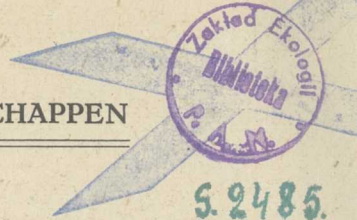


NEDERLANDSCHE AKADEMIE VAN WETENSCHAPPEN



# Bouw en functie van de vogellong

DOOR



E. H. HAZELHOFF

Verslagen Ned. Akad. v. Wetensch., Afd. Natuurkunde, Vol. LII, N<sup>o</sup>. 6, 1943

K 244



Vergelijkende Physiologie. — E. H. HAZELHOFF: *Bouw en functie van de vogellong.*  
(Aangeboden door Prof. W. H. ARISZ.)

(Aangeboden in de zitting van 26 Juni 1943.)

1. *Inleiding.* Reeds lang weet men, dat de bouw van de vogellong zeer sterk afwijkt van dien der zoogdierlong, en het ligt dus voor de hand, te veronderstellen, dat ook de ventilatiewijze geheel anders zal zijn. Vroegere auteurs (BRANDES 1924, BETHE 1925, DOTTERWEICH 1930 en 1933) namen aan, dat de luchtstromingen in de vogellong beheerscht worden door het beurtelings open- en dichtgaan van een groot aantal kleppen; VOS (1934) concludeerde, dat in elke long één klep aanwezig moet zijn; en tenslotte kwam DOTTERWEICH (1936) tot de slotsom, dat de luchtstromingen geheel zonder kleppen, alleen op grond van de wetten der aerodynamica verklaard kunnen worden. — Uit hetgeen volgt zal blijken, dat dit laatste juist is, doch tevens, dat DOTTERWEICH'S opvatting, wat de verdere details betreft, in bijna elk opzicht onjuist is.

2. *Anatomie van longen en luchtzakken.* De longen der vogels bestaan niet uit blind-eindigende alveolen, maar uit zich vertakkende en onderling anastomoseerende, ongeveer 1 mm wijde *parabronchiën* of longpijpen. De ventilatie der parabronchiën komt tot stand door afwisselende volumevergrooting en -verkleining van den thorax (beweging van borstbeen en ribben t.o.v. de wervelkolom); het zijn echter niet de longen, die daarbij van volume veranderen, maar de buiten de longen in thorax en abdomen gelegen *luchtzakken*. Alle luchtzakken worden synchroon vernauwd en verwijd; zij werken als blaasbalgen, die door de long heen gevuld en weer geledigd worden.

Tusschen de longen en de ventraal daarvan gelegen luchtzakken bevindt zich het middenrif (diaphragma), dat evenals bij de zoogdieren in rust met de bolle zijde naar de longen gekeerd is. Juist andersom als bij de zoogdieren treedt de contractie (afplating) van het diaphragma op tijdens de *vernauwing* van de borstkas (SOUM 1896); de expiratorische vernauwing der aan het diaphragma grenzende luchtzakken wordt dus door de diaphragmacontractie bevorderd, de vernauwing der *longen* wordt er echter juist omgekeerd door opgeheven of althans tegengewerkt. — De wand der luchtzakken ontvangt arterieel bloed en is zeer spaarzaam voorzien van bloedvaten; uit alles blijkt, dat de uitwisseling van O<sub>2</sub> en CO<sub>2</sub> tusschen bloed en milieu zich niet hier, maar uitsluitend of practisch uitsluitend in de longen voltrekt.

De anatomie van de vogellong kan het best worden duidelijk gemaakt aan de hand van een korte beschrijving van de ontogenie. Uit de trachea ontspringen twee hoofdbronchi, één naar elke long; elke hoofdbronchus vormt een verwijding, het vestibulum, van waaruit vier ventrobronchiën ontspringen, die zich over de ventrale zijde van de long verspreiden en vertakken (fig. 1). Het vestibulum zet zich voort in den zich caudaalwaarts vrij sterk vernauwendenden mesobronchus, van waaruit een zevental dorsobronchiën ontspringen, die zich over de dorsale zijde van de long verspreiden en vertakken. Het eind van den mesobronchus groeit uit tot den abdominalen luchtzak. Lateraalwaarts ontspringen uit den mesobronchus een aantal laterobronchiën; één daarvan, gewoonlijk de tweede of de derde, groeit uit tot den postthoracalen luchtzak. Abdominale en postthoracale zak worden tezamen de *achterste luchtzakken* genoemd. Van bepaalde ventrobronchiën uit vormen zich nog de praethoracale, clavculaire en cervicale zakken, die tezamen de *voorste luchtzakken* worden genoemd.

