

Respiratie bij vogels: een functioneel-anatomische benadering

Respiration in birds: a functional and anatomical approach

C. Casteleyn, J. Scheers, P. Simoens, W. Van den Broeck

Vakgroep Morfologie,
Faculteit Diergeneeskunde, Universiteit Gent,
Salisburylaan 133, B-9820 Merelbeke, Belgium

christophe.casteleyn@ugent.be

SAMENVATTING

Het mechanisme van de respiratie bij vogels is nog steeds onderhevig aan heel wat controversie. Het is fundamenteel verschillend van de ademhaling bij zoogdieren. Hoewel bij vogels de lucht zowel tijdens de in- als expiratie in eenzelfde caudocraniale richting door de tertiaire bronchiën en luchtcapillairen stroomt, is er nog geen eensgezindheid omtrent de luchtstroom in het gehele ademhalingsstelsel. Verschillende stroompatronen voor de in- en expiratie zijn de vorige eeuw naar voor geschoven. Bovendien werden er recentelijk ook verschillende anatomische structuren en aërodynamische processen beschreven die een verklaring trachten te bieden voor de vooropgestelde ademhalingsmechanismen. In dit artikel wordt een overzicht gegeven van de anatomie van het aviaire ademhalingsstelsel en de hypothesen over de fysiologie van de ademhaling bij vogels.

ABSTRACT

The mechanism of avian respiration is still controversial. It is fundamentally different from respiration in mammals. Although during in- and expiration a continuous caudocranial airflow is present within the tertiary bronchi and the air capillaries of the avian lung, the air flow within the entire respiratory system is still equivocal. Several patterns explaining the air flow during in- and expiration have been proposed during the past century. Moreover, various anatomical structures and aerodynamic mechanisms have recently been described in an attempt to explain the proposed mechanisms of respiration. This manuscript gives an overview of the anatomy of the avian respiratory system and the hypotheses concerning the physiology of avian respiration.

INLEIDING

In dit tweede deel van de driedelige publicatiereeks over de ademhaling bij vogels wordt vooreerst de morfologie van het aviaire ademhalingsstelsel besproken om daarna recente inzichten betreffende de fysiologie van de respiratie bij vogels te schetsen. Alhoewel de anatomische structuren van het ademhalingsstelsel reeds veelvuldig werden geïllustreerd (Fitzgerald, 1969; Schummer, 1973; King, 1975; Vollmerhaus en Sinowatz, 1992; König *et al.*, 2007; Salomon en Krautwald-Junghanns, 2008), zijn hierover nog steeds onduidelijkheden te vinden in de literatuur. Dit is wellicht te wijten aan de erg complexe bouw van het aviaire ademhalingsstelsel. Deze studie heeft dan ook als doel de anatomie van het aviaire ademhalingsstelsel en in het bijzonder de longen eenduidig te illustreren aan de hand van een aantal figuren die gegenereerd werden via eigen onderzoek. Ook over de fysiologie van de ademhaling bij vogels bestaat nog heel wat controversie. Het is nochtans nuttig om tot duidelijke inzichten in het respiratieproces te komen, omdat dit kan bijdragen tot

een betere bestrijding van ademhalingsaandoeningen bij vogels. Het tweede doel van dit artikel is dan ook een overzicht te geven van literatuurgegevens met betrekking tot de fysiologie van de ademhaling bij vogels.

MATERIAAL EN METHODEN

Naast enkele illustraties die in aangepaste vorm overgenomen werden uit bestaande publicaties, werden talrijke figuren vervaardigd op basis van anatomische preparaten van het ademhalingsstelsel van de duif. Hiervoor werden zeven verwilderde stadsvuiven gebruikt die vooraf geëthanaseerd werden met 0,2 ml T61[®] (embutamide 200 mg, mebenzoniumiodide 50 mg, tetracaine hydrochloride 5 mg, dimethylformamide et aqua dest. q.s. ad 1 ml, Intervet Belgium, Mechelen, België), geïnjecteerd in de oppervlakkige ulnairvene (*v. ulnaris superficialis*).

Van drie ingevroren duivenkarkassen werden dwarse doorsneden gemaakt met een lintzaag om de topografie van het ademhalingsstelsel, inclusief de luchtzakken, te bestuderen. Bij twee van deze drie dieren

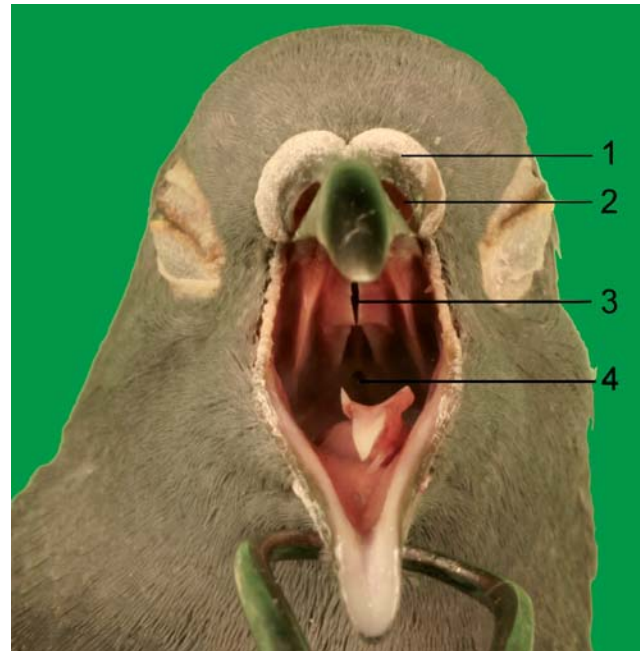
werd het ademhalingsstelsel vóór het invriezen met een 14 G-katheter (Cathlon IV™, Critikon, Tampa, Verenigde Staten) via de trachea opgespoten met vloeibare latexrubber, dat in bevroren toestand goed zaagbaar is, om de luchtzakken te vullen en beter zichtbaar te maken. Macroscopische foto's werden genomen met een digitaal fototoestel (Canon EOS 300D, Canon Belgium, Diegem, België). De anatomische dissectie van een vierde, onbehandeld dier liet toe de macroscopische anatomie van de longen te bestuderen, waarna deze werden gefixeerd in 3,5% gebufferde formaldehyde. Na automatische dehydratatie (Microm tissue processor STP 420D, Prosan, Merelbeke, België) en na het inbedden van de weefsels in paraffine (Microm tissue embedding station EC 350-1 en EC 350-2, Prosan) werden histologische coupes gemaakt (Microm microtome HM 360, Prosan) die met hematoxyline en eosine werden gekleurd. Van nog drie andere duiven werd met de Batson's #17 Plastic Replica and Corrosion Kit (Brunschwig chemie B.V., Amsterdam, Nederland) een plastic afgietsel gemaakt van de luchtwegen of de bloedvaten van het ademhalingsstelsel. Bij één dier werd het arteriële vaatsysteem van de longen gevuld. Daartoe werd na incisie van de huid aan de ventrale zijde van het rechteropperarmbeen een 26 G-katheter (Terumo Europe, Leuven, België) onder stereomicroscopische visualisatie (Wild M7A, Wild Heerbrugg, Heerbrugg, Zwitserland) in de *a. brachialis* ingebracht. Deze arterie verloopt langsheen de zware oppervlakkige *v. basilica*, ventraal ter hoogte van het opperarmbeen. Voor een goede fixatie van de katheter werd ze naar proximaal opgeschoven tot in de *a. axillaris*. Bij een ander dier werd het ademhalingsstelsel opgevuld via de trachea zoals hoger beschreven. Het laatste dier onderging een combinatie van beide technieken. De afgietsels werden verwerkt zoals beschreven door Casteleyn *et al.* (2010). Afgietsels van de longen werden onderzocht met een stereomicroscop (Olympus SZX7, Olympus Belgium, Aartselaar, België), uitgerust met een digitale camera (Olympus Colorview, Olympus Belgium), en met een scanning elektronenmicroscop (JEOL JSM 5600 LV, Jeol Ltd., Zaventem, België), na het aanbrengen van een laagje platina (JEOL JFC 1300 Auto Fine Coater, Jeol).

