

Atmung und Wärmeübertragung†

P. GRASSMANN

CH 8802 Kilchberg, Seestr. 90, Schweiz

Zusammenfassung—Beim wechselwarmen Tier beeinflusst die Atmung nur unwesentlich den Wärmehaushalt. Gleiches gilt auch für das warmblütige Tier bei Luftatmung, denn auch ohne Regeneratoren sind die Wärmeverluste, die beim Ausatmen körperwarmer Luft entstehen, klein. Tiere, wie z.B. Fische, die ihren O_2 -Bedarf aus dem Wasser decken, müssen wegen dessen niedrigen O_2 -Gehalts riesige Wassermengen verarbeiten. Eine erhöhte Körpertemperatur würde deshalb auch bei Einbau von Gegenströmern zu untragbaren Verlusten führen: Warmes Blut (Homoiothermie) verträgt sich nicht mit 'Wasseratmung'. Meeressäuger haben zwar die äussere Form der Fische weitgehend angenommen. Sie wären aber zu 'Irrläufern der Evolution' geworden, wären sie bei warmem Blut auch zur O_2 -Lieferung aus dem Wasser übergegangen.

KEINE PROBLEME BEI POIKILOTHERMEN (WECHSELWARMEN) TIEREN

UNSERE heutige Tierwelt stammt bekanntlich ab von wechselwarmen Tieren, die Meere und Gewässer bevölkerten. Da ihre Körpertemperatur kaum höher war als die der Umgebung, beeinflusste ihre Atmung kaum ihre Wärmebilanz. Aber diese zeitweise niedrigen Körpertemperaturen verhinderten auch Aktivität und schnelle Einsatzbereitschaft der Muskulatur, ein Nachteil für Jäger und Gejagte. Deshalb bereiten sich einige Insekten auf den Flug vor, indem sie ihre Flugmuskeln eine Zeitlang bewegen und so erwärmen. Auch verfügen grosse und räuberische Fische, wie die Thunfische, über Gegenströmer. In ihnen gibt das zu den Kiemen fließende Blut einen Teil seiner Wärme an das von diesen kommende Blut ab, das damit seine Temperatur der des umgebenden Meerwassers annähert [1, S.23].

HOMOIOTHERMIE (WARMBLÜTIGKEIT) UNVEREINBAR MIT WASSER ALS O_2 -TRÄGER

Damit stellen sich zwei Fragen:

1. Warum nutzen nicht mehr Fische die Vorteile der Warmblütigkeit?
2. Warum wurde beim evolutionären Uebergang von Wasser als O_2 -Lieferant auf Luft die Kiemenatmung durch die Lungen-Atmung ersetzt?

Im folgenden sei gezeigt, dass Warmblütigkeit und O_2 -Entnahme aus dem Wasser den Wärmehaushalt des Tieres zu stark belasten würde.

Hiezu noch eine Vorbemerkung: Atmung und Wärmehaushalt liessen sich auch bei Homoiothermie

entkoppeln, stünden Materialien zur Verfügung, die zwar den Stoffübergang, das heisst die O_2 -Aufnahme und CO_2 -Abgabe, erlauben, die Wärmeübertragung aber verhindern würden. Jedoch, weder das Leben noch die Technik verfügt über ein solches Material: Um den Stoffübergang zu ermöglichen, muss es dünn sein, dann tritt aber auch Wärme hindurch. (Für die analoge Eigenschaft, nämlich guter Wärmedurchgang bei vollständiger Sperrung des Stoffübergangs verfügt die Technik, nicht aber das Tier, über geeignete Materialien, nämlich gut leitende Metallwände.)

WASSER ALS O_2 -TRÄGER ERFORDERT RIESIGE MASSENSTRÖME

Eine Antwort auf die gestellten Fragen erhalten wir, wenn wir die Massen der Sauerstoffträger, das heisst des Wassers oder der Luft berechnen, die erforderlich sind, um dem Tier 1 kg O_2 zur Verfügung zu stellen. Dabei, nehmen wir der Einfachheit halber an, dass der im O_2 -Träger enthaltene O_2 restlos gewonnen wird. Dies ist oft nicht so, enthält doch beispielsweise die vom Menschen ausgeatmete Luft noch rund 16 Vol % O_2 . Diese Masse ist in Spalte 2 der Tabelle angegeben und in Spalte 3 ihre Wärmekapazität. Die letzte Spalte enthält die Temperaturerhöhung, die sich ergibt, wenn der im Träger enthaltene O_2 reagiert. Sie ist von der Art der Nahrung weitgehend unabhängig, denn sowohl für Kohlehydrate, wie Fette, wie Eiweisse ergeben sich Werte wie 14,8, 13,7 und 13,1 kJ g⁻¹ [2, S.7.7]. So kann im Mittel mit 14×10^3 kJ kg⁻¹ O_2 gerechnet werden.

