

動物的逆流系統

“兩種液體間朝相反方向流動的原理，是許多動物能在惡劣的環境中適應的法寶。”

Knut Schmidt Nielsen 原著
國立台灣教育學院生物系 于美恩節譯

一位學科學的人當他得到一件不能圓滿解釋的結果時，那他可能是得到了錯誤的結果，不然他就是有了什麼新的發現了。約在十多年前，我和同事一同研究有關駱駝呼吸道中水蒸氣的研究。我們都知道哺乳類動物牠們所吸入的空氣在經呼吸道時慢慢地與水蒸氣相結合再達到肺泡，所以我們也設想牠們所呼出的空氣亦應和水蒸氣呈飽和狀態。（從所呼出的氣體溫度和氣體體積算出空氣中所含的水蒸氣）。但我們發現一個經飲水限制的駱駝，牠們體內經呼吸道所流失的水分，要比我們所想像的少得多。

最初；這個結果我們認為可能是在測量上發生了錯誤，但到了一九七九年我們已證實了這個最初的發現。因我們發現了一件未被人注意到的生理機轉。這機轉使得駱駝能再吸收牠從呼吸道中所呼出的水蒸氣。所以牠們所呼出的空氣中水份飽和度少於 100 %。其實這套機轉很簡單。另外；這套機轉亦是許多動物保存體溫的基本方式。它乃是根據逆流交換裝置（counter current exchange）使熱能以液體或氣體的方式交換傳遞。在駱駝的體內，因有許多複雜的因素在互相影響，所以我們將用較簡單的方式來解釋這機轉。

在二十五年前有人做鯨魚的研究，發現鯨魚在冰水中游泳時，有一種機轉能減少體溫從背鰭

及尾部的流失。這機轉就是利用一般的物理原則，即熱從高處流到低處。鯨魚的背鰭和尾部的靜脈旁邊總有一條靠近的動脈伴它流到身體的內部。因此藉著動脈中溫暖的血液，溫暖了週圍的靜脈血，使溫暖的靜脈血液流回身體內部。相同的動靜脈逆流機轉亦見於許多動物的四肢；如：wading 鳥的腳，海狸的尾部。在鮪魚；藉著這套逆流交換裝置，將游泳的肌肉所放出的熱量，使周圍的肌肉變得溫暖，這可由這種游泳肌肉內的溫度比驅體內靜止處的肌肉溫度要高些得到證實。

逆流原理也被應用於許多工業上。如產熱設備，將它所產生的熱使於吹進爐內的空氣加溫，而用熱空氣來助燃，使熱能不致浪費。

在人類呼吸時，吸人的空氣經過鼻腔，上呼吸道到達肺內時，溫度慢慢地上升並接近體溫。待呼氣時，這熱的空氣經呼吸道呼出時，溫度亦慢慢地被冷卻。另外，這呼出的空氣將部分的熱傳到鼻部。於是鼻子就被視為是一產熱場所（heat regenerator）。

我用亞利桑那沙漠產的 Kangaroo rat（主編按：分佈在美國西部及墨西哥一帶的齧齒類動物，屬名為 Dipodomys，因跳躍行動，可暫譯跳鼠，其體長僅 13 吋，包含 7 吋的長尾，與澳洲產的袋鼠 Kangaroo 完全不同）做實驗時

我才注意到這鼻內溫度傳遞的重要性。跳鼠從來不喝水，而牠很能有效的利用從食物中攝入的水份。當溫度測量器放在鼻尖時，可以測得呼出的空氣比體內的溫度要低了好些度。因此我認為這些吸入的空氣減低了鼻子的溫度。相反的；鼻部的低溫度也降低了呼出空氣的溫度。一般說來在跳鼠鼻內離鼻尖約二十毫米處的溫度和體內相似，但鼻尖溫度比體內要低數度。