ANATOMIE VAN HET AVIAIRE RESPIRATIE-STELSEL

De onderstaande beschrijving is een compilatie van literatuurgegevens die voornamelijk handelen over de kip en de duif. Waar relevant worden speciesverschillen kort aangehaald, maar een gedetailleerde beschrijving van meerdere species valt buiten het bestek van dit werk. Om de literatuurgegevens te ondersteunen wordt gerefereerd aan een aantal figuren van de duif die tijdens eigen onderzoek werden gegenereerd.

Bovenste luchtwegen

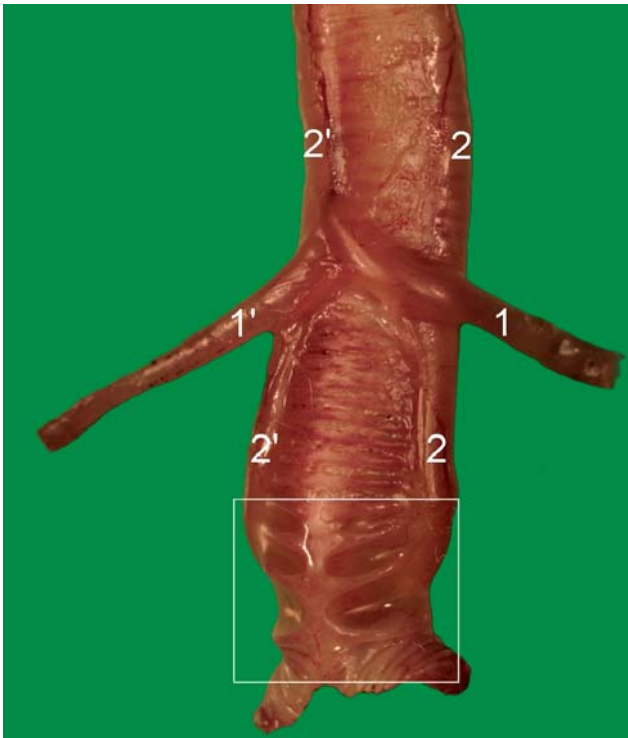
De neusgaten (*nares*) zijn bij de meeste vogelsoorten dorsolateraal aan de basis van de bovensnavel ge-



Figuur 1. Rostraal aanzicht van de kop van de duif. Aan de snavelbasis bevindt zich een dikke, zachte washuid (1) die de neusgaten (2) caudaal begrenst. Door de wijd geopende bek ziet men de choanenspleet (3) en de infundibulairspleet (4).

lokaliseerd. Bij de duif worden ze bedekt door het *operculum* en caudaal geflankeerd door de erg prominente washuid (*cera*) (Figuur 1). De neusgaten staan in verbinding met de neusholte waar de ingeademde lucht grotendeels gefilterd, opgewarmd en bevochtigd wordt (Fedde, 1998). Afhankelijk van de soort is de neusholte door het neusseptum (*septum nasale*) al dan niet volledig opgedeeld in een linker- en een rechterdeel. Bij de kip en vele andere vogelsoorten is een complete scheiding aanwezig (*nares imperviae*), terwijl het septum bij watervogels, zoals de eend, een grote opening bevat (*nares perviae*) (King en McLelland, 1975). Verder bevat de neusholte bij de meeste vogelsoorten een rostrale, een middelste en een caudale neusschelp. De rostrale neusschelp (*concha nasalis rostralis*) is op dwarse doorsnede C-vormig en loopt naar rostraal toe uit op een punt. Ze is afgelijnd door een meerlagig plaveiselepitheel. De middelste neusschelp (*concha nasalis media*) is de grootste van de drie en vormt op dwarse doorsnede een opgekrulde spiraal van ongeveer anderhalve winding. Deze neusschelp is bedekt met een mucociliair epitheel. De kleine caudale neusschelp (*concha nasalis caudalis*) tenslotte ontspringt caudaal op de laterale wand van de neusholte. Haar rostrale deel is bedekt met een mucociliair epitheel, terwijl het caudale deel bekleed is met het reukepitheel dat instaat voor het reukvermogen van vogels (Fitzgerald, 1969).

De piramidevormige infraorbitale sinus (*sinus infraorbitalis*) is gelegen in de laterale wand van de neusholte, rostroventraal van het oog. Via een dorsaal gelegen opening staat de sinus in verbinding met de ruimte omsloten door de caudale neusschelp. Het rostrale deel van deze sinus is afgelijnd door een meerlagig plaveiselepitheel, terwijl het caudale deel bedekt



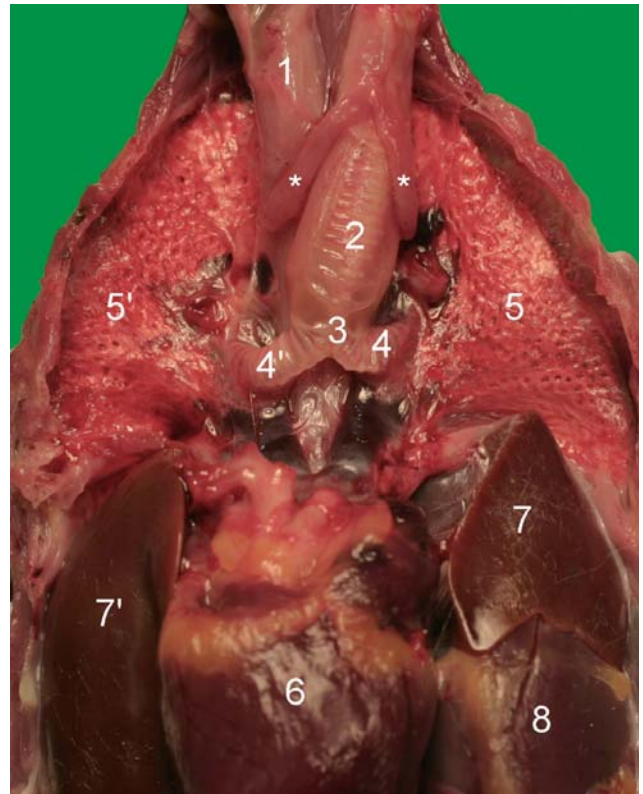
Figuur 2. Ventraal aanzicht van de trachea van de duif met aanduiding van de linker en rechter *m. sternotrachealis* (1 en 1') en *m. tracheolateralis* (2 en 2'). De syrinx bevindt zich ter hoogte van de tracheabifurcatie (kader).

wordt door een gecilieerd kubisch epitheel dat ook enkele slijmbekercellen bevat (McLelland, 1990).

