

## IV Wärmegewinnung bei Lebewesen - Ein Abfallprodukt des Stoffwechsels?

Lebewesen benötigen Energie, um am Leben zu bleiben. Diese Energie wird durch chemische Reaktionen geliefert, die wir im Alltag als Stoffwechselprozesse beschreiben. Die Freisetzung von Wärme wird dabei oft als eine Art Abfallprodukt gesehen, das durch den Energiefluss zustande kommt und abgestrahlt wird. Bei lebenden Organismen bedingen sich Wärme und biochemische Reaktionen jedoch wechselseitig.

Ein solcher Zusammenhang wird in der RGT- Regel (van't- Hoff-Regel) beschrieben. Die RGT-Regel besagt, dass energetische Prozesse in Abhängigkeit zu einer höheren Temperatur schneller ablaufen. Als Faustformel kann man sagen, dass eine Temperaturerhöhung von 10°C eine Verdoppelung bis Vervierfachung der Geschwindigkeit von biochemischen Reaktionen bewirkt (Sadava, Hillis, & Heller, 2019). Umgekehrt führt ein Absenken der Temperatur zu einer Verlangsamung biochemischer Prozesse und letztlich des Energieumsatzes eines Lebewesens.

Dieser aufgezeigte Zusammenhang zwischen Temperatur und Verlaufsgeschwindigkeit biochemischer Reaktionen ist allerdings nicht endlos gegeben. Für die meisten tierischen Zellen gilt ein Temperaturmaximum von etwas unter 45°C. Wird dieses überschritten, kommen biochemische Reaktionen zum Erliegen (Sadava et al., 2019).

Grund hierfür sind die Enzyme, die an allen Stoffwechselvorgängen des Körpers beteiligt sind. Die Aufgabe von Enzymen besteht darin, biochemische Reaktionen zu beschleunigen oder gar erst zu ermöglichen. Enzyme sind Proteine. Als solche sind die chemischen Bindungen, aus denen sie bestehen, nicht besonders hitzebeständig. Mit wenigen Ausnahmen kann man festhalten, dass Enzyme bei einer Temperatur von etwa 40°C beginnen Schaden zu nehmen und ihre Funktionalität eingeschränkt wird. Grund hierfür ist, dass die chemischen Bindungen durch die Wärme getrennt werden, wobei das Enzym denaturiert (Sadava et al., 2019).

Um die Zellfunktion aufrechterhalten zu können, benötigen die meisten Lebewesen einen Temperaturbereich zwischen 0 und 40°C.

### 1. Strategien zur Bewältigung der Umgebungstemperaturen

Unsere Biosphäre bietet eine Vielzahl unterschiedlichster Lebensräume, deren klimatische Voraussetzungen eine sehr große Spannweite von Umgebungstemperaturen hervorbringt.

Im Tierreich haben sich hinsichtlich der Bewältigung der Umgebungstemperaturen zwei unterschiedliche Formen entwickelt:

- Poikilotherme Tiere (Insekten, Spinnen, Fische, Reptilien und Amphibien) nutzen die Temperatur der Umgebung, um Ihre Stoffwechselaktivität aufrecht zu erhalten. Sie können ihre Körpertemperatur nur bedingt eigenständig regulieren.
- Homoiotherme Tiere (Säugetiere und Vögel) hingegen können ihre Körpertemperatur auf einem in etwa gleichbleibendem Niveau halten. Hierzu müssen sie in besonderem Maße Nährstoffe aus ihrer Umgebung aufnehmen und diese mit Sauerstoff im Körper umsetzen.

Beide Anpassungen bringen Vor- und Nachteile mit sich. Poikilotherme Tiere verlassen sich auf ihre Umgebungstemperatur. Dies stellt eine recht große Energieersparnis dar, da poikilotherme Tiere nur in sehr geringem Maße Stoffwechselaktivitäten aufbringen müssen, um die Körpertemperatur zu regulieren. Ihre Stoffwechselaktivität entspricht in etwa einem Zehntel der Stoffwechselaktivität von homoiothermen Tieren (Müller, Frings, & Möhrlen, 2019).

