

## **So einmalig die Vögel in Bau und Lebensweise sind, so einzigartig ist auch ihr Atemapparat**

**Hans-Rainer Duncker**

**As amazing the birds are in structure and life style, as unique are the structure of their lung and their respiratory physiology.** The respiratory apparatus of birds is basically different from that of all other vertebrates in several structural and functional characteristics. It is differentiated into the lungs for gas exchange and into the air sacs for the ventilation of the lungs. The pleural cavity expands extremely far dorsally, and is limited medially by the fused thoracic vertebrae and their hypapophyses. The transverse processes of these thoracic vertebrae, which articulate with the dorsal ribs, both make deep impressions into the pleural cavity. This pleural cavity is delimited ventrally by the horizontal septum, which originates medially from the hypapophyses of the thoracic vertebrae and inserts laterally at the thoracic ribs. By its extreme dorsal extension this pleural cavity maintains constant volume during all respiratory movements. Therefore the lungs, which are totally fused with the walls of the pleural cavity, also maintain a constant volume during all respiratory movements: these are the constructional requirements for the air capillaries of the parabronchi. The air sacs beneath the horizontal septum, between the lateral thoracic wall and the oblique septum, achieve strong volume changes by the respiratory movements, which serve the ventilation of the lungs. The primary bronchus, which enters the lung hilus together with the lung vasculature, gives off directly after its entrance to the four ventrobronchi, which spread together with their branches all over the ventral surface of the lung. This primary bronchus runs further towards the lateral surface of the lung, where it bends caudally and continues at the lateral lung surface in a slight curve, from which it gives off the seven to ten dorsobronchi, which together with their branches spread at the dorsolateral

surface of the lung. From all the internal surfaces of the ventrobronchi and their branches, as well as from the internal surfaces of the dorsobronchi and their branches, the great number of parabronchi originate closely to one another, and run towards the medium plane of the lung. There they join, most frequently one parabronchus from a dorsobronchus with one to three parabronchi from a ventrobronchus. At the caudal margin of the lung, the primary bronchus penetrates the fused septa, entering the abdominal cavity and expanding as the abdominal air sac. The cranial air sacs are connected to side branches of the first and second ventrobronchus. During respiratory movements, the broad plate of the sternum, which articulates cranially with the coracoid on both sides, moves against the vertebral column. By these movements, the air sacs beneath the horizontal septum are ventilated, increasingly from cranial towards caudal, through which the ventilation of the constant volume lung is performed.

**Key words:** Vögel, Birds, Vogellungen, Avian Lungs, Atemapparat der Vögel, Avian respiratory system

Prof. em. Dr. rer. nat. Dr. med. Hans-Rainer D u n c k e r , Institut für Anatomie und Zellbiologie der Justus-Liebig-Universität Giessen, Aulweg 123,  
D-35392 Giessen  
E-Mail: Hans-Rainer.Duncker@anatomie.med.uni-giessen.de

Unter den heute lebenden Wirbeltieren nehmen die Vögel eine besondere Stellung ein. Sie sind zusammen mit den Säugetieren durch ihre Warmblütigkeit ausgezeichnet, welche die Grundlage ihrer außerordentlich hohen Leistungsfähigkeit darstellt, besonders auch in Bezug auf ihre Fortbewegung. Sie besitzen eine ganz andere stammesgeschichtliche Herkunft, sie sind Nachkommen der auf ihren Hinterextremitäten laufenden Dinosaurier. Diese ganz andere Herkunft zeigt sich auch in ihrem Eiweißstoffwechsel, der als Abbau-Endprodukt nicht wie bei den Säugetieren Harnstoff produziert, der stets mit relativ viel Wasser ausgeschieden werden muss, sondern Harnsäure, die in der Kloake unter Wasserentzug leicht auskristallisiert. Für ihre Ausscheidung ist deshalb kein Wasser erforderlich, wodurch der Wasserhaushalt der Vögel außerordentlich sparsam organisiert ist. Mit diesem Eiweißstoffwechsel konnten sie auch die von ihren Vorfahren ererbte Oviparie beibehalten, da auch die bei ihrem Embryonal-Stoffwechsel anfallende Harnsäure auskristallisiert in dem Chorioallantoissack deponiert werden konnte, und damit keine Stoffwechselbelastung darstellt. - Die von ihren Vorfahren übernommene Bipedie ermöglichte ihnen auch die Beibehaltung einer relativ starren Thorax- und Rumpfkonstruktion, welche die Ausbildung eines großen, bereitflächigen Sternums mit einer Carina ermöglichte, die ihrer mächtigen Flugmuskulatur ausreichende Ursprungsfläche bietet. So konnten die

Vögel ihre Vorderextremitäten zu Flügeln mit Flugfedern ausbilden und die Flugfähigkeit zu ihrer generellen Bewegungsweise entwickeln. Diese Flugfähigkeit ermöglichte ihnen sogar ihre weiten jährlichen Wanderungszüge, mit denen sie die von Säugetieren bei ihren jahreszeitlichen Wanderungen erreichten Distanzen um ein Mehrfaches übertreffen. Bei energetischen Untersuchungen der Wanderleistungen von Warmblütern zeigte sich, dass der Flug von Vögeln mit seinem körpergrößenabhängigen Energieaufwand pro Zeiteinheit größer ist als der wandernd-laufender Säugetiere. Jedoch vermögen Vögel pro aufgewendeter Energiemenge größere Distanzen zu überwinden als Säugetiere. Damit sind die Vögel auch zu ihren jahreszeitlichen kontinentalen Zugflügen energetisch besonders befähigt.

Dieser eigenständige Proteinabbaustoffwechsel mit dem Endprodukt Harnsäure ermöglicht den Vögeln neben ihrem relativ sparsamen Wasserhaushalt auch, im ausgewachsenen Zustand ihr gesamtes interstitielles Bindegewebe abzubauen. Darin unterscheidet sich ihr Körperbau grundsätzlich von dem Bau des Säugetierkörpers, der circa 25 % seines Körpervolumens als interstitielles Bindegewebe aufweist, das eine wichtige Wasserreserve darstellt, um stets den Harnstoff ausscheiden zu können, der in höheren Konzentrationen neurotoxisch wirkt. Bei den Vögeln bedingt diese Physiologie ihres Eiweißstoffwechsels im erwachsenen Zustand nicht nur die Reduktion ihres gesamten interstitiellen Bindegewebes, sondern auch eine weitgehende Reduktion ihres Knochenmarks. Ihr blutbildendes Knochenmark nimmt nur circa 0,4 % ihrer Körpermasse ein, nur halb so viel wie bei Säugetieren. Bei allen nichttauchenden Vögeln geht die Reduktion ihres interstitiellen Bindegewebes im ausgewachsenen Zustand sogar soweit, dass sogar das verbleibende Markvolumen aller rumpfnahen Skelettelemente durch Ausstülpungen aus den dorsomedialen Lungenrand oder von thorakoabdominalen Luftsäcken aus pneumatisiert wird.