Via de choanen (Figuur 1), die een langwerpige opening in het gehemelte vormen, staat de neusholte in verbinding met de keelholte. Ter hoogte van deze opening is het ventrale deel van het neusseptum onvolledig, waardoor beide neusholten daar in verbinding staan met elkaar (Fitzgerald, 1969). Caudaal van de choanenspleet bevindt zich de kleinere infundibulairspleet (*rima infundibuli*) (Figuur 1) waarin de beide buizen van Eustachius (*tubae auditivae*) uitmonden. Rondom de choanen- en infundibulairspleet bevindt zich lymfoïd weefsel (Casteleyn *et al.*, 2010a) dat bij duiven kan ontsteken met de vorming van abscessen tot gevolg (Tudor en Woodward, 1975).

De larynx, die in hoofdzaak verhindert dat ongewenste partikels in de diepere luchtwegen terechtkomen, vormt een korte kraakbenige en musculomembraneuze buis die de keelholte met de trachea verbindt. Het kraakbenige cricoïd (*cartilago cricoidea*) en pro-cricoïd (*cartilago procricoidea*) articuleren met de twee arytenoïden (*cartilagine arytenoideae*). Tussen deze laatste bevindt zich de glottis, die de toegang tot de larynx vormt. De grootte van deze toegang wordt door laryngeale spieren geregeld. Een epiglottis en een schildkraakbeen (*cartilago thyroidea*) zijn bij vogels afwezig (King en McLelland, 1975).

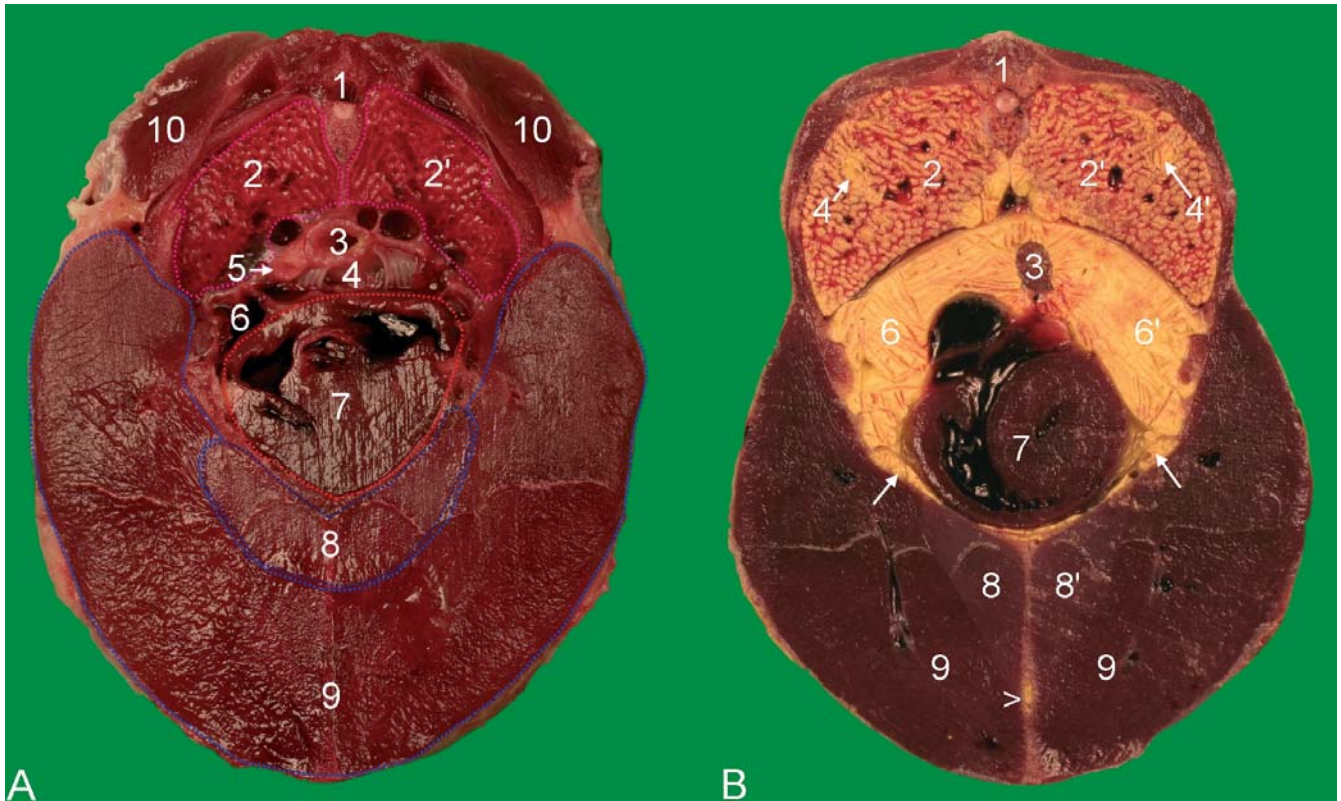
De trachea ontspringt aan het cricoïd en sluit caudaal aan op de syrinx. Over haar gehele lengte is de luchtpijp in het mediane vlak gelegen. De slokdarm daarentegen bevindt zich aanvankelijk zuiver dorsaal van de trachea, maar meer naar de borstingang toe



Figuur 3. Ventraal aanzicht van de borstholte van de duif na wegname van het borstbeen. Het hart is naar caudaal getrokken om de tracheabifurcatie zichtbaar te maken. 1 = slokdarm, 2 = trachea met de beiderzijdse *m. sternotrachealis* (asterisks), 3 = syrinx, 4 en 4' = linker en rechter hoofdbronche, 5 en 5' = linker en rechter long, 6 = hart, 7 = lever, 8 = spiermaag. Noteer de dorsale ligging van de longen.

wijkt hij naar rechts af (Fitzgerald, 1969). De trachea bestaat uit een opeenvolging van gemiddeld meer dan honderd geheel gesloten kraakbeenringen (*cartilagine tracheales*) die met elkaar verbonden zijn door *ligamenta anularia*. De kraakbeenringen bestaan uit een smal en een breed deel die in de opeenvolgende ringen alternerend dorsaal of ventraal gelegen zijn, waardoor de opeenvolgende ringen elkaar goed overlappen (Fitzgerald, 1969). De kraakbeenringen zijn verder ook onderling verbonden door spieren. Over de hele lengte van de trachea loopt de dwarsgestreepte *musculus tracheolateralis* beiderzijds als een smalle spierband over de verschillende kraakbeenringen. Bij de kip en de duif komen ook een linker- en rechter *musculus sternotrachealis* voor, die craniolateraal op het borstbeen ontspringen en net craniaal van de syrinx aan de ventrale zijde van de trachea met elkaar versmelten (McLelland, 1990) (Figuur 2). Deze spiertjes spelen samen met de syrinx een buitengewone rol in de geluidsproductie van vogels.

