затраты на основной обмен – это $I_0^* t$, где I_0^* – основной обмен, t – время пребывания под водой, которое зависит от скорости погружения и всплытия. Полезно оценить ориентировочное время пребывания кита под водой, считая, что само погружение и всплытие не требуют затрат кислорода. Если принять $I_0^* = 1/2 I_0$, то $t = \text{запасы}/I_0^* = 2 \cdot 385 \text{ л O}_2 / 0,7 \cdot 1000 \text{ л/ч}$ составляет около часа. Преодоление расстояния $6,8 \text{ км}$ за это время (т.е. передвижение со скоростью 7 км/ч) не выглядит нереальным, поэтому имеют смысл дальнейшие оценки.

Затраты на погружение как на плавание с экстраполяцией зависимости в справочных данных дают при погружении на $3,4 \text{ км}$ и последующем всплытии (считаем, что кит не самоубийца) $2 \cdot 3,4 \cdot 0,4 \text{ м}^{13/18} \text{ ккал} = 8850 \text{ кДж}$, т.е. эквивалент 440 л кислорода.

Возможность экономии кислорода при погружении за счет выдоха. В предельном случае, когда исходная плотность кита равна плотности воды, сила, облегчающая погружение после полного выдоха, – это $0,063 \text{ мг}$, т.е. около 6000 Н . Тогда при стационарном режиме плавания сила сопротивления равна этой силе, а значит, экономия за счет этого будет составлять $6000 \text{ Н} \cdot 3,4 \text{ км} = 20 \cdot 10^6 \text{ кДж}$. Это эквивалент 1000 л кислорода (даже если не учитывать КПД превращения химической энергии в механическую, что требует увеличить сделанную оценку еще в 4–5 раз), что в несколько раз превосходит затраты на плавание в одну сторону (220 л). Таким образом, за счет выдоха (даже если отличие плотности кита после выдоха от плотности воды в несколько раз меньше предельной величины $6,3\%$ при оценке выше) затраты на погружение можно многократно уменьшить (если не свести к нулю) в сравнении с плаванием на то же расстояние по горизонтали. Главная

проблема если увеличить плотность по сравнению с водой – это то, что всплытие потребует дополнительной работы против той же силы...

Рациональные затраты при использовании такой возможности – это затраты на начальный разгон (т.е. достижение стационарной скорости погружения). Последние не меньше, чем кинетическая энергия движения, которая имеет порядок десятков кДж (при скорости порядка м/с), т.е. очень мала в сравнении с другими оцениваемыми величинами.

Силу, развиваемую при плавании, можно оценить из удельных затрат на плавание, если считать, что затраты идут на преодоление силы сопротивления, т.е. $q(m) m l = F v t / \text{КПД}$. В силу этого равенства $F = q(m) m \text{ КПД}$, т.е. сила, преодолеваемая китом, это $4,2 \cdot 0,4 \text{ м}^{13/18} \cdot 0,2-0,25 \text{ Н} = 260-325 \text{ Н}$.

Развиваемую китом силу можно оценить также, исходя из удельной силы на единицу площади поперечного сечения мышц. Для мускулатуры, способной работать длительно без утомления эта величина на порядок, меньше максимальной силы $f_{\text{max}} = 40-50 \text{ Н/см}^2$, т.е. имеет порядок $f = 4-5 \text{ Н/см}^2$. При объеме 10 м^3 , поперечное сечение работающих мышц будет иметь порядок долей м^2 . Принимая, что сечение $0,1 \text{ м}^2$, получим силу $4000-5000 \text{ Н}$, т.е. того же порядка, что и сила за счет увеличения плотности. Таким образом, при любом подходе ясно, что за счет изменения плотности можно достичь эффекта, который сравним с возможностями самого кита.

Возможности экономии кислорода при всплытии. Вариант генерации газа, чтобы уменьшить плотность и всплыть за счет архимедовой силы (по аналогии с погружением за счет выдоха), требует энергетических затрат на расширение газа на глубине 3,4 км, где давление 340 атм. Если генерировать объем 100 л, то это потребует энергии $PV = 3400 \text{ кДж}$. Работа существенная в сравнении с затратами на плавание, но дополнительный выигрыш даст последующее расширение газа при всплытии. Иными словами, было бы рационально генерировать небольшое количество газа, выполняя начало подъема за счет собственных усилий. С приближением к поверхности эти усилия можно значительно уменьшить. Расширение генерированного объема газа при всплытии – это одновременно и существенная проблема (с уменьшением внешнего объема при приближении к поверхности объем возрастает в 340 раз, т.е. без дополнительного регулирования объема газа кит лопнет, если этот объем имеет существенное значение на больших глубинах). Вариант: можно исходить из конечного объема газа, равного объему легких (но тогда большую часть расстояния на глубине этот объем не будет давать заметной экономии затрат).