Der im Wasser gelöste O_2 steht ungefähr im Gleichgewicht mit der Atmosphäre mit 21 Vol % O_2 .

DER UEBERGANG VOM WASSER AUF LAND

Dieser Uebergang hat den Pflanzen manche Probleme beschert, z.B. den Ersatz der im Auftrieb

†Dedicated to Professor Dr.-Ing. Dr.-Ing.e.h. Ulrich Grigull.

Tabelle 1. Massen der Trägerströme, ihre Wärmekapazität und Temperatur-erhöhung bei Reaktion des O₂

Sauerstoffträger	Erforderliche Masse† (kg Träger/kg O ₂)	Wärme-kapazität (kJ/kg Träger K)	Temperatur-erhöhung (K)
Meerwasser 15°C	$0,121 \times 10^6$	$0,507 \times 10^6$	0,0276
Süßwasser 15°C	$0,097 \times 10^6$	$0,408 \times 10^6$	0,0343
Blut (Mensch‡)	$3,500 \times 10^3$	$14,7 \times 10^3$	0,952
Luft	4,31	4,33	$3,233 \times 10^3$

† Die erforderliche Masse wurde berechnet nach Czihak *et al.* [3, S.438].

‡ Nach Angaben Keidel [2, S.4.17].

schwebenden und nur auf Zug beanspruchten assimilierenden Teile auf Stämme und Stengel, die auch Druckspannungen abstützen konnten.

Die Klasse der Fische war und ist *hydraulisch* mit ihrer Körperform und ihren Flossen dem Leben im Wasser bestens angepasst. Auch die Kiemen gestatten auf Grund ihrer hydraulisch günstigen Form und ihrem Wasserfluss in gleichbleibender Richtung (bei vielen Fischen Gegenstrom von Blut und Wasser [4, S.549–556]) den verlustarmen Durchsatz riesiger (Tabelle 1) Wassermengen. Eins aber blieb den Fischen trotz einiger der anfangs genannten Ansätze in dieser Richtung verwehrt, nämlich eine so gute *kalorische* Optimierung, die Warmblütigkeit mit allen ihren Vorteilen ermöglicht hätte.

WARUM KEINE GEGENSTRÖMER?

Sowohl die Natur wie der Ingenieur verwenden oft das Gegenstromprinzip, wenn dadurch Verluste grosser Wärmemengen vermieden werden können. Welche Möglichkeiten kommen im vorliegenden Fall in Frage:

1. Ein Gegenströmer, zwischen zu- und abströmenden O₂-Träger oder.
2. Ein Gegenströmer zwischen zu- und abfließendem Blut.

Wie die Tabelle zeigt, wäre diese 2. Möglichkeit viel günstiger, ist doch die Masse des Blutstroms fast 300 mal kleiner also die des Wassers. Dies verdankt man dem mit dem Blutstrom transportierten Hämoglobin. Tatsächlich verwenden auch im Wasser lebende Säugetiere, z.B. Tümler, solche Gegenströmer für kleine Teilströme des Blutes, um die Wärmeverluste in ihren Gliedmassen zu mindern.

Aber auch diese Möglichkeit, angewandt auf die gesamte umlaufende Blutmenge, scheidet aus: Wählen wir als Beispiel einen homoiothermen Organismus, der seinen O₂-Bedarf aus dem Wasser decken möchte. Seine Masse sei etwa gleich der des Menschen. Im Rahmen der folgenden, nur die Größenordnung liefernden Betrachtung, dürfen wir dann auch folgende Daten unserer Rechnung zu Grunde legen [2, S.5.19 u.7.12]:

Ruheumsatz 1650 kcal per 24 h = 6909 kJ per 24 h = 80 W

Blutstrom bei Ruhe $5 \text{ l min}^{-1} = 0,0833 \text{ l s}^{-1}$

Blutstrom bei schwerster, körperl.Arbeit $30 \text{ l min}^{-1} = 0,5 \text{ l s}^{-1}$

Umgebungstemperatur 6°C, Körpertemperatur 37°C.

Da die Wärmekapazität beider Blutströme nahezu gleich ist, bleibt die Temperaturdifferenz ΔT über die gesamte Länge des Gegenströmers konstant. Wählen wir $\Delta T = 1^\circ\text{C}$, so muss das von den Kiemen kommende Blut am warmen Ende des Gegenströmers noch von 36 auf 37°C erwärmt werden. Dies erfordert $0,0833 \times 4,2 \times 10^3 = 350 \text{ W}$. Die Tatsache, dass schon eine so kleine Temperaturdifferenz den Grundumsatz verfünffacht, zeigt, wie gut der Organismus optimiert ist. So müsste man ΔT noch weiter verkleinern. Dann aber würde der Gegenströmer untragbar gross, schätzungsweise über 1000 m^2 .

