

Die leistungsfähigsten Lungen haben die Vögel

Ihr Atemapparat ist komplizierter als beim Menschen / Von Hans-Rainer Duncker

Die Wirbeltiermorphologie in Gießen ist seit vielen Jahren in Fachkreisen besonders anerkannt. So hat vor einigen Monaten der Autor dieses Aufsatzes, der die Arbeitsgruppe im Institut für Anatomie und Zytobiologie des Fachbereichs Humanmedizin leitet, einen Ruf auf eine Zoologie-Professur an der Universität Tübingen erhalten. Daß sich Hans-Rainer Duncker jedoch für Gießen entschied, lag, nach seinen Worten, an den guten Arbeitsbedingungen, einem fruchtbaren Arbeitsklima sowie der international konkurrenzfähigen räumlichen und instrumentellen Ausstattung des Instituts. Im folgenden Beitrag wird einer der Schwerpunkte der Gießener Wirbeltiermorphologie dargestellt: der Atemapparat. Weitere Arbeitsgebiete am Gießener Institut sind Untersuchungen am Darmtrakt und an den Sinnesorganen.

Das Beispiel: Die Stammesgeschichte der Wirbeltierlungen

Der hochentwickelte Atemapparat der Vögel, der in starre Lungen zum Gasaustausch und in Luftsäcke zur Ventilation der Lungen differenziert ist, ist in seinen Struktur- und Funktionsprinzipien von dem der Säuger, bei dem die Lungen Ventilation und Gasaustausch zugleich vornehmen, grundsätzlich verschieden. Die langzeitige intensive Beschäftigung mit dem Atemapparat der Vögel führte uns so zur Frage: Wie entwickeln sich zwei so unterschiedliche Formen eines Organsystems aus der gemeinsamen Reptilien-Ahnenform? Organismen sind in der Evolution entstandene historische Gebilde, die außerordentlich komplexe, in sich hierarchisch geordnete Struktur-Funktionssysteme darstellen. In ihnen sind die chemisch und physikalisch erfaßbaren Einzelprozesse zu äußerst vielfältigen funktionellen Systemen zusammengeordnet. Die historisch einmal entstandenen Zusammenordnungen der Funktionssysteme stellten jeweils Rahmenbedingungen dar, die der folgenden stammesgeschichtlichen Abwandlung dieser Systeme nur noch eingeschränkte Möglichkeiten freiließen. In der Untersuchung der stammesgeschichtlichen Entwicklung zu der außerordentlichen Mannigfaltigkeit der Lebewesen interessieren uns nun besonders die Rahmenbedingungen, die in den Strukturen von Organsystemen und in ihren Verknüpfungen vorgegeben sind, da sie zum Verständnis der Gesetzmäßigkeiten der Organismen ein wesentlicher Zugang sind. Das soll im folgenden Beispiel illustriert werden.

Von den Fischen zu den Landwirbeltieren

Die Stammesgeschichte der gasaustauschenden Organsysteme der Wirbeltiere zeigt eine erstaunliche Mannigfaltigkeit. Die niederen Fische besitzen nur Kiemen. Damit sind sie auf ein Leben im Wasser mit guter Sauerstoffversorgung angewiesen. Sehr frühzeitig bildeten die Ahnen der Knochenfische aber bereits Lungen aus, die ihnen ne-

ben den Kiemen für das Überleben in zeitweise sauerstoffarmen oder austrocknenden Gewässern dienten, wie es heute noch die Lungenfische zeigen. Die heute lebenden Knochenfische haben meist nur die hydrostatische Funktion der Lunge erhalten, die

bei ihnen zu einer unpaaren Schwimmblase reduziert wurde und der Auftriebsregulierung dient. Von den Fleischflossern, die sehr frühzeitig von den Knochenfischen abgespalten haben, stammen die Lungenfische ab, die mit gut entwickelten paarigen Lungen Trockenzeiten im Schlamm eingegraben langfristig überdauern können. Von ihnen stammen auch die Quastenflosser ab, die Ahnen der Landwirbeltiere, von denen es noch eine Tiefseeform mit völlig zurückgebildeter Lunge existiert. Die ursprünglichen Amphibien, die ersten Landvierfüßer, unterscheiden sich von den heutigen Amphibien grundlegend. Sie waren mehr großreptilienähnlich und wie die Knochenfische massiv mit Schuppen gepanzert.