Auf der anderen Seite sind poikilotherme Tiere an Umgebungen gebunden, die ihre Körpertemperatur auf einem Niveau halten können, dass ihr Stoffwechsel funktioniert. Beziehungsweise sind sie in bereits gemäßigten Zonen mit Kälteperioden dazu gezwungen „Starreperioden“ einzugehen, in denen ihr Stoffwechsel nahezu vollständig zum Erliegen kommt. Darüber hinaus erlauben ihnen geringere Umgebungstemperaturen nur ein geringes Größenwachstum.

Homoiotherme Tiere sind in der Wahl ihrer Lebensräume weniger eingeschränkt. Da sie ihre Körpertemperatur mittels ihres Stoffwechsels regeln können, sind sie dazu in der Lage, Lebensräume zu besiedeln, die poikilotherme Tiere gar nicht oder nur schwer besiedeln können. Diese Flexibilität hat aber auch ihren Preis. Denn das Aufrechterhalten der Körpertemperatur bedarf einer höheren Stoffwechselaktivität und eines damit einhergehenden erhöhten Nahrungsbedarfs (Müller et al., 2019).

## 2. Tiere reagieren auf ihre Umgebungstemperatur

Die Bandbreite der Strategien mit denen Tiere auf ihre Umgebungstemperatur reagieren, lässt sich in drei Kategorien unterteilen:

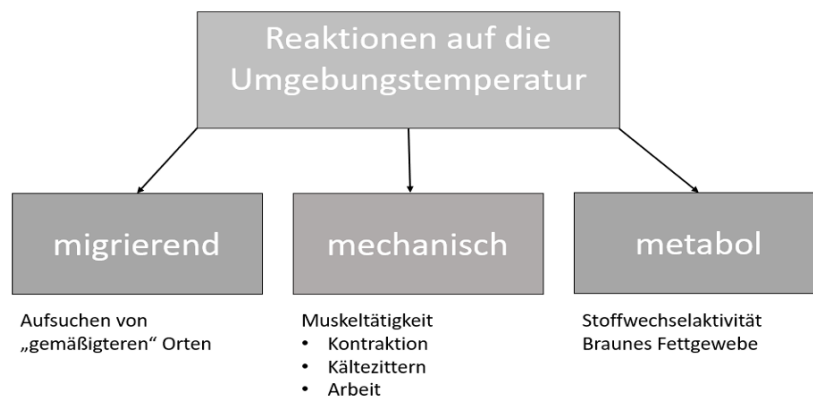


Abb. 4: Übersicht verschiedener Reaktionen von Tieren auf die Umgebungstemperatur

### 2.1 Aufsuchen gemäßigter Orte - Migration

Sowohl poikilotherme als auch homoiotherme Tiere können ihre Körpertemperatur durch ihr Verhalten beeinflussen. Hierzu machen sie sich die physikalischen Phänomene der Wärmeausbreitung zu Nutze, indem sie Orte mit einer „geeigneteren“ Temperatur aufsuchen. Dabei tauschen die Tiere Wärme mit ihrer Umgebung aus oder unterbinden diesen Austausch (Schmidt, Lang, & Thews, 2005).

Dies geschieht z. B. wenn Tiere sich auf einem von der Sonne erwärmten Stein aufwärmen (Konduktion), sonnenbeschienene Flächen suchen oder meiden (Radiation) oder wenn sie Körperwärme von Luftströmungen abtransportieren lassen (Konvektion).

### 2.2 Um die Körpertemperatur zu erhöhen, nutzen Tiere mechanische Strategien

Eine mechanische Wärmegewinnung erfolgt durch das Einsetzen des Muskeltonus. Bereits durch das Anspannen der Muskulatur wird Wärme erzeugt. Bedingt ist dies durch den Wirkungsgrad unserer Muskulatur, der bei etwa 20% liegt. Die restlichen 80% werden in Form von Wärme abgegeben (Müller et al., 2019). Dieser Effekt kann durch das rhythmische Kontrahieren der Muskeln verstärkt werden. Wir kennen dieses Phänomen als Kältezittern.

Um in wärmeren Regionen ein Überhitzen zu verhindern, reduzieren Tiere ihre Bewegungen auf ein Minimum. Hierdurch wirken sie einer zusätzlichen Wärmeproduktion des Körpers entgegen.