DIE VORTEILE DER LUFT ALS O₂-QUELLE

Die Tabelle zeigt, dass bei Luftatmung die zu bewegend Masse rund 20 000 mal kleiner ist als bei 'Wasseratmung': Das Anwärmen der Luft auf Körpertemperatur hat kaum mehr einen Einfluss auf die Wärmebilanz, und die Anwendung des Gegenstromprinzips lässt diesen weiter verkleinern.

Hausen [5, S.263] hat-meines Wissens erstmalig gezeigt, dass das Atmungssystem der warmblütigen Tiere als Regenerator betrachtet werden darf: Die eingeatmete Luft erwärmt sich an den Wänden der Luftkanäle (Nase, Luftröhre, Bronchien bis zu den Alveolen), während die ausgeatmete Luft ihre Wärme wieder an diese abgibt: Der Wärmetransport *durch* eine trennende Wand wird so durch Speicherung *in* der Wand ersetzt und das kontinuierliche Fließen zweier Ströme nebeneinander durch einen 'Wechselstrom' im selben Kanal.

Für Tiere in trockener Umgebung ist die Rückgewinnung des in der ausgeatmeten Luft enthaltenen Wasserdampfes lebensnotwendig. Auch dies ist nach dem Regeneratorprinzip möglich: Die eingeatmete Luft nimmt bei ihrer Erwärmung Wasserdampf auf. Bei der Abkühlung während des Ausatmens wird er aber wieder fast restlos abgegeben.

Die Ueberlegungen Hausens haben sowohl hin-

sichtlich der Wärme- wie der Wasserrückgewinnung inzwischen-allerdings ohne Hausen zu nennen-Eingang in die Biologie gefunden (z.B. Eckert [4, S.441 u.445]).

Die im Meer lebenden Säugetiere vom Tümmler bis zum Wal'fisch' haben zwar die äussere Form der Fische weitgehend angenommen. Sie wären aber zu 'Irrläufern der Evolution' geworden, hätten sie sich neben ihrem warmen Blut auch auf die O_2 -Entnahme aus dem Wasser umgestellt.

LITERATUR

1. A. Bertsch, In *Trockenheit und Kälte*. Otto Maier, Ravensburg (1976).
2. W.-D. Keidel, *Lehrbuch der Physiologie*, 6.Aufl, Thieme, Stuttgart (1985).
3. G. Czihak, H. Langer und H. Ziegler, *Biologie*. Springer, Berlin; 1.Aufl. (1984); 4.Aufl. (1989).
4. R. Eckert, *Tierphysiologie*, Thieme Stuttgart (1986).
5. H. Hausen, *Wärmeübertragung im Gegenstrom, Gleichstrom und Kreuzstrom*. Springer, Berlin; 1.Aufl. (1950); 2.Aufl. (1976).

RESPIRATION ET TRANSFERT DE CHALEUR

Résumé—Il y a une légère influence de la respiration sur le bilan thermique des animaux à température variable (animaux poïkilothermes). On trouve la même chose pour les animaux à sang chaud (homiothermes) qui respirent l'air, pour qui la quantité nécessaire de O_2 est faible. Par contre d'énormes quantités d'eau sont nécessaires si O_2 en est extrait. Non seulement l'application des échangeurs thermiques à contre-courant peut réduire les pertes thermiques d'une façon tolérable. Par suite l'homiothermie et l'oxygène extrait de l'eau sont incompatibles. Les requins, les phoques et les autres animaux à sang chaud vivant dans la mer ressemblent extérieurement à des poissons mais l'oxygène de l'eau n'est pas acceptable par eux.

RESPIRATION AND HEAT TRANSFER

Abstract—There is little influence of respiration on the heat balance of animals with variable temperature (poikilothermic animals). The same is found for warm-blooded (homiothermic) animals, which respire air, for the quantity needed for the delivery of O_2 is low. However, enormous quantities of water are needed if the O_2 is extracted from it. Not even the application of counter flow heat exchangers can reduce the heat losses in a tolerable way. Therefore, homiothermy and O_2 from the water are incompatible. Whales, seals and other warm-blooded animals living in the sea resemble fish in their outward appearance; however, O_2 delivery from the water would be unacceptable for them.

ДЫХАНИЕ И ТЕПЛОПЕРЕНОС

Аннотация—Дыхание незначительно влияет на тепловой баланс животных с изменяющейся в зависимости от окружающей среды температурой, а также у теплокровных животных, которые дышат воздухом, т.к. им требуется небольшое количество кислорода. Однако для выделения этого количества кислорода необходимо большое количество воды. Заметим, что даже использование противоточных теплообменников не может достаточно снизить теплотери. Следовательно, теплокровность и выделение кислорода из воды являются несовместимыми. Таким образом, хотя киты, тюлени и другие обитающие в море теплокровные животные внешне похожи на рыб, извлечение кислорода из воды для них неприемлемо.