De syrinx bevindt zich aan de hartbasis, ter hoogte van de eerste twee ruggenwervels (Çevik-Demirkan *et al.*, 2007). Ze is dicht tegen de longen aan gelegen, op de overgang van de trachea naar de hoofdbronchiën (Suthers *et al.*, 1999; Larsen en Goller, 2002) (Figuur 2 en 3). Het geheel wordt omsloten door de clavculaire luchtzak (Schummer, 1973). De belangrijkste struc-



Figuur 4. Dwarsdoorsneden (craniale aanzichten) doorheen de borst van de duif. **A:** natief preparaat, **B:** preparaat waarbij de luchtzakken met gele latexrubber zijn opgevuld. 1 = ruggenwervel, 2 en 2' = linker en rechterlong, 3 = slokdarm, 4 in Figuur A = tracheabifurcatie, 4 en 4' in Figuur B = linker- en rechterhoofdbronche in de longen, 5 in Figuur A = aortaboog, 6 = voorste borstluchtzak (de pijlen in Figuur B duiden de subcordale divertikels van de claviculaire luchtzak aan), 7 = hart, 8 en 8' = *m. supracoracoideus* die de vleugel opheft, 9 en 9' = *m. pectoralis superficialis* die de vleugel neerslaat, 10 in Figuur A = *m. latissimus dorsi*. Noteer de dorsale ligging van de longen. De pijlpunt in Figuur B duidt pneumatisatie van het sternum aan.

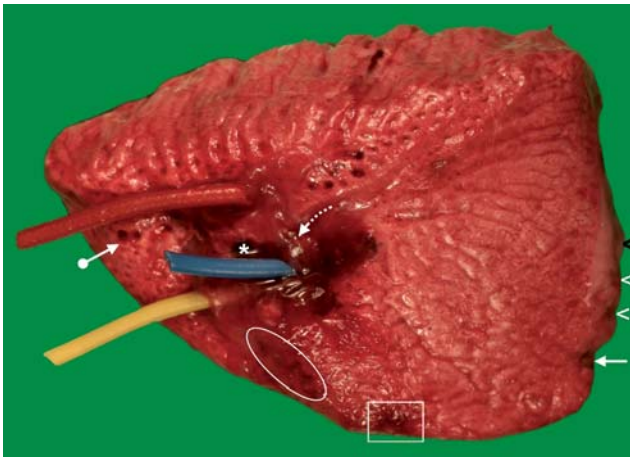
turen van de *syrix* zijn de *labia* en de *membrana tympaniformis lateralis* die geluid produceren door te vibreren tijdens de expiratie.

Bronchiaal systeem

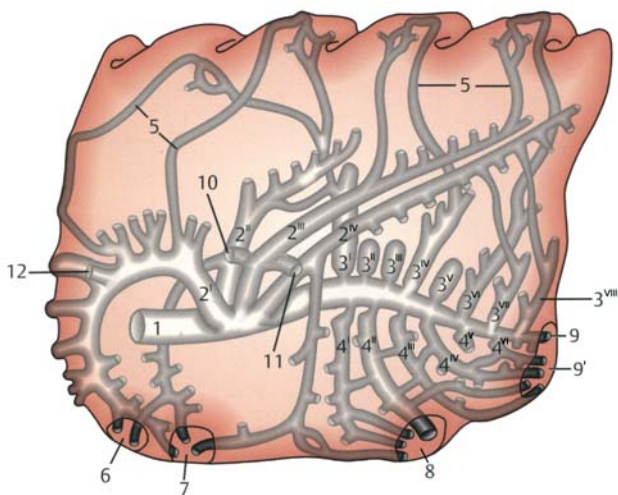
De beiderzijdse hoofdbronche (*bronchus primarius*) loopt vanaf de bifurcatie van de luchtpijp tot in de longen, waardoor ze zowel een extrapulmonair (*pars extrapulmonalis*) als een intrapulmonair gedeelte (*pars intrapulmonalis*) bevat. Ze is opgebouwd uit 16 tot 18 C-vormige kraakbeenringen (*cartilaginee bronchiales*), waarvan het open gedeelte aan de mediale zijde gelegen is en afgesloten wordt door een fibreuze membraan (Figuur 3 en 4). Histologisch is de hoofdbronche afgelijnd door een pseudomeerlagig trilhaarepitheel dat enkele slijmbekercellen bevat. Eronder is een laag gladde spiercellen aanwezig. Het intrapulmonaire deel van de primaire bronche verloopt samen met de longslagader en -ader dichtbij de ventrale zijde van de long en geeft er meerdere secundaire bronchiën (*bronchi secundarii*) af (King en McLelland, 1975) (Figuur 5 tot 7).

Men onderscheidt vier groepen secundaire bronchiën (Figuur 6). De medioventrale en mediodorsale voorzien het mediale gedeelte van de long van lucht, terwijl de lateroventrale en laterodorsale bronchiën