Intusschen zijn van ventro-, dorso- en laterobronchiën uit talrijke, aanvankelijk blind eindigende zijtakken ontstaan, de parabronchiën. De door de ventrobronchiën gevormde

parabronchiën gaan al spoedig anastomoseeren met die, welke door de dorsobronchiën gevormd zijn. Van nu af kan de lucht dus niet alleen langs directen weg van den mesobronchus naar het vestibulum stroomen, maar ook langs den omweg over dorso-

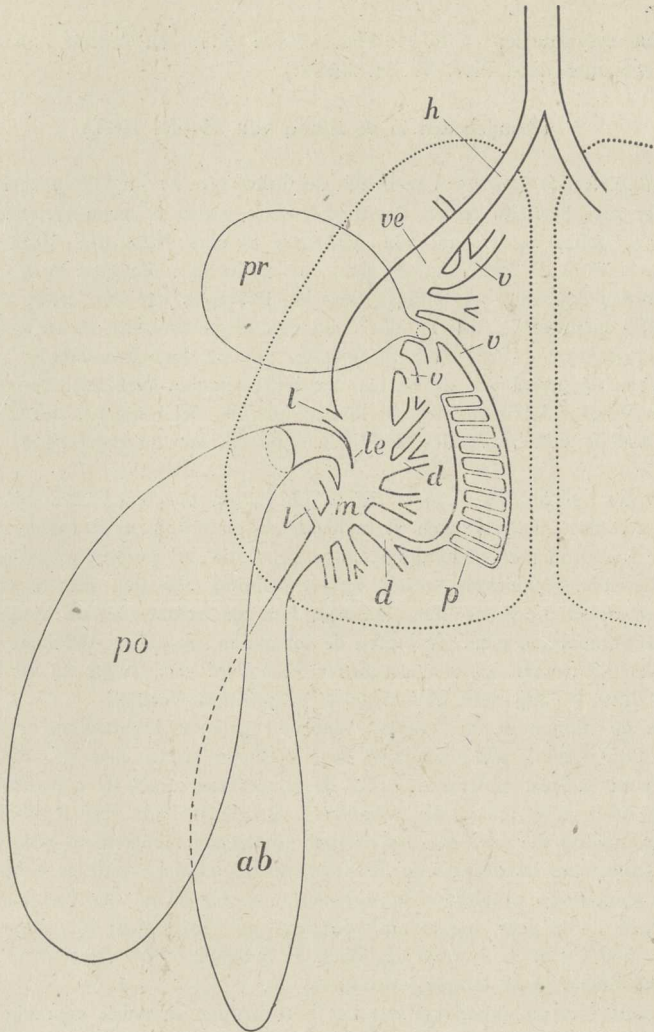


Fig. 1. Schema van de rechter long van een vogel, van ventraal. De omtrek van de long is door een stippellijn aangeduid. Van de voorste luchtzakken is alleen de praethoracale zak geteekend. Van de laterobronchiën is slechts die volledig geteekend, die den postthoracalen zak vormt; van de overige laterobronchiën is alleen het beginstuk aangeduid. De recurrente bronchiën zijn niet weergegeven. Alleen de van één ventrobronchustak en één dorsobronchustak uitgaande parabronchiën zijn aangeduid, als een reeks parallelgeschakelde (in de fig. ook parallel *verloopende*) buisjes. In werkelijkheid anastomoseeren de van één ventrobronchus uitgaande parabronchiën niet met die van één, maar van meerdere dorsobronchiën, en omgekeerd. — *h* hoofdbronchus, *ve* vestibulum, *m* mesobronchus, *v* ventrobronchiën, *p* parabronchiën, *d* dorsobronchiën, *l* laterobronchiën, *pr* praethoracale zak, *po* postthoracale zak, *ab* abdominale zak, *le* „leidam” (zie p. 394).

para- en ventrobronchiën. Wij zullen dit systeem van talrijke, parallelgeschakelde stroombanen kortheidshalve het systeem  $d-p-v$  noemen.

Vervolgens ontstaan van de verschillende luchtzakken uit de recurrente bronchiën of recurrenten, die naar de long teruggroeien en hier gaan anastomoseeren met de parabronchiën. De recurrenten van de achterste luchtzakken gaan voornamelijk anastomoseeren met de laterobronchiën (in het laterale, dorsoventraal sterk afgeplatte deel van de long) en met de daaruit ontspringende parabronchiën. — Tenslotte ontstaan van elk der parabronchiën uit zeer talrijke, zich herhaaldelijk vertakkende, dikwijls door hun eindvertakkingen onderling anastomoseerende *luchtcapillairen* (vgl. fig. 4). De ruimte tusschen de zeer nauwe eindvertakkingen (diameter 0.01—0.02 mm) wordt ingenomen door talloze bloedcapillairen.

3. *Vroegere onderzoekingen omtrent de ventilatiewijze.* In 1930 publiceerde DOTTERWEICH het resultaat van zijn proeven met vogels, die hij gedurende eenigen tijd in roetlucht had laten ademen. Vooral in de trachea en de dorsobronchiën werden bij sectie vrij wat roetdeeltjes aangetroffen; in de ventrobronchiën was de hoeveelheid roet veel geringer. Op grond van deze en andere gegevens concludeert DOTTERWEICH, dat het systeem  $d-p-v$  èn tijdens de inspiratie, èn tijdens de expiratie met lucht doorstroomd wordt; tijdens de inspiratie zijn het de voorste luchtzakken, die lucht door de longen *zuigen*, tijdens de expiratie zijn het de achterste luchtzakken, die lucht door de longen *persen*. Sommige der door DOTTERWEICH aangenomen kleppen moeten gesloten zijn tijdens de inspiratie, andere tijdens de expiratie.