Die Bauweise des Bewegungsapparates der Vögel ist bestimmt durch die von ihren bipeden Vorfahren ererbte Fortbewegungsweise. Die von den Hinterextremitäten getragene Bipedie dient der Fortbewegung auf dem Untergrund, während die Ausbildung ihrer Flügel zum Flugapparat ihnen eine weitreichende Fortbewegung im Luftraum erlaubt. Im Gegensatz zu dem Thorax der Säugetiere, der für die Atembewegungen eine große Flexibilität aufweist, ist bei den Vögeln der Thorax aus den miteinander zum Notarium verschmolzenen Thoraxwirbeln, den vertebrealen und den ebenfalls vollkommen knöchernen sternalen Rippen und der breiten Sternumplatte aufgebaut, wobei die sternalen Rippen mit festen Hebelgelenken mit der breiten Sternumplatte verbunden sind, die zusammen ein erstaunlich starres Skelettsystem bilden. Bei dem Fehlen eines Zwerchfells wie bei den Säugetieren müssen die Muskeln des Thorax die Atembewegungen alleine ausführen. Unterstützt werden die *Musculi intercostales* dabei nur durch die *Mm. appendico-costales*, die von den *Processus uncinati* der Rippen entspringen und schräg nach ventral ziehend an der folgenden Rippe inserieren und

mit ihrem Zug die Inspirationsbewegungen der Mm. intercostales unterstützen. Das Sternum wurde zu einer breiten Sternumplatte mit einer Carina entwickelt, die zusammen mit dem Coracoid jederseits eine ausreichend große Ursprungsfläche für die Flugmuskulatur bilden.

Die für Wirbeltiere einzigartige Konstruktion des Thorax der Vögel ist dadurch ausgezeichnet, dass ihr Cavum pulmonale so extrem nach dorsal verlagert wurde, dass es nicht nur die dorsalen Rippen, sondern auch die ventralen Teile der Wirbelkörper mit ihren Hypapophysen und die Querfortsätze der Wirbelkörper mit den ihnen gelenkig verbundenen dorsalen Rippen umschließt, die dadurch in den Lungen tiefe Impressionen erzeugen. Dieses Cavum pulmonale wird ventral durch das Septum horizontale abgegrenzt, das median von den Spitzen der Hypapophysen der Thoraxwirbel entspringt, und sich leicht nach ventral absenkend an den vertebralen Rippen zusammen mit je einem kleinen Musculus costoseptalis anheftet. Dieses Septum horizontale geht embryonal aus dem Septum pulmonale hervor, das kranial mit dem Perikard verbunden ist. Dieses Septum pulmonale wird bei den Vögeln durch die einwachsenden thorakalen Luftsäcke in das unter der Lunge verbleibende Septum horizontale und in das Septum obliquum aufgespalten. Die beiderseitigen Septa obliqua, die ventral entweder an den Seitenrändern der Sternumplatte angeheftet sind oder sich wie bei Singvögeln oberhalb der Sternumplatte vereinigen und dann mit Bindegewebessträngen an der Sternumplatte befestigt sind, heften sich kaudal hinter der letzten Rippe an die laterale Rumpfwand an. Zwischen horizontalem und obliquem Septum liegen seitlich im Thoraxraum die thorakalen Luftsäcke, von Ventrobronchien ausgehend. Der abdominale Luftsack geht vom Hauptbronchus aus, der am kaudalen Lungenrand die beiden dort miteinander vereinigten Septen durchdringt, die senkrecht aufsteigend zur dorsalen Wirbelsäule ziehen. Er dehnt sich dann im dorsalen Abdominalraum aus, wo er mit seiner dorsalen Wand mit den dort liegenden Nieren verwachsen ist.

Dieses Cavum pulmonale der Vögel ist so extrem weit nach dorsal verlagert, dass der Drehpunkt der dorsalen Rippen mit den Querfortsätzen der Wirbelkörper tief in dieses Cavum hinein verlagert ist. Dadurch erfährt der direkt oberhalb und unterhalb dieser Drehachse gelegene Raum durch die Atembewegungen praktisch keine Volumenveränderungen. Dieser durch seine Volumenkonstanz ausgezeichnete dorsale Teil des Thoraxraumes, der durch das horizontale Septum nach ventral abgegrenzt wird, bildet das relativ niedrige Cavum pulmonale. In dieses mit dem Septum horizontale nach ventral abgegrenzte, volumenkonstante Cavum pulmonale wachsen in der Embryonalentwicklung die Lungen hinein. Durch die weit nach ventral in dieses Cavum pulmonale hineinragenden Querfortsätze der Thoraxwirbel und die mit ihnen verbundenen Rippen besitzen die in ihm verwachsenen Lungen in ihrer dorsomedialen Kante tiefe Einsenkungen. Mit dem Abschluss des embryonalen Wachstums verschmilzt die pleurale Oberfläche der Lunge vollständig mit der visceralen Pleura dieses Cavum pulmonale, wodurch auch für die Lungen bei allen Atembewegungen Volumenkonstanz gewährleistet ist.

Jedoch weist nur dieser dorsale Thoraxraum direkt oberhalb und unterhalb der Drehachsen der dorsalen Rippen gegen die Querfortsätze der Thoraxwirbel diese Volumenkonstanz auf. Der übrige Thoraxraum unter dem horizontalen Septum erweitert sich dagegen bei den Atembewegungen sehr wirksam, jedoch nur in dorsoventraler Richtung, und zwar mit einem von kranial nach kaudal stark zunehmendem Ausmaß. Dabei liegt der kraniale Drehpunkt des Sternums gegen die Wirbelsäule in den beiderseitigen Coracoid-Sternum-Gelenken. Auf diese Weise unterliegen die ventral des horizontalen Septums ausgebildeten Luftsäcke während der Atembewegungen wirksamen Volumenänderungen, die in ihrem Ausmaß von kranial nach kaudal stark zunehmen. Eine laterale Erweiterung des Thoraxraumes erfolgt dabei nicht, erst der anschließende Teil des Abdomens mit den weit nach kaudal reichenden letzten Rippen weist auch eine laterale Erweiterung auf. Durch diese Konstruktion besitzt der Skelettapparat des Thorax gleichzeitig eine außerordentliche Stabilität, die für den Ursprung der Flugmuskulatur vom breiten Sternum mit seiner Carina und den Coracoiden eine entscheidende Voraussetzung darstellt.

Bei höheren Wirbeltieren, die ein postpulmonales Septum besitzen, wird ihr Thoraxraum mit Perikard und Lungen durch dieses Septum von ihrem Abdominalraum abgegrenzt. Bei den Säugetieren bildet dieses Septum den zentralen Anteil ihres Zwerchfells, ergänzt durch Muskulatur aus der Thoraxwand und Mediastinum. Bei den Vögeln, bei denen das postpulmonale Septum durch das Einwachsen der thorakalen Luftsäcke in das horizontale und das schräge Septum aufgespalten wird, ist dadurch ihr Thoraco-Abdominal-Raum in einer differenzierten Weise untergliedert. Durch diese Aufspaltung ihres postpulmonalen Septums in ein horizontales und ein schräges Septum besitzen die Vögel auf jeder Körperseite einen dritten Leibeshöhlenraum, das Cavum subpulmonale, in dem zwischen den beiden Septen die thorakalen Luftsäcke liegen. Der gesamte Eingeweidetrakt des Vogelkörpers wird durch die beiderseitigen schrägen Septen im medialen Thoraco-Abdominalraum zusammengehalten. Diese einzigartige Konstruktion ermöglicht es, im Vogelkörper einen dorsalen, während aller Atemphasen volumenkonstant bleibendem Thoraxraum für die Lungen von einem ventralen Thoraxraum zu trennen, der durch die Atembewegungen wirksame Volumenänderungen erfährt, welche die Ventilation der Luftsäcke und damit auch der Lungen bewirken. Diese in der Wirbeltierreihe einzigartige Septierung des Thorax der Vögel stellt mit seiner durch die skizzierten Septen erfolgten Unterteilung die Voraussetzungen dar für den Einbau ihrer Lungen in den extrem dorsal abgegrenzten, der während aller Atembewegungen volumenkonstant bleibenden Pleuraraum dar. Der Einbau der Vogellungen in diesen extrem dorsal gelegenen, bei allen Atembewegungen volumenkonstanten Thoraxraum stellt eine entscheidende Voraussetzung für ihre evolutionäre Entwicklung zu dem effizientesten Gasaustauschorgan aller Wirbeltiere dar.