Еще одна возможность – всплытие за счет анаэробной мускулатуры (непосредственно перед всплытием это не влечет за собой каких-либо нежелательных физиологических последствий).

Из оценки по удельным затратам следует, что значение силы сопротивления при плавании кита составляет около 300 Н. Для расчета скорости погружения (а значит, времени пребывания под водой и затрат на основной обмен) важно не только абсолютное значение силы сопротивления, но и ее зависимость от скорости и массы плывущего животного. Если предположить, что это сила Стокса, т.е. $F = 6\pi\eta r v$ (где в качестве r следует рассматривать некий эффективный радиус кита, т.е. величину порядка 1 м), то получим совершенно фантастическое значение скорости $v = 300\text{Н}/6\pi\eta r = 15000 \text{ м/с}$. Это означает, что реальная сила не имеет с силой Стокса ничего общего.

Можно задуматься, почему животные не плавают с такими скоростями, при которых выполнено уравнение Стокса, т.е. затраты на плавание очень малы? Закон Стокса выполнен в пределе малых скоростей, т.е. абсолютное значение скорости в таком режиме тоже мало, а затраты включают не только затраты на движение, но и основной обмен. В результате отношение пройденного расстояния к общим затратам организма также оказывается очень мало. Имеет смысл увеличивать скорость до величины, при которой затраты на движение (даже если они быстро растут с ростом скорости) станут сравнимы с основным обменом (см. оптимизационное утверждение ниже).

В связи с этой задачей можно обсудить выбор предпочтительной скорости передвижения (связь с экономическими соображениями) и связь с гидродинамикой (силой сопротивления среды).

Скорость, к которой относятся затраты на плавание в справочных данных, можно попробовать оценить, исходя из того, что эти затраты отвечают целесообразной скорости передвижения на заданное расстояние для организма соответствующей массы. При необходимости передвижения на большие расстояния выбор скорости отвечает минимальным затратам при выполнении соотношения $\text{расстояние}/\text{затраты} = \text{max}$ или (если делить числитель и знаменатель на время) $v/[I_0 + I(v)] = \text{max}$. Для расчетов удобнее вид

$$\frac{I_0 + I(v)}{v} = \min.$$

Вид зависимости $I(v)$ определяет гидродинамика, и в различных режимах получаем зависимости вида $I(v) = km^\beta v^\alpha$. Уравнению Стокса отвечает потребление $I(v) = F v = 6\pi\eta r v^2$, т.е. значения $\beta = 1/3$, $\alpha = 2$. Другую зависимость того же типа получим, если учесть, что движущееся тело вытесняет объем перед собой, разгоняя его до своей скорости v . За время dt вытесняемый объем $dV = S v dt$, где S – это некоторое эффективное сечение вытеснения. Необходимая для этого энергия (т.е. совершаемая при этом работа) $\rho dV v^2/2$, а развиваемая мощность $\rho S v^3/2$. Если определяет вытеснение, то принимая $S \sim m^{2/3}$, значения $\beta = 2/3$, $\alpha = 3$.

В реальности с увеличением скорости происходит изменение режима плавания (обтекания водой движущегося тела + есть биоинженерные возможности экономно организовать движение тела и конечностей пловца...).

Силу сопротивления описывают формулой $F_{\text{тр}} = C_{\text{тр}} \rho S v^2/2$, где S – поверхность (а не сечение!) и сопротивление $C_{\text{тр}}$ зависит от числа Рейнольдса $Re = \rho l v / \eta$. Для ламинарного пограничного слоя $C_{\text{тр}}$ обратно пропорционально корню квадратному из числа Рейнольдса, для турбулентного пограничного слоя – обратно пропорционально корню пятой степени (РЖ, с. 200).