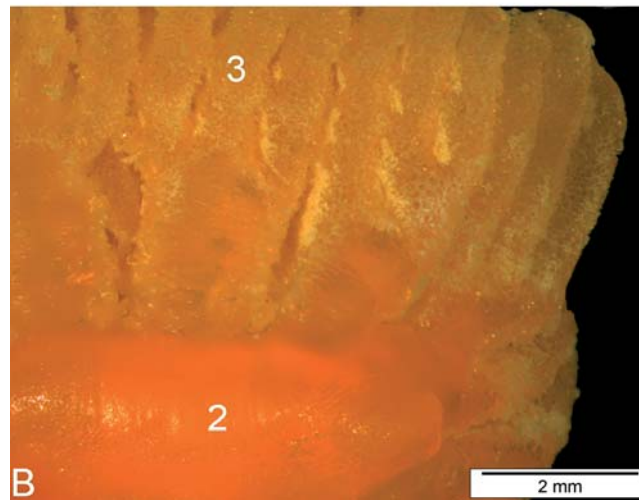
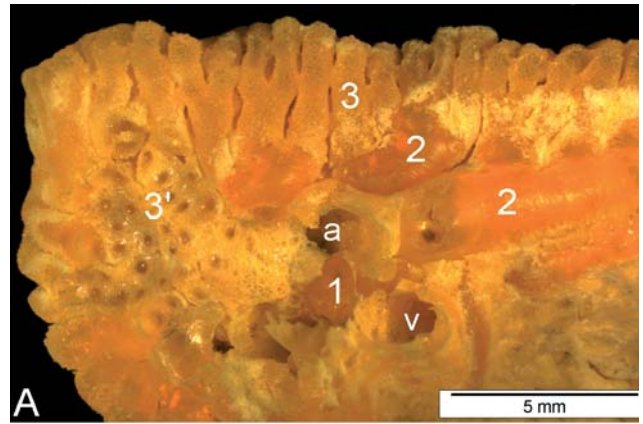
het dunnere laterale longdeel voor hun rekening nemen (King en McLelland, 1975; König *et al.*, 2007). De medioventrale secundaire bronchiën (*bronchi medioventrales*) zijn de eerste vier bronchiën die afsplitsen van de primaire bronche. Ze voorzien in de luchttoevoer van het medioventrale gedeelte van de long. De mediodorsale secundaire bronchiën (*bronchi mediodorsales*) bestaan uit een achttal bronchiën die afsplitsen uit de dorsale wand van het caudale deel van de primaire bronche. Zij verlopen in dorsale richting. De medioventrale en mediodorsale secundaire bronchiën kunnen gegroepeerd benoemd worden als de craniale secundaire bronchiën (King en McLelland, 1975). Zes bronchiën die aftakken uit de ventrale wand van het caudale deel van de primaire bronche worden de lateroventrale secundaire bronchiën (*bronchi lateroventrales*) genoemd. Ze ontspringen dus tegenover de mediodorsale secundaire bronchiën. De laterodorsale secundaire bronchiën (*bronchi laterodorsales*) tenslotte ontstaan ter hoogte van de laterale wand van het caudale deel van de primaire bronche. Meestal bestaat zij uit vijf grotere bronchiën die craniaal in de long gelegen zijn en een vijftientigtal kleinere die meer caudaal liggen. De lateroventrale en laterodorsale secundaire bronchiën kunnen gegroepeerd benoemd worden als de caudale secundaire bronchiën (King en McLelland, 1975).



Figuur 5. Medioventraal aanzicht van de rechterlong van de duif. De hoofdbronche wordt gecannuleerd door het gele buisje, de longslagader door het rode en de longader door het blauwe. De buisjesstructuur van de tertiaire bronchiën is zichtbaar aan het oppervlak van de long. Zwarte pijlpunt = directe verbinding tussen de hoofdbronche en de buikluchtzak, witte pijlpunten = directe verbindingen tussen de lateroventrale secundaire bronchiën en de buikluchtzak, pijl = directe en indirecte verbindingen tussen de lateroventrale en medioventrale secundaire bronchiën en de achterste borstluchtzak, kader = directe en indirecte verbindingen tussen de medioventrale secundaire bronchiën en de voorste borstluchtzak, ovaal = indirecte verbindingen tussen de parabronchiën van de medioventrale secundaire bronchiën en de claviculaire luchtzak, onderbroken pijl = directe verbinding tussen de derde medioventrale secundaire bronche en de voorste borstluchtzak, asterisk = directe verbinding tussen de derde medioventrale secundaire bronche en de claviculaire luchtzak, pijl met bol uiteinde = directe verbinding tussen de eerste medioventrale secundaire bronche en de halsluchtzak.

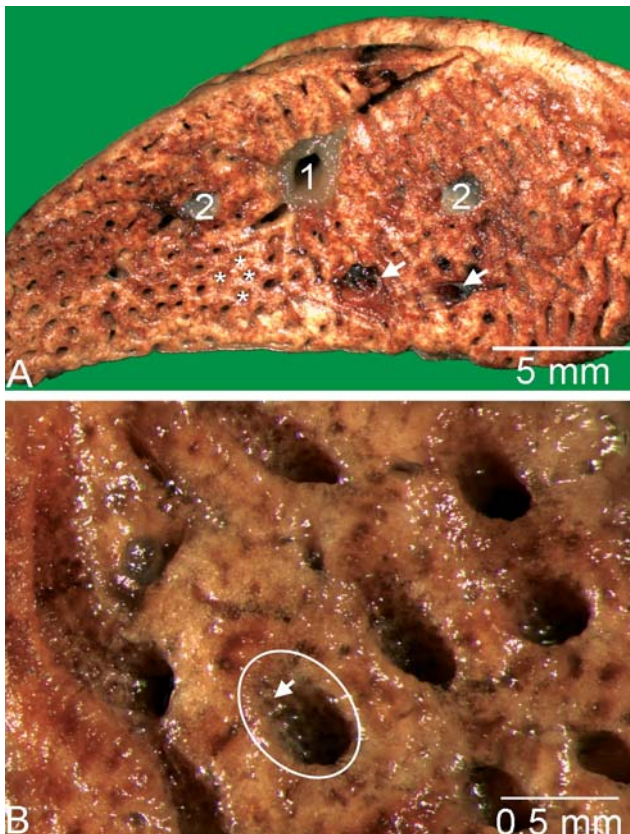


Figuur 6. Schematische voorstelling van het bronchiaal systeem in de rechter long van de kip, mediaal aanzicht (naar King, 1966): 1 = hoofdbronche, 2^I – 2^{IV} = medioventrale secundaire bronchiën I tot IV, 3^I – 3^{VIII} = mediadorsale secundaire bronchiën I tot VIII, 4^I – 4^{VI} = lateroventrale secundaire bronchiën I tot VI, 5 = tertiaire bronchiën, 6 = ovaal in Figuur 5, 7 = kader in Figuur 5, 8 = pijl in Figuur 5, 9 = zwarte pijlpunt in Figuur 5, 9' = witte pijlpunten in Figuur 5, 10 = asterisk in Figuur 5, 11 = onderbroken pijl in Figuur 5, 12 = pijl met bol uiteinde in Figuur 5. Noteer dat de laterodorsale secundaire bronchiën niet weergegeven zijn.



Figuur 7. Afgietselpreparaat van de long van de duif (mediaal aanzicht). A: De hoofdbronche (1) (kort bij de longhilus afgebroken) geeft secundaire bronchiën (2) af waaruit talrijke tertiaire bronchiën (3) ontstaan. Bij de duif hebben deze een diameter van ongeveer 0,7 mm. De hoofdbronche wordt geflankeerd door de niet met polymer gevulde longarterie (a) en longvene (v). B: Op de tertiaire bronchiën (3) die van de secundaire bronchiën (2) afsplitsen zijn de uitstulpingen van de atria te zien als minuscule verhevenheden van het afgietsel.

