

6 Lunge und Atmung

Literatur zu diesem Kapitel:

- Der Körper des Menschen, A. Faller, M. Schünke; Thieme
- Physics of the Body, J.R. Cameron, J.G. Skofronick, R.M. Grant, Kap. 7: Physics of the Lung and Breathing
- Biophysik, Hoppe, Lohmann, Markl, Ziegler, Kap. 12.6: Biophysik des Atemgastransports

Der menschliche Körper gewinnt den überwiegenden Teil seiner Energie aus der Oxidation von organischen Molekülen. Ohne körperliche Anstrengung benötigen wir deshalb pro Stunde etwa 15 Liter Sauerstoff, entsprechend etwa 21 g pro Stunde oder 0,3 g pro Minute. Dieser wird durch das Atmungssystem und den Blutkreislauf zu den einzelnen Zellen gebracht. Das gleiche System entsorgt das Abfallprodukt CO₂, welches bei der Zellatmung entsteht.

6.1 Luft und Löslichkeit

6.1.1 Zusammensetzung

Trockene Luft setzt sich aus 78 % Stickstoff, 21 % Sauerstoff und 0,9% Argon zusammen. Der Anteil an CO₂ beträgt momentan etwa 0,04 %. Bei einer Luftfeuchtigkeit von 50% bei 20 °C beträgt der Anteil von Wasserdampf etwa 1,2 %. Ein Sauerstoffanteil in der Luft von etwa 10% reicht noch für die Atmung. Partialdrucke von mehr als 0,5 Atmosphären sind giftig, aber kurzfristig kann der Körper auch bis zu 3 Atmosphären reinen Sauerstoff verarbeiten.

Diese Zahlen beziehen sich auf die Volumenanteile. Sie entsprechen damit auch dem Stoffmengenanteil (=Molenbruch)

$$\chi_i = \frac{n_i}{\sum_i n_i},$$

mit n_i der Anzahl Mol der Komponente i . Offensichtlich ist $0 \leq \chi_i \leq 1$ und die verschiedenen Stoffmengenanteile addieren sich zu 1, $\sum_i \chi_i = 1$. Wegen der unterschiedlichen Molmasse unterscheiden sich die Massenanteile - für Sauerstoff beträgt er 23,16 %.

Diese Anteile kann man umrechnen in Partialdrucke p_i , also den Gesamtdruck p multipliziert mit dem Molenbruch des entsprechenden Gases:

$$p_i = \chi_i p = \frac{n_i}{\sum_i n_i} p.$$

Somit ist $\sum_i p_i = p$ der Gesamtdruck. Dieser, und damit auch die Partialdrücke, nehmen mit zunehmender Höhe über Meer ab. Damit sinkt insbesondere der Sauerstoff-Partialdruck und die Sauerstoffversorgung wird in großer Höhe schwieriger.

Auch in Flüssigkeiten oder im Gewebe kann man den Sauerstoffgehalt über den Partialdruck definieren: dieser entspricht demjenigen Sauerstoffdruck, mit dem das Gewebe (oder Blut) sich im Gleichgewicht befindet.

6.1.2 Löslichkeit von Gasen in Flüssigkeiten

Die Löslichkeit von Gasen in Wasser ist proportional zum Partialdruck. Diese Beziehung ist als ‘Henry-Gesetz’ bekannt:

$$S_i = \frac{n_i}{V} = K_H p_i.$$

Hier ist S_i die Löslichkeit in $[S_i] = \text{mol/l}$ und K_H die Henry-Konstante mit $[K_H] = \text{mol}/(\text{l} \cdot \text{bar})$. Hier bezeichnet n_i die Menge an gelöstem Gas in Mol, p_i den Partialdruck in der Gasphase, welche mit der Flüssigkeit im Gleichgewicht steht. Die Henry-Konstante beträgt für die wichtigsten Gase

	$K_H [10^{-3} \frac{\text{mol}}{\text{l}\cdot\text{bar}}]$	$S_i [10^{-4} \frac{\text{mol}}{\text{l}}]$
Ar	1,5	0,14
CO ₂	23	0,07
N ₂	0,7	5,4
O ₂	1,3	2,7

Somit löst sich bei Atmosphärendruck etwa

$$S_{O_2} = 1,3 \cdot 10^{-3} \frac{\text{mol}}{\text{l}\cdot\text{bar}} \cdot 0,21 \text{ bar} \\ \approx 0,27 \cdot 10^{-3} \frac{\text{mol}}{\text{l}}$$

Sauerstoff in Wasser. Dies entspricht einem Gewichtsanteil von

$$0,27 \cdot 10^{-3} \cdot 32 \cdot 10^{-3} \frac{\text{kg}}{\text{kg}} \approx 10^{-5}$$

oder 10 ppm. Die minimale Konzentration für Leben in Wasser liegt bei etwa der Hälfte davon.

Der Proportionalitätsfaktor ist für Sauerstoff etwa doppelt so hoch wie für Stickstoff. Derjenige von CO₂ ist 18 mal höher als der von Sauerstoff (siehe Tabelle).

Die Löslichkeit von Luft in Blut spielt auch eine Rolle beim Tauchen: Die Menge an gelöstem Stickstoff ist in guter Näherung proportional zum Druck im Gas. Beim Tauchen in 30 m Tiefe steigt der Gesamtdruck von 1 atm auf 4 atm und somit auch die Menge an gelöstem Stickstoff. Beim Auftauchen sinkt der Gleichgewichtswert an gelöstem Stickstoff. Geschieht dies zu schnell, entstehen N₂-Bläschen, die lebensbedrohend sein können.

Der Proportionalitätsfaktor hängt von der Temperatur ab. Mit zunehmender Temperatur sinkt die Löslichkeit, so dass bei Körpertemperatur der Anteil an gelöstem Sauerstoff bis auf ≈ 5 ppm absinkt.

6.1.3 Sauerstofftransport in Erythrozyten

Um bei einer Löslichkeit von $5 \cdot 10^{-6}$ die 0,3 g O₂ zu transportieren, die wir pro Minute verbrauchen, würde mindestens 60 Liter Blut benötigt. In Wirklichkeit wird nur etwa 10% davon benötigt. Der Grund dafür ist, dass nur ein geringer Teil des Sauerstoffs

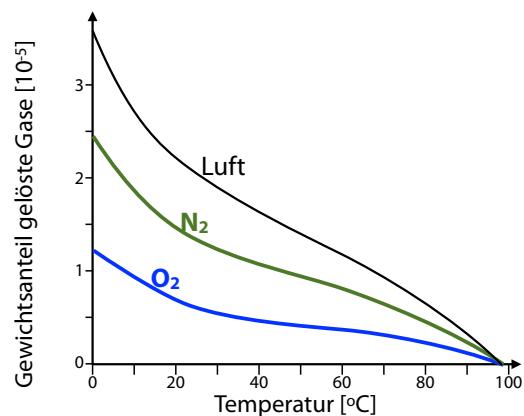


Abbildung 6.1: Löslichkeit von Gasen in Wasser als Funktion der Temperatur.

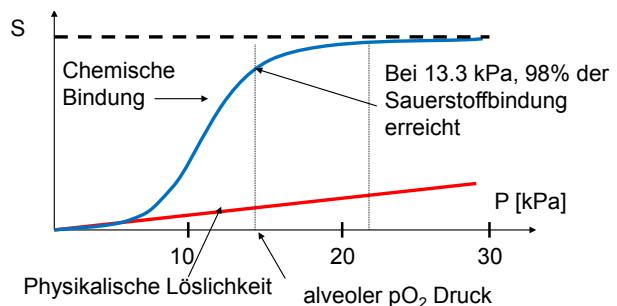
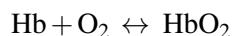


Abbildung 6.2: Löslichkeit von Sauerstoff im Blut und in Blutplasma.

in gelöster Form transportiert wird, der größere Teil wird an Hämoglobin gebunden in roten Blutkörperchen transportiert.

Die Bindung an Hämoglobin



ist kooperativ, d.h. die Affinität von Hämoglobin wächst, wenn es Sauerstoff bindet, bis zu einem Sättigungswert. Abbildung 6.2 zeigt die qualitative Abhängigkeit; siehe auch Kap. 5.1.7. Der Kurvenverlauf wird durch weitere Parameter, wie z.B. CO₂ Gehalt oder pH beeinflusst.

Insgesamt transportiert ein rotes Blutkörperchen etwa eine Million Sauerstoffmoleküle. Ein Liter Blut, das mit Sauerstoff gesättigt ist, enthält $\approx 9 \text{ mMol}$ Sauerstoff ($\approx 0,3 \text{ g}$). Dies ist mehr als eine Größenordnung höher als die gelöste Menge in Wasser. Dar-

über hinaus wird dieser Wert bei einem Sauerstoff Partialdruck erreicht, der wesentlich niedriger ist als 21 kPa. Davon wird ohne Belastung rund ein Viertel auf das Gewebe übertragen, der Rest fließt mit dem venösen Blut zurück.

6.2 Atmungssystem

6.2.1 Anatomie und Funktion

Die Lunge wurde im Laufe der Evolution entwickelt, um den Wirbeltieren den Übergang vom Wasser ans Land zu ermöglichen. Das Atmungssystem dient zur Aufnahme von Sauerstoff und Abgabe von Kohlendioxid.

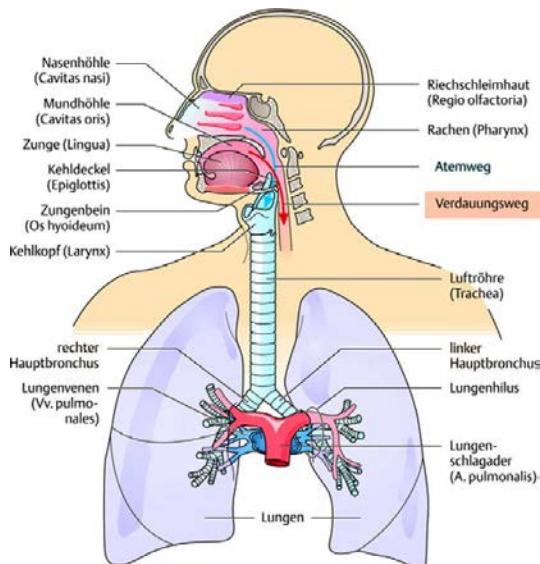


Abbildung 6.3: Aufbau des Lungenapparates. [7]

Die Luftwege bestehen aus Nase, Mundhöhle und Rachen, sowie aus der Luftröhre und den Bronchien. Sie sorgen für den Transport, das Anwärmen und die Befeuchtung der Luft, sowie für Reinigung und Kontrolle (über die Geruchsempfindung). Sie sind mit einer Schleimschicht ausgekleidet, welche durch das Flimmerepithel in den Rachen transportiert wird.

Die Lunge besteht aus dem linken und dem rechten Lungenflügel, welche in Lungenlappen und Lungensegmente unterteilt werden. Die Lunge wird umge-

ben vom Pleuraraum, einem dünnen Bereich, in dem ein Unterdruck herrscht.

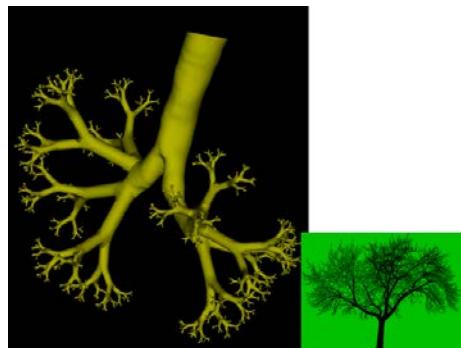


Abbildung 6.4: Baumähnliche (fraktale) Struktur der Atemwege in der Lunge.

Das Bronchiensystem ist stark verzweigt, um das Verhältnis aus Oberfläche zu Volumen zu maximieren. Gleichzeitig muss ein effizienter Transport in alle Bereiche gewährleistet werden. Dies sind die gleichen Anforderungen wie bei einem Baum, und die optimale Lösung wird in beiden Fällen über eine selbstähnliche Struktur erreicht. Das entstehende Gebilde wird als Fraktal bezeichnet. Die fraktale Dimension der Lunge liegt nahe bei 3.

Blut wird über den Lungenkreislauf bei niedrigem Druck (ca. 3 kPa) in die Lungen gepumpt. Von den 6-7 l Blut im Körper, ist ca. ein 1 in der Lunge und breitet sich über eine Oberfläche von ca. 80 m² (Lungenkapillaren) aus.

Auf der anderen Seite muss auch die Luft die Oberfläche der Alveolen erreichen und wieder von dort entfernt werden. Der eigentliche Gasaustausch läuft über Diffusion, wird also vom Konzentrationsgradienten getrieben. Die Zeitskala für diesen Prozess liegt in der Größenordnung von einigen 100 ms (siehe Kap. 6.3.2).

Das Atmungssystem arbeitet zyklisch. Für die Ein- und Ausatmung wird eine mechanische Leistung von ca. 0.5 Watt benötigt. Pro Atemzug wird in Ruhe im Durchschnitt etwa 0,5 Liter Luft ein- und ausgeatmet.

Neben der Versorgung des Körpers mit Sauerstoff hat das Atmungssystem die Aufgabe, das produzierte Kohlendioxid zu entfernen und damit auch den

pH-Wert des Blutes zu regulieren. Es trägt zu einem wesentlichen Teil zur Abkühlung des Körpers bei, da bei der Erwärmung und Befeuchtung der Atemluft Wärme abgegeben wird.

6.2.2 Alveolen: Dimensionen

Am Ende dieses Systems befinden sich die Alveolen (Lungenbläschen), wo der Gasaustausch zwischen Luft und Blut stattfindet. Die Lunge enthält rund $3 \cdot 10^8$ Alveolen mit einer gesamten Oberfläche von etwa

$$A \approx 3 \cdot 10^8 \cdot 4\pi (200 \mu\text{m})^2 \approx 120 \text{ m}^2.$$

Ihre einhüllende Schicht muss möglichst dünn sein, damit der Gasaustausch nicht behindert wird.

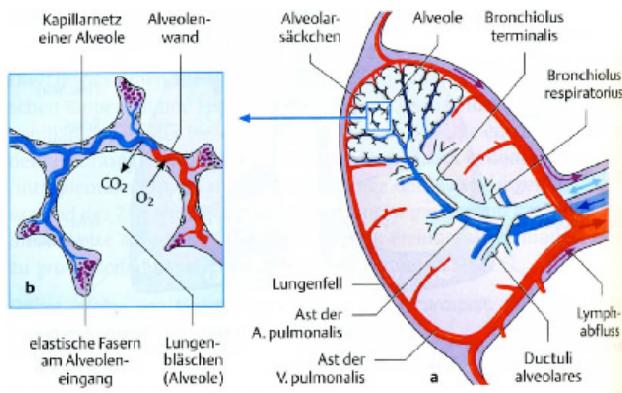


Abbildung 6.5: a) Aufbau der Lunge. b) Alveole. [7]

Mehrere Alveolen sind jeweils in einem Alveolensäckchen zusammengefasst.

Zum Gasaustausch können nur diejenigen Bereiche beitragen, welche gut ventiliert und gut durchblutet sind. Fehlt eine von beiden Komponenten, so fällt der betreffende Bereich der Lunge aus.

Gleichzeitig sollte die Oberfläche möglichst groß sein, da die Menge an ausgetauschtem Gas proportional ist zur Fläche, die für den Austausch zur Verfügung steht (\rightarrow Kap. 2.6.4, 2.7.3). Für eine gegebene Struktur, welche im Fall der Lunge aus praktisch kugelförmigen Bläschen besteht, wird die Oberfläche maximal, wenn die Größe der Bläschen minimal wird: die Oberfläche ist $A = 4\pi r^2$ und das Volumen

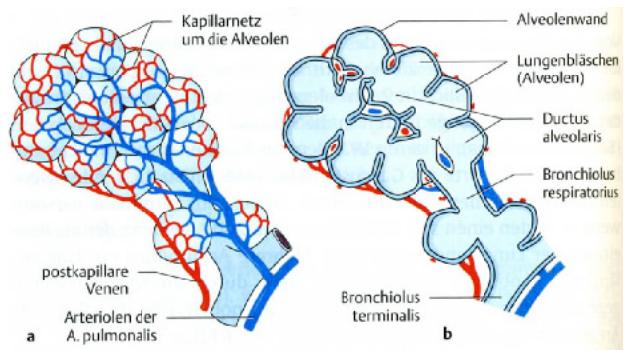


Abbildung 6.6: Alveolensäckchen mit Blutgefäßen. [7]

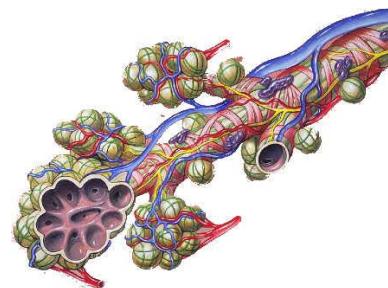


Abbildung 6.7: Alveolen.

$V = (4\pi/3)r^3$. Das Verhältnis aus Oberfläche und Volumen ist somit

$$\frac{A}{V} = \frac{4\pi r^2}{4\pi/3 r^3} = \frac{3}{r},$$

also indirekt proportional zum Radius der Bläschen.

Zur Maximierung des Gasaustausches ist es somit günstig, den Durchmesser der Lungenbläschen möglichst stark zu reduzieren. Allerdings gibt es auch eine untere Schranke. Diese ist zum Einen durch die Größe der roten Blutkörperchen (und damit der Blutgefäße) gegeben, zum anderen durch die Oberflächenspannung (siehe Kap. 6.2.3).

Der Durchmesser einer Alveole beträgt ca. $50 \mu\text{m}$ bei der Ausatmung und $250 \mu\text{m}$ bei der Einatmung, ihre Wandstärke etwa $0,5 \mu\text{m}$. Für einen mittleren Durchmesser von etwa $150 \mu\text{m}$ wird ihr gesamtes Volumen somit

$$\begin{aligned} V_A &= N \frac{4\pi}{3} r^3 \approx 3 \cdot 10^8 \cdot 4 \cdot (1,5 \cdot 10^{-4})^3 \text{ m}^3 \\ &\approx 41. \end{aligned}$$

6.2.3 Oberflächenspannung und Laplace-Druck

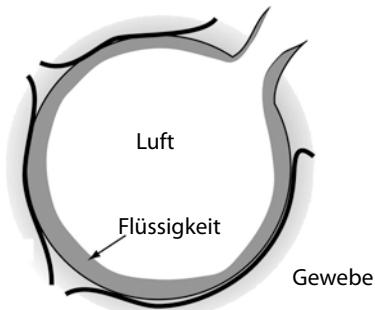


Abbildung 6.8: Einzelne Alveole.

Die Wände der Alveolen bestehen im Wesentlichen aus einem nahezu kugelförmigen Flüssigkeitsfilm. Dieser besitzt eine Oberflächenspannung

$$\sigma = \frac{dF}{d\ell} = \frac{dW}{dA}.$$

Hier stellt F die Kraft und ℓ eine Länge dar, an der die Kraft angreift. Gleichzeitig ist die Oberflächenspannung die Arbeit W , die aufgebracht werden muss, um die Oberfläche A zu vergrößern. Ihre Einheit ist somit

$$[\sigma] = \frac{\text{N}}{\text{m}} = \frac{\text{J}}{\text{m}^2}.$$

Der Wert für Wasser bei Körpertemperatur beträgt etwa 72 mN/m.

Die Oberflächenenergie ist proportional zur Oberfläche. Sie kann somit reduziert werden, wenn die Blase kleiner wird. Dabei wird eine Energie σdA frei. Damit die Lungenblase nicht zusammenfällt, sondern das System im Gleichgewicht ist, muss der Innendruck der Blase höher sein als der Außendruck. Die nötige Druckdifferenz Δp können wir aus der Bedingung berechnen, dass das System im Gleichgewicht ist, dass es also bei einer Vergrößerung (oder Verkleinerung) keine Energie gewinnt (oder verliert). Dazu muss die Volumenarbeit, die bei der Vergrößerung um dV frei wird, in die gleiche Menge an Oberflächenenergie umgewandelt werden, welche für die Vergrößerung der Oberfläche um dA benötigt wird:

$$\Delta p dV = \sigma dA.$$

Für eine Kugel ist $dV = 4\pi r^2 dr$ und $dA = 8\pi r dr$. Somit ist

$$\Delta p 4\pi r^2 dr = \sigma 8\pi r dr.$$

Auflösen nach der Druckdifferenz ergibt

$$\Delta p = \frac{2\sigma}{r}. \quad (6.1)$$

Diese Gleichung für den Innendruck einer Flüssigkeitsblase wird als Laplace-Gleichung bezeichnet und der Druck als Laplace-Druck.

Für einen minimalen Durchmesser von 50 μm und mit der Oberflächenspannung von Wasser ($\sigma_{\text{H}_2\text{O}} = 0,072 \text{ N/m}$) berechnen wir den notwendigen Innendruck auf

$$p_i = \frac{2\sigma}{r} = \frac{2 \cdot 0,072 \text{ N/m}}{25 \mu\text{m}} = 5,6 \text{ kPa}.$$

6.2.4 Anpassung der Oberflächenspannung

Ein Druck von 5,6 kPa wäre höher als was unser Atmungssystem aufbringen kann, und rund einen Faktor 10 höher als der experimentell gemessene Druck von 0,5 kPa.

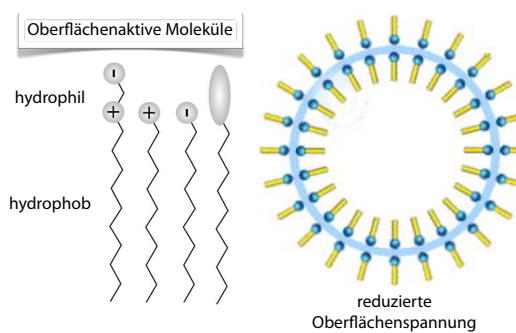


Abbildung 6.9: Tenside reduzieren die Oberflächenspannung in den Alveolen.

Der Grund ist, dass die Alveolenwände nicht aus reinem Wasser bestehen, sondern zusätzlich Tenside (oberflächenaktive Moleküle, surfactants) enthalten, welche die Oberflächenspannung reduzieren. Sie sind somit mit Seifenblasen vergleichbar. Fehlen diese Tenside, so wird die Atmung entsprechend erschwert. Dies tritt vor allem bei zu früh geborenen Kleinkindern oder bei Raucherlungen auf.

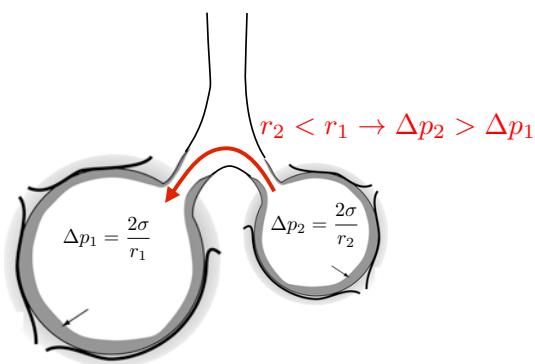


Abbildung 6.10: Druckausgleich bei zwei verbundenen Alveolen mit unterschiedlichem Radius.

Laut Gleichung (6.1) ist der Druck indirekt proportional zum Radius der Blase. Verbindet man zwei Blasen, so dass sich der Druck ausgleichen kann, fließt somit Gas aus der kleineren in die größere Blase. Dadurch wird der Unterschied zwischen den Radien noch größer und dadurch auch der Druckunterschied verstärkt. Der Prozess beschleunigt sich und die kleinere Blase kollabiert.

In der Lunge variiert der Durchmesser der Alveolen. Aus der Gleichung (6.1) für den Laplace-Druck folgt somit, dass die kleineren Alveolen in der Lunge kollabieren müssen.

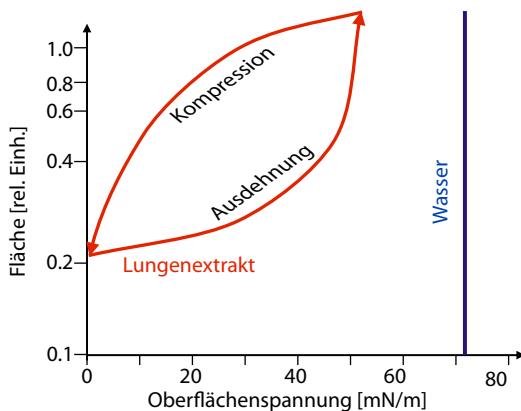


Abbildung 6.11: Änderung der Oberflächenspannung mit der Fläche für Wasser und Lungenflüssigkeit.

Dies findet nicht statt, weil die oberflächenaktiven Substanzen, welche die Oberflächenspannung in den

Alveolen bestimmen, dafür sorgen, dass bei einer Kompression die Oberflächenspannung weiter abnimmt. Dies liegt im Wesentlichen daran, dass bei größerem Durchmesser, aber konstanter Zahl der oberflächenaktiven Moleküle der Wasseranteil an der Oberfläche zunimmt und damit die Oberflächenspannung steigt. Dadurch werden die Alveolen stabilisiert.

Bei wechselwarmen Tieren, wie Amphibien und Reptilien ist der Sauerstoffbedarf wesentlich geringer. Sie benötigen deshalb eine geringere Lungoberfläche. Deshalb können die Alveolen einen rund 10 mal größeren Durchmesser haben als beim Menschen. Der größere Durchmesser reduziert den benötigten Druck um eine Größenordnung, so dass die Alveolen nicht unter dem Einfluss der Oberflächenspannung kollabieren. Dadurch benötigen diese Tiere in ihren Lungen keine oberflächenaktiven Substanzen.

6.2.5 Lungenkapazität

Die Menge an Luft, welche die Lunge aufnehmen und wieder abgeben kann, wird als ihre Kapazität bezeichnet. Diese kann stark variieren, je nach persönlicher Fitness und nach momentanem Sauerstoffbedarf.

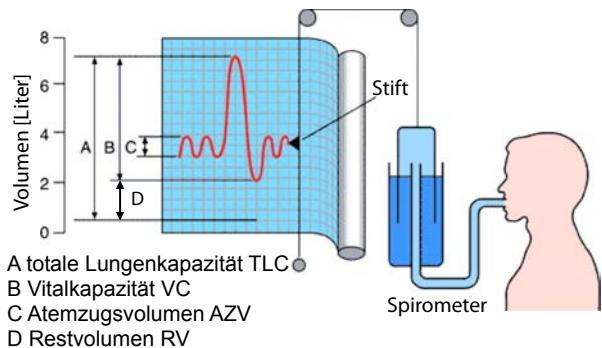


Abbildung 6.12: Lungenkapazität.

Die totale Lungenkapazität bezeichnet das gesamte Volumen der Lunge, die Vitalkapazität beträgt etwa 5-6 Liter. Sie bezeichnet das Volumen, das nach maximaler Einatmung maximal ausgeatmet werden kann. Bei normaler Atmung wird nur etwa 0,5 Liter ausgetauscht, ein deutlich geringerer Teil. Das

Restvolumen ist die Differenz zwischen der totalen Lungenkapazität und der Vitalkapazität, also der minimale Volumenanteil, der nicht ausgeatmet werden kann. Eine gesunde Person kann 70% der Vitalkapazität in 0.5 s ausatmen, 85% in 1 s, 97% in 3 s.

Ohne körperliche Anstrengung atmet ein Erwachsener etwa 16 mal pro Minute, jeweils etwa 0,5 l, entsprechend einem Atemzeitvolumen von 8 Liter/min. Pro Tag entspricht das etwa 10 kg Luft, die ein- und ausgeatmet werden. Unter Anstrengung erhöhen sich das Atemzugsvolumen wie auch die Atemfrequenz, auf etwa 2 l pro Atemzug und etwa 50 Atemzüge pro Minute. Der maximale Volumenfluss kann auf bis zu 8 l/s steigen, wobei die Strömungsgeschwindigkeit bei Husten und Niesen bis nahe an die Schallgeschwindigkeit heranreicht.

Bei einem Säugling liegt die Frequenz bei etwa 40 Atemzügen pro Minute.

6.2.6 Compliance

Die Lunge kann als dehnbares Gefäß betrachtet werden. Steigt der Druck, dann vergrößert sich ihr Volumen. Die Druckänderung ist dabei proportional zur *relativen* Volumenänderung,

$$\Delta p = B \frac{\Delta V}{V}.$$

Hier stellt B einen Elastizitätsmodul als Maß für die Dehnbarkeit der Wand und die Kompressibilität des Gases dar. In der Physiologie schreibt man meist

$$\Delta V = \frac{V}{B} \Delta p = C \Delta p$$

und bezeichnet C als die ‘Compliance’ (Nachgiebigkeit).

Die Compliance, die für die Atmung relevant ist, wird durch die Kombination von Lunge und Thorax (Brust) bestimmt. Sie ist insgesamt nichtlinear, die Steifigkeit vergrößert sich mit zunehmendem Druck. Der Innendruck der Lunge, p_{alveolar} , wird bestimmt durch den Druck p_{pleural} in der Pleurahöhle und die Druckdifferenz $\Delta p_{\text{transmural}}$, welche durch die Oberflächenspannung der Lungenbläschen bestimmt ist.

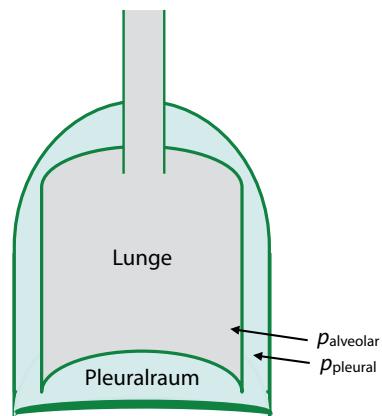


Abbildung 6.13: Druckdifferenz zwischen Lunge und Pleuraraum.

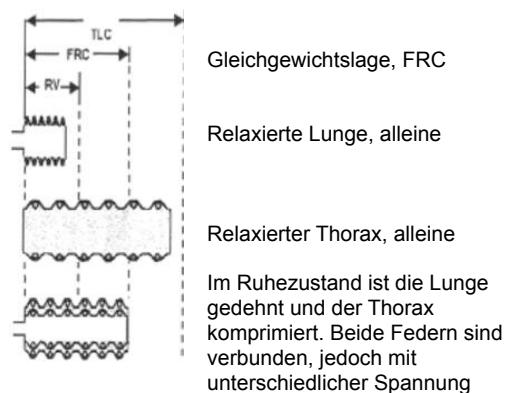


Abbildung 6.14: Modell für die Compliance der Lunge mit Kopplung an den Thorax.

Durch die Kopplung zwischen Lunge und Thorax erhält man eine Compliance C_{ges} des Gesamtsystems, welche einer Parallelschaltung entspricht:

$$\frac{1}{C_{\text{ges}}} = \frac{1}{C_{\text{Lunge}}} + \frac{1}{C_{\text{Thorax}}}.$$

Die beiden Werte sind

$$C_{\text{Lunge}} = \frac{\Delta V}{\Delta p_{\text{transmural}}} \approx 2 \cdot 10^{-6} \frac{\text{m}^3}{\text{Pa}}$$

und

$$C_{\text{Thorax}} = \frac{\Delta V}{\Delta p_{\text{pleural}}} \approx 2 \cdot 10^{-6} \frac{\text{m}^3}{\text{Pa}}.$$

Typische Werte für normale Atmung sind eine Druckdifferenz in den Alveolen von 0,5 kPa und eine Volumenänderung von etwa 0,5 l. Somit beträgt die Compliance

$$C_{ges} = \frac{5 \cdot 10^{-4} \text{ m}^3}{5 \cdot 10^2 \text{ Pa}} \approx 10^{-6} \frac{\text{m}^3}{\text{Pa}},$$

in Übereinstimmung mit den obigen Gleichungen.

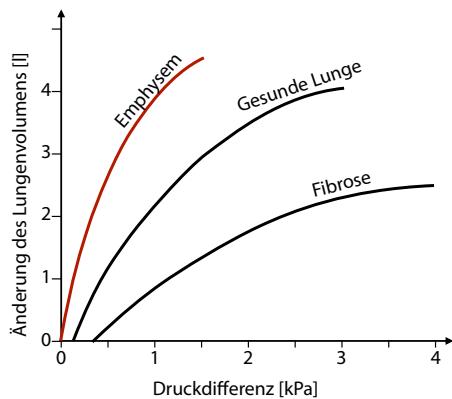


Abbildung 6.15: Lungenvolumen gegen Druckdifferenz für gesunde und erkrankte Lungen. Die Steigung entspricht der Compliance.

Verschiedene Erkrankungen ändern die Compliance. Dazu gehören des Emphysem: irreversibler Abbau von Zellwänden in den Alveolen, welche zu einer Überblähung der Lunge führen. Dadurch wird die Lunge sehr weich, ihre Compliance nimmt zu. Bei der Lungenfibrose wird zusätzliches Bindegewebe zwischen den Lungenbläschen gebildet. Dadurch versteift die Lunge, ihre Compliance sinkt, und es wird mehr Kraft benötigt, um die Lungenflügel ausreichend zu belüften, damit ein Gasaustausch stattfinden kann.

6.2.7 Sauerstoffverbrauch

Bei der Verwertung der Kohlenhydrate in den Mitochondrien wird Sauerstoff verbraucht, welcher durch die Lunge und den Blutkreislauf zur Verfügung gestellt wird. Das gleiche System entsorgt auch das Abbauprodukt CO₂. Die Aufnahme des Sauerstoffs und die Abgabe des Kohlendioxids erfolgen

in der Lunge. Diese bildet somit ein Austauschorgan zwischen dem Körper und der Luft.

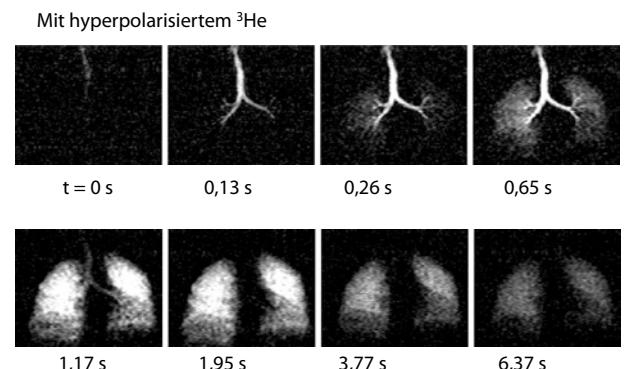


Abbildung 6.16: Messung der Einatmung mit Hilfe von ³He-MRI (Universität Mainz).

Den Bedarf an Sauerstoff kann man abschätzen aus dem kalorischen Sauerstoffäquivalent: Die Verbrennung von ca. 1 Liter Sauerstoff erzeugt ca. 20 kJ Energie. Pro Tag werden etwa 8 MJ Energie benötigt, dies entsprechend 400 Liter Sauerstoff oder 2 m³ Luft.

Tatsächlich beträgt das Gesamtvolumen an Luft, die pro Tag in der Lunge aufgenommen wird

$$V_{L,d} \approx 12 \text{ m}^3$$

oder etwa 8 l/min. Der Anteil an Sauerstoff beträgt

$$V_{O_2,d} \approx 12 \cdot 0,21 \text{ m}^3 \approx 2,5 \text{ m}^3.$$

In der Ausatmungsluft liegt der O₂-Anteil noch bei etwa 15 %. Somit nimmt der Körper von den anfänglich 21 % nur die Differenz auf, was einem Anteil von etwa 28 % entspricht. Von den 2500 Litern, die wir einatmen, bleiben also rund 700 Liter im Körper, in qualitativer Übereinstimmung mit obiger Abschätzung.

Diese Zahlen entsprechen dem Fall geringer körperlicher Belastung. Bei starker körperlicher Belastung steigt der Sauerstoffbedarf. Die maximalen Werte sind abhängig vom Körbergewicht, Alter und Fitnesszustand; sie liegen bei etwa 28-70 ml/(min·kg). Der Ruhebedarf entspricht, im Vergleich 5 ml/(min·kg).

6.2.8 Druck und Mechanische Arbeit

Die Lunge kann als gasgefüllter Ballon betrachtet werden, welcher in einem dehnbaren Gefäß hängt, wie in Abb. 6.17 gezeigt. Die Bewegung von Brust und Zwerchfell ändern den Druck auf die Lunge und steuern so die Ein- und Ausatmung.

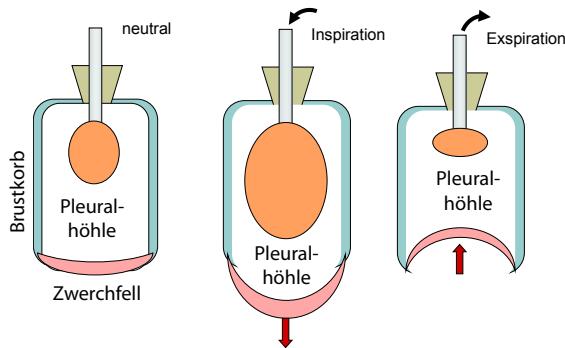


Abbildung 6.17: Modell für den Atmungsprozess.

Bei der Inspiration wird der Thorax durch die Tätigkeit der Brustumskulatur und des Zwerchfells erweitert. Die Lunge macht diese Vergrößerung mit, so dass in den Alveolen ein inspiratorischer Unterdruck von -150 Pa gegenüber dem Außendruck entsteht. Im Pleuraraum ist der Druck nochmals etwa 650 Pa niedriger. Dieser Unterdruck muss aktiv aufrecht erhalten werden. Bricht er zusammen, so ist die Atmung gestört.

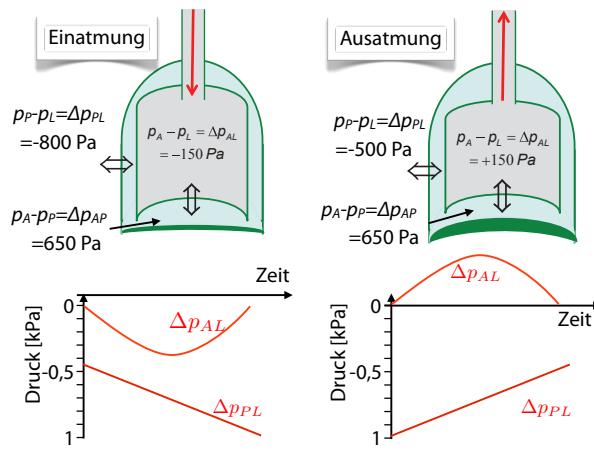


Abbildung 6.18: Druckverhältnisse bei Ein- und Ausatmung.

Die Außenluft strömt durch das Druckgefälle ins In-

nere der Lunge, bis der Druckunterschied auch bei weiterer Dehnung ausgeglichen ist. Bei der Ausatmung wird umgekehrt der Druck in der Lunge über den Außendruck angehoben.

Die Energie, welche für die Atmung aufgebracht werden muss, wird unter anderem durch den Strömungswiderstand bestimmt. Im Kapitel 5.3.3 hatten wir den Strömungswiderstand für eine laminare Strömung in einem Rohr zu

$$W = \frac{\Delta p}{Q} = \frac{8\eta\ell}{\pi R^4}$$

berechnet. Für das Beispiel der Luftröhre erhalten wir mit $R \approx 1 \text{ cm}$ und $\eta \approx 10^{-5} \text{ Pa s}$

$$W \approx \frac{8 \cdot 2 \cdot 10^{-5} \cdot 0,1 \text{ Pas m}}{3,1 \cdot 10^{-8} \text{ m}^4} \approx 516 \frac{\text{Pa}}{\text{m}^3/\text{s}}.$$

Der experimentelle Widerstand ist deutlich höher. Bei einem alveolaren Druckunterschied von $\approx 200 \text{ Pa}$ wird Luft mit einer Strömungsgeschwindigkeit von $\approx 0,5 \text{ Liter pro Sekunde}$ eingeatmet. Dies entspricht einem Widerstand von $\approx 4 \cdot 10^5 \text{ Pa/(m}^3/\text{s)}$. Offensichtlich ist das Modell der laminaren Strömung im Rohr nicht ausreichend für die Erklärung. Der wirkliche Widerstand ist aus verschiedenen Gründen höher: Die Strömung in der Luftröhre ist turbulent, die Luft muss auch beschleunigt werden, und die Lunge ist nicht perfekt elastisch.

6.2.9 Zeitabhängigkeit

Die Lunge antwortet nicht instantan auf Druckänderungen. Beziehungen wie diejenige in Abb. 6.15 gelten deshalb nur für den Gleichgewichtszustand. In Wirklichkeit ist unser Atemsystem in periodischer Bewegung, wobei Druck und Volumen gegeneinander zeitlich verschoben sind. Für die Diskussion der Verzögerung ist ein mechanisches Modell nützlich.

Abb. 6.19 zeigt ein entsprechendes Modell. Bei der Ausatmung verringert sich das Thoraxvolumen. In den Alveolen entsteht ein exspiratorischer Überdruck (0 bis $+150 \text{ Pa}$), so dass Luft durch die Bronchien und die Trachea nach außen strömt. Wir können dies über die Bewegungsgleichung

$$p_L = R_L \dot{V} + \frac{1}{C_L} (V - V_0)$$

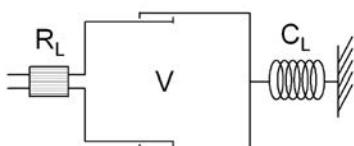


Abbildung 6.19: Mechanisches Modell der Lunge.

beschreiben. Hier stellt p_L den Lungendruck dar, R_L den Strömungswiderstand, V das Lungenvolumen und V_0 das Restvolumen der Lunge und C_L die Compliance. Diese Differentialgleichung hat eine exponentielle Lösung,

$$V(t) = V_0 e^{-t/R_L C_L},$$

mit der Zeitkonstanten $\tau = R_L C_L$. Mit typischen Werten für den Strömungswiderstand $R_L \approx 4 \cdot 10^5$ Pa s/m³ und die Compliance $C_L \approx 10^{-6}$ m³/Pa erhält man eine Zeitkonstante von $\tau \approx 0,4$ s. Somit liegt die maximale Atemfrequenz bei etwa 1 Hz.

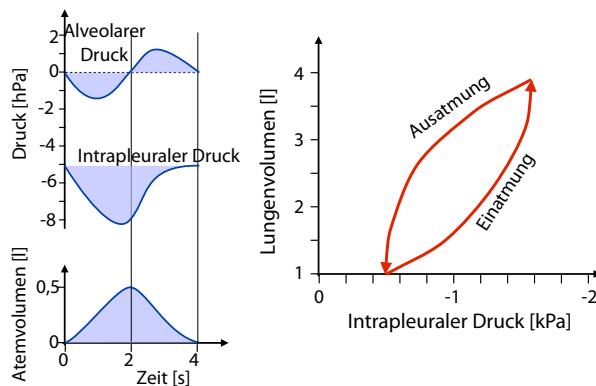


Abbildung 6.20: Arbeit beim Atmungszyklus.

Auf Grund dieser endlichen Zeitkonstanten zeigen Druck und Volumen nicht die gleiche Zeitabhängigkeit. Aus dem gleichen Grund folgen sie beim Ein- und Ausatmung nicht der gleichen Kurve, sondern der Zyklus zeigt eine Hysterese, wie in Abb. 6.20 gezeigt. Die Volumenarbeit der Lunge entspricht der Fläche der Hysterese. Pro Atemzug ist die Volumenarbeit ca. 1.5 J. Bei 15 Atemzügen pro Minute entspricht dies einer Leistung von ca. 0.4 Watt.

Bei schnellerer Atmung steigt der Druck, der für den Atemstoß notwendig ist und damit auch Arbeit und

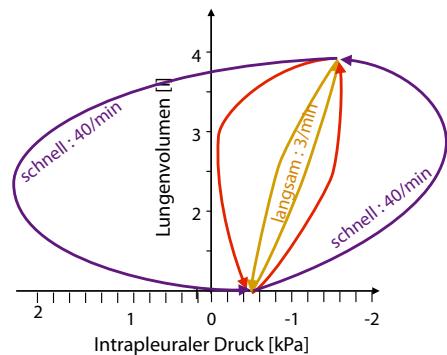


Abbildung 6.21: Atmungszyklus für unterschiedlich schnelle Atemstöße.

Leistung, welche für die Atmung aufgewendet werden müssen. Wie in Abb. 6.21 gezeigt, wächst mit zunehmender Atmungsfrequenz auch die Fläche der Hysterese, da für eine schnellere Atmung ein größerer Druck notwendig ist, welcher den erhöhten Widerstand überwinden, und eine höhere Beschleunigungskraft erzeugen muss.

6.3 Gasaustausch und Transport

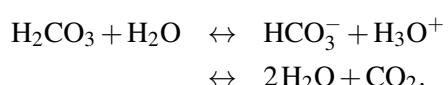
6.3.1 Gleichgewicht

Die Verteilung des Sauerstoffs zwischen Luft, Lungenbläschen und Blut ist im thermodynamischen Gleichgewicht durch die Maximierung der Entropie, resp. die Minimierung der freien Enthalpie bestimmt.

Die Zusammensetzung der Luft ändert sich beim Ein- und Ausatmen:

	p_{O_2} [kPa]	p_{CO_2} [kPa]
Einatmen	21	0,04
Alveolen	13	5,3
Ausatmen	15	4,3

Der Austausch von CO_2 ändert gleichzeitig den pH des Blutes:



Der Mensch kann maximal 2 % seines Sauerstoffbedarfs durch Diffusion durch die Haut abdecken, der Rest muss über Lunge und Blutkreislauf aufgenommen werden.

Bei kleineren Tieren ist der Anteil des Sauerstoffs, der durch die Haut aufgenommen werden kann, entsprechend größer. Noch größer ist er wenn der Sauerstoffbedarf sinkt, wie zum Beispiel im Winterschlaf oder bei wechselwarmen Tieren. Ein Frosch im Winterschlaf kann seinen gesamten Sauerstoffbedarf auf diese Weise decken.

6.3.2 Diffusion

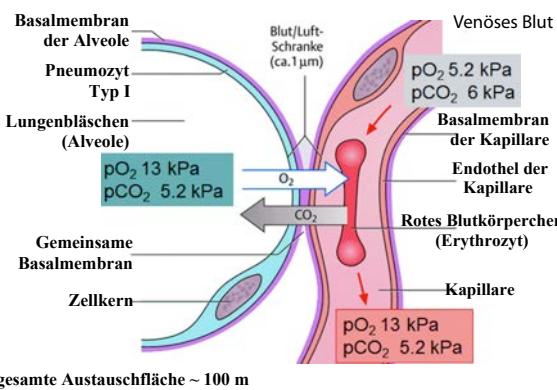


Abbildung 6.22: Diffusion der Atemgase durch die Blut/Luft-Schanke. [7]

Der Übergang des Sauerstoffs von der Luft ins Blut geschieht über Diffusion durch die Alveolenwand und die Wände der Blutgefäße, über eine Distanz von der Größenordnung von $1 \mu\text{m}$. Die Diffusion kann qualitativ als eine Folge von Stoßprozessen beschrieben werden, bei denen die Moleküle eine Distanz

$$D = \lambda_0 \sqrt{N}$$

zurücklegen. Hier ist N die Zahl der Stöße und λ_0 die mittlere freie Weglänge. Sie beträgt für Luft $\lambda_{0,L} \approx 10^{-7} \text{ m}$ und für Gewebe $\lambda_{0,G} \approx 10^{-11} \text{ m}$. Die Zahl der Stöße beträgt für ein Sauerstoffmolekül in Luft $N_{O2,L} \approx 10^{10} \text{ s}^{-1}$ und in Gewebe $N_{O2,L} \approx 10^{12} \text{ s}^{-1}$. Die mittlere Distanz, welche ein solches Molekül pro Sekunde zurücklegt, liegt somit bei

$$D_L \approx 1 \text{ cm}, \quad D_G \approx 10 \mu\text{m},$$

also lang genug, um während der Verweildauer der Luft in der Lunge ein Gleichgewicht zu erreichen.

Makroskopisch gehorchen Diffusionsprozesse den Fick'schen Gesetzen (siehe Kap. 2.6.4). So ist der Diffusionsstrom J , also die Anzahl von Molekülen, welche pro Zeiteinheit durch eine Membran diffundieren, proportional zum Konzentrationsgradienten. Für die Diskussion der Diffusion durch die Membran genügt eine eindimensionale Betrachtung:

$$J = -D \frac{\partial c}{\partial x}.$$

Daraus folgt, dass

- Diffusion immer ein Konzentrationsgefälle erfordert und
- sie nur auf kleinen Dimensionen effektiv ist.

Der Diffusionskoeffizient D_{O_2} für molekularen Sauerstoff liegt, je nach Medium, im Bereich von $\approx 10^{-9} \text{ m}^2/\text{s}$:

Medium	$D_{O_2} [10^{-9} \text{ m}^2 \text{s}^{-1}]$
Wasser	3,2
Blutplasma	2,2
Erythrozyten	0,8
Muskelzellen	1,2 ... 1,6

Die beiden Epithelschichten von Alveolen und Kapillaren sind zusammen etwa $1 \mu\text{m}$ dick. Der Diffusionswiderstand ist deshalb vor allem durch den Transport innerhalb des Erythrozyten gegeben.

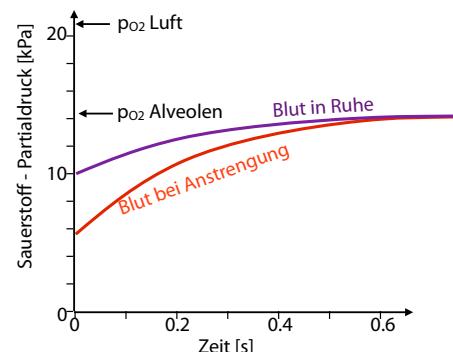


Abbildung 6.23: Zeitlicher Verlauf der Sauerstoffaufnahme.

Der Transport eines Erythrozyten an einer Alveole vorbei dauert etwa 0,3 s. Während dieser Zeit steigt der Sauerstoffpartialdruck von etwa 5,5 kPa (bei Anstrengung) auf etwa 12,5 kPa.

6.3.3 Sauerstofftransport

Der Übergang von der Lunge ins Blut stellt nur einen Schritt des Transportprozesses dar.

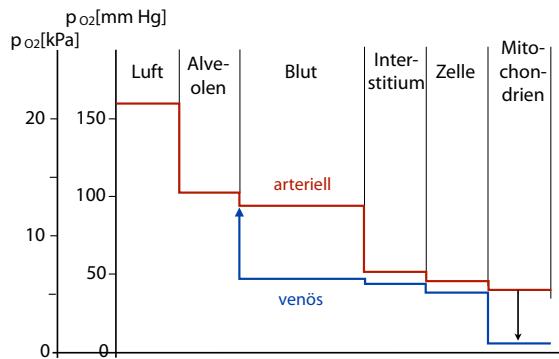


Abbildung 6.24: Sauerstoffpartialdruck entlang dem Atemweg.

Der Sauerstoffpartialdruck der Luft (nach Aufwärmen auf 37 °C und Befeuchtung) beträgt ca. 20 kPa. Der Transport von Sauerstoff durch die Membranen und im Gewebe erfolgt durch Diffusion. Da der Transport passiv erfolgt, d.h. entgegen einem Konzentrationsgradienten, sinkt der Partialdruck entlang dem Atemweg bis auf etwa 13 kPa im arteriellen (=sauerstoffreichen) Blut, welches die Lunge verlässt. Im Gewebe liegt der Sauerstoffdruck bei etwa der Hälfte.

Die Diffusionskonstante von CO₂ durch die Membran ist rund 20 mal höher als für O₂, so dass die entsprechenden Partialdruckunterschiede zwischen Blut und Gewebe deutlich geringer sind. Während O₂ fast ausschließlich in den Erythrozyten transportiert wird, ist CO₂ deutlich besser im Blutplasma löslich und wird zu 50% im Plasma transportiert.

6.3.4 Sauerstoffdiffusion aus Kapillare

Ein einfaches Modell für die Versorgung des Gewebes mit Sauerstoff ist der Krogh'sche¹ Zylinder. Es geht davon aus, dass das Gewebe aus einer zylindrischen Kapillare über Diffusion versorgt wird.

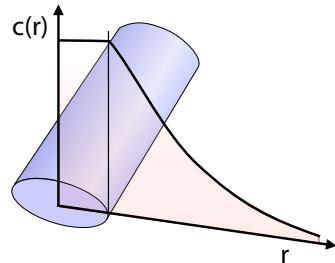


Abbildung 6.25: Sauerstoffversorgung des Gewebes durch Diffusion aus einer Kapillare.

Wir betrachten den Diffusionsprozess. Das zweite Fick'sche Gesetz lautet, wie die Wärmeleitungsgleichung (2.14)

$$\frac{\partial c}{\partial t} = D \Delta c,$$

wobei c die Sauerstoffkonzentration und D den Diffusionskoeffizienten darstellen. Wir nehmen an, dass im Gewebe Sauerstoff mit einer konstanten Rate k verbraucht wird. Dann lautet die Bewegungsgleichung für die Sauerstoffkonzentration

$$\frac{\partial c}{\partial t} = D \Delta c - k.$$

Wir verwenden Zylinderkoordinaten und suchen stationäre Lösungen mit der entsprechenden Symmetrie, also solche, die nur von der radialen Koordinate r abhängen:

$$D \left[\frac{1}{r} \frac{\partial}{\partial r} \left(r \frac{\partial c}{\partial r} \right) \right] = D \left[\frac{\partial c}{\partial r} + r \frac{\partial^2 c}{\partial r^2} \right] = k. \quad (6.2)$$

Die allgemeine Lösung lautet

$$c(r) = a_1 + a_2 r^2 + a_3 \ln r.$$

¹Schack August Steenberg Krogh, (1874 - 1949)

Einsetzen in die Bewegungsgleichung (6.2) ergibt

$$\frac{D}{r} \left[\frac{a_3}{r} + 2a_2 r + 2a_2 r - \frac{a_3}{r} \right] = 4Da_2 = k$$

oder

$$a_2 = \frac{k}{4D} \rightarrow c(r) = a_1 + \frac{k}{4D} r^2 + a_3 \ln r.$$

Einen Koeffizienten bestimmen wir aus der Randbedingung, dass die Konzentration an der Oberfläche der Kapillare den Wert $c(r = R_1) = c_0$ annehmen soll:

$$c(R_1) = a_1 + \frac{k}{4D} R_1^2 + a_3 \ln R_1 = c_0.$$

Auflösen nach a_1 ergibt

$$a_1 = c_0 - \frac{k}{4D} R_1^2 - a_3 \ln R_1.$$

Damit können wir die Konzentration schreiben als

$$\begin{aligned} c(r) &= c_0 - \frac{k}{4D} R_1^2 - a_3 \ln R_1 + \frac{k}{4D} r^2 + a_3 \ln r \\ &= c_0 + \frac{k}{4D} (r^2 - R_1^2) + a_3 \ln \frac{r}{R_1}. \end{aligned} \quad (6.3)$$

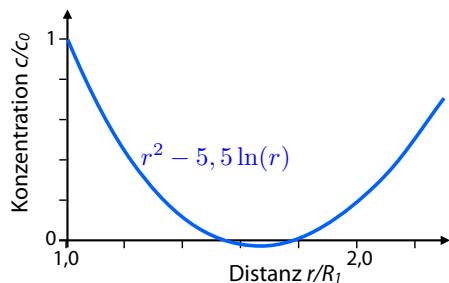


Abbildung 6.26: Stationäre Lösung der Diffusionsgleichung für eine Kapillare.

Diese Lösung ist allerdings nicht für alle Werte von r physikalisch sinnvoll. Je nach Wahl des Parameters a_3 hat sie in der Nähe der Kapillare ($r \gtrsim R_1$) die erwartete abfallende Form, d.h. die Konzentration nimmt mit zunehmendem Abstand von der Kapillare ab. Sie kann aber dann auch negative Werte annehmen, was bei Konzentrationen unphysikalisch wäre, und für $r \rightarrow \infty$ divergiert sie. Eine sinnvolle Randbedingung wäre hingegen $c \rightarrow 0$ für $r \rightarrow \infty$.

6.3.5 Bündel von Kapillaren

Dies hat einen physikalischen Grund: in diesem Abstand kann Diffusion nicht genügend Sauerstoff liefern, um einen Verbrauch zu kompensieren, der nicht vom Abstand abhängt. Integriert über den gesamten Raum, bis $r \rightarrow \infty$ wäre der Bedarf somit unendlich. Die Kapillare kann aber nur eine endliche Menge liefern. Betrachtet man die Richtung des Sauerstoffflusses, so findet man, dass für große Distanzen der Sauerstoff von außen nach innen fließt - ebenfalls im Widerspruch zum physikalischen Modell.

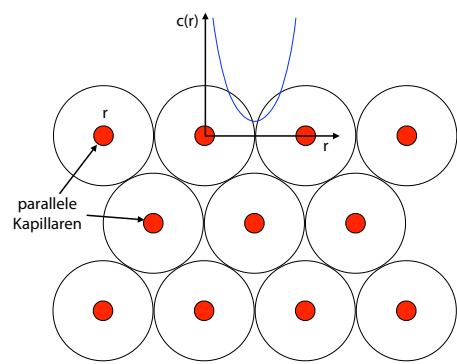


Abbildung 6.27: Krogh-Modell: Bündel von Kapillaren.

Ein besseres Modell geht deshalb davon aus, dass das Gewebe nicht von einer einzelnen Kapillare, sondern von einem Bündel aus Kapillaren versorgt wird, welche einen festen Abstand von einander haben. Im Krogh'schen Modell betrachtet man deshalb ein Bündel von parallel verlaufenden Kapillaren im Abstand $2R_2$. Aus Symmetriegründen folgt dann, dass die Konzentration beim halben Abstand das Minimum erreicht,

$$\left. \frac{dc}{dr} \right|_{r=R_2} = 0.$$

Einsetzen von $c(r)$ (6.3) ergibt

$$0 = \frac{a_3}{R_2} + \frac{k}{2D} R_2 \rightarrow a_3 = -\frac{kR_2^2}{2D}.$$

Damit ist die Lösung für den Bereich $R_1 \leq r \leq R_2$

$$c(r) = c_0 + \frac{k}{4D} (r^2 - R_1^2) - \frac{kR_2^2}{2D} \ln \frac{r}{R_1}.$$

Damit haben wir ein Resultat, welches auch physikalisch sinnvoll ist. Allerdings gilt dies ebenfalls nur für ein radialsymmetrisches Problem, was beim Krogh-Modell eines Bündels von Kapillaren nicht genau stimmt. Außerdem wurde die Konzentration des Sauerstoffs im Blut (c_0) als fest angenommen.

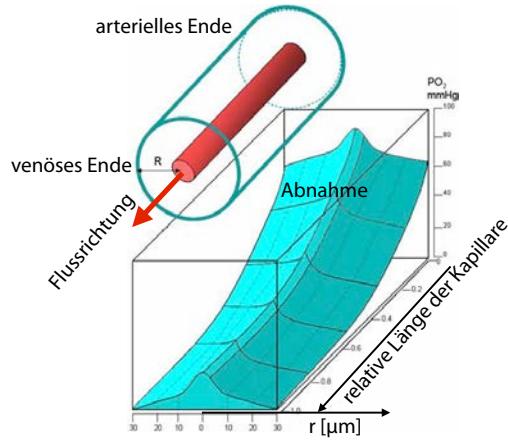


Abbildung 6.28: Sauerstoffkonzentration entlang einer Kapillare.

Bei einer dreidimensionalen Betrachtung sieht man, dass die O₂-Konzentration im Blut durch den Verbrauch in Fließrichtung abnimmt. Wie in Abb. 6.28 gezeigt, bleibt dabei die Form der Konzentrationsverteilung senkrecht zur Fließrichtung qualitativ gleich, aber die Höhe nimmt insgesamt ab.