### 2.3 Metabole Form der Wärmegewinnung - Eine elegantere Lösung

Eine metabole „Wärmegewinnung“ findet sich (mit wenigen Ausnahmen) nur bei homoiothermen Tieren. Um ihren Energiehaushalt aufrechterhalten zu können, müssen Tiere Nährstoffe aus ihrer Umgebung aufnehmen und diese mit Sauerstoff umsetzen. Die dabei freiwerdende Energie wird verwendet, um das Molekül ATP (Adenosintriphosphat) zu synthetisieren. Das Molekül ATP hat die Eigenschaft, sehr schnell mit Wasser zu reagieren. Bei dieser Reaktion (= Hydrolyse des ATP) wird wiederum Energie frei, die dazu genutzt werden kann, energieaufwändige Lebensprozesse zu ermöglichen.

Sowohl beim Aufbau des ATPs als auch bei der Hydrolyse findet immer eine Energieübertragung statt, die ein Freisetzen von Wärme mit sich bringt.

Die wohl weitentwickelteste Form der Wärmegewinnung hat sich bei den Säugetieren entwickelt. Sie verfügen über ein spezielles Fettgewebe, das sog. braune Fett. Dieses Gewebe ermöglicht es Fetteinlagerungen vor Ort (und nicht erst über die Leber) mit Sauerstoff umzusetzen. Die Energie, die bei solchen Umsatzprozessen normalerweise zur Herstellung von ATP verwendet werden würde, wird in den Zellen des braunen Fettgewebes direkt zur Wärmegewinnung genutzt (Brandes, Lang, & Schmidt, 2019).

Um ein Überhitzen des Organismus bei höheren Umgebungstemperaturen zu vermeiden, drosseln viele Tiere ihre Stoffwechselrate. So erhöht sich ihre Körpertemperatur nicht noch zusätzlich. Einige Lebewesen schützen sich vor Überhitzung durch das Meiden direkter Sonneneinstrahlung. Sie ziehen sich in Bauten zurück, um dort vor den Umgebungstemperaturen geschützt zu sein. Termiten sind für ihre Bauten bekannt, die in sehr warmen Regionen der Erde zu finden sind.

### 3. Thermoregulierende Anpassungen bei Termiten

Termiten (*Macrotermes bellico*) sind Insekten und gehören zu den poikilothermen Tieren. Als solche sind sie nicht dazu in der Lage, ihre Körpertemperatur eigenständig zu regulieren oder durch Stoffwechselprozesse zu erhöhen. Dennoch erzeugen auch poikilotherme Tiere Wärme durch ihren Stoffwechsel oder auf mechanische Weise, z. B. durch Bewegung. Die Wärme, die hierdurch erzeugt wird, ist weit geringer als die der homoiothermen Tiere und reicht nicht aus, um die Körpertemperatur eigenständig in einem Optimal-Bereich zu halten.

Beobachtet man Termiten als Einzeltiere, stellen sie keine Ausnahme dar. Allerdings gehören Termiten zu den staatenbildenden Insekten, in deren Nestern schnell mehrere 100.000 Termiten zusammenleben können. Bedingt durch die Anzahl der im Staat lebenden Termiten, kumuliert sich die von jedem Tier abgegebene Wärme und eine Gefahr der Überhitzung des gesamten Nests droht (Korb, 2003).

Es sind jedoch nicht die Termiten alleine, die ihre Bauten erwärmen. Einige Termiten leben in einer symbiotischen Beziehung mit Pilzen, die sie in ihren Bauten als Nahrung anbauen. Auch die Stoffwechselprozesse der Pilze setzen Wärme frei. Dies trägt ebenso zu einer möglichen Überhitzung der Nester bei.

Neben der Gefahr der Überhitzung bringt die Populationsgröße des Termitenvolkes (und damit einhergehend der Pilzkulturen) ein weiteres Problem mit sich. Die Stoffwechselprozesse von Termiten und Pilzen führen zu einer Freisetzung von CO<sub>2</sub>, das sich in den Bauten immer weiter ansammelt und zum Erstickungstod des Termitenvolkes und der Pilze führen könnte.

Zum Überleben benötigen Termiten und ihre Pilzfarmen ein gleichbleibendes Milieu. Um sowohl das Pilzwachstum als auch ihr eigenes Wohlergehen nicht zu gefährden, sind Termiten darauf angewiesen, eine Frischluftzufuhr in ihren Bauten zu gewährleisten. Außerdem müssen große Temperaturschwankungen vermieden werden. Eine optimale Nesttemperatur sollte etwa 30°C betragen (Wenzel, 1990).