In 1934 nam VOS het vraagstuk opnieuw ter hand. Bij sommige van zijn proefdieren (levende eenden) injecteerde hij lucht, beladen met houtskoolpoeder, in verschillende luchtzakken; andere proefdieren liet hij een tijdlang in lucht met houtskoolpoeder ademen. Op grond van deze proeven kwam VOS tot de conclusie, dat het systeem  $d-p-v$  alleen tijdens de expiratie geventileerd wordt, en wel voornamelijk door de werking der achterste luchtzakken; de inspiratie dezer luchtzakken (die volgens VOS belangrijk grooter zijn en ook veel grondiger geventileerd worden dan de voorste) zou langs den directen weg (dus niet via de parabronchiën) plaats vinden, de expiratie daarentegen langs den omweg over de parabronchiën. Tusschen mesobronchus en vestibulum, dat is dus tusschen de aftakkingsplaats der dorsobronchiën en die der ventrobronchiën, moet volgens VOS een klep of sphincter voorkomen, die zich tijdens elke expiratie sluit; verdere kleppen of sphincters zijn niet noodig.

In 1936 concludeerde DOTTERWEICH op grond van proeven met een glazen longmodel *zonder kleppen*, dat de parabronchiën juist omgekeerd tijdens de inspiratie *wel*, tijdens de expiratie *niet* doorstroomd worden. „In der Vogellunge hat ein aerodynamisches Problem lediglich durch eigenartige Anordnung der Bronchien und Luftsäcke seine ebenso einfache wie wirkungsvolle Lösung gefunden.”

Het onbevredigende van de huidige situatie is, dat enerzijds VOS het bestaan van de voor zijn theorie onontbeerlijke klep of sphincter anatomisch niet heeft kunnen aantonen, en dat anderzijds DOTTERWEICH (1936) geen enkelen waarborg geeft, dat de luchtstromingen in zijn model werkelijk overeenkomen met die in de vogellong.

4. *Eigen onderzoek omtrent de ventilatiewijze.* In de vogellong zijn geen werkelijke kleppen aanwezig, ook niet op het door VOS aangewezen „strategische punt” tusschen de uitmondingsplaats van dorso- en ventrobronchiën in mesobronchus resp. vestibulum. De vraag rees, of hier dan wellicht een sphincter aanwezig is. Ook dit bleek niet het geval te zijn. Vestibulum, mesobronchus, dorso-, ventro-, latero- en parabronchiën zijn bij een dooden vogel steeds wijd geopend.

Door injectie van lucht beladen met houtskoolpoeder in verschillende luchtzakken van doode vogels<sup>1)</sup> (kraai, kip, duif, reiger) bleek, dat de expiratie van de achterste

1) De proefdieren werden gedood door CO<sub>2</sub>.

luchtzakken (postthoracale en abdominale zak) altijd plaats vindt langs den omweg over de parabronchiën ( $d-p-v$ ); het houtskoolpoeder wordt vooral aangetroffen in den mesobronchus en in de dorsobronchiën, precies als bij de overeenkomstige proeven van VOS met levende vogels. De grens tusschen den wel met houtskoolpoeder bedekten mesobronchus en het practisch houtskoolvrije vestibulum is verrassend scherp, hoewel in dit geval van een afsluiting door een klep of sphincter geen sprake kan zijn. Het is evident, dat hier aerodynamische werkingen in het spel zijn.

Niet minder verrassend waren de resultaten onzer proeven omtrent den inspiratieweg der achterste luchtzakken. Deze proeven werden als volgt genomen: nadat het dier gedood was, werd de huid van een deel van den romp verwijderd en een der achterste luchtzakken wijd geopend; vervolgens injectie van lucht met houtskoolpoeder in de trachea, daarna sectie. Resultaat: ook nu was in de dorsobronchiën veel meer houtskoolpoeder neergeslagen dan in de ventrobronchiën; blijkbaar worden de parabronchiën tijdens de inspiratie in dezelfde richting doorstroomd als tijdens de expiratie (in beide fasen in de richting  $d-p-v$ ).

Geheel overeenkomstige resultaten werden verkregen met een andere methode, waarbij de lucht in longen en luchtzakken van een jonge kraai vervangen was door een vloeistof (alcohol of formoloplossing). Het is voor het welslagen van deze proef van groot belang, dat de lucht *volledig* verwijderd wordt; de trachea wordt dus doorgesneden en onder alcohol of formoloplossing wordt zoolang in telkens gevarieerden stand „kunstmatige ademhaling” toegepast, tot er geen nieuwe luchtbelletjes meer te voorschijn komen. Vervolgens verwijderd men een deel van de rughuid en juist op de plaats, waar de groote dorsobronchiën oppervlakkig verlopen, bovendien de tusschenribspieren; de dorsobronchiën worden *niet* geopend, maar alleen blootgelegd (longen en luchtzakken blijven dus volkomen intact). Tenslotte wordt de doorgesneden trachea verbonden met een 20 cm<sup>3</sup> injectiespuitje, dat gevuld is met een suspensie van zetmeelkorrels in formoloplossing. — Bootst men nu in- en expiratie na door den zuiger heen en weer te bewegen, dan kan men met een 25 × vergrootende loupe door den dunnen wand der blootgelegde dorsobronchiën heen de zetmeelkorrels zien bewegen. Duidelijk blijkt, dat de zetmeelkorrels zich in *beide* fasen (in- en expiratie) in dezelfde richting verplaatsen, en wel in de richting naar de parabronchiën (richting  $d-p-v$ ). — Het voordeel van deze proef is, dat het proefdier (afgezien van de trachea) volkomen intact is, zoodat men mag aannemen, dat de volumeschommelingen der verschillende luchtzakken zich ongeveer verhouden als bij een levend dier. Ook bij normale samenwerking van alle luchtzakken wordt het systeem  $d-p-v$  dus steeds in dezelfde richting doorstroomd.