De *parabronchi* zijn kleine buisjes die in groten getale afsplitsen van de secundaire bronchiën. Ze worden daarom ook wel tertiaire bronchiën genoemd. Ze bezitten een uniforme diameter die afhankelijk van de vogelsoort 0,5 tot 2 mm bedraagt (Schummer, 1973; King en McLelland, 1975) (Figuur 7). De *parabronchi* van de medioventrale en mediodorsale secundaire bronchiën zijn met elkaar verbonden en vormen één functionele eenheid, de *paleopulmo* genoemd, die bij de meeste vogelsoorten driekwart van het longvolume beslaat. De eenvoudige longen van pinguïns bestaan nagenoeg uitsluitend uit de *paleopulmo* (King en McLelland, 1975). Bij duiven en kippen staan de *parabronchi* van de lateroventrale secundaire bronchiën ook in verbinding met de laterodorsale en mediodorsale secundaire bronchiën en met de achterste groep luchtzakken. Dit complex geheel van verbindingen wordt *neopulmo* genoemd (King en McLelland, 1975). De longen kunnen dus verdeeld worden in een paleopulmonair en een neopulmonair gedeelte, waarover de



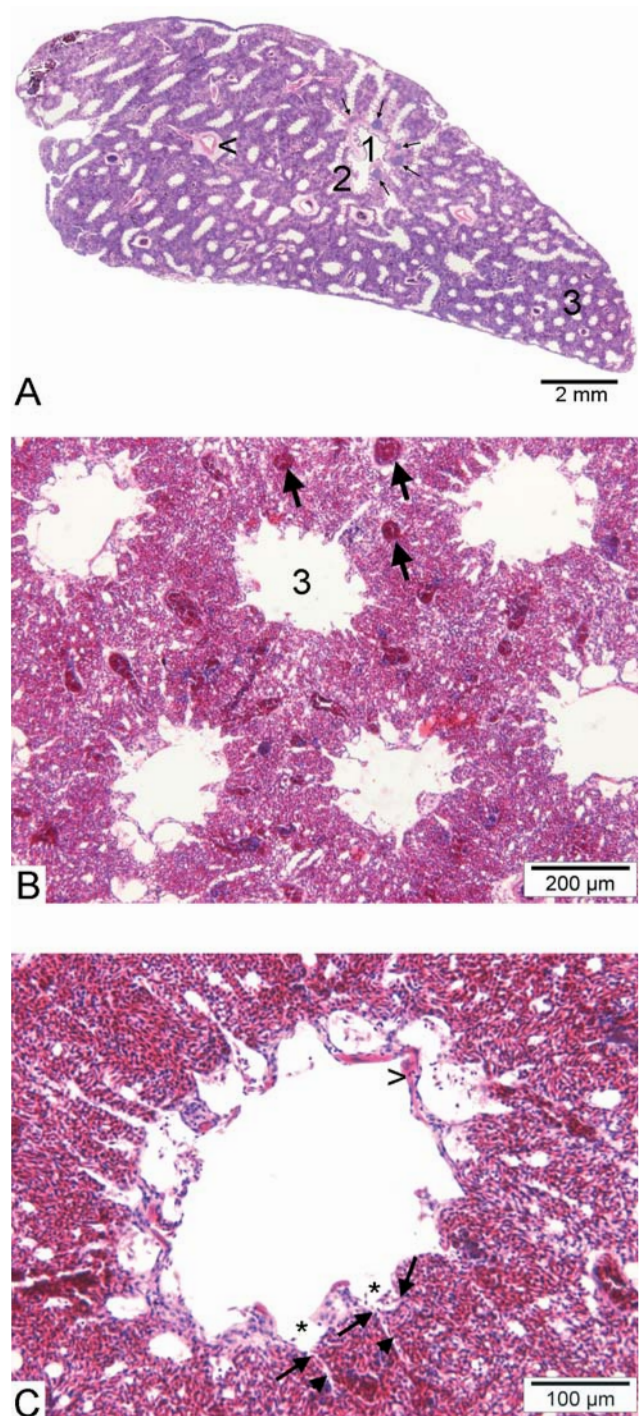
Figuur 8. Dwarse doorsnede doorheen de long van de duif (stereomicroscopisch beeld). A: Overzicht waarop de hoofdbronche (1), twee secundaire bronchiën (2), twee bloedvaten (pijlen) en talrijke tertiaire bronchiën (asterisks) te zien zijn. B: Detailopname van de tertiaire bronchiën. De wand van elke tertiaire bronche (omcirkeld) vertoont talrijke uitstulpingen of *atria* (pijl).

lucht tijdens inspiratie gelijkmatig verdeeld wordt (Fedde, 1998).

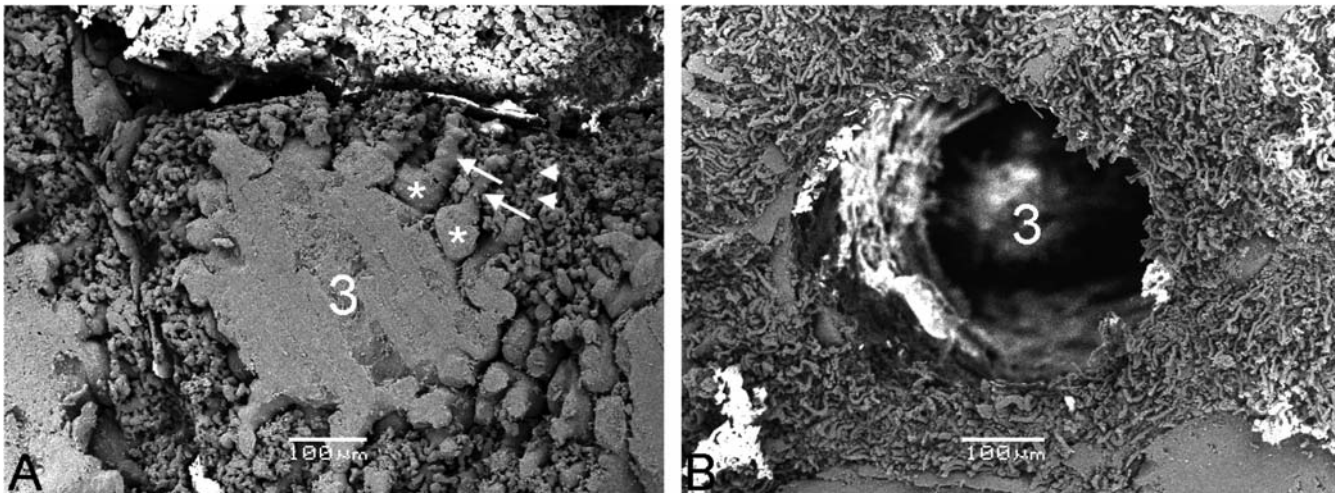
Het lumen van de *parabronchi* is afgelijnd door een éénlagig plaveiselepitheel dat ook cellen bevat die surfactant produceren. De eronder gelegen gladde spieren regelen de diameter van het lumen dat talrijke kleine zakvormige uitsparingen (*atria*) vertoont (König *et al.*, 2007). Op de bodem van de *atria* bevinden zich verschillende trechtervormige openingen (*infundibula*) die naar de longbuisjes of luchtcapillairen (*pneumocapillares*) leiden (King, 1979) (Figuur 8 tot 10). Deze vertakken en vormen onderling verbindingen zodat een uitgebreid netwerk gevormd wordt. Hun diameter varieert naargelang het species van 3 tot 10 μm (Figuur 9). Ze worden omgeven door een uitgebreid netwerk van bloedcapillairen dat instaat voor de gasuitwisseling (Maina, 2006) (Figuur 10). De richting van de bloedstroom is overwegend tegengesteld aan deze van de luchtstroom in de longbuisjes. Dit *counter-current* effect zorgt voor een goede gasuitwisseling (Maina, 2002).