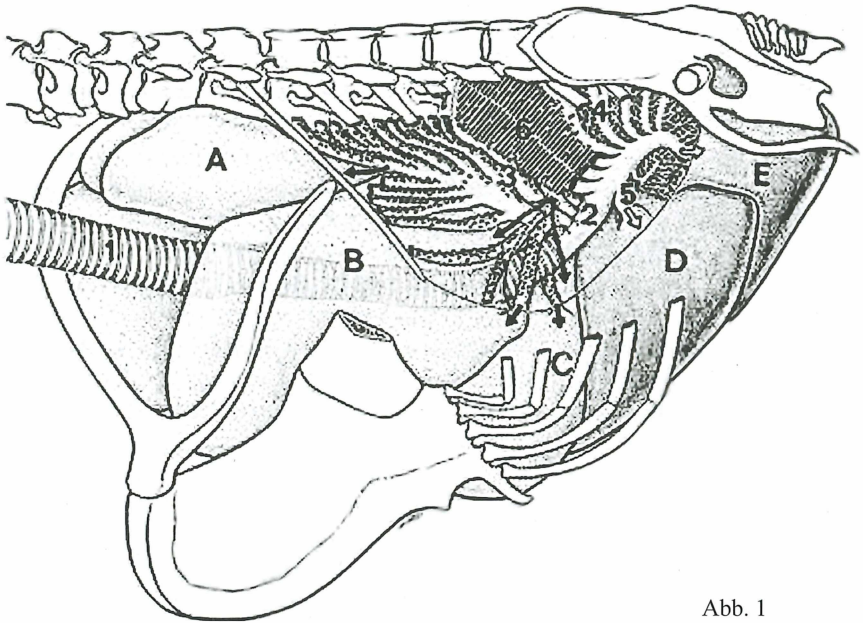


Abb. 1

Abb. 1. Halbschematische Zeichnung einer partiell präparierten Lunge im topographischen Zusammenhang mit dem Skelett eines Vogels (nach einem Skelett eines Storches mit Silikonkautschuk-injiziertem Atemapparat. Größere Teile der dorsalen Rippen sind entfernt, der kraniale Teil des Silikonkautschukaussgusses der Lunge ist bis auf seine Ventrobronchien abgetragen). Die Trachea verzweigt sich im interclavicularen Luftsack (B) in die beiden Hauptbronchien (2). Diese gehen nach dem Eintritt in den Hilus der Lunge zuerst die vier Ventrobronchien (3) ab, die mit ihren Verzweigungen die gesamte Ventralfläche der Lungen einnehmen. Der cervicale Luftsack (A) ist an einen Ast des ersten Ventrobronchus angeschlossen. Nach Erreichen der lateralen Lungenoberfläche verläuft der Hauptbronchusbogen (2) bogenförmig zum kaudalen Ende der Lunge, wo er das horizontale, sich mit dem schrägen Septum vereinigende, nach dorsal aufsteigende Septum durchbricht, um sich im Abdomen als abdominaler Luftsack zu entfalten. Dieser Hauptbronchus gibt an der lateralen Lungenoberfläche die sieben bis zehn Dorsobronchien (4) ab, die sich mit ihren Verzweigungen auf der dorsolateralen Oberfläche der Lunge ausbreiten. Von der gesamten inneren Oberfläche der Dorsobronchien entspringen dicht nebeneinander die Parabronchien (6), die nach ventro-medial verlaufen und sich im Planum medianum (6) der Lunge mit den Parabronchien vereinigen, die dichtgedrängt von der gesamten inneren Oberfläche der Ventrobronchien entspringen. Die schwarzen Pfeile markieren die Anschlüsse des interclavicularen (B) und des vorderen thorakalen (C) Luftsacks an die ersten beiden Ventrobronchien, weiße Pfeile den Anschluss des hinteren thorakalen Luftsacks (D) an den großen Laterobronchus (5) und den Anschluss des Hauptbronchus an den abdominalen Luftsack (E), der am kaudalen Lungenende das horizontale, mit dem schrägen Septum vereinigte gemeinsame Septum durchdringt (aus Duncker 2004).

Fig. 1. (page 42) Half-schematic drawing of a partially sectioned lung within its topographical connection with the skeleton of a bird (based on a dissection of a silicon-rubber injected lung of a stork). The dorsal ribs are partially removed, and the cranial parts of the silicon-filling of the lung are cut off, only its ventrobronchi are seen. Out of the trachea the primary bronchi (2) originate, while passing through the interclavicular air sac (B). Behind the entrance into the lung hilus, the primary bronchus first gives off the four ventrobronchi (3), which together with their branches spread across the entire ventral lung surface. The cervical air sac (A) is connected to a branch of the first ventrobronchus. The primary bronchus continues towards the lateral lung surface, where it bends towards caudad, running in a slightly dorsally curved way towards the posterior margin of the lung. There it penetrates the joined horizontal and oblique septa, opening into the abdominal air sac, which extends in the dorsal abdominal cavity. At this course towards caudad, the primary bronchus gives off from its dorsal wall the seven to ten dorsobronchi, which together with their branches spread at the dorso-lateral surface of the lung. From the entire internal surface of the ventrobronchi, as well as from the whole entire surface of the dorsobronchi, the parabronchi originate closely to one another, running towards the medium plane of the lung (6), where they join each other. The black arrows demonstrate the connections of the interclavicular (B) and of the anterior thoracic air sac (C) with the two first ventrobronchi. The white arrows demonstrate the connection of the posterior thoracic air sac to the large laterobronchus (5) and the connection of the abdominal air sac (E) to the primary bronchus, which penetrates the joined horizontal and oblique septa at the caudal lung margin (from DUNCKER 2004).

Der Aufbau der Vogellunge wird am besten als eine Weiterentwicklung des Baus der Lungen höherentwickelter Reptilien verständlich. Bei den heute noch lebenden Schildkröten, Varanen und Krokodilen besitzen die Lungen eine Untergliederung in drei Reihen von Lungenkammern. Der Hauptbronchus tritt zusammen mit den Gefäßen durch den Hilus in die Lungen ein, der zwischen kranialem und mittlerem Drittel der Medioventralseite der Lungen liegt, und er verläuft von dort zwischen medialer und lateraler Lungenhälfte zum kaudalen Rand der Lunge. Dabei gibt der Hauptbronchus drei Reihen von Lungenkammern ab: Eine nach medioventral, eine zweite Reihe nach dorsomedial und eine dritte Reihe nach lateroventral. Diese drei Reihen von Lungenkammern weisen direkt nach ihrem Ursprung aus dem Hauptbronchus eine reiche Kammerung ihrer Wände durch Netzfalten auf, die mit ihren dichten Kapillarnetzen die stark vergrößerte Oberfläche für den Gasaustausch bilden. In den weiter distal gelegenen Abschnitten dieser Kammern werden diese Netzfalten mit ihren Kapillaren schrittweise niedriger und spärlicher. Bei den Landschildkröten dienen diese lateralen, nichtrespiratorischen Lungenkammern der Volumenvergrößerung ihres Rumpfinhaltes, die es ihnen ermöglichte, ihren Carapax so hoch aufzuwölben, dass sie nach einem Umfallen auch wieder auf die Beine kommen können, was Wasserschildkröten unmöglich ist. Den Varanen ermöglichen diese lateralen und kaudalen nichtrespiratorischen Erweiterungen ihrer Lungenkammern das bei jeder Feindbegegnung gezeigte ‚Aufblasen‘ ihres Körpers, unterstützt durch fauchende Abwehrgeräusche.

Das Grundprinzip des Aufbaus dieser Reptilienlungen mit drei Reihen von Lungenkammern ist auch im Bau der Vogellunge zu erkennen. Der am Lungenhilus eintretende Hauptbronchus gibt zuerst nach medioventral die vier direkt aufeinanderfolgenden Ventrobronchien der Vogellunge ab, die mit ihren Aufzweigungen die gesamte Ventralfläche der Lunge einnehmen und sich bis auf ihre untere Medialfläche ausbreiten. Nach einem kurzen abgangsfreien Abschnitt gibt der nach kaudal umgebogene, dann an der lateralen Lungenoberfläche verlaufende Hauptbronchus die 7-10 Dorsobronchien über seine gesamte Länge ab. Sie breiten sich mit ihren zahlreichen Verzweigungen auf der dorsolateralen Oberfläche der Lunge aus und reichen bis auf die dorsale Kante ihrer Medialfläche. Der Hauptbronchus durchbricht dann am kaudalen Lungenrand das dort mit dem horizontalen Septum zusammengeschlossene, nach dorsal ziehende schräge Septum, um sich dann im Abdominalraum als abdominaler Luftsack auszubreiten. Dabei verwächst er mit der dorsalen Wand der Leibeshöhle mit ihren dort liegenden Opisthonephridien, ihren Nieren. Davon bleiben im weiblichen Geschlecht nur die Ovarien ausgespart, so dass die reifen Eizellen den Eingang der Öffnung des an der Mesosalpinx aufgehängten Eileiters erreichen können. Außerdem entspringen lateral von dem Hauptbronchus gegenüber dem Ursprung der Dorsobronchien eine geringe Zahl von Laterobronchien, von denen sich ein großer vorderer Laterobronchus in den hinteren thorakalen Luftsack öffnet.

Der interclaviculäre und der vordere thorakale Luftsack sind an die ersten beiden Ventrobronchien direkt nach deren Abgang vom Hauptbronchus angeschlossen, und der cervicale Luftsack an einen medialen Endast des ersten Ventrobronchus. Der hintere thorakale Luftsack ist an einen großen Laterobronchus angeschlossen, während der Hauptbronchus am kaudalen Lungenende die dort vereinigten Septen durchbricht und sich in den abdominalen Luftsack öffnet (s. Abb. 1). Bei höher entwickelten Vögeln, insbesondere bei Singvögeln, entspringen aus der lateralen Wand des Hauptbronchus und aus den Anfangsabschnitten der von ihm abgehenden Dorso- und Laterobronchien ein Netzwerk von miteinander verbundenen Parabronchien, die Neopulmo. Das Netzwerk ihrer Parabronchien mündet dann lateral in die Öffnung des großen Laterobronchus in den hinteren thorakalen Luftsack beziehungsweise lateral in die Öffnung des Hauptbronchus in den abdominalen Luftsack. Dabei verdrängt die bei den Singvögeln stärker entwickelte Neopulmo den Hauptbronchus von der Oberfläche der Lunge ein Stück weit ins Lungeninnere.

Die Dorsobronchien (s. Abb. 1), die sich mit ihren zahlreichen Aufzweigungen auf der dorsolateralen Oberfläche der Lunge bis auf deren dorso-mediale Kante ausbreiten, geben von ihrer gesamten inneren Oberfläche dicht nebeneinander eine große Zahl von Parabronchien ab, die nach schräg medioventral zum Planum medianum der Lunge ziehen, ebenso wie die geringere Zahl der von den Laterobronchien entspringenden Parabronchien. In gleicher Weise entspringen von der gesamten inneren Oberfläche



Abb. 2. Zeichnung eines schematischen Längsschnittes durch Parabronchien, oben und unten durch ihre Querschnitte ergänzt. Das von Luft durchströmte Lumen eines Parabronchus wird von einer Zone von Atrien umgeben, die durch dünne, zirkulär und senkrecht verlaufende Septen voneinander separiert werden. Die das Lumen begrenzenden Kanten der zirkulär verlaufenden Septen enthalten einige glatte Muskelzellen und eine Kapillare. Auf der rechten Seite der Abbildung sind in der dicken Wand des Parabronchus die Kapillaren dargestellt, welche aus Arteriolen in den interparabronchialen Septen versorgt werden und leicht geschwängelt zur Basis der Atrien verlaufen. Dort werden sie von Venulen gesammelt, welche das Blut in die Venen in den interparabronchialen Septen zurückführen. Auf der linken Seite der Abbildung sind die Luftkapillaren dargestellt, die von den Infundibula an der Außenseite der Atrien entspringen und in der dicken Parabronchialwand ein dreidimensionales vernetztes Maschenwerk um die Blutkapillaren herum ausbilden, jene hocheffiziente Austauschoberfläche der Parabronchien. (aus DUNCKER 2004)

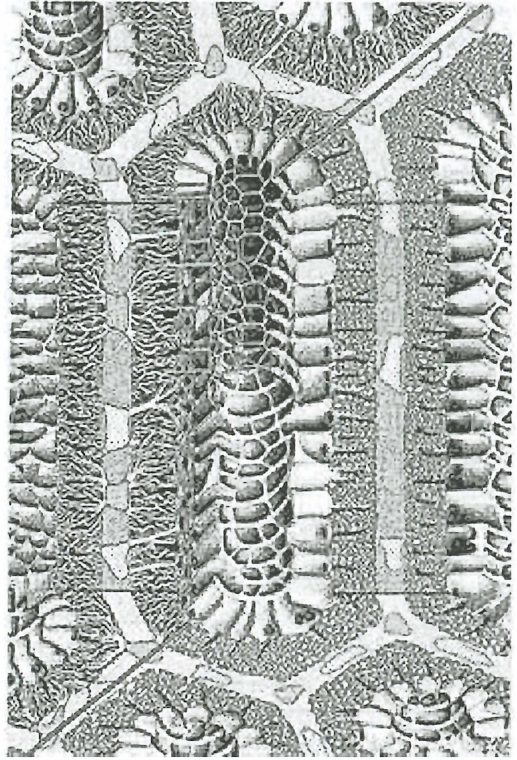


Fig. 2. Drawing of a schematic longitudinal section of a parabronchus, supplemented on top and at the bottom by its cross sections. The lumen of the parabronchus, through which the inspired air flows from top to bottom, is surrounded by a large number of atria, which are separated against each other by thin septa, arranged in circular and perpendicular orientations. The luminal margins of the circularly running septa contain a few smooth muscle cells and a capillary. At the right side of the drawing the thick parabronchial wall, with its slightly meandering capillaries, is seen. These capillaries are supplied by arterioles from the interparabronchial septa. They bend slightly towards the basis of the parabronchial atria, where they are collected by venules, which lead back the blood into the interparabronchial veins. At the left of the drawing the air capillaries are seen, which originate from the atrial base, forming a three-dimensional interconnected network around the meandering blood capillaries. This blood capillary-air capillary network makes up the highly efficient gas exchange surface of the parabronchi (from DUNCKER 2004).

Fig. 2. Drawing of a schematic longitudinal section of a parabronchus, supplemented on top and at the bottom by its cross sections. The lumen of the parabronchus, through which the inspired air flows from top to bottom, is surrounded by a large number of atria, which are separated against each other by thin septa, arranged in circular and perpendicular orientations. The luminal margins of the circularly running septa contain a few smooth muscle cells and a capillary. At the right side of the drawing the thick parabronchial wall, with its slightly meandering capillaries, is seen. These capillaries are supplied by arterioles from the interparabronchial septa. They bend slightly towards the basis of the parabronchial atria, where they are collected by venules, which lead back the blood into the interparabronchial veins. At the left of the drawing the air capillaries are seen, which originate from the atrial base, forming a three-dimensional interconnected network around the meandering blood capillaries. This blood capillary-air capillary network makes up the highly efficient gas exchange surface of the parabronchi (from DUNCKER 2004).

der Ventrobronchien dicht nebeneinander eine große Anzahl von Parabronchien, die schräg nach laterodorsal ebenfalls zum Planum medianum der Lunge verlaufen. Dort vereinigen sie sich mit den von den Dorso- und Laterobronchien entspringenden Parabronchien. Dabei vereinigt sich jeweils ein Parabronchus der einen Seite mit ein bis drei Parabronchien der Gegenseite. Auf diese Weise ist die innere Oberfläche aller Dorso- und Laterobronchien mit der inneren Oberfläche aller Ventrobronchien durch die eng nebeneinander von dorsolateral nach ventromedial parallel verlaufenden Parabronchien verbunden. Diese sowohl von den Dorso- wie von den Ventrobronchien entspringenden Parabronchien sind direkt nach ihrem Ursprung mit ihren Nachbar-Parabronchien durch kurze Abzweigungen miteinander verbunden, während sie in ihrem gesamten übrigen Verlauf gradlinig und unverzweigt zum Planum medianum ziehen.

Diese Parabronchien (s. Abb. 2) Stellen eine nur in Vogellungen ausgebildete, hochspezialisierte Baueinheit für den Gasaustausch dar. Die Parabronchien sind voneinander durch dünne Bindegewebslamellen getrennt, in denen ihre zu- und abführenden Blutgefäße verlaufen. Das Lumen der Parabronchien wird von einer Zone von kleinen Vorräumen oder Atrien umgeben, die gegeneinander durch dünne Septen abgegrenzt werden, die zirkulär oder schräg um das Lumen herum verlaufen und durch senkrecht stehende Septen in die einzelnen Atrien unterteilt werden. Diese zirkulär oder schräg verlaufenden Septen besitzen in ihrer das Lumen begrenzenden Kante einige glatte Muskelzellen und eine Kapillare. Jedes dieser Atrien öffnet sich an seiner Außenseite in ein, seltener zwei oder drei Infundibula, von denen die dreidimensional miteinander vernetzten Luftkapillaren entspringen. Dieses Luftkapillarnetz ist intensiv mit den Blutkapillaren verflochten, die aus den zuführenden Arteriolen in den interparabronchialen Septen entspringen und leicht geschlängelt durch das Luftkapillarnetz zum Lumen der Parabronchien ziehen. Dort werden sie von Venulen gesammelt, die das ausgetauschte Blut durch den Mantel des Luft-Blutkapillarnetzes zurück in die Venen in den interparabronchialen Septen führen. Das Endothel der Kapillaren ist mit dem außerordentlich dünnen Epithel der Luftkapillaren so innig verbunden, dass zwischen ihnen nur eine Basallamina ausgebildet ist. Dadurch wird die außerordentlich geringe Dicke der dünnen Grenzschicht bestimmt, durch welche der Gasaustausch erfolgt. Diese Luftkapillaren besitzen, in Abhängigkeit von der Körpergröße der Vögel, nur einen Durchmesser von 5 bis maximal 14  $\mu\text{m}$ . Mit diesem geringen Durchmesser können sie wegen ihrer außerordentlich hohen Grenzflächenspannung nach einem Kollaps nicht wieder entfaltet werden, sie sind für ihre Existenz auf den Erhalt der Volumenkonstanz der Parabronchien angewiesen. Das Epithel dieser Luftkapillaren besitzt einen hochdifferenzierten Surfactant-Film, der zwar nicht ihre Entfaltbarkeit sichern kann, aber durch seine Herabsetzung der Grenzflächenspannung dafür sorgt, dass keine Flüssigkeit aus den Blutkapillaren in die Luftkapillaren hineingesogen werden kann. Durch diesen Aufbau besitzt das Luftkapillar-Blutkapillar-Austauschnetz der Para-

bronchien der Vogellunge eine maximal vergrößerte Austauschoberfläche pro Volumeneinheit. Die für ihre Ventilation volumenvariablen Säugerlungen besitzen bei den kleinsten Säugetieren, bei Spitzmäusen und Fledermäusen einen Alveolen-Durchmesser von 35  $\mu\text{m}$ , der für Säugerlungen einen Minimaldurchmesser darstellt. Mit ihrem gut ausgebildeten Surfactant können diese kleinen Alveolen bei einer Inspiration noch erweitert werden. Bei einem geringeren Durchmesser steigt der vom Krümmungsradius abhängige Grenzflächendruck in gasgefüllten Lungenräumen so stark an, dass ihre Entfaltung mit Muskelkräften nicht mehr möglich ist. Aus diesen physikalischen Gründen können die Luftkapillaren der Vogellungen bei Einatmung nicht erweitert und nach ihrem Kollabieren nicht wieder entfaltet werden. Darin liegt der wesentliche Grund, dass in einer durch Atembewegungen volumenvariablen Lunge eine entscheidende Steigerung der Austauschoberfläche pro Volumeneinheit durch die Ausbildung von Luftkapillaren nicht möglich war. So konnte eine durch die Ausbildung von Luftkapillaren extrem gesteigerte Austauschoberfläche nur in einer während aller Atembewegungen volumenkonzentriert bleibenden Lunge realisiert werden. Darin lagen die entscheidenden evolutionsbiologischen Voraussetzungen für die Entstehung eines Hochleistungs-Austauschorgans wie das der Vogellunge. Sie konnten nur durch die vorstehend skizzierte Septierung des Vogelrumpfes mit der Ausbildung eines extrem dorsalen, während aller Atemphasen volumenkonzentriert bleibenden Thoraxraumes erreicht werden. Dieser Atemapparat ist sogar so leistungsfähig, dass er einigen Vogelarten einen Flug bis in über 10 km Höhe mit nur 35 mm Partialdruck des Sauerstoffs erlaubt, wie ihn außer einigen Geiern zum Beispiel die Schneegänse beim Überfliegen des Himalajas von ihren Winterquartieren in Südindien zu ihren sibirischen Brutplätzen bewältigen.

Diese Parabronchien der Vogellunge werden in beiden Atemphasen in gleicher Richtung von Luft durchströmt, die über die Dorsobronchien in sie eintritt und nach Durchströmung der parabronchialen Lumina durch die Ventrobronchien wieder in den Hauptbronchus zurückgeführt wird. Davon machen nur die Parabronchien der Neopulmo eine Ausnahme. In der Einatmungsphase erweitern sich alle Luftsäcke durch die Erweiterung von Thorax und Abdomen, und dieser Einatmungsstrom durch den Hauptbronchus saugt auch Luft in die vorderen, an die Ventrobronchien angeschlossenen Luftsäcke. Der dabei entstehende Unterdruck in ihnen wirkt sich auf die gesamten Ventrobronchien mit allen ihren Verzweigungen aus, wodurch aus allen an sie angeschlossenen Parabronchien Luft nachströmt, was wiederum den Einstrom von Luft in diese Parabronchien aus den Dorsobronchien verursacht, die ihrerseits aus dem Einatmungsstrom im Hauptbronchus mit Frischluft versorgt werden. In der Ausatmungsphase wird die Luft aus den Luftsäcken über den Hauptbronchus und die angeschlossenen Laterobronchien in die nach kaudal ausgerichteten Ursprungsöffnungen der Dorsobronchien vom Hauptbronchus hineingeblasen. So ist in beiden Atemphasen ein Einstrom in die Dorsobronchien von Frischluft oder von kaum ausgetauschter Luft aus den hinteren Luftsäcken gewährleistet, der dann die Parabronchien durchströmt

und über die Ventrobronchien die Lungen wieder verlässt. Von diesem Durchströmungsmuster der bei allen Vögeln vorhandenen Lunge, der Paleopulmo, weicht nur die bei höherentwickelten Vögeln und insbesondere Singvögeln ausgebildete Neopulmo ab. Sie besteht aus einem gestreckten Netzwerk von Parabronchien, das lateral vom Hauptbronchus und den Anfangsabschnitten der Dorsobronchien entspringt und lateral in die Öffnungen von Latero- und Hauptbronchus in die thorakalen und den abdominalen Luftsack einmündet. Nur in dem Parabronchien-Netzwerk dieser relativ kleinen Neopulmo wechselt die Durchströmungsrichtung mit den Atemphasen.

Beim Durchströmen der parabronchialen Lumina unterliegt die Luft einem Kreuzstromaustausch. Am dorsobronchialen Anfang eines Parabronchus tauscht sich die Frischluft mit dem venösen Blut in den Kapillaren der Parabronchialwand aus. Dabei gibt die Luft ihren Sauerstoff an das venöse Blut in den Kapillaren ab. Beim Durchströmen der Parabronchien reduziert sich der Sauerstoffgehalt der Luft, der am unteren Ende eines Parabronchus nur noch knapp über dem  $O_2$ -Gehalt des venösen Blutes liegt. In dem Luftkapillaren-Blutkapillarnetzwerk der Wand der Parabronchien findet dagegen ein Gegenstromaustausch des Sauerstoffs mit dem venösen Blut statt. Lumennahe entspricht der Sauerstoffgehalt des parabronchialen Luftkapillarennetzes dem der Luft, die das Parabronchiallumen durchströmt, weil der  $O_2$ -Gehalt dieser Luft in vom dorsalen Eingang in den Parabronchus bis zu seinem ventralen Ende stark abnimmt, von dem aus die Luft die Lunge über die Ventrobronchien wieder verlässt. In den peripheren Abschnitten der Luftkapillaren an der Außenseite eines Parabronchus weist deren Luft jedoch nur noch einen Sauerstoffgehalt auf, der dem des venösen Blutes entspricht. Die Kombination des Kreuzstromaustausches entlang eines Parabronchus mit dem Gegenstromaustausch in dem Blut-Luft-Kapillarnetz seiner Wand ist bei gleichem Sauerstoffgehalt der eingeatmeten Luft dem Pool-Austauschsystem in Reptilien- oder Säugerlungen deutlich überlegen. Das erweist sich besonders bei verringertem Sauerstoffgehalt der Luft in großen Höhen, in denen Vögel, verglichen mit Säugetieren, durch ihre effektivere Sauerstoffaufnahme einen deutlichen Vorteil besitzen.

Die generelle Physiologie der Vögel mit dem leicht auskristallisierenden Abbauprodukt Harnsäure ihres Eiweißstoffwechsels war eine entscheidende Grundlage für die Beibehaltung ihrer Embryonalentwicklung in abgelegten, meist kalkschaligen Eiern. Die im Stoffwechsel der Embryonen entstehende Harnsäure wird in ihren Chorioallantoissack ausgeschieden, in dem sie ebenfalls auskristallisiert und damit für den Stoffwechsel des Embryos unschädlich ist. Diese Entwicklung in Eiern beinhaltet aber zugleich bestimmte Grundbedingungen für die Embryonalentwicklung ihrer Lungen und deren Funktionsübernahmen vor dem Schlupf aus dem Ei. Der Gasaustausch der sich entwickelnden Embryonen geschieht über die Poren ihrer Eischale, der bei größer werdenden Embryonen wirksam durch das Gefäßsystem der Chorioallantois unterstützt wird, die sich auswachsend innen der Kalkschale anlagert. Dabei spielt die sich im Ei

nach dem Ablegen durch Wasserverlust ausbildende Luftkammer eine wesentliche Rolle. Der sich im Ei entwickelnden Embryo nimmt am Ende seiner Inkubationsperiode das Eiklar in seinen Darmtrakt auf (breakfast of the chicken), während er durch die dann bereits beginnenden Atembewegungen gleichzeitig den Eidotter vollständig in seine Leibeshöhle einbezieht. Diese Atembewegungen des Embryos im Ei (oft mit Durchstoßen der Membran zur Luftkammer) dienen vor allem der Strukturausreifung seiner Lungen. Bei diesen vor dem Schlupf einsetzenden Atembewegungen im Ei resorbiert der Körper des Embryos zunächst alle Flüssigkeit, die während der Entwicklung der Lungen das gesamte Bronchialsystem füllte. Vogellungen können durch ihre Struktur und ihre bereits in der Embryonalentwicklung erfolgende Verwachsung mit den Wänden ihrer Pleurahöhle nicht wie die Säugetierlungen durch den ersten Atemzug entfaltet werden. Das gilt insbesondere, wie vorstehend skizziert, für die in ihnen bereits entwickelten Luftkapillaren, die wegen der auch im Embryonalkörper bestehenden Volumenkonstanz der Lungen und besonders wegen ihres geringen Durchmessers nicht entfaltet werden. Deshalb ist ihre Belüftung zum Erreichen ihrer Funktionstüchtigkeit nur durch Resorption ihrer embryonalen Flüssigkeitsfüllung zu gewährleisten. Erst nach dieser Flüssigkeitsresorption erlangt die Vogellunge ihre Funktionstüchtigkeit. Es wird berichtet, dass die Eier der Großfußhühner, die von den Eltern in einem von ihnen zusammengetragenen großen Komposthaufen abgelegt werden, sich durch die Kompostierungswärme entwickeln. Durch die in diesen Haufen herrschende vollständige Wasserdampfsättigung kann sich in den Eiern jedoch keine Luftblase ausbilden, und die geschlüpften Jungen sollen circa 24 Stunden in diesen Haufen verbleiben. Während dieser Zeit können sich nicht nur die Bronchien ihrer Lungen, sondern auch die Luftkapillaren ihrer Parabronchien durch Flüssigkeitsresorption mit Luft füllen, so dass dann ihre Lungen die Gasaustauschfunktion übernehmen können.