Hoe is dit te verklaren? Van een klep- of sphincterwerking kan bij deze proeven geen sprake zijn; de verklaring moet uitsluitend worden gezocht in de wetten der aerodynamica, met name in bepaalde bijzonderheden, die zich bij niet te kleine stroomsnelheden voordoen als gevolg van de aftakingswijze der verschillende luchtkanalen.

Om dit duidelijk te maken, beschouwen wij in de eerste plaats den postthoracalen zak, die bij zeer vele vogelsoorten de grootste en bestgeventileerde van alle is. De directe verbinding van dezen luchtzak komt altijd *caudaalwaarts teruglopend* op den mesobronchus uit (fig. 1), en wel *tegenover* de rij dorsobronchiën. Dit maakt het plausibel, dat de tijdens de expiratie uit dezen zak uitgedreven lucht grootendeels of geheel in de dorsobronchiën zal „schieten” en vandaar via parabronchiën, ventrobronchiën, vestibulum, hoofdbronchus en trachea naar buiten zal geraken<sup>1)</sup>. Dezelfde „leidam” (fig. 1 *le*), die de expiratielucht uit den postthoracalen zak naar de dorsobronchiën drijft, zal tijdens de inademing van den *anderen* kant door den luchtstroom getroffen worden en dus de inspiratielucht eveneens naar de dorsobronchiën werpen. Dit maakt het begrijpelijk, dat

1) Hetzelfde geldt voor de overige laterobronchiën, die ook alle tegenover de rij dorsobronchiën op den mesobronchus uitmonden (vgl. fig. 1).

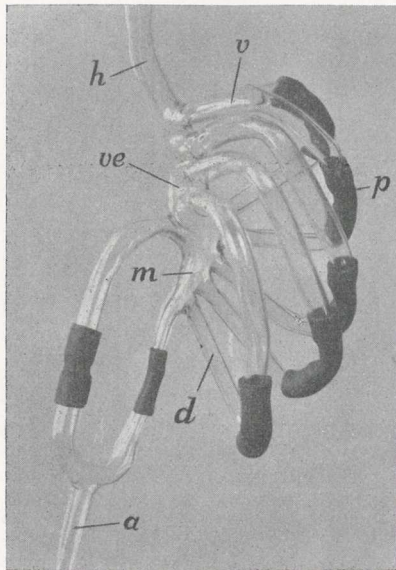


Fig. 2. Glazen model van de rechterlong van een vogel, gezien van ventraal. Voor de beteekenis der letters zie fig. 1. — De parabronchiën zijn voorgesteld door een stukje rubberslang, zoodat men den weerstand kan varieeren. Buis *a* wordt verbonden met een injectiespuitje; door het heen en weer bewegen van den zuiger bootst men in- en exspiratie van den postthoracalen en den abdominalen luchtzak na.





het systeem  $d-p-v$  tijdens de inspiratie in dezelfde richting doorstroomd wordt als tijdens de expiratie.

De juistheid van deze voorstelling wordt bevestigd door proeven met een vereenvoudigd glazen model (fig. 2). Bootst men de topographische verhoudingen van de vogellong, met name ook de aftakingswijze van de verschillende dorso- en ventrobronchiën en van de directe verbinding van den postthoracalen zak zoo goed mogelijk na, dan blijkt, dat het systeem  $d-p-v$  ook in dit model in beide fasen in dezelfde richting doorstroomd wordt. Men kan deze continue doorstroming ook met behulp van een nog veel sterker vereenvoudigd model zichtbaar maken, mits men slechts voor een juiste aftakingswijze van de beide op den kringloop  $ve-m-d-p-v$  uitmondende stroomkanalen zorg draagt (fig. 3). Voor een goede werking is verder van belang, dat

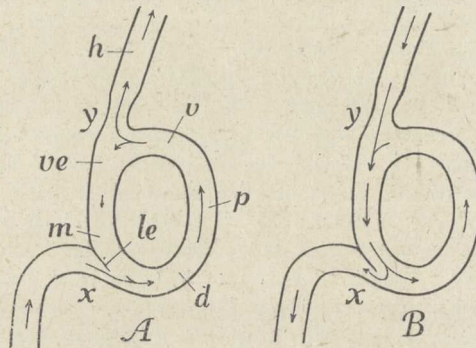


Fig. 3. Sterk vereenvoudigd model van de vogellong. A: expiratie. B: inspiratie. In beide fasen treedt een volledige kringstroom op ( $ve-m-d-p-v$ ). — Of de zwakke stroom van  $ve$  naar  $m$  (fig. A) ook in de werkelijke vogellong optreedt, is onzeker.