Luchtzakken

De luchtzakken van vogels zijn ruime, luchthoudende, avasculaire structuren die in verbinding staan



Figuur 9. Lichtmicroscopische opnames van de long van de duif. A: Overzicht waarop de hoofdbronche (1), een aftakking naar een secundaire bronche (2) en talrijke tertiaire bronchiën (3) te zien zijn. Noteer de aanwezigheid van bronchusgeassocieerd lymfoid weefsel (pijlen) in de wand van de hoofdbronche. In het longparenchym komen eveneens vele bloedvaten (pijlpunt) voor. B: Sterkere vergroting van het longparenchym dat de nauwe associatie tussen de tertiaire bronchiën (3) en de bloedvaten (pijlen) toont. C: Sterke vergroting van een tertiaire bronche. In de wand bevindt zich glad spierweefsel (pijlpunt). De *atria* (asterisks) lopen uit in *infundibula* (lange pijlen) die toegang verschaffen aan de luchtcapillairen (korte pijlen).



Figuur 10. Scanning elektronenmicroscopische opnames van afgietsels van de tertiaire bronchiën (A) en de longbloedvaten (B). In figuur A zijn de *atria* (asterisks), *infundibula* (lange pijlen) en luchtcapillairen (korte pijlen) van de tertiaire bronche (3) duidelijk te zien. Figuur B toont een fijn capillair netwerk dat een tertiaire bronche (3) omgeeft.

met het bronchiaal systeem van de longen maar niet deelnemen aan de gasuitwisseling. Hun wand is transparant en bestaat voornamelijk uit een éénlagig plaveiselepitheel dat ondersteund wordt door een dun laagje bindweefsel. Slechts hier en daar komen eilandjes met een gecilieerd epitheel voor (Bezuidenhout, 2005). In de luchtzakwanden bevinden zich neuro-epitheliale lichaampjes die fungeren als mechano- of chemoreceptoren die informatie naar de *nervus vagus* sturen. De vagale innervatie van de luchtzakken werd door Kubke *et al.* (2004) immunohistochemisch vastgesteld na een voorafgaande injectie van cholera-toxine B in het cervicale gedeelte van de *n. vagus*. Door de vagale innervatie beïnvloeden de luchtzakken wellicht de ademhaling (Kubke *et al.*, 2004).

De luchtzakken van de kip werden in het eerste artikel van dit thema over de ademhaling bij vogels anatomisch in kaart gebracht aan de hand van plastic luchtzakafgietsels (Casteleyn *et al.*, 2010b). In de huidige studie bij de duif werden geen noemenswaardige verschillen in conformatie van de luchtzakken ten opzichte van de kip opgemerkt. De humerale divertikels van de claviculaire luchtzakken waren eveneens weinig uitgesproken. Er dient alleen aan toegevoegd te worden dat de luchtzakken functioneel in een voorste en een achterste groep worden ingedeeld. De cervicale, claviculaire en voorste borstluchtzakken behoren tot de voorste groep en de achterste borstluchtzakken samen met de buikluchtzakken tot de achterste groep (Fitzgerald, 1969).

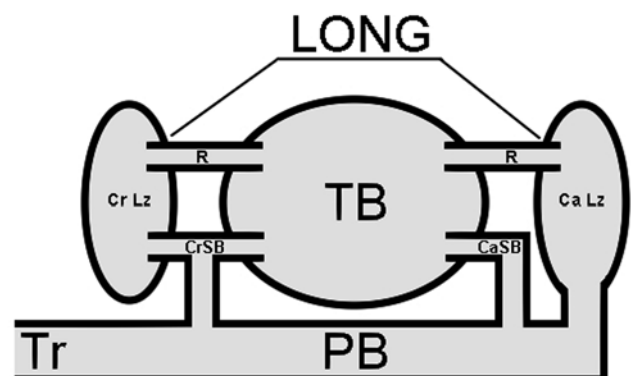
De meeste luchtzakken bezitten één of twee “directe” verbindingen met de primaire of een secundaire bronche en meerdere “indirecte” of “recurrente” verbindingen met de *parabronchi* (King, 1966; King en McLelland, 1975) (Figuur 6 en 11). Een gedetailleerde beschrijving van alle connecties zou te ver leiden zodat hier kort samengevat wordt dat de voorste luchtzakken in verbinding staan met de medioventrale secundaire bronchiën (= craniale secundaire bronchiën) en de achterste luchtzakken hoofdzakelijk met de lateroventrale en laterodorsale secundaire bronchiën (= caudale secundaire bronchiën) (Figuur 11).

FYSIOLOGIE VAN DE RESPIRATIE

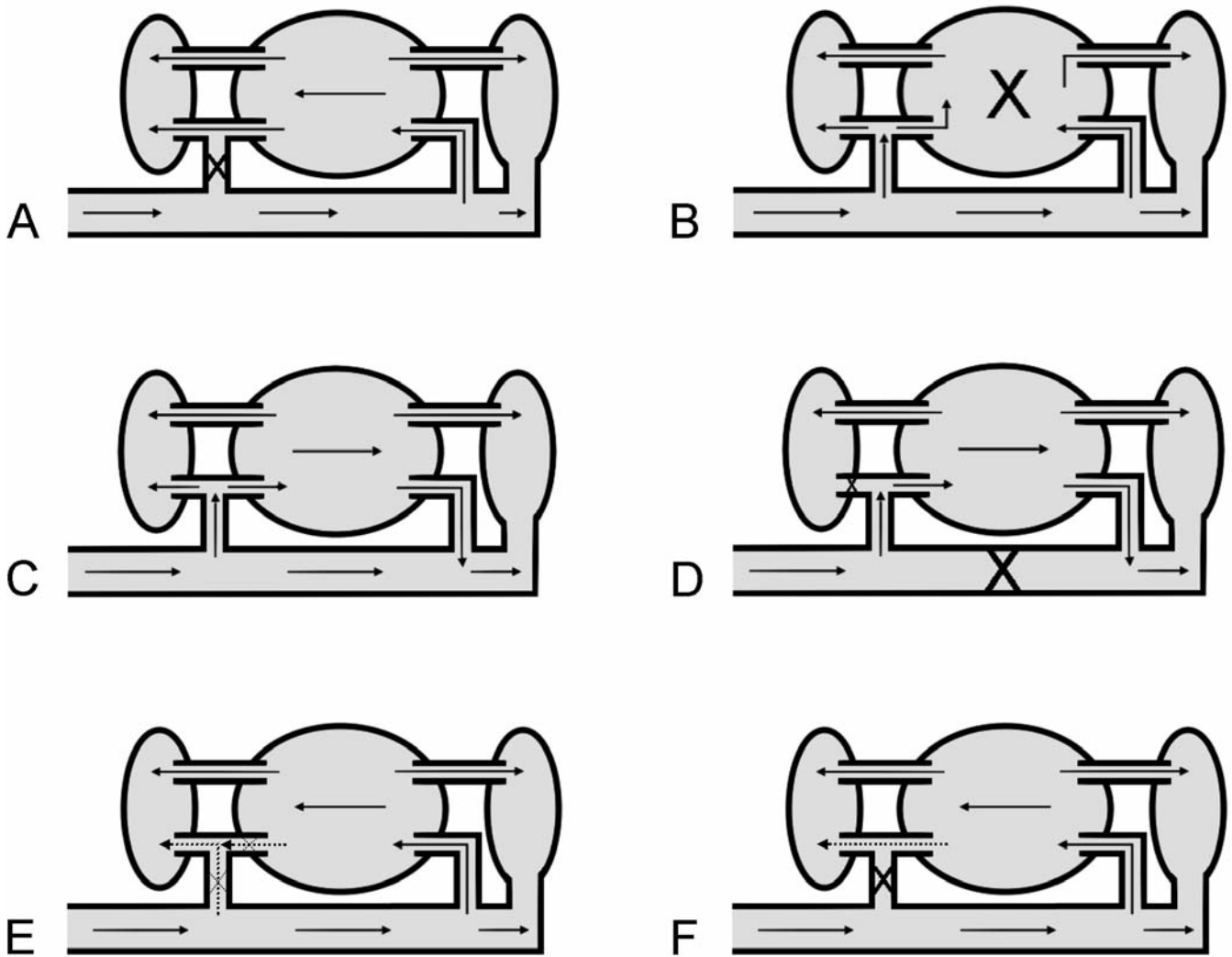
De onderstaande beschrijving geeft een overzicht van de belangrijkste literatuurgegevens over de fysiologie van de respiratie bij vogels.