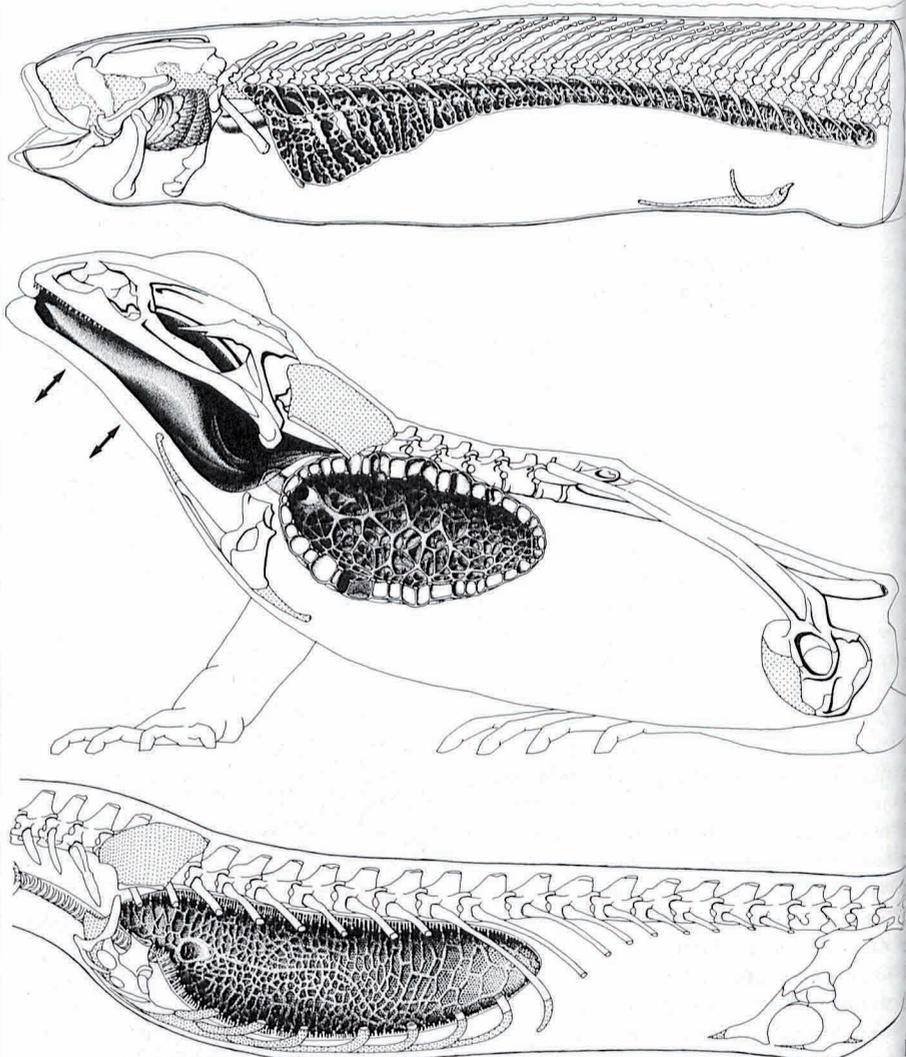


Bild 1: Oben: Afrikanischer Lungenfisch mit Darstellung der Kiemen und der langgestreckten Lunge mit zentralem Hohlraum und Kammerung. Mitte: Grasfrosch mit seiner einkammerigen Lunge, die durch Schluckatmung belüftet wird. Unten: Südamerikanischer Teju, Lunge in ihrer Lagebeziehung zum Skelet dargestellt, wie die übrigen von der Seite eröffnet.