deze beide stroomkanalen met een relatief nauw gedeelte op den kringloop uitmonden; dit verhoogt de snelheid en dus het aerodynamisch effect. Groote snelheid beteekent n.l. een groote hoeveelheid kinetische energie, dus een geringe hoeveelheid potentieele energie, d.w.z. een lage druk; deze drukverlaging heeft, evenals in een waterstraalzuigpomp, een aanzuiging van lucht langs de hierop uitmondende zijbuis ten gevolge. Tijdens de expiratie (fig. 3 A) is de in de vernauwing bij  $x$  optredende drukverlaging van belang, tijdens de inspiratie (fig. 3 B) die bij  $y$ . In beide fasen zorgt de „leidam” ( $le$ ) voor het „opzijwerpen” van den hier arriveerenden luchtstroom naar den ingang der dorsobronchiën ( $d$ ).

Daar het aerodynamisch effect evenredig is met de tweede macht van de stroomsnelheid, neemt het met dalende stroomsnelheid zeer snel in betekenis af; de *wrijvingsverschijnselen*, die met de eerste macht van de stroomsnelheid evenredig zijn en die in veel mindere mate door bochten beïnvloed worden, krijgen nu de overhand. Dientengevolge roept een zeer langzame „expiratie” in het model van fig. 3 eenvoudig twee evenwijdige stroomingen te voorschijn, de eene langs den directen weg ( $m-ve$ ), de andere langs den omweg ( $m-d-p-v-ve$ ); evenzoo geeft ook een zeer langzame „inspiratie” twee evenwijdige stroomingen, n.l. een langs  $ve-m$  en een langs den omweg  $ve-v-p-d-m$ . We zullen zien, dat de in een werkelijke vogellong tijdens rustige ademhaling voorkomende stroomsnelheden zonder eenigen twijfel ruimschoots voldoende zijn om het aerodynamisch effect van fig. 3 A en B te voorschijn te roepen.

Uit andere proeven is gebleken, dat ook de abdominale luchtzak bijdraagt tot het opwekken van een continuen stroom in het systeem  $d-p-v$ ; wat de expiratie betreft is daarbij zonder twijfel van belang, dat de mesobronchus duidelijk gekromd is en dat alle dorsobronchiën uit de buitenbocht ontspringen.

De voorste, op de ventrobronchiën aangesloten luchtzakken zijn kleiner dan de achterste en worden veel minder goed geventileerd, althans bij een niet-vliegende vogel (VOS, 1934). In hoeverre ook de voorste luchtzakken nog bijdragen tot de continue doorstroming van het systeem  $d-p-v$ , is niet met zekerheid te zeggen. Het is denkbaar, dat zij tijdens het vliegen krachtiger geventileerd worden dan in rust; ook hieromtrent is echter niets met zekerheid bekend.

Uit proeven met injectie van houtskoolpoeder is gebleken, dat de laterobronchiën, de hiermee anastomoseerende recurrente bronchiën van de achterste luchtzakken en waarschijnlijk ook de recurrente bronchiën van de voorste luchtzakken *niet* in constante, doch in wisselende richting doorstroomd worden. Van groot belang zijn deze bronchiën niet, daar zij vrijwel alleen het dunne, geheel lateraal gelegen deel van de long vormen; het dikke, mediane deel van de long behoort practisch geheel tot het in constante richting doorstroomde systeem  $d-p-v$ .

Men zal zich wellicht afvragen, of uit de op p. 394 beschreven waarnemingen met een suspensie van zetmeel in formoloplossing conclusies mogen worden getrokken omtrent de strooming van *lucht*. Het antwoord is, dat voor gas- en vloeistofstrooming dezelfde wetten gelden; men bedenke echter, dat in eenzelfde buizenstelsel de lineaire stroomsnelheid van lucht ongeveer 15 maal zoo groot moet zijn als die van water, wil de „stroomvorm” in alle details precies dezelfde zijn (vgl. PRANDTL 1942, p. 96—99: de „kinetische viscositeit” van water van 20° C is 0.01, van lucht van 1 atm. en 20° C  $\pm$  0.15). Bij de proeven met een zetmeelsuspensie was het hydrodynamisch effect bij een stroomsnelheid van 0.2 cm<sup>3</sup>/sec. reeds zeer duidelijk; bij doorstroming van dezelfde long met lucht zal een stroomsnelheid van 3 cm<sup>3</sup>/sec. dus ruim voldoende zijn. Kleinere stroomsnelheden zullen bij het proefdier in quaestie (een jonge kraai) ook bij zeer rustige ademhaling stellig nooit voorkomen.