Durch diese physikalischen und physiologischen Gegebenheiten waren die Vögel gezwungen, an der von ihren Vorfahren übernommenen Eientwicklung festzuhalten. Daraus ergaben sich für den gesamten Lebensablauf der Vögel eine ganze Reihe von Konsequenzen, verglichen mit dem Leben der Säugetiere. Das betrifft zuerst die Menge der Nahrungsstoffe, welche im Dotter der Eier enthalten sein müssen, aber auch die Wasserreserve des Eiklars. Der sich aus den Dottervorratsstoffen entwickelnde Embryo muss zum Ende seiner Inkubationsperiode nicht nur soweit ausgebildet sein, dass er nach dem Schlupf als selbstständiges Lebenwesen existieren und Nahrung aufnehmen kann. Dazu muss außer einer ausreichenden Funktionsfähigkeit seines Bewegungsapparates das Gehirn des Embryos soweit entwickelt sein, dass es nicht nur alle wichtigen vegetativen Funktionen einschließlich der Nahrungsaufnahme zu steuern vermag, sondern dass es sich auch ausreichend zu orientieren vermag und die erforderlichen Flucht- und Schutzreflexe beherrscht. Damit begrenzen die im Eidotter enthaltenen Aufbaustoffe auch seine Gehirngröße, da aus dem Dotter alle Strukturen

des schlüpfähigen Nestlings aufgebaut werden müssen. Deshalb kann auch das zur Steuerung aller notwendigen Funktionen erforderliche Stammhirn beim Schlupf eine gewisse Größe nicht überschreiten, die einen Kompromiss für eine einigermaßen gleichmäßige Entwicklung aller Körperstrukturen darstellt. Ein in dieser Weise frühzeitig funktionsfähiges Stammhirn kann deshalb in seiner Postembryonalphase nur noch ein begrenztes Wachstum bewältigen, es kann keine größeren Umkonstruktion mehr durchführen, die seine Funktionsfähigkeit stören würden. Postembryonal kann nur das Vorderhirn stärker weiterentwickelt werden, wie das bei den Nestlingen der Singvögel geschieht, in deren Nestlingsperiode ihr Vorderhirn soweit heranwächst, das es zum Zeitpunkt des Flüggewerdens auch die Steuerung vieler Sozialfunktionen wie den Nestbau und den Gesang übernehmen kann. Die Singvögel haben mit ihrer relativ langen Nestlingsphase das von Vögeln erreichbare Maximum ihrer Großhirnentwicklung wohl ausgeschöpft. So ist den Vögeln bei ihrer Bindung an ihre Eientwicklung mit der frühzeitig notwendigen Funktionsfähigkeit ihrer Schlüpflinge eine weitere Gehirnentwicklung verschlossen geblieben. Eine solche konnte nur bei den Säugetieren erfolgen, welche die Möglichkeit besaßen, die Dauer ihrer intrauterinen Entwicklung schrittweise zu verlängern, wie es nicht nur bei den großen Paar- und Unpaarhufern, sondern auch bei den höheren Affen und den Menschen erfolgte.

Der Körper der Vögel weist nicht nur während seiner Embryonalentwicklung, sondern auch während seines gesamten postnatalen Wachstums einen bestimmten Anteil an lockerem interstitiellen Bindegewebe auf, das Wachstumsverschiebungen der einzelnen Organstrukturen gegeneinander ermöglicht, aber nach Abschluss des Wachstums vollständig abgebaut wird. Bei der Embryonalentwicklung der Vogellunge weicht die zeitliche Abfolge ihrer einzelnen Entwicklungsschritte im Vergleich zu denen der Säugerlunge stark ab. Die bei der Entwicklung ihrer Lungen auftretenden starken Verschiebungen ihrer Oberfläche zu den Wandungen ihrer Pleuraräume existieren bei den Vögeln nur zu Beginn der Embryonalentwicklung ihrer Lungen. In ihrer weiteren Entwicklung erfolgt frühzeitig eine Verschmelzung ihrer Oberfläche mit den Wandungen des Thoraxraumes, wodurch ihr oberflächlich liegendes Bronchialsystem mit seinen bereits frühzeitig ausgebildeten Endaufzweigungen feste Beziehungen zu den Wänden der Pleurahöhle gewinnt. Das betrifft sowohl Lage und Verlauf des Hauptbronchus sowie Abgang und Verlauf aller Sekundärbronchien, also der Dorso-, Vento- und Laterobronchien, ebenso wie die Lage des Ursprungs aller Luftsäcke. Damit sind dann auch die Orte festgelegt, von denen die Lungen- oder Luftsackdivertikel auswachsen, welche die Pneumatisierungen des Vogelkörpers und seines Skeletts ausbilden. Die bei den Vögeln aber erst nach dem Abschluss ihres Größenwachstums entstehen. Während des Wachstums besitzt der Körper der Vögel noch einen gewissen Anteil an interstitiellem Bindegewebe, das einzelnen Strukturen und Organen ihres Körpers Wachstumsverschiebungen gegeneinander erlaubt. Mit dem Abschluss ihres Körperwachstums wird bei Vögeln dann ihr interstitielles Bindegewebe vollkommen

abgebaut. Dieser Abbauprozess wird im Rumpfbereich und auch im gesamten Skelettsystem des Rumpfes unmittelbar gefolgt von der Ausbildung pneumatischer Divertikel, die nicht nur große Teile des Skelettsystems pneumatisieren, sondern sich auch um viele andere Strukturen herum ausbilden. So werden sowohl die Strukturen des Schultergelenks wie die des Hüftgelenkes von pneumatischen Divertikeln umschlossen. Ebenso werden bei vielen Vögeln nicht nur die Wirbelkörper selber, sondern auch der Wirbelkanal außerhalb der Dura mater des Rückenmarks durch Luftsackdivertikel pneumatisiert, ebenso wie das Knochenmark vieler rumpfnaher Knochen.