Die heutigen Amphibien sind sehr weit von den ursprünglichen Formen abgeleitet. Sie besitzen als adulte Formen paarige, einkammerige Lungen, aufgehängt in einer nicht unterteilten Leibeshöhle (Bild 1). Die Binnenstruktur der Lungen ist sehr unterschiedlich je nach ihrer Lebensweise, von hohen Netzfalten mit großer Austauschoberfläche wie bei den Lungenfischen bis hin zur Glattwandigkeit, die eine hochdifferenzierte, sekundär entwickelte Hautatmung voraussetzt. Bei kleinen nordamerikanischen Salamandern führte sie sogar zum vollständigen Verlust der Lungen. Alle heutigen Amphibien belüften ihre Lungen ausschließlich durch Schluckatmung, ebenso wie die lungenatmenden Fische. Die erweiterte Mundhöhle wird mit Luft gefüllt, geschlossen und dann die Luft in die Lunge gepreßt. Die Ausatmung erfolgt durch Kontraktion der Leibeswand. Dieses ist für die Wirbeltiere der primäre Mechanismus, denn beim Fehlen von Rippen oder mit sehr kurzen Rippen ist das die einzige Ventilationsmöglichkeit. Die von den Quastenflossern abstammenden primitiven Amphibien, von denen sich auch die Reptilien ableiten, besaßen bereits einen gut entwickelten Rippenkorb, der sie zu einer wirksamen Saugatmung befähigte, die der obligate Ventilationsmechanismus aller höheren Wirbeltiere geworden ist.

Auf dieser Basis erfolgte bei den landlebenden Wirbeltieren die Weiterentwicklung der Lungen als ausschließlichen Atemapparat. Bei den Reptilien zeigen die Lungen eine große Vielfalt in ihrer Struktur, Lage und Funktion. Die Brückenechse, eine überlebende altertümliche Form, besitzt kleine einkammerige Lungen mit höheren netzartigen Falten, die als einfachste Reptilienlungen sehr an die von Amphibien erinnern. Meist sind diese einkammerigen Lungen innen gleichmäßig mit Austauschoberfläche in Form von Netzfalten ausgestattet (Bild 1, Titelbild). Bei einigen Echsen und regelmäßig bei Schlangen, bei denen meist nur die rechte Lunge ausgebildet ist, ist der kaudale Lungenteil stark ausgezogen, und die Austauschoberfläche in Form der Netzfalten ist stark reduziert oder fehlt. Diese kaudalen Aussackungen dienen nichtrespiratorischen Funktionen wie dem „Aufblasen“ in der Verteidigungssituation oder zum Verkleben in Felsspalten oder zur Dichteregulierung beim Schwimmen. Bei stark verlängertem Körper dienen die Aussackungen dazu, einen für die Fortbewegung notwendigen Körperquerschnitt zu bewahren, am deutlichsten bei den Schlangen.

Die Lungen hochentwickelter Reptilien

Durch die Atembewegungen wird das Gas im zentralen Lumen der einkammerigen Lungen gewechselt, während der Gaswech-

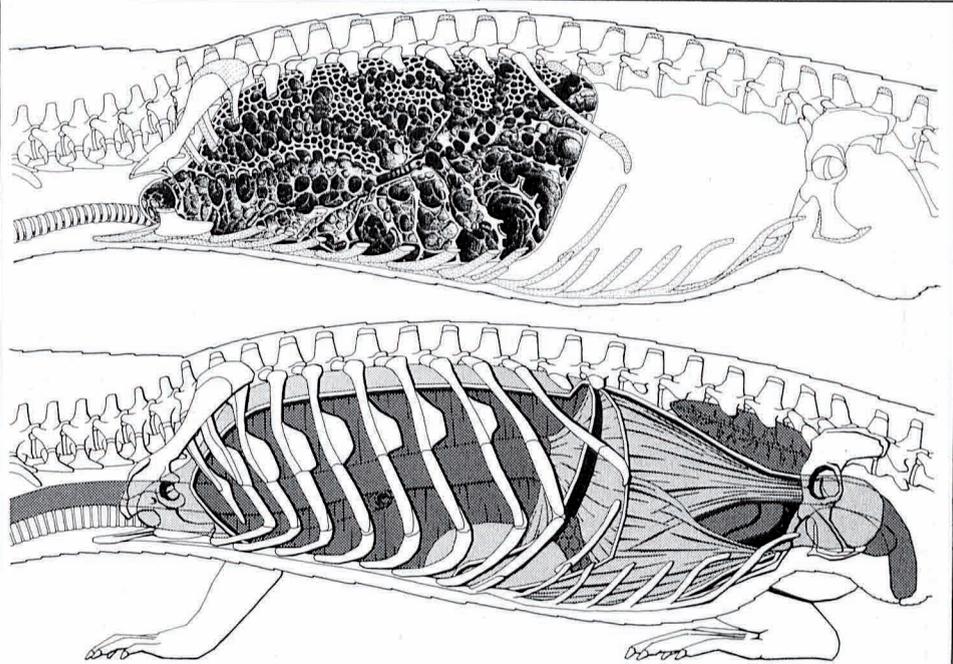


Bild 2: Krokodilkaiman. Oben: Vielkammerige Lunge mit Trachea, von der Seite eröffnet, in der Lagebeziehung zum Skelet dargestellt. Unten: Darstellung der unterteilten Leibeshöhle. Der große vordere Teil, der von der Lunge eingenommen wird, wird durch ein Septum abgegrenzt. Es folgt ein zweites Septum, das die Leber abteilt, und an das sich der zwerchfellartige Muskel rundherum anheftet.