這裡有個實驗可以代表跳鼠鼻子保溫的原理：試想這裡有根長形的箱子，上下兩端是敞開的。起初這箱子的溫度維持於 38°C ，當有一冷空氣從這箱子一頭吹入時，這箱子的壁將變冷，而這進入的空氣將漸漸地變熱而趨於 38°C （似於吸入到肺的空氣溫度漸趨於體內的溫度）。當這種和箱壁內部同溫的空氣往反方向流出時，這空氣將因這較冷的箱壁而回復為原來吸入時的溫度。

在我們的實驗中，跳鼠鼻尖的溫度往往比吸入的空氣還低些。舉例說：如吸入的乾燥空氣是 28°C ，那呼出的空氣就是 23°C ，而有 5°C 的差別。當吸入的乾燥空氣被鼻內粘膜潤濕時，這些空氣溫度就會降低，因為鼻粘膜釋放水蒸氣時需要吸收熱能來完成。跳鼠的鼻道相當的狹窄，有的甚至只有幾個毫米。因此空氣和鼻子之間溫度的改變相當的快速。因此，一般說來呼出的空氣溫度較吸入的空氣溫度低些。

因為牠們呼出的空氣溫度較低，所以我們推論跳鼠可以藉此吸取熱源而保持體溫。但這個推論忽略了一件事實，即他們吸入的空氣是乾燥的；而呼出的氣體是含水蒸氣的。因此，呼出空氣的溫度應包括用以水分變成氣體的熱能才是。又因呼出的空氣含水蒸氣而吸入的空氣乾燥，所以牠們身體的總水份減少。但這減少是有限的，因為冷空氣中所含的水蒸氣較熱空氣中所含的水蒸氣要來得少些。

冷却這些呼出的空氣對於水份的保存有何重

要性呢？這完全靠四週空氣的溫度和其中所含水份的多少而定。設想；四週的空氣是 30°C 和 25 % 的濕度，當呼出時則變為 27°C 和 100 % 濕度。將 1 公升的空氣加溫至體溫需 2.4 卡，要飽和 1 公升的乾燥空氣需水份 43.8 mg ，約需熱 25.3 卡，所以要將空氣水氣化並加溫至體溫約需 27.7 卡。從體溫冷卻至 27°C 會釋放出 3.3 卡的熱量，又因較冷的空氣中水氣含量較少，因此約有 23.6 mg 的水份再回收體內，且可再吸收約 13.7 卡的熱量。合計約有 17 卡的熱被再吸收，即有 61 % 的熱量在加溫和水份氣化時被再吸收，有 54 % 的水份被再吸收。

又；水份的再吸收會因四周的環境不同而有很大的影響。如在 15°C 和 25 % 濕度時，約有 88 % 的水份被再吸收。所以呼出空氣的冷卻對跳鼠身體的水份保持，佔有很重要地位。

在人類呼吸道內熱量的交換並不是很重要，因人類上呼吸道中，呼出的空氣溫度較體溫低 1 至 2°C 。這理由很簡單，因在人類，空氣和鼻道間熱的交換並不完全。可能是鼻道太寬又鼻內總表面積是非常的小吧！另外鼻腔表皮內血流充沛也是重要因素之一。

因人類呼出的空氣溫度不是很低，所以水和熱的再吸收不多，但做了氣管切開的病人，因較少被加溫和水氣化，氣管內膜變得很乾且有痂形成。因此治療的最好方法是氣化所吸入的空氣。

在人類冷卻呼出空氣的功能不顯著，我們可以推想在其他較大的動物身上，這種方式的保溫也並不明顯。馬、羚羊和駱駝的鼻尖和人們一樣是很大的，因此有人推測說這些動物在鼻腔內熱量的交換是較差的，其實這些想法是我們錯誤的判斷了這些動物。因牠們有一較長的呼吸道和較寬大的呼吸表面。可以取代那些較狹的鼻道。