Dieses Lungen-Luftsacksystem der Vögel ist das leistungsfähigste Gasaustauschorgan, das Wirbeltiere in ihrer Evolution entwickelt haben. Mit dem Einbau ihrer Lungen in den dorsalen Thoraxraum, der soweit nach dorsal ausgedehnt wurde, dass die Querfortsätze der Wirbelkörper mit den ihnen verbundenen dorsalen Rippen tief in diesen Thoraxraum hineinragen, konnte dieser mit dem horizontalen Septum nach ventral abgegrenzte Thoraxraum für den Einbau der Lungen genutzt werden. Dieser während aller Atembewegungen volumenkonstant bleibende Raum ermöglichte den damit gleichfalls während aller Atemphasen volumenkonstant bleibenden Lungen eine extreme Steigerung ihrer Gasaustauschoberfläche pro Volumeneinheit durch die Ausbildung von Parabronchien mit ihren nicht entfaltbaren Luftkapillaren. Die evolutionäre Entwicklung der Vogellunge wurde entscheidend dadurch geprägt, dass die sich aus der Konstruktion des Vogelthorax bei den Atembewegungen ergebenden großen Unterschiede in den Volumenveränderungen zwischen dem extrem nach dorsal ausgedehnten Thorax-Kompartiment mit seiner Volumenkonstanz und dessen medialen und ventralen Kompartiment mit seinen starken Volumenveränderungen konstruktiv optimal ausgenutzt wurde. In diesem dorsalen, mit dem Septum horizontale ventral abgegrenzten und bei allen Atembewegungen volumenkonstant bleibenden Thoraxraum konnte die evolutionäre Entwicklung der Vogellunge mit der Ausbildung ihres Luftkapillarnetzwerkes um die in der relativ dicken parabronchialen Wand verlaufenden Blutkapillaren eine so große Austauschoberfläche pro Volumeneinheit ausbilden, die in der Wirbeltierreihe einzigartig ist. Sie gestattete Vögeln eine Steigerung der Leistungsfähigkeit ihres Stoffwechsels, die ihnen von Kolibri- bis zu Kranichgröße ihre Flugfähigkeit ermöglichte, die pro Zeiteinheit energieaufwändigste Fortbewegungsweise, die aber auch im Vergleich zum Laufen von Wirbeltieren beim Fliegen die pro Energieeinheit längste zurückgelegte Distanz erlaubt. Diese Überlegenheit bei einer Fortbewegung durch Fliegen war es dann auch, welche den Vögeln die Entwicklung ihrer Kontinente durchquerenden Wander- oder Zugflüge gestattete. Die dabei von ihnen erbrachten Leistungen übertreffen weit alle von Säugetiere auf ihren Wanderungen vollbrachten Leistungen, sowohl was die dabei überwundenen Distanzen wie die dafür aufgewendeten Energiemengen betrifft.

## Zusammenfassung

Der Atemapparat der Vögel unterscheidet sich grundlegend von dem Atemapparat aller anderen Wirbeltiere durch zahlreiche Struktur- und Funktionsmerkmale. Er ist in die Lungen zum Gasaustausch und die Luftsäcke zur Ventilation der Lungen differenziert. Der Pleuraraum zur Aufnahme der Lunge ist so weit nach dorsal verlagert, dass er medial begrenzt wird von den miteinander verschmolzenen Körpern der Brustwirbel und ihren Hypapophysen, während die Querfortsätze der Brustwirbel und die ihnen gelenkig verbundenen dorsalen Rippen tief in den Pleuraraum eingesenkt sind. Dieser Pleuraraum wird ventral durch das horizontale Septum begrenzt, das medial von den Hypapophysen der Brustwirbel entspringt und sich lateral leicht absenkend an den dorsalen Rippen anheftet. Durch seine extreme Ausdehnung nach dorsal bewahrt dieser Pleuraraum während aller Atembewegung Volumenkonstanz. Dadurch bleibt auch die in ihm allseitig verwachsene Lunge während aller Atembewegungen volumenkonstant, wodurch eine wichtige Konstruktionsbedingung für die Luftkapillaren ihrer Parabronchien gegeben ist. Die unter dem horizontalen Septum zwischen lateraler Thoraxwand und schrägem Septum ausgebildeten Luftsäcke erfahren dagegen während der Atembewegungen starke Volumenänderungen, welche der Ventilation der Lungen dienen. Zusammen mit den Gefäßen tritt der Hauptbronchus durch das horizontale Septum in den Hilus der Lungen ein und gibt dann unmittelbar die vier Ventrobronchien ab, die mit ihren Ästen ihre ventromediale Oberfläche einnehmen. Nach Erreichen der lateralen Lungenoberfläche zieht er in leichtem Bogen zum kaudalen Lungenende, während aus ihm die 7 bis 10 Dorsobronchien entspringen, die mit ihren Ästen an der dorsolateralen Fläche der Lunge verlaufen. Sowohl von der gesamten inneren Oberfläche der Ventrobronchien wie der Dorsobronchien entspringen dicht nebeneinander die Parabronchien, die sich im Planum medianum der Lunge miteinander verbinden. Der Hauptbronchus durchbricht am kaudalen Lungenrand das Septum und dehnt sich in der Eingeweidehöhle als abdominaler Luftsack aus. Die vorderen Luftsäcke sind an Äste der Ventrobronchien angeschlossen. Bei den Atembewegungen wird die vorne mit den Coracoiden und seitlich mit den ventralen Rippen gelenkig verbundene Sternumplatte gegen die Wirbelsäule bewegt, wodurch die ventral des horizontalen Septums gelegenen Luftsäcke ventiliert werden, die ihrerseits die Ventilation der volumenkonstanten Lunge durchführen.

## Literatur

- BERGER, M., HART, J.S. (1974) Physiology, energetics of flight. in: FARNER, D.S., KING, J., (Eds.) Avian Biiology, vol. IV, Academic Press, New York, 415-477.
- DUNCKER, H.-R. (1971) The lung air sac system of birds. Adv. Anat. Embryol. Cell Biol. 45 (6), 1-171. – DUNCKER, H.-R. (2001) The emergence of macroscopic complexity. Zoology 103, 240-259. – DUNCKER, H.-R. (2004) Vertebrate lungs: structure, topography



and mechanics. *Respir. Physiol. & Neurobiol.* 144, 111-124.

FEDDE, M.R. (1986) Respiration. in: STURKIE, P.D. (Ed.) *Avian Physiology*, 4th ed. Springer Verlag, New York, 191-220.

MAINA, J.N. (1998) The morphometry of avian lungs. in: King, A.S., McLelland, J. (Eds.) *Form and Function in Birds*, vol 4, Academic Press, London, 307-368.

PATTLE, R.E. (1978) Lung surfactant and lung lining in birds. in: PIPER, J. (Ed.) *Proceedings of the Life Sci.: Respiratory Functions in Birds, Adult and Embryonic*. Springer Verlag Berlin, 23-32. – POWELL, F.L. & P. SCHEID (1989) Physiology of gas exchange in the avian respiratory system. in: KING, A.S., McLELLAND, J. (Eds.), *Form and Function in Birds*, vol. 4, Academic Press, London, 393-437

SCHEID, P. & J. PIPER (1989) Respiratory mechanics, air flow in birds. in: KING, A.S., McLELLAND, J., (Eds.) *Form and Function in Birds*, vol. 4, Academic Press, London, 369-391. – SCHEID, P. & H. SHAMS (1995) Höhenflug von Vögeln. *Naturwiss Rundsch.* 48, 413-418

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Ökologie der Vögel. Verhalten Konstitution Umwelt](#)

Jahr/Year: 2013/2014 (2017)

Band/Volume: [35-36](#)

Autor(en)/Author(s): Duncker Hans-Rainer

Artikel/Article: [So einmalig die Vögel in Bau und Lebensweise sind, so einzigartig ist auch ihr Atemapparat 37-53](#)