5. *Discussie.* Zoals uit het bovenstaande blijkt, worden de parabronchiën van het systeem  $d-p-v$  in beide fasen (in- en exspiratie) in dezelfde richting doorstroomd. Ook BRANDES (1924), BETHE (1925) en DOTTERWEICH (1933) namen reeds een continue doorstroming aan; zij baseerden hun verklaring echter op de onjuiste veronderstelling, dat in de long rhythmisch-alterneerend werkende kleppen aanwezig waren. Ook de latere, aerodynamische opvatting van DOTTERWEICH (1936) is onjuist; de meest in het oog loopende fouten van zijn glazen longmodel zijn, dat de directe verbinding van den post-thoracalen zak niet „teruglopend” op den mesobronchus uitkomt, en dat de dorso-bronchiën niet uit de buitenbocht van den mesobronchus ontspringen. De in zijn model optredende luchtstromingen verschillen dan ook in zeer vele opzichten van die in de werkelijke vogellong. — De theorie van VOS (1934) is, wat de inspiratie betreft, onjuist: in werkelijkheid wordt het systeem  $d-p-v$  dan wèl geventileerd. VOS' beschrijving van den exspiratieweg der achterste luchtzakken is juist, zijn verklaring is echter fout: dat de lucht niet langs den directen weg, maar alleen langs den omweg over  $d-p-v$  van den mesobronchus naar het vestibulum stroomt, is niet het gevolg van de aanwezigheid van een klep of sphincter, maar alleen van de aerodynamische verhoudingen.

De hier beschreven ventilatiewijze maakt tevens duidelijk, hoe het komt, dat het CO<sub>2</sub>-gehalte in de achterste luchtzakken eenerzijds vrijwat lager is dan in de voorste, anderzijds echter vrijwat hooger dan in gewone lucht (vgl. VOS 1934: gemiddeld CO<sub>2</sub>-gehalte in de achterste luchtzakken 2.6%, in de voorste 5.4%). De verklaring is, dat de voorste luchtzakken *uitsluitend* lucht inspireeren, die het systeem  $d-p-v$  reeds gepasseerd is (inspiratie uit een ventrobronchus, vgl. fig. 1); de achterste luchtzakken daarentegen inspireeren ten deele buitenlucht, ten deele echter ook lucht, die het systeem  $d-p-v$  reeds gepasseerd is (vgl. fig. 3 B).

6. *De verversching van de lucht in de luchtcapillairen.* Het is op grond van de topographische verhoudingen niet aannemelijk, dat de luchtcapillairen doorstroomd („geventileerd”) worden: ook indien (hetgeen nog niet vaststaat) bij bepaalde vogelsoorten

de luchtcapillairen van twee aangrenzende parabronchiën met elkaar anastomoseeren, is doorstroming niet aannemelijk, daar niet in te zien is, hoe de druk in één dier parabronchiën ooit merkbaar zou kunnen verschillen van dien in de andere. We zijn dus aangewezen op diffusie en zullen ons de vraag moeten stellen, of deze wijze van luchtversching toereikend is.

Te dien einde moeten wij om te beginnen de totale doorsnede en de gemiddelde lengte van den diffusieweg kennen. Beschouwen wij een stukje parabronchus van 1 mm lengte en 0.5 mm middellijn met de daarbij behorende luchtcapillairen (fig. 4), dan is het duide-

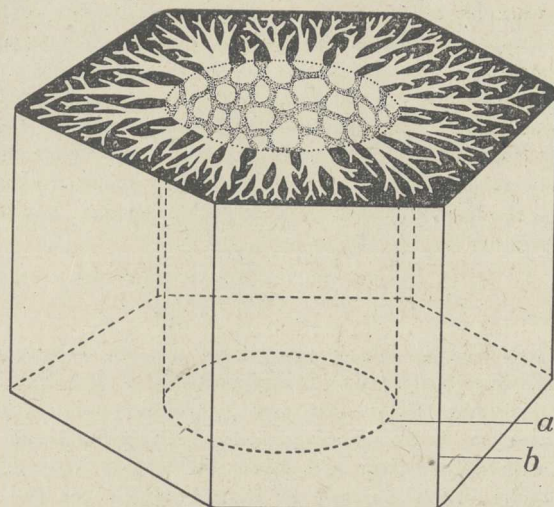


Fig. 4. Schema van een stukje parabronchus (*a*) met de daarvan uitgaande luchtcapillairen. Het bij den parabronchus behorende gebied heeft doorgaans den vorm van een onregelmatig, vijf- of zeskantig prisma (*b*). Het gestippelde netwerk in het zichtbare deel van den parabronchus stelt den ingang der luchtcapillairen voor.

lijk, dat de gemiddelde lengte van den diffusieweg 0.3 à 0.4 mm bedraagt. De totale doorsnede van alle van dit stukje parabronchus uitgaande luchtcapillairen is ongeveer gelijk te stellen aan het binnenoppervlak van den cylinder *a*; de totale doorsnede blijft n.l. bij elke vertakking ongeveer gelijk. Is de straal van *a* 0.25 mm en die van *b* (die we ons gemakshalve als een cylinder kunnen denken) 0.5 mm, dan komt op 1 mm parabronchuslengte, d.w.z. op  $0.25 \pi \text{ mm}^3$  longvolume, een systeem van luchtcapillairen met een totale doorsnede van  $0.5 \pi \text{ mm}^2$ ; dus een diffusieweg van  $2 \text{ mm}^2$  per  $\text{mm}^3$  longvolume. Op overeenkomstige wijze laat zich voor een long, waarbij de straal van *a* 0.125 mm en die van *b* 0.25 mm bedraagt, een diffusieweg van  $4 \text{ mm}^2$  per  $\text{mm}^3$  longvolume berekenen, en voor een long, waarbij de straal van *a* 0.5 mm en van *b* 1.0 mm bedraagt, een diffusieweg van  $1 \text{ mm}^2$  per  $\text{mm}^3$  longvolume. De waarde  $4 \text{ mm}^2$  geldt voor zeer kleine vogels, de waarde  $1 \text{ mm}^2$  voor zeer groote.

Taxeeren we het longvolume van een kraai op  $10 \text{ cm}^3$  en de doorsnede van den diffusieweg op  $2 \text{ mm}^2$  per  $\text{mm}^3$  longvolume, dan bedraagt de totale doorsnede van den diffusieweg dus  $200 \text{ cm}^2$ . We nemen verder aan, dat de gemiddelde lengte van den diffusieweg 0.25 mm bedraagt. Volgens den diffusiecoëfficiënt van KROGH (1940) zal bij een diffusieverval van 1 atm. per cm door een diffusieweg van  $1 \text{ cm}^2$  doorsnede per minuut  $11 \text{ cm}^3 \text{ O}_2$  diffundeeren; dat is dus per minuut  $2200 \text{ cm}^3 \text{ O}_2$  door een diffusieweg van  $200 \text{ cm}^2$ . Een diffusieverval van 1 atm. per cm komt overeen met 0.1 atm. per mm,

dus met  $2\frac{1}{2}\%$  van een atm. per 0.25 mm. Dit is ongeveer juist het diffusieerval, dat ons ter beschikking staat; wordt de  $O_2$ -spanning in de parabronchiën op gemiddeld 15.0% gehouden, dan zou de in de uiteinden der luchtcapillairen heerschende  $O_2$ -spanning nog 12.5% bedragen, hetgeen zeer wel denkbaar is. Dit beteekent dus, dat langs de luchtcapillairen van een kraai door diffusie  $2200\text{ cm}^3 O_2$  per min. of 132 L.  $O_2$  per uur kan worden aangevoerd, hetgeen ook tijdens snel vliegen stellig ruim voldoende is.

#### Samenvatting.

Alle dorso- en ventrobronchiën en alle tot het systeem  $d-p-v$  behoorende parabronchiën (die tezamen verreweg het grootste deel van de vogellong uitmaken) worden tijdens in- en expiratie in dezelfde richting doorstroemd. Het zijn vooral de achterste luchtzakken, die de ventilatie van het systeem  $d-p-v$  bewerkstelligen; vergeleken met de achterste luchtzakken zijn de voorste van weinig belang. In- en expiratiestroombaan zijn beide te verklaren op grond van de aerodynamische verhoudingen (aftakkingswijze van latero-, dorso- en ventrobronchiën); kleppen of sphincters komen in de vogellong niet voor. — De luchtversching in de luchtcapillairen geschiedt waarschijnlijk uitsluitend door diffusie.

#### Zusammenfassung.

Der weitaus grösste Teil der Vogellunge besteht aus einem System von parallelgeschalteten Kanälen, dem System der Dorsobronchien — Parabronchien — Ventrobronchien ( $d-p-v$ , Abb. 1). In allen zum System  $d-p-v$  gehörigen Parabronchien fließt während der beiden Ventilationsphasen (Einatmung und Ausatmung) ein kontinuierlicher Luftstrom, und zwar stets in der Richtung  $d-p-v$ . Man kann diese Strömung direkt beobachten, wenn man die Luft in den Lungen und Luftsäcken eines Vogels völlig durch eine Suspension von Stärke in Formollösung ersetzt; wenn man jetzt Ein- und Ausatmung mittels einer an der Luftröhre befestigten Spritze nachahmt, kann man beobachten, wie die Stärkekörner in den zu diesem Zweck blossgelegten Dorsobronchien immer in derselben Richtung weiterziehen (die Dorsobronchienwand ist hier ziemlich durchscheinend; die Lungen und Luftsäcke bleiben bei diesem Versuch völlig unversehrt). — Die abdominalen und postthorakalen Luftsäcke sind für die Ventilation des Systems  $d-p-v$  im Allgemeinen viel wichtiger als die kleinen und dürrtig ventilierten präthorakalen, klavikulären und zervikalen Säcke.

Die Konstanz der Strömungsrichtung im System  $d-p-v$  erklärt sich nicht durch das Spiel eines oder mehrerer Ventile oder Sphinktermuskeln in jeder Lunge; sie ist ganz einfach die Folge der aerodynamischen Verhältnisse. Insbesondere ist die Tatsache von Wichtigkeit, dass die Laterobronchien gerade gegenüber den Dorsobronchien in den Mesobronchus einmünden; sowohl während der Aus- wie auch während der Einatmung wird der auf den „Leitdamm“ (Abb. 1, *le*) aufprallende Luftstrom gerade in die Einmündung der Dorsobronchien abgelenkt (Abb. 1, 2 und 3).

Auf Grund des KROGHschen Diffusionskoeffizienten für gasförmigen Sauerstoff wurde berechnet, dass Diffusion allein genügt um das Vordringen der benötigten Sauerstoffmenge von den Parabronchien durch die sehr zahlreichen, von den Parabronchien ausstrahlenden Luftkapillaren zu den Blutkapillaren zu erklären (Abb. 4).

#### Summary.

By far the most important part of the bird's lung consists of a system of numerous, parallel air-channels, the system dorsobronchi — parabronchi — ventrobronchi ( $d-p-v$ , fig. 1). In all parabronchi belonging to this system an air current is maintained both during inspiration and expiration, and in both phases the direction of the

current is the same (viz., from the dorsobronchi through the parabronchi to the ventrobronchi). This was proved by experiments in which the air in a bird's lungs and air-sacs was completely replaced by a suspension of starch grains in formalin. By imitating inspiration and expiration (by means of a syringe connected with the trachea) a continuous stream of starch grains, always in the direction  $d-p-v$ , is caused in the dorsobronchi (the dorsobronchi have a somewhat transparent outer wall; they can be laid bare without injuring either the lungs or the air-sacs). — In general, the abdominal and post-thoracic air-sacs are much more important in causing this current than the rather small and badly ventilated pre-thoracic, clavicular and cervical sacs.

The fact that in the system  $d-p-v$  a constant direction of the current is maintained is not to be explained by the presence of one of more valves or sphincters in each lung, but by the aerodynamical effects caused by the arrangement of the laterobronchi (especially of the wide laterobronchus which forms the very important post-thoracic sac) just opposite the entrance to the dorsobronchi; during both phases the "guiding dam" (fig. 1, *le*) throws the air-current into the mouth of the dorsobronchi (cf. fig. 1, 2 and 3).

By a calculation based upon KROGH's diffusion coefficient for gaseous oxygen it was proved that diffusion alone suffices for the displacement of the required amount of oxygen from the parabronchi to the blood capillaries by way of the very numerous air capillaries arising from the parabronchi (fig 4).

#### Résumé.

Le poumon des oiseaux consiste presque entièrement en un système de canaux parallèles, le système des dorsobronches — parabronches — ventrobronches ( $d-p-v$ , fig. 1). Tous les parabronches appartenant au système  $d-p-v$  sont balayés pendant les deux phases de la respiration (inspiration et expiration) par un courant d'air continu et irréversible. On parvient à observer ce courant en faisant l'expérience suivante: l'air contenu dans les poumons et les sacs aériens d'un oiseau est complètement remplacé par une suspension de grains d'amidon dans une solution de formaline; quand ensuite on imite l'inspiration et l'expiration par des mouvements alternatifs du piston d'une seringue attachée à la trachée, on observe facilement le déplacement continu et irréversible des grains d'amidon à travers la paroi translucide des dorsobronches (on a mis à nu préalablement les dorsobronches, sans endommager les poumons et les sacs aériens). — En général, les sacs abdominaux et post-thoraciques sont beaucoup plus importants pour la ventilation du système  $d-p-v$  que les sacs pré-thoraciques, claviculaires et cervicaux.

Le fait que la direction du courant dans le système  $d-p-v$  n'est jamais renversée ne s'explique pas par le jeu d'une soupape ou d'un muscle sphincter, mais simplement par les effets aérodynamiques qui résultent de l'arrangement des latéobronches vis-à-vis de l'embouchure des dorsobronches; c'est la „digue conductrice" (fig. 1, *le*) qui, pendant les deux phases de la respiration, dirige le courant d'air vers l'embouchure des dorsobronches (fig. 1, 2, 3).

Il a été prouvé par un calcul basé sur le coefficient de diffusion de l'oxygène donné par KROGH que la diffusion suffit pour expliquer le déplacement de la quantité requise d'oxygène le long des nombreux capillaires aériens qui forment la connection entre les parabronches et les capillaires sanguins (fig. 4).

#### LITERATUUR.

- BETHE, A., Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, Bd. II, Atmung (Allgemeines und Vergleichendes), p. 20—27 (1925).  
 BRANDES, G., Beobachtungen und Reflexionen über die Atmung der Vögel. Pflügers Archiv Bd. 203, p. 492 (1924).

- DOTTERWEICH, H., Versuche über den Weg der Atemluft in der Vogellunge. Z. f. vergl. Physiol. Bd. 11, p. 271 (1930).
- Ein weiterer Beitrag zur Atmungsphysiologie der Vögel. Ibidem Bd. 18, p. 803 (1933).
- Die Atmung der Vögel. Ibidem Bd. 23, p. 744 (1936).
- KROGH, A., The comparative physiology of respiratory mechanisms. Philadelphia, 1940.
- PRANDTL, L., Führer durch die Strömungslehre. Braunschweig, 1942.
- SOM, J. M., Recherches physiologiques sur l'appareil respiratoire des oiseaux. Annales de l'Université de Lyon XXVIII, p. 49 (1896).
- VOS, H. J., Über den Weg der Atemluft in der Entenlunge. Z. f. vergl. Physiol. Bd. 21, p. 552 (1934).