Зависимость в первом предельном случае можно вывести аналогично выводу формулы Пуазейля (см. например, Сивухин, «Механика», М., Наука, 1977, с. 477). Если предположить, что толщина слоя воды, движущегося вперед вместе с рыбой,

мала в сравнении с ее размерами, то можно представляя рыбу плоской пластинкой шириной a и длиной l . Тогда $S = 2 a l$, а $C_{\text{тр}} = 4/3 \text{ Re}^{-1/2}$ (т.е. $\beta = 1/2$, $\alpha = 2,5$, $k = \dots$) и т.д. (оценка скорости плавания и оптимизация затрат, исходя из гидродинамики...)

Экспериментальная зависимость сопротивления от числа Рейнольдса для шара представлена графически в книге Ландау, Лившиц, т. VI «Гидродинамика» (М., Наука, 1988, с. 256). Оно изменяется от 100 до 0,4 (т.е. более, чем на два порядка) при увеличении Re от 0,2 до 10^3 (затем стабилизация на достигнутом уровне до $\text{Re} = 10^5$, а после т.н. кризис сопротивления с падением сопротивления в несколько раз при почти не изменяющемся Re).

В общем случае для зависимости $I(v) = km^{\beta}v^{\alpha}$ оптимизируемое отношение

$$I_0/v + km^{\beta}v^{\alpha-1} = \min.$$

Этот дает выбор **оптимальной скорости** $v = [I_0 / (\alpha-1)km^{\beta}]^{1/\alpha}$ и ее зависимость от массы (с учетом зависимость от массы основного обмена). Например, принимая $\beta = 1/2$, $\alpha = 2,5$, получим $v \sim m^{1/10}$. (для сравнения: по эмпирической формуле Бретта выбор скорости для лососей описывает уравнение $v = 19.5 l^{1/2}$, где v – скорость плавания (см/с), l – длина рыбы (см), т.е. $v \sim m^{1/6}$).

Отметим, что в любом случае (независимо от значений параметров k и β) отношение $I(v)/I_0 = (\alpha-1)$, а это значит, что значение $I(v)$ **при оптимальной скорости** зависит от массы, также как I_0 .

Такой вывод не приводит к явному противоречию для зависимости затрат на плавание по эмпирическим зависимостям (показатель $13/18 + 1/10$ для $q(m)$ и $v \sim m^{1/10}$ от $3/4$ отличается на $7/100$). Хотя абсолютное соответствие странно ожидать в силу того, что текущие затраты (которые измеряют через увеличение газообмена непосредственно во время нагрузки) – это не все затраты. Есть еще разовые и поддерживающие затраты, которые необходимы, но в значительной мере осуществляются после нагрузки.

Зная затраты на плавание, можно оценить скорость $v = \text{КПД} (\alpha-1)I_0 / F = 2000 \cdot 20/1300 \text{ км/ч} = 30 \text{ км/ч}$. Затем оценка реалистичности этого значения ...

Аналогичный подход можно применить к движению других животных

Для ходьбы и бега прямые затраты зависят линейно с более быстрым возрастанием при больших скоростях (но нужно учитывать все затраты ...)

Полет (по сравнению с плаванием нужно не только преодолеть сопротивление среды, но и силу тяжести...)

5. Зависимость потребления O_2 волнистым попугайчиком от скорости полета приведена в таблице:

| | | | | | | |
|--|------|------|------|------|------|------|
| (i) Потребление O_2 , л $\text{кг}^{-1}\text{ч}^{-1}$ | 33 | 28,2 | 23,5 | 22,5 | 26 | 35 |
| (v) Скорость, км/ч | 18,5 | 24 | 27,8 | 34,5 | 42,3 | 47,5 |

При какой скорости цена полета на заданное расстояние будет минимальной?

Если представить эти данные графически, то можно видеть, что зависимость затрат на передвижение от скорости у волнистого попугайчика близка к параболической, если скорость превышает 30 км/ч (см. таблицу). Возможно ли, что такая зависимость обусловлена тем, что при такой скорости сила сопротивления воздуха возрастает со скоростью квадратично? Дать обоснование.

Соответствуют ли эти данные типовым затратам на полет и ожидаемой ширине метаболического диапазона?

6. Человек <на солнцепеке> в жаркую сухую погоду теряет 1–1,5 л воды в час. Какая часть этой воды теряется за счет тепла, поступающего от внешней среды? Как можно уменьшить потери воды?