Inspiratie

Inspiratie bij vogels is het gevolg van een onderdruk die gecreëerd wordt in de borstholte (King en McLelland, 1975). Dit gebeurt door contractie van spieren en is dus, in tegenstelling tot wat vroeger beweerd werd (Gilbert, 1939), een actief proces (King en McLelland, 1975). De belangrijkste inspiratoire spieren zijn de *musculi intercostales externi*, de *musculi levatores costarum* en de *musculus costosternalis* (Baumel *et al.*, 1990). Bij contractie worden de ribben in cranio-laterale richting verplaatst en wordt het borstbeen aldus naar cranio-ventraal geduwd. Hierdoor wordt de buikwand naar lateraal en ventraal verplaatst. Ook de *musculus*



Figuur 11. Schematische voorstelling van het ademhalingsstelsel van de vogel: Tr = trachea, Cr Lz = voorste groep luchtzakken, Ca Lz = achterste groep luchtzakken, TB = tertiaire bronchiën, PB = primaire bronche, R = recurrente connecties, CrSB = craniale secundaire bronchiën, CaSB = caudale secundaire bronchiën (naar Bretz en Schmidt-Nielsen, 1971)



Figuur 12. Schematische voorstellingen aangepast naar Bretz en Schmidt-Nielsen (1971) van hypothetische stromingspatronen tijdens inspiratie volgens (A) Dotterweich (1930, 1933), (B) Vos (1934), (C) Zeuthen (1942), (D) Shepard *et al.* (1959), (E) Bretz en Schmidt-Nielsen (1971) bij vogels in rust en (F) Bretz en Schmidt-Nielsen (1971) bij vogels met versnelde ademhaling.

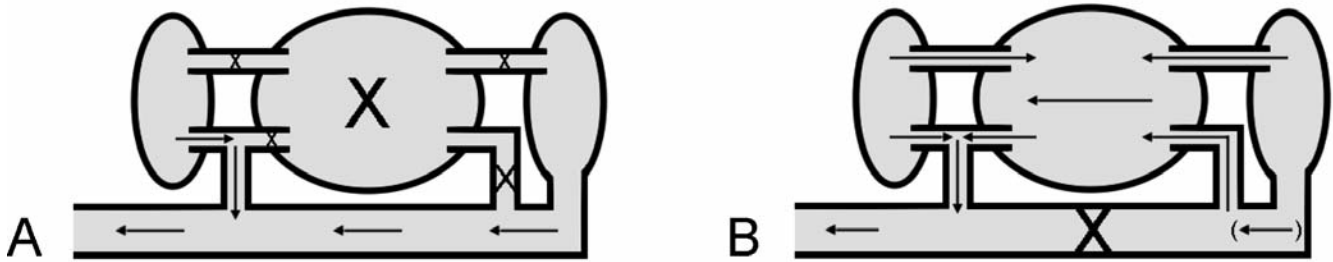
longissimus dorsi, die het bekken opheft, is van belang tijdens de inspiratie (Baumel *et al.*, 1990). Aangezien delen van de luchtzakken met de ribben verbonden zijn, zullen zij mee uitzetten tijdens inspiratie (Bezuidenhout, 2005) en met lucht gevuld worden (Bretz en Schmidt-Nielsen, 1971). Alhoewel lange tijd aangenomen werd dat de luchtdruk in alle luchtzakken op eenzelfde moment gelijk is, zijn er toch kleine verschillen in luchtdruk waar te nemen tussen de verschillende luchtzakken die de luchtbeweging bij inspiratie zouden kunnen verklaren (Brackenbury, 1971). Over de exacte luchtstroom tussen de luchtzakken bestond lange tijd grote onduidelijkheid. Bretz en Schmidt-Nielsen (1971) geven een overzicht van vijf hypothesen voor de luchtstroom tijdens inspiratie die in de vorige eeuw werden voorgesteld.

In een eerste hypothese opgesteld naar aanleiding van de studie van de depositie van ingeademde koolstofpartikels bij vinken, duiven en eenden, verplaatst de lucht zich tijdens het inademen vanuit de trachea via de primaire bronche rechtstreeks naar de achterste luchtzakken (Figuur 12A). Opmerkelijk genoeg stroomt de

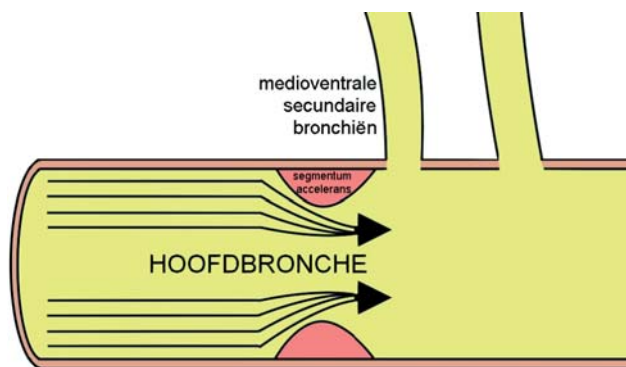
lucht die reeds in de tertiaire bronchiën aanwezig is daarbij gelijktijdig voornamelijk naar de voorste luchtzakken (Dotterweich, 1930, 1933). Tijdens dit proces wordt ervan uitgegaan dat de craniale secundaire bronchiën gesloten zijn, waardoor er geen directe luchtstroom vanuit de primaire bronche naar de voorste luