

潮間帶燒酒海蜷對熱逆境的防避機制

計畫編號：NSC 90-2515-S-002-002

執行期限：90年08月01日至91年07月31日

主持人：張文亮 國立臺灣大學生物環境系統工程學系

計畫參與人員：高裕群 國立臺灣大學生物環境系統工程學系

林秉石 國立臺灣大學生物環境系統工程學系

林信宏 國立臺灣大學生物環境系統工程學系

一、中文摘要

本研究計畫提出一個定率性的模式，以量化潮間帶燒酒海蜷體溫隨環境而改變的情形。此模式將螺殼與螺體的熱收支分開討論，以增加模式的準確度。其輸入為太陽輻射密度、空氣溫度、地表溫度、風速及相對濕度等；而模式中與燒酒海蜷形態或材質有關的參數都是以量測與實驗求得的。此模式可量化燒酒海蜷在熱逆境防避機制上的優越性。

關鍵詞：定率性的熱收支模式、潮間帶、燒酒海蜷、熱逆境防避機制

Abstract

A deterministic heat budget model has been developed to quantify how the environmental conditions influence the body temperature of the zoned cerith (*Batillaria zonalis*) in the intertidal zone. Heat budget equations for shell and body are segregated respectively to improve accuracy of this model. Environmental inputs of this model are solar flux density, air temperature, ground temperature, wind speed, and relative humidity. Morphological and material parameters of the model have been determined by measurement or experiment. This model could quantify how excellent the heat stress avoidance mechanisms of the zoned cerith are.

Keywords: Deterministic heat budget model, Intertidal zone, Zoned cerith (*Batillaria zonalis*), Heat stress avoidance mechanisms

二、計畫緣由與目的

潮間帶(intertidal zone)的生物在形態上(morphological)、生理上(anatomical)與行為上(behavioral)有特殊的方法與機制以適應變化劇烈的溫度；由於生物通常棲息於接近致死溫度上限處，這些機制便是以避熱為主。燒酒海蜷(*Batillaria zonalis*)便是一種具有良好避熱機制的潮間帶螺類，但其為人所熟悉的原因卻在於身為一種有名的臺灣小吃的素材。在本計畫中便建立一個定率性的模式以量化環境條件對於燒酒海蜷體溫的影響，以證明其在熱逆境防避上的優越性。

三、理論模式及試驗方法

燒酒海蜷的熱收支模式可以寫為：

$$Q_{stored} = Q_{sol} + Q_{long} + Q_{cond} + Q_{conv} + Q_{evap}$$

其中 Q_{cond} 、 Q_{conv} 、 Q_{evap} 、 Q_{sol} 、 Q_{long} 分別為熱經由傳導、對流、蒸發散、短波輻射和長波輻射所傳遞的速率， Q_{stored} 則是熱貯存於體內的量隨時間變化率。

由於材質的差異， Q_{stored} 需分為螺體 ($Q_{stored, body}$) 與螺殼 ($Q_{stored, shell}$) 兩部分：

$$Q_{stored} = Q_{stored, shell} + Q_{stored, body} \\ = (m_{shell} c_{shell}) \frac{d(T_{shell})}{dt} + c_{body} m_{body} (t) \frac{d(T_b)}{dt}$$

其中 T_{shell} 螺的殼溫， m_{shell} 、 c_{shell} 為螺殼的質量與比熱； m_{body} 、 c_{body} 為螺身體的質量與比熱。

在自然環境中，螺殼與螺體的溫度會有很大的不同(Willmer et. al., 2000)，由於兩者互相接觸，溫度的差異便會導致傳導

熱傳遞，因此 Q_{cond} 要拆為殼內($Q_{cond,ground}$)與對地($Q_{cond,shell}$)兩部分：

$$Q_{cond} = Q_{cond,ground} + Q_{cond,shell}$$

$$Q_{cond,ground} = -k_{cond} A_{cond,ground} \frac{(T_b - T_g)}{r}$$

$$Q_{cond,shell} = -k_{cond} A_{cond,shell} \frac{(T_b - T_g)}{r}$$

其中 k_{cond} ，為螺體的導熱性， $A_{cond,ground}$ 是螺和地面接觸的面積， $A_{cond,shell}$ 是螺殼和螺體的接觸面積， T_g 表示地溫， r 表示螺的質心到殼平均距離。

在不考慮擴散以及反射而來的太陽短波輻射時，太陽短波輻射項可以表示為：

$$Q_{sol} \approx \frac{(1 - \alpha)}{\sin \theta} A_{sol} S$$

其中 S 是太陽輻射通量(W/m^2)， A_{sol} 是螺類正對太陽方向的投影面積， α 為表面反照率，表示總太陽輻射被反射的比率，是螺殼形態的函數， θ 是太陽高度角(solar elevation angle)。