Если принять, что потеря воды обусловлена теплообменом на поверхности тела, то какую долю своего веса за то же время (1 час) потеряет <при таком же обустройстве поверхности тела> мелкий грызун весом от 10 до 100 г. **Справочные данные**

0. Обозначения

а.о. – аминокислотный остаток; п.н. – пара нуклеотидов

ЭТЦ – электрон-транспортная цепь;

C₂, C₃, C₄ и т.д. – 2-х, 3-х, 4-х углеродные соединения,

1. Молекулярные массы (1 Да = 1.661 10⁻²⁴ г.):

АТФ – 507 Да

«средний» белок – 30 000 Да; «средний» а.о. – 110 Да; п.н. – 660 Да;

гемоглобин (Hb) – 68 000 Да; миоглобин (Mb) – 17 000 Да

РДФК (рибулезодифосфаткарбоксилаза) – 550 000 Да

2. Характеристики вторичной структуры макромолекул:

белковая α-спираль: правая; на 1 виток приходится 3.6 а.о.; на 1 а.о. приходится 0.15 нм; шаг спирали составляет 0.54 нм; диаметр спирали без учета боковых групп - 0.6 нм;

β-конформация - максимально вытянутая полипептидная цепь: на 1 а.о. приходится 0.347 нм;

коллагеновая спираль: на 1 виток приходится 3 а.о.; на 1 а.о. приходится 0.29 нм;

двойная спираль ДНК (В-конформация): на 1 виток приходится 10 п.н.; вклад каждой п.н. в общую длину молекулы ДНК - 0.34 нм

Размер статистического сегмента: белок – 10 нм; ДНК – 100 нм

3. Универсальные постоянные:

Число Авогадро: N_A = 6.02 10²³ молекул/моль

Элементарный заряд: e = 1.6 10⁻¹⁹ Кл

Число Фарадея: F = eN_A = 23062 кал/(В моль) = 96485 Кл/моль

Постоянная Планка: h = 6.626 10⁻³⁴ Дж с

Универсальная газовая постоянная: R = 8.314 Дж/(моль К)

Постоянная Больцмана: k = R/N_A = 1.38 10⁻²³ Дж/К

Объем моля идеального газа при T = 273.15 К и p = 1 атм:

$$V = RT/p = 22.414 \text{ л/моль.}$$

Коэффициенты пересчета:

1 Кюри (Ci) = 3.7 10¹⁰ Бк = 3.7 10¹⁰ распадов/с;

1 кал = 4.184 Дж. 1 эВ = 1.6 77 010 5-19 0 Дж.

K = °C + 273; 1 атм = 760 мм рт. ст. = 760 торр = 101325 Па.

Количество растворенных в воде газов пропорционально их <парциальному> давлению. При P = 1 атм, T = 15°C

| | | |
|----------------|-----------|----------------------------|
| Кислород | 34,1 мл | O ₂ (г)/л воды |
| Азот | 16,9 мл | N ₂ (г)/л воды |
| Углекислый газ | 1019,0 мл | CO ₂ (г)/л воды |

| | | | | | | | | |
|--|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|-----|
| температура (°C) | 0 | 10 | 20 | 30 | 37 | 40 | 50 | 100 |
| давление паров H ₂ O (% от 1 атм) | 0,6 | 1,2 | 2,3 | 4,2 | 6,4 | 7,3 | 12,2 | 100 |

Вода: вязкость η = 0,01 г/(см с), теплоемкость – 75,5 Дж/моль К = 1 кал/г К; теплота испарения (40°C) – 10,3 ккал/моль

вязкость воздуха η = 0,00018 г/(см с)

теплопроводность **жира** 0,15 Вт м⁻¹град⁻¹ ;

шерсть (шелковая) теплопроводность 80 10⁻⁶ кал см⁻¹с⁻¹град⁻¹; плотность – 0,058 г/см³

объем жидкости, прокачиваемый через щель высотой h, длиной l и шириной a (a << h):

$$Q = 1/12 a^3 h \Delta p / (\eta l)$$

<для цилиндра радиуса r:

$$Q = \pi/8 r^4 \Delta p / (\eta l) \quad (\text{формула Пуазейля})>$$

Интенсивность полного **солнечного света** – 500 Вт/м²

4. Количественные характеристики энергетических процессов:

Энергия АТФ (гидролиз до АДФ и Ф_n) – 45–50 кДж/моль при условиях в животной клетке

35 кДж/моль при условиях в растительной клетке

(30,2 кДж/моль при [АТФ] = [АДФ] = [Ф_n] = 1М)

Энергия НАДФН – 219 кДж/моль → 3 АТФ (в ЭТЦ митохондрий)

(230 кДж/моль в животной клетке при [НАДФН]/[НАДФ] = 10²)

НАДН – 219 кДж/моль → 3 АТФ (в ЭТЦ митохондрий)

(202 кДж/моль в животной клетке при [НАДН]/[НАД] = 10⁻³)

ФАДН → 2 АТФ (в ЭТЦ митохондрий)

Цикл Кребса

ацетил (C₂) → ГТФ + ФАДН + 2 НАДН + НАДФН → 12 АТФ (в ЭТЦ митохондрий)

Гликолиз

глюкоза C₆H₁₂O₆ → 2 АТФ

гликоген (C₆H₁₂O₆)_n → 3n АТФ

Дыхание (гликолиз + цикл Кребса)

C₆H₁₂O₆ + 6O₂ → 6CO₂ + 6H₂O + 2900 кДж → 38 АТФ (в ЭТЦ митохондрий)

5. Энергетические запасы человека

в печени – до 500 г гликогена,

в скелетных мышцах - до 200 г,

в сердечной мышце и в мозгу - около 90 г гликогена.

резервный жир – 67 г на 1 кг массы тела

резервные белки – 67 г на 1 кг массы тела

Продукция тепла, потребление кислорода и образование воды при метаболизме

| питательное вещество | ккал/г | л O ₂ /г | ккал/ л O ₂ | ДК= CO ₂ /O ₂ | гH ₂ O/г | гH ₂ O/ ккал |
|-------------------------|--------|---------------------|------------------------|-------------------------------------|---------------------|-------------------------|
| Углевод | 4,2 | 0,84 | 5,0 | 1,00 | 0,56 | 0,13 |
| Жир | 9,4 | 2,0 | 4,7 | 0,71 | 1,07 | 0,11 |
| Белок (→ мочевины) | 4,3 | 0,96 | 4,5 | 0,81 | 0,39 | 0,09 |
| белок (→ мочевины к-та) | 4,25 | 0,97 | 4,4 | 0,74 | 0,50 | 0,11 |

⇒ пересчет 4,8 ккал = 20 кДж = л O₂

<аллометрические соотношения>

-потребление O₂, *m* - масса в кг

для теплокровных (39°C) $I_0 = 0,7 m^{3/4}$ л O₂/ч

у холоднокровных (20°C) $I_0 = 0,04 m^{3/4}$ л O₂/ч

Размеры тела и соотношения параметров у млекопитающих (с.282)

потребление O₂ (л/ч) $0,696 m^{3/4}$ (I)

потребление O₂ (л O₂/кг • ч) $0,696 m^{-1/4}$ (i)

вентиляция легких (л/ч) $20,0 m^{3/4}$

объем легких (л) $0,063 m^{1,02}$

дыхательный объем (л) $0,0062 m^{1,01}$

объем крови (л) $0,055 m^{0,99}$

вес сердца (кг) $0,0058 m^{0,99} = 0,006 m$

частота дыхания (/мин) $53,5 m^{-0,26}$

частота сокращений сердца (/мин) $241 m^{-0,25}$

масса почек (кг) $0,021 m^{0,85}$

масса печени (кг) $0,082 m^{0,87}$

⇒ площадь поверхности тела (м²) $S(m) = 0,1 m^{2/3}$

обмен O₂ для млекопитающих: $\gamma = 0,33$ л O₂ • м⁻² <поверхности альвеол> ч⁻¹

<затраты на движение в зависимости от размера, *m* – масса в кг>

бег $2,7 m^{-7/18}$ ккал • кг⁻¹ • км⁻¹

полет $0,9 m^{-5/18}$ ккал • кг⁻¹ • км⁻¹

плавание $0,4 m^{-5/18}$

<за пределами диапазона 10⁻³ – 10 кг значения, рассчитанные по приведенной зависимости затрат на плавание можно рассматривать как ориентировочные, непосредственного подтверждения для этой зависимости нет>

КПД превращения химической энергии в механическую в мышце – 20–25% (или менее)

Максимальная сила сокращения мышц – 40–50 Н/см²

6. Содержание в крови у человека (в норме): глюкоза – 3,5–5,5 мМ; кислород – 200 мл O₂(г)/л крови; углекислый газ (все формы)

артериальная кровь – 500 мл CO₂(г)/л крови

венозная кровь – 550 мл CO₂(г)/л крови