sel in den meist engen Kammern der Wand vorzugsweise durch Diffusion erfolgt. Bei der Vergrößerung der Austauschoberfläche wegen der Zunahme der Körpermasse oder Aktivität des Tieres kommt das Bauprinzip der einkammerigen Lunge an seine Grenzen. Die Masse des Tieres steigt analog der dritten Potenz seiner Länge, die Austauschoberfläche einer einkammerigen Lunge (Bild 1) jedoch nur analog der zweiten Potenz der Länge. Da wegen der Diffusionsbegrenzung die Höhe der Kammerwände zur Austauschoberflächenvergrößerung nicht mehr gesteigert werden kann, bleibt nur die Möglichkeit der Septierung des Binnenraumes der Lunge. Das ist dann die Grundlage der Lungenstruktur bei allen Schildkröten, Waranen und Krokodilen (Bild 2), bei denen die Septen, die die Lunge in einzelne Kammern gliedern, ebenfalls zahlreiche Netzfalten und damit eine große Austauschoberfläche tragen. Nicht nur die Lungen dieser heute lebenden großen und leistungsfähigen Echsen sind so ausgebildet, sondern so müssen wir uns auch die Lungen der vielen Gruppen ausgestorbener großer und sehr großer Reptilien wie der Fischsaurier und der Dinosaurier vorstellen.

Alle heterogen gegliederten Lungen sind nun bei Waranen, Schildkröten und Krokodilen nicht mehr frei beweglich, sondern mit den Wänden der Leibeshöhle allseitig verwachsen und durch ein neugebildetes Septum in einer Lungenhöhle von den übrigen Eingeweiden abgetrennt. Dadurch sind die medialen und dorsalen kleinkammerigen Lungenteile so ausgespannt, daß sie auch

bei Ausatmung nicht kollabieren können. Die Bewegungen der vorderen Rippen entfalten in erster Linie diese Lungenabschnitte. Erst wenn die kaudalen Rippen in eine Inspirationsbewegung eingezogen werden, werden auch die kaudalen und ventralen Aussackungen entfaltet. Entsprechendes gilt für die Schildkröten, die ihre Lungen aber durch Extremitätenbewegungen ventilieren. – Bei den Krokodilen (Bild 2) findet sich ebenfalls eine Abgrenzung der Lungen durch ein Septum von den übrigen Eingeweiden. Sie besitzen dazu, wie einige andere Reptilien auch, zwischen Leber und Darm ein zweites Septum. Ein von der Bauchmuskulatur innen abgespaltener Muskel hat sich an dieses zweite Septum angeschlossen und übt darüber einen Saugmechanismus auf die Lunge aus, unserem Zwerchfell vergleichbar, und kompensiert damit die relative Starrheit des vorderen Brustkorbes. So haben sich in den verschiedenen Reptiliengruppen unabhängig voneinander, ausgehend von vergleichbaren Differenzierungen der Lungen, Unterteilungen der Leibeshöhle ausgebildet, die unmittelbar mit der Struktur und Funktion ihres Atemapparates zusammenhängen.

Die Vogellunge: hochdifferenzierte Struktur ermöglicht große Leistung

Die heterogen gegliederten Lungen höher entwickelter Reptilien, die in der Leibeshöhle allseitig verwachsen und von den Eingeweiden durch ein Septum getrennt sind, stellen die Ausgangssituation für die Entwick-

lung der Vogellunge dar. Sie wächst nicht über den dorsalen Brustraum hinaus, in dem sie angelegt wird, und verschmilzt frühzeitig in der Embryonalentwicklung allseitig mit den Wänden der Brusthöhle und dem sie abgrenzenden Septum. Zur gleichen Zeit wachsen aus den sich entwickelnden Bronchien die Anlagen der Luftsäcke in das unter der Lunge liegende Septum ein und spalten es auf. Dadurch entstehen die für die Vögel typischen Luftsäcke unter der Lunge (Bild 3) und zwischen der Körperwand und den Eingeweiden, von denen sie durch ein abgespaltenes Septum getrennt sind. Auf diese Luftsäcke wirken die Atembewegungen, die dadurch die Funktion von Blasebälgen übernehmen. Die im dorsalen Brustraum verwachsene Lunge ist dagegen durch das unter ihr liegende Septum, in das sekundär aus der Brustwand Muskeln einwachsen, so ausgespannt, daß sie während aller Atembewegungen ihr Volumen nicht ändert.

In der Vogellunge (Bild 3) liegen die großen Bronchien an der Oberfläche auf der ventralen und auf der dorsolateralen Seite. Von ihrer Innenfläche wachsen eine große Zahl von langgestreckten Parabronchien aufeinander zu, die sich in einer Ebene in der Mitte der Lunge miteinander vereinigen. So verbinden die Parabronchien die dorsalen mit den ventralen Bronchien zu einem Kreissystem, das durch die speziellen Anschlüsse der vorderen und hinteren Luftsäcke und durch die Abgangswinkel der Bronchien vom Hauptbronchus aufgrund aerodynamischer Steuerung während der Ein- und Ausatmung in gleicher Richtung von dorsal nach ventral durchströmt wird. In der Wand der Parabronchien (Bild S. 1) sprossen in der Embryonalentwicklung zwischen die vielen, radiär gestreckten Blutkapillaren die zahlreichen, miteinander versetzten Luftkapillaren. Blut- und Luftkapillaren bilden ein dreidimensionales Maschenwerk, das aufgrund der sehr geringen Durchmesser der Luftkapillaren, die meist nicht weiter als Blutkapillaren sind, eine enorm große Oberfläche für den Gasaustausch zur Verfügung stellt. Damit besitzen die Vögel in ihrer Lunge eine Austauschkapazität, die die der leistungsfähigsten Säugetiere um ein Mehrfaches übertrifft. Die Luftkapillaren weisen aufgrund ihrer sehr geringen Durchmesser eine enorm hohe Oberflächenspannung auf. Sie würden bei einer Ausatmung zusammenfallen und könnten bei einer Einatmung nicht wieder entfaltet werden, wären sie nicht in einer starren, unbeweglichen Lunge ausgebildet. Die große Austauschkapazität der Vogellunge beruht also auf ihrer vorgegebenen Volumenkonstanz. So ergab die Differenzierung der heterogen gegliederten Reptilienlunge in einem starren Gasaustauschapparat und in die ventilierenden

Luftsäcken bei den Vögeln den in Struktur und Leistungsfähigkeit höchstentwickelten Atemapparat in der Wirbeltierreihe.

Die Entwicklung zur Säugerlunge

Die Entwicklung zur Lunge der Säuger ist einen ganz anderen Weg gegangen. Bei ihren Reptilenvorfahren, von denen es keine überlebenden Vertreter gibt, muß die ursprünglich einkammerige Lunge gleichmäßig in Lungenkammern unterteilt worden sein, die dann fortschreitend in die bronchoalveoläre Säugerlunge (Bild 4) untergliedert wurden. Sie besitzt einen sich vielfach aufspaltenden Bronchialbaum, der an seinen Enden Bläschen, die Alveolen, in vielen langen Reihen trägt. Unsere Untersuchungen ergaben nun, daß die zur Entfaltung einer Lunge notwendige Arbeit stark mit einer Vermehrung ihrer Septierung zunimmt, ihre Dehnbarkeit also abnimmt. Im Gegensatz nimmt die Dehnbarkeit einer Lunge durch die Entwicklung von Aussackungen oder Luftsäcken enorm zu. Während die Vögel ihre Luftsäcke mit einem sehr geringen Auf-

wand entfalten können, müssen die Säuger dafür eine relativ hohe Arbeit aufwenden. Bei den Säugern entwickelte sich nun, wahrscheinlich sehr früh in ihrer Stammesgeschichte, ebenfalls ein Septum zwischen Lungen und Eingeweiden. Es wurde frühzeitig mit Muskulatur versehen und wurde damit als Zwerchfell zu einem wirksamen Apparat zur Entfaltung der schwer dehnbaren Lungen (Bild 4). In der so abgegrenzten Lungenhöhle behielt die Lunge aber ihre Verschieblichkeit gegen die Brustwand bei, was ihr besonders große Volumenänderungen gestattet. Davon wird bei der Geburt mit der Entfaltung der Lungen durch den ersten Atemzug Gebrauch gemacht, aber auch bei Meeressäugern, die in der Ausatemphase zum Teil sehr tief tauchen und nach dem Wiederauftauchen große Luftmengen einatmen können.

Probleme der Embryonalentwicklung der Vogellunge

Die Säugerlunge ist von ihrer Struktur her ein ideales Organ, um durch den ersten

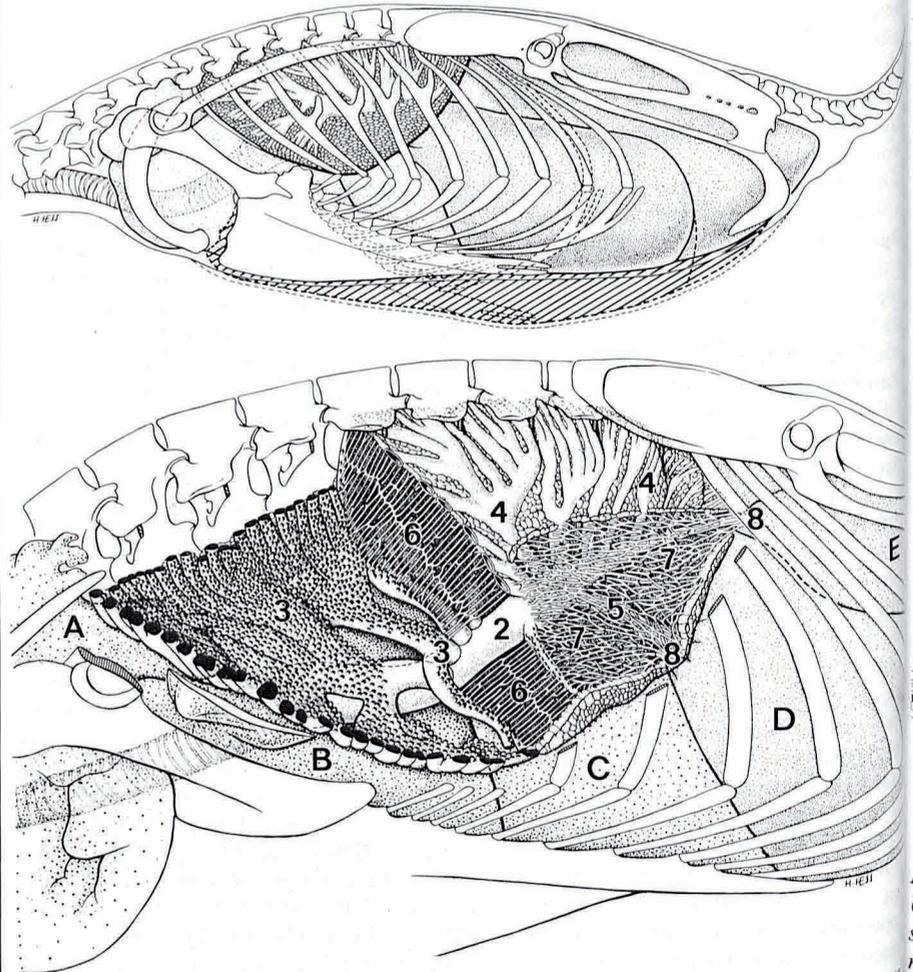


Bild 3: Höckerschwan. Oben: Lage der Lunge und der Luftsäcke im Skelet. Geschlossene Kontur: Ausatemstellung, gestrichelte Kontur: tiefe Einatemstellung. Unten: Brusthöhle und Lunge angeschnitten. A-E Luftsäcke, 2 Hauptbronchus, 3 ventrale Bronchien, 4 dorsale Bronchien, 6 gestreckte Parabronchien zwischen diesen Bronchien, 5, 7, 8 Anschlüsse der tieferen Luftsäcke. (Zeichnungen H. Hess)

Atemzug unmittelbar nach der Geburt plötzlich entfaltet zu werden und den Gasaustausch, den vorher die Plazenta durchgeführt hat, voll zu übernehmen. Wie steht es mit der Funktionsübernahme der starren Vogellunge beim Schlupf? Gegen das Ende der Eientwicklung sprossen in den dann vollständig ausgebildeten Parabronchien die Luftkapillaren in deren Wand hinein und bilden die Austauschoberfläche um die Blutkapillaren herum. Ein bis zwei Tage vor dem Schlupf nimmt der Embryo dann die Amnionflüssigkeit, in der er im Ei schwimmt, in den Darmtrakt auf, durchbricht die Membran zur Luftkammer im Ei und beginnt regelmäßig Luft zu atmen. Damit werden die Luftsäcke entfaltet und alle Bronchien der Lunge belüftet. Während dieser Luftatmung wird die Gasversorgung noch von der gefäßreichen Membran der Chorioallantois (Bild 5) direkt unter der Schalenmembran durchgeführt. Gleichzeitig wird die embryonale Lungenflüssigkeit langsam aus den ausgesproßten starren Luftkapillaren resorbiert, so daß sie dann zum Gasaustausch zur Verfügung stehen. So gewinnt die starre nichtentfaltbare Lunge zunehmend ihre Funktionstüchtigkeit und ersetzt schrittweise die Funktion der Chorioallantois. Am Ende dieses Prozesses kann der Vogel dann schlüpfen.

Der komplizierte Atemapparat der Vögel erfordert also zum Erwerb der Funktionstüchtigkeit aus der Embryonalentwicklung heraus das Überlappen des Gasaustausches durch die Chorioallantois mit einer bereits funktionierenden Luftatmung. Das kann nur in einem starr-kalkschaligen Ei, nicht aber in einer Gebärmutter ermöglicht werden. Ohne Ausnahme machte die Struktur des Atemapparates es den Vögeln unmöglich, lebendgebärend zu werden. Auch den Vögeln hätte das Lebendgebären große Vorteile geliefert für den Schutz der sich entwick-

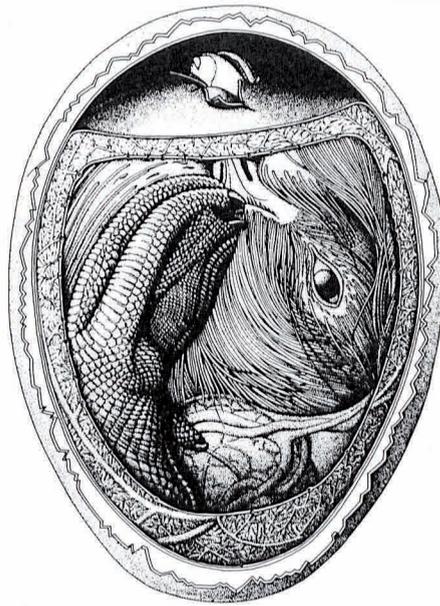


Bild 5: Embryo einer Hausente zwei Tage vor dem Schlupf im Ei. Das Gefäßnetz der Chorioallantois, die der Schale innen anliegt, versorgt den Embryo noch mit Sauerstoff, während er schon Luft atmet, damit seine Lunge zunehmend ihre Funktionstüchtigkeit erwirbt und der Vogel dann schlüpfen kann. (Für die Anfertigung der Zeichnungen der Bilder 1, 2, 4, 5 danke ich meinem Mitarbeiter, dem wiss. Grafiker Ch. Thiele.)

kelnden Embryonen, besonders aber für die Hirnentwicklung. Die Säuger haben erst durch eine wesentliche Verlängerung der intrauterinen Entwicklung ihre enorme Hirnvergrößerung in verschiedenen Gruppen erreichen können. Die zwangsläufige Eientwicklung der Vögel führte zu weiteren erstaunlichen Fakten. Bei den an der Basis stehenden Enten und Hühnern schlüpfen die Jungen als selbständige Nestflüchter, während die hochentwickelten Singvögel und Papageien dagegen ganz unreife Nesthocker aufweisen, die von den Eltern versorgt werden müssen. In der Stammesgeschichte ist das ein sehr ungewöhnliches Ereignis, das aber bei den auf eine Eientwicklung angewiesenen Vögel nach unserer Arbeitshypothese zwangsläufig war. Die geringere Körpergröße der Singvögel bedingte kleinere Eier mit kürzerer Bebrütungszeit aufgrund der geringen Eimasse, so daß die Jungen so frühzeitig schlüpfen müssen, daß das hochdifferenzierte Vogelgehirn noch unvollständig entwickelt ist und die höheren Funktionen noch nicht übernehmen kann. Die Jungen sind auf die komplizierten Brutpflegemaßnahmen der Eltern angewiesen und erreichen erst später die Reife von Nestflüchtern. Zur Aufklärung dieser Zusammenhänge erhielten wir vor kurzem von der Deutschen Forschungsgemeinschaft eine Sachbeihilfe mit Mitteln für eine wissenschaftliche Mitarbeiterin.

Ziele einer modernen Morphologie

Dieses Beispiel zeigt, wie in der Stammesgeschichte ein Organsystem sich durch die Weiterentwicklung sehr verschiedener funktioneller Möglichkeiten zu einer erstaunlichen Mannigfaltigkeit differenziert. Dabei werden vorher voneinander unabhängige Struktur- und Funktionssysteme zu neuen funktionellen Systemen gekoppelt, die höhere Leistungs- und Regulationsfähigkeiten aufweisen. Diese neuen Systeme stellen eine funktionell übergeordnete Ebene dar, die für grundsätzlich neue Systemeigenschaften verantwortlich ist. In diesem Auftreten neuer Systemeigenschaften liegt der entscheidende Evolutionsgewinn. Dabei stellt jede neu erreichte Systemstufe zugleich die Festlegung der Rahmenbedingungen für die weiteren Entwicklungen dar. Durch diese schrittweise Höherentwicklung entstanden die hochorganisierten, hierarchisch reichgestuft aufgebauten Lebewesen, zu denen wir auch gehören.

Die Gesetzmäßigkeiten struktureller und funktioneller Systeme sind nur einer vergleichenden Analyse zugänglich. In einem einseitigen kausalanalytischen Wissenschaftsverständnis, das ausschließlich experimentell belegbare Zusammenhänge gelten läßt, wurde die Auffassung entwickelt, Lebewesen seien vollständig aus den Gesetzen der Einzelabläufe zu erklären. Dabei ging der Blick für Systemgesetzmäßigkeiten verloren. Die experimentelle Forschung schlüsselte für die bekannten und vertrauten funktionellen Systeme die kausalen Abhängigkeiten immer detaillierter auf. Sie drang aber kaum weiter in die Systemgesetzmäßigkeiten der Organismen ein. Die experimentellen Disziplinen in der Biologie haben in den letzten 100 Jahren übersehen, daß sie von dem reichen Kenntnisbestand von Funktionssystemen lebten, den die morphologische Forschung zuvor erarbeitet hatte. Unter der Dominanz dieser experimentellen Disziplinen hat in diesem Jahrhundert das Aufdecken bisher unbekannter Systemzusammenhänge weitgehend stagniert. Wenn wir Organismen und ihre phylogenetische Entstehung heute besser verstehen wollen, müssen wir entschieden zu einer vergleichenden Analyse ihrer Struktur- und Funktionssysteme zurückkehren. Sie ist unentbehrlich neben den reich entwickelten experimentellen Analysen. Erst im komplementären Zusammenspiel beider Analyseweisen werden wir die Gesetzmäßigkeiten der inneren Abhängigkeiten der einzelnen Funktionssysteme voneinander in den Lebewesen erfassen, die die Entwicklungen der einzelnen Organismengruppen in ihre spezifischen Richtungen geleitet haben. Dieses Ziel einer modernen Evolutionsbiologie sollte durch das hier skizzierte Beispiel umrissen werden.

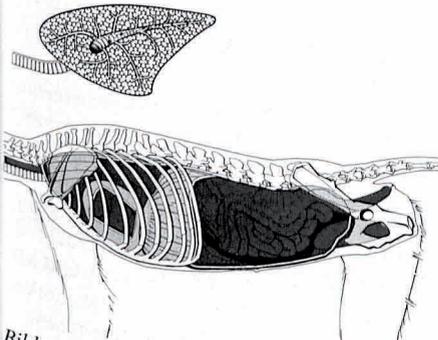


Bild 4: Oben: Schema einer Säugerlunge. Unten: Rhesusaffe, Brust- und Bauchhöhle sind eröffnet und die Lunge herausgenommen. Die Brusthöhle, in der das Herz im Herzbeutel sichtbar ist, wird durch die Bewegungen der Rippen und des Zwerchfells erweitert, um die schwer dehnbare Lunge für eine Einatmung zu entfalten.