幾年前我在東非研究了一些有蹄的動物，如長頸鹿，我們發現當四周空氣溫度為 21°C 時，

呼出的空氣溫度為 28°C 比體溫低了約 10°C ，同時有 56 % 的水氣被呼出。所以一隻長頸鹿的鼻子每天能減少 1.5 到 3.0 公升的水份落失。但我們測量駱駝呼出的空氣，不僅溫度低且濕度亦大為降低，這現象是很難來解釋的。現在有另一種生理機轉來證實這種水份的保留。駱駝鼻子內膜可以產生水氣，當呼出的空氣通過充滿水氣的鼻內膜時，這些水氣很多會被再收回；反之當吸入乾燥空氣時，此處亦會開始氯化空氣。一般說，吸入的空氣所吸收的水份以空氣中的濕度和鼻內膜釋放水氣的能力而定。熱量的交換亦是採相同的原理。

該做結論了，在鯨魚的鰭和鳥類的逆流裝置是靠兩條靠近的血管，依不同方向的血流來完成的。相反的；在哺乳類尤其是駱駝牠們在鼻內溫度的交流和濕氣的交流是靠單一的通道，而不是兩個管道，但無論如何這二種逆流的機轉皆完全是被動進行的。

當這些系統是被動進行時，如遇到不需要保溫或保存水份的環境時，這機轉是否仍會繼續進行呢？設想；如遇到一種環境，必須散熱而不是保溫時，如這套機轉仍繼續進行，則可能對身體產生害處。當鯨魚在熱帶地區游泳時，鯨魚體內代謝出來的熱量必須被排除。但是因鯨魚體表有層厚厚的油脂，所以熱量多半由鯨魚的鰭和尾部流失。如增加循環系中的血流，使血液在這套逆流裝置中快速流走，是加速散熱的最簡單方法。另外更有效的方法，是將血流完全改道，使它不經過這逆流裝置。

鯨魚鰭內有些靜脈離體表很近，有些靜脈則較深且靠近動脈（具逆流機轉），所以牠們可視環境需要，利用逆流機轉，亦可改道而完全不經此逆流的裝置。如體內的血液流經體表的靜脈，則血流可因冰冷的海面而溫度降低。在人類亦有相似的結構，只是發育得不夠完全。人們支配上

臂的動脈離靜脈很近，在冷天時，有很好的保溫效果，因靜脈可以從動脈那裡得到足夠的熱能流到體內。熱天時，這些靜脈血液流到體表的靜脈中，而不經較深處的逆流裝置，使熱易於排出。

在兩條靠近的管道中熱能的傳遞，亦有另一種機轉，它們能短暫的被隔離而不是利用空間將熱和冷分開。尤其當一管道內液體流動時，另一管道內液體則靜止不動，這就是大黃蜂飛行用的肌肉（flight muscle）溫度控制的機轉。

大黃蜂的飛行用肌肉在胸部，而心臟在肺部，胸部和腹部靠一很狹窄的柄（petiole）聯結，柄內大動脈和流回心臟的大靜脈很靠近，因此這柄就是很好的逆流裝置。在冷天時，肌肉內所產生的熱量可以再流回肌肉內。這種溫度的保持相當重要。因溫度低於 30°C ，大黃蜂就飛不動了。藉此機轉大黃蜂就可在 0°C 的天氣中飛行。

當大黃蜂在熱天飛行時，牠的肌肉必須會散熱，但是柄內卻沒有足夠的空間和管道去散熱。Heinrich 發現此時動靜脈內的血液就會彼此相交換。當大黃蜂吸氣時，腹部膨脹，使靜脈血流向體內；當呼氣時，腹部就收縮，使動脈血擠到胸部。這腹部的收縮，使胸腹部間的靜脈迅速變平坦，甚至於血液會停止流動。

有一種和此逆流裝置相似，但附加有一主動運輸，使物質不顧濃度的差異而“上升”（uphill）的結構。這種具有增生的作用，更精密的說，就是一種逆流增加裝置（counter-current multiplier），在人類腎臟中，逆流增加裝置的排列對尿中尿素和其他物質濃度很有影響。

逆流增加裝置的特徵有點像夾針 loop，當液體流經此 loop 時，經需能量的主動運輸，使液體中的某物質在 loop 中堆積。

我們最主要的興趣是在利用這種逆流的原理來解釋大自然中的許多事物。□

（節譯自 *Scientific American*, May, 1981.）