Hierbei spielen eine Vielzahl von Faktoren eine Rolle:

- Die Größe des Termitenstaates:  
Je mehr Termiten in einem Bau leben, desto mehr Wärme wird von ihnen produziert. Außerdem steigt ihr Nahrungsbedürfnis und somit auch die Menge an angebauten Pilzen, was ebenfalls zu einer erhöhten Wärmeproduktion führt (Korb, 2003).
- Die Umgebung des Termitenbaus:  
Termiten derselben Art können Bauten in der offenen Savanne oder in schattigen Weichholzauen bewohnen. Hierbei stellen die Umgebungstemperaturen besondere Herausforderungen dar. Die Tagestemperaturen - besonders in der Savanne - können die optimale Nesttemperatur von 30°C leicht überschreiten (Korb, 2003) und nachts oder in schattigen Bereichen unterschreiten.

Diese Probleme werden von Termiten durch die Architektur ihrer Bauten gelöst.

### 3.1 Bauten kleiner Völker

Kleine Termitenvölker haben eine geringere CO<sub>2</sub>- und Wärmeproduktion. Sie schaffen es kaum, die angestrebten 30°C im Nest zu halten. Stattdessen liegt ihre Nesttemperatur häufig bei 28°C (Collins, 1981). Aus diesem Grund versuchen sie ihre Nester mit einer dicken Wand (s. Abb. 5) zu umgeben, um das Nest zu isolieren. Zwar weist die dicke Termitenbauwand eine schwammartige Struktur mit kleinen Kanälchen auf, die einen Gasaustausch ermöglichen, dennoch ist der Gasaustausch durch die Dicke der Wand gehemmt (Küppers, 2004).

Korb & Linsenmair (2003) haben nachgewiesen, dass die CO<sub>2</sub>-Intensität in Bauten von kleinen Völkern höher als in den Bauten von großen Völkern ist. Daraus folgt, dass kleinere Völker beim Abwägen zwischen Wärmebedarf und Frischluftzufuhr ihren Schwerpunkt klar auf Wärmedämmung und Isolation legen (Korb & Linsenmair, 1999).

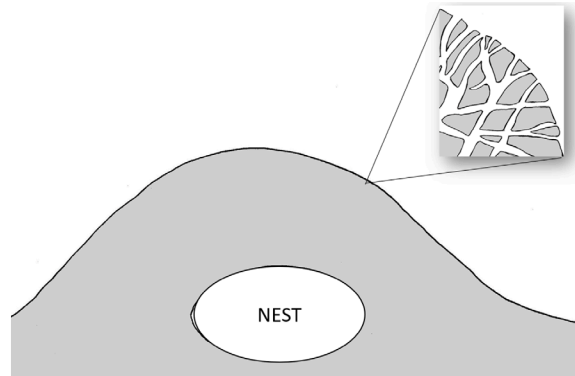


Abb. 5: Termitenkuppelbau eines kleinen Staates: dicke Wände, kein Belüftungssystem.

### 3.2 Bauten großer Termitenvölker in der Savanne

Große Termitenvölker in der Savanne errichten Bauten, die über 3 Meter hoch werden können. Die Struktur des Baus ist von einer Oberfläche mit vielen emporragenden Schächten geprägt. Aufgrund dieser Schächte werden Termitenbauten dieses Typs als „kathedralenförmige“ Bauten bezeichnet. Betrachtet man den Querschnitt eines „kathedralenförmigen“ Baus (s. Abb. 6), erkennt man zunächst die zentrale Lage des Termitennests.

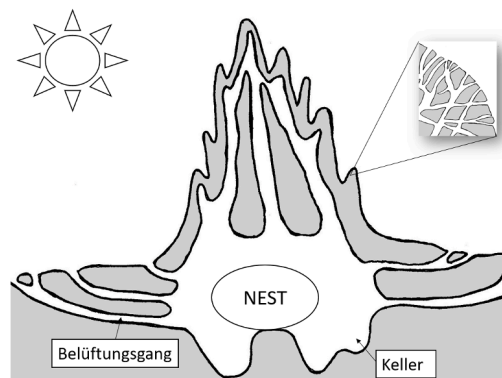


Abb. 6: Kathedralenförmiger Bau einer großen Termitenpopulation in der Savanne.

Unterhalb des Nests befinden sich Kellerschächte mit weit verzweigten Belüftungsgängen, die rund um den Bau nach außen führen. Oberhalb des Nests führt ein besonders breiter Zentralkanal zur Spitze des Baus. Dieser Kanal wird von mehreren kleineren und engeren Schächten umgeben, die über Gänge miteinander verbunden sind. Die Wand des Termitenbaus ist im Vergleich zur Wand eines Kuppelbaus eines kleineren Staates dünner und ermöglicht einen effektiveren Gasaustausch.

### 3.3 Belüftung kathedralenförmiger Bauten

Die Architektur dieses Bautypus ermöglicht es den Termiten, ihr Nest auf zwei unterschiedliche Weisen zu belüften. Tagsüber wandert die Sonne am Himmel entlang und erwärmt den Bau je nach ihrer Position an unterschiedlichen Stellen unterschiedlich stark. Die Schächte der kathedralenförmigen Bauten werfen im Verlauf des Tages abwechselnd Schatten auf die Oberfläche der Bauten und kühlen die Bauten somit. Messungen haben in

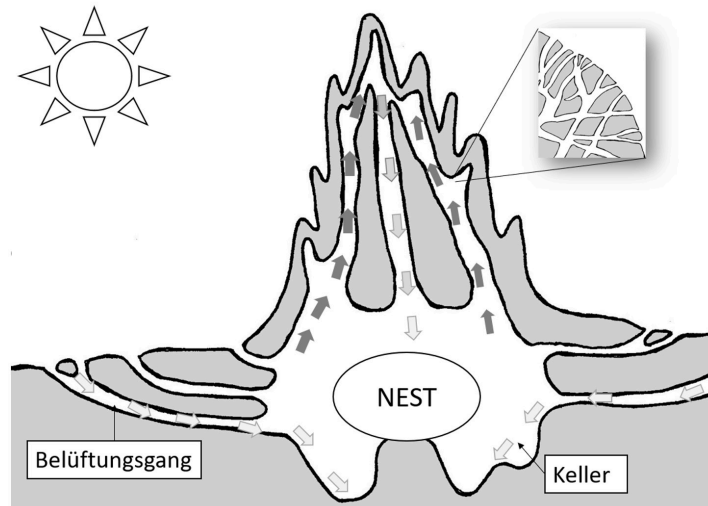


Abb. 7: Extern betriebene Belüftung eines kathedralenförmigen Termitenbaus in der Savanne.

diesem Zusammenhang ergeben, dass gerade die breite Basis und der Mittelteil des Baus stärker erwärmt werden als die Spitzen der Schächte (Korb & Linsenmair, 2000). Dies schafft Temperaturunterschiede, die dafür sorgen, dass die Luft im Inneren des Baus in Bewegung gesetzt wird (s. Abb. 7). Da die Luftbewegung durch eine äußere Quelle (die Sonne) angetrieben wird, wird die daraus resultierende Belüftung „extern betriebene“ Belüftung genannt. Im Inneren des Baus steigt die erwärmte Luft im Bereich der sonnenbeschienenen Außenwände über Kanäle und Schächte nach oben. Dabei wird die CO<sub>2</sub>-reiche Luft vom Nest weggeführt und zu den Außenkanälen transportiert, wo ein Gasaustausch stattfindet.

Die zunehmend ausgetauschte, sauerstoffreichere Luft wandert bis zur Spitze des kühleren Zentralschachts. Dort kühlt die Luft wieder ab und sinkt nach unten in das Nest. Die Abkühlung der Luft wird durch Verdunstungskühlung an der Wand der Bauten unterstützt (Korb & Linsenmair, 2000). Parallel dazu wird ebenfalls Luft durch die Belüftungskanäle rund um das Nest angesaugt.

Nachts verhalten sich die Luftströmungen genau andersherum, da die Umgebungstemperaturen unter das Temperaturniveau des Termitenbaus fallen. Die entscheidende Antriebskraft, die für die Ventilation verantwortlich ist, ist die stoffwechselbedingte (=metabole) Wärmeproduktion im Termitennest. Das Termitennest ist nun wärmer als die Umgebungstemperatur.

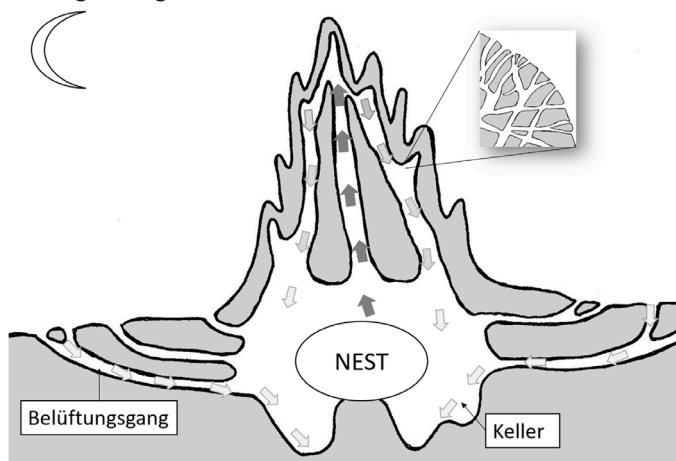


Abb. 8: Intern betriebene Belüftung eines kathedralenförmigen Termitenbaus.



Die im Nest erwärmte, CO<sub>2</sub>-reiche Luft steigt über den Zentralschacht nach oben. Auf ihrem Weg nach oben kühlt sie ab und sinkt entlang der Seitenschächte wieder nach unten in den Bau (s. Abb. 8). Selbiges geschieht auch in den anderen Schächten. Ein Gasaustausch wird an den Außenwänden des Termitenbaus ermöglicht, ist allerdings nicht so effektiv wie bei der Belüftung tagsüber. Beim Aufsteigen der erwärmten Luft entsteht ein Unterdruck, der Luft über die Belüftungskanäle rund ums Nest ansaugt. Vergleicht man die CO<sub>2</sub>-Sättigung der Luft im Termitenbau tags- und nachtsüber, so ist der CO<sub>2</sub>-Wert nachts höher als bei Tage. Die Belüftung, bei der die Antriebskraft der Belüftung aus dem Inneren des Baus kommt, wird als „intern betriebene“ Belüftung bezeichnet (Korb & Linsenmair, 2000).

### 3.4 Termitenbauten in der Weichholzaue

Termitenbauten in der Weichholzaue unterscheiden sich in der Architektur sehr zu denen in der Savanne. Zwar bestehen diese Bauten ebenfalls aus einem zentral gelegenen Nest, den Kellerschächten, den Belüftungsgängen und einem Zentralschacht, allerdings fehlen die typischen Nebenschächte (s. Abb. 9). Eine extern betriebene Belüftung scheint somit kaum möglich.

In der Tat wären die Nebenschächte in ihrer Funktion nutzlos, da die

Temperaturen in einer Weichholzaue nur selten das Temperaturniveau des Nests übersteigen. Folglich werden Termitenbauten in der Weichholzaue nur intern betrieben belüftet. Die warme Luft steigt dabei vom Nest aus nach oben, kühlt an den Wänden des Zentralschachts ab und sinkt wieder zum Nest. Der Gasaustausch geschieht stetig über die Außenwände und über die Belüftungsgänge, die um das Nest herumführen (Korb & Linsenmair, 2000).

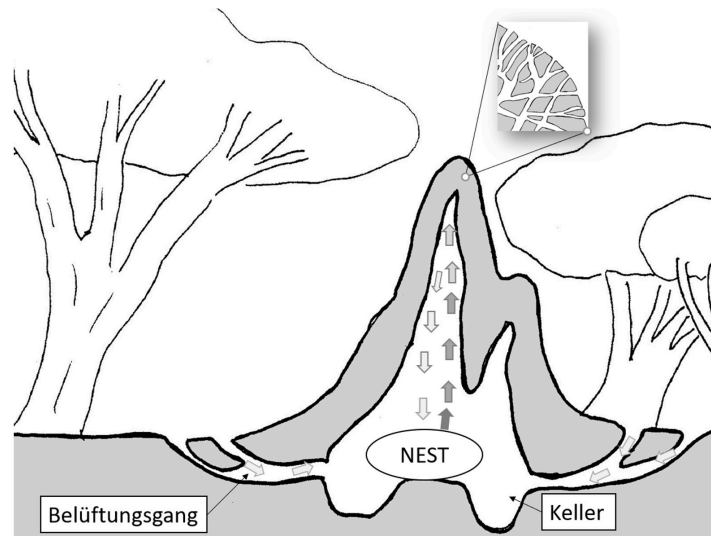


Abb. 9: Termitenbau in einer Weichholzaue. Nur eine intern betriebene Belüftung ist möglich.