由於螺殼一面對地而一面對天，因此長波輻射必須分為：向天空傳遞與 ($Q_{long,sky}$) 向地面傳遞($Q_{long,ground}$)兩部分：

$$Q_{long} = Q_{long,sky} + Q_{long,ground}$$

$$Q_{long,sky} = \sigma A_{long,sky} (\varepsilon_{snail} T_{shell}^4 - \varepsilon_{sky} T_a^4)$$

$$Q_{long,ground} = \sigma A_{long,ground} (\varepsilon_{snail} T_{shell}^4 - \varepsilon_{ground} T_g^4)$$

其中 σ 為 Stefan-Boltzmann's 常數， T_a 空氣溫度， $A_{long,sky}$ 與 $A_{long,ground}$ 分別為螺殼朝向地以及朝向天的面積。 ε_{snail} 與 ε_{ground} 為螺殼以及地面的長波輻射放射率(emissivity)，兩者值均趨近於 1.0。 ε_{sky} 是天空的長波輻射放射率，其值介於 0.75(寒冷而無雲的夜晚)~1.0(多雲而溫暖的白天)。

熱在螺殼與其周圍環境隨著流體(空氣)的流動而傳遞，其速率可簡化寫為：

$$Q_{conv} = h_c A_{conv} (T_{shell} - T_a)$$

其中 A_{conv} 表示螺殼暴露於空氣中的總面積， h_c 是強制熱對流係數(forced convection coefficient)，是流體、流場與螺殼大小、形貌的函數，必須以實驗決定。流場與強制熱對流的關係經過經過無因次化以後，可寫為：

$$Nu = B Re^n$$

其中 Nu 紐賽爾數(Nusselt number)， Re 為雷諾數雷諾數(Reynolds number)， B 與 n 為

實驗結果的常數，反應螺殼形態對於強制熱對流的影響。

水分蒸發而釋出的熱損失率可以表示為水的潛熱乘以質量損失率。水的蒸發和當時空氣的潮濕程度與流速有關，同時亦受到螺殼形貌的影響：

$$Q_{evap} = \lambda \dot{m} = \lambda h_m A_{evap} (\rho_{v,body} - \rho_{v,air})$$

其中 λ 為水蒸發所釋放出的潛熱，為 \dot{m} 質量(水)損失率。 h_m 為質量傳遞係數(mass transfer coefficient)， $\rho_{v,body}$ 與 $\rho_{v,air}$ 為身體與空氣中的水汽密度， A_{evap} 為有質量交換產生的面積，亦即螺身體暴露於空氣中的面積。

將所有機制結合，並將螺殼與螺體的部分分開討論，燒酒海蜷的熱收支模式可寫為：

$$m_{shell} c_{shell} \frac{d(T_{shell})}{dt} = \frac{(1 - \alpha)}{\sin \theta} A_{sol} S$$

$$- \sigma A_{long,sky} (\varepsilon_{shell} T_{shell}^4 - \varepsilon_{sky} T_a^4)$$

$$- \sigma A_{long,ground} (\varepsilon_{shell} T_{shell}^4 - \varepsilon_{ground} T_g^4)$$

$$+ k_{cond} A_{cond,shell} \frac{(T_b - T_{shell})}{r}$$

$$- h_c A_{conv} (T_{shell} - T_a)$$

及

$$c_{body} m_{body} \frac{d(T_b)}{dt}$$

$$= -k_{cond} A_{cond,ground} \frac{(T_b - T_g)}{r}$$

$$- k_{cond} A_{cond,shell} \frac{(T_b - T_{shell})}{r} + \lambda \dot{m}$$

利用四階 Runge-Kutta 法解此模式，便可以得到燒酒海蜷殼溫與體溫的時間序列，和實測值相比較，用以驗證此模式及所包含參數的正確性。

此模式中的參數分別由文獻及實驗中得到，所有與螺殼形態有關的參數都是實測值。在本計畫以反射計測量燒酒海蜷的表面反照率，以風洞實驗求得 Nu 和 Re 的關係，質量傳遞係數以及螺殼的比熱亦由其他實驗求得，最後再建立一微氣象測站記錄微氣象資料並預測燒酒海蜷體溫，以驗證模式的正確性。

四、結果與討論

燒酒海蜷的表面比熱及反射率分別為 $1320 \pm 20 \text{ Jkg}^{-1}\text{K}^{-1}$ 以及 $22.4 \pm 1.04\%$ ，白色條紋的粗糙螺殼是其有較高反射率的關鍵。在殼頂、殼口及側面迎風的狀況，紐賽爾數與雷諾數的關係分別為：

$$Nu = 0.58 Re^{0.60}, R^2 = 0.62$$

$$Nu = 2.39 Re^{0.39}, R^2 = 0.60$$

$$Nu = 1.05 Re^{0.45}, R^2 = 0.64$$

此結果顯示燒酒海蜷有很強的對流散熱能力，這是因為其螺殼上許多與橫肋交錯瘤狀縱肋，造成副流而增加了熱交換的機會。和其他小型冷血動物如蝴蝶(Kingsolver, 1983)、瓢蟲(de Jong et. al. 1996)、淡菜(Helmuth, 1998)等等相比較，燒酒海蜷的強制熱對流散熱效果是較佳的。

燒酒海蜷的質量傳遞係數獨立於風速，其平均值為 $0.140 \pm 0.035 \text{ ms}^{-1}$ 。非穩態的模式可以準確預估燒酒海蜷殼溫與體溫隨環境變化的情形，其理論值與實測值的方均根誤差分別為 0.84K 與 0.97K 。當水分散失達體重 15% 時，燒酒海蜷會經由縮減暴露面積以調整蒸發散速率，此參數必須修正以維持模式精確度。

在極端條件下，太陽短波輻射輸入的熱能幾乎完全被強制熱對流與蒸發散所消散，而在此條件下對天空的長波輻射亦不可忽略。空氣溫度是最主要的環境因子，因為它同時影響到強制熱對流的效率，空氣中水蒸氣的密度以及對天空長波輻射等三個機制。形態及行為可以保護燒酒海蜷避免熱逆境和乾燥。若強制熱對流及蒸發散存在，燒酒海蜷的體溫幾乎不可能在自然條件下達到 313K 。既使為了避免水分散失而終止蒸發散的機制，只要強制熱對流存在，燒酒海蜷的體溫也不會上升很多。由於燒酒海蜷是一種小型的變溫動物，體型對於其避熱機制的影響並不大。

五、計畫成果自評

在本計畫中建立了一個定率性的模式，以量化環境條件對燒酒海蜷體溫的影響。

模式的輸入為太陽輻射密度、空氣溫度、地表溫度、風速及相對濕度，便可推估燒酒海蜷的溫度。此模式的創意在於將螺殼與螺體的熱收支分開討論，以增加模式的準確度。

在此模式中所有與燒酒海蜷形態與材質的參數都是以實驗求得，而不像文獻中有許多假設或是以模擬為主，而流於定性說明。

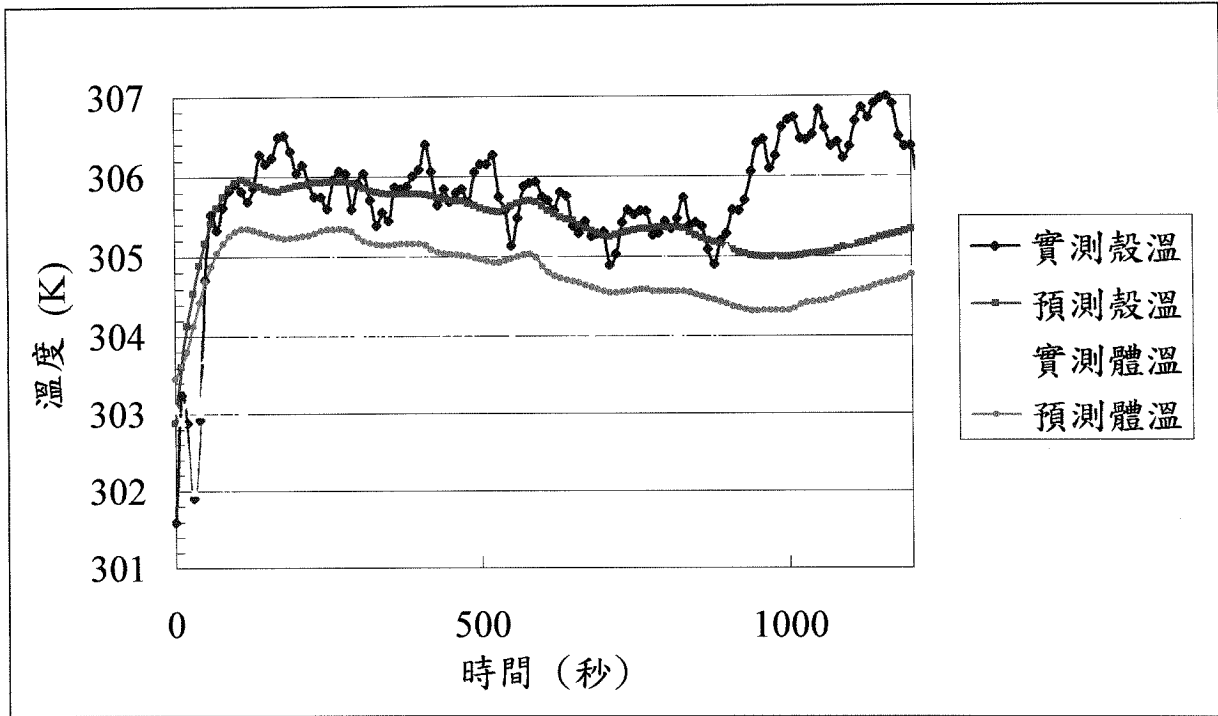
此模式所遭遇到最大的困難便在於溫度的測量，越敏感的量測器材就越容易受到干擾。在田間試驗時，熱電偶線便常常受到干擾使得量測的時間長度受到限制。

此計畫的成果可以說明燒酒海蜷之形貌是一種演化的結果，使其可以適應潮間帶的熱逆境。本研究計畫就可以熱傳遞的觀點解釋演化的結果是如何的奧妙，也可以解釋為何潮間螺類會有此空間分佈，在此區微氣象上有何不同？在何種條件下對於何種的潮間帶螺類是較為有利的環境？此模式亦適用於其他螺類，可以解釋為何其他螺類並沒有辦法適應潮間帶嚴苛的環境。

在研究的過程中實際接觸到潮間帶這片土地，瞭解在這裡的生物演化的神奇。燒酒海蜷不只是一種會辣到嘴巴的小吃，他的身上也有很多奧妙的形貌可以讓他適應潮間帶。

六、參考文獻

- [1] de Jong, P.W., W. S. Gussekloo, and P.M. Brakefield, 1996. Differences in thermal balance, body temperature and activity between non-melanic and melanic two-spot ladybird beetles (*Adalia bipunctata*) under controlled conditions. *Journal of Experimental Biology* 199: 2655–2666.
- [2] Helmuth, B. S. T. 1998. Intertidal mussel microclimate: predicting the body temperature of a sessile invertebrate. *Ecological Monographs* 68: 51-74.
- [3] Kingsolver, J. G. 1983. Thermal and flight in *Colias* butterflies: elevational patterns and mechanistic limitations. *Ecology* 64: 534-545.
- [4] Willmer, P., G. Stone and I. Johnston 2000. *Environmental Physiology of Animals*. Blackwell Science, Malden, UK.



圖一 利用本模式所預測稍酒海蜷殼溫與體溫隨時間變化的情形，並與實測結果比較。在經過約 15 分鐘後，模式的預測值就無法捕捉實測溫度的趨勢，推測其原因為燒酒海蜷減小其暴露面積以避免水分散失，此時水分的散失量約為體重的 15%。

表一 在不同太陽輻射密度下，各種熱傳遞機制對燒酒海蜷的影響，括號中的百分比為此機制佔總輸入(+)或輸出(-)的比率，內部的熱傳導則不在計算之列。太陽輻射熱輸入的主要機制，其輸入量和對流輸出與蒸發散幾乎平衡。因此，降低太陽輻射輸入的反照率，以及增加強制對流得粗糙表面，是燒酒海蜷對熱逆境最重要的防避機制。

$S/\sin \theta$ (W/m^2)	Q_{sol} (W)	Q_{conv} (W)	$Q_{long,ground}$ (W)	$Q_{long,sky}$ (W)	$ Q_{cond,shell} $ (W)	$Q_{cond,ground}$ (W)	Q_{evap} (W)
600	9.67×10^{-2}	-4.42×10^{-2}	1.35×10^{-3}	-2.38×10^{-2}	3.42×10^{-2}	2.01×10^{-2}	-5.43×10^{-2}
	(+81.81%)	(-36.12%)	(+1.14%)	(-19.48%)	-	(+17.05%)	(-44.41%)
700	1.13×10^{-1}	-5.27×10^{-2}	6.32×10^{-4}	-2.45×10^{-2}	4.06×10^{-2}	1.56×10^{-2}	-5.62×10^{-2}
	(+87.42%)	(-39.50%)	(+0.49%)	(-18.39%)	-	(+12.09%)	(-42.12%)
800	1.29×10^{-1}	-6.12×10^{-2}	-8.38×10^{-5}	-2.53×10^{-2}	4.71×10^{-2}	1.11×10^{-2}	-5.81×10^{-2}
	(+92.16%)	(-42.34%)	(-0.06%)	(-17.46%)	-	(+7.90%)	(-40.19%)
900	1.45×10^{-1}	-6.97×10^{-2}	-8.02×10^{-4}	-2.60×10^{-2}	5.35×10^{-2}	6.52×10^{-3}	-6.01×10^{-2}
	(+96.20%)	(-44.77%)	(-0.51%)	(-16.67%)	-	(+4.33%)	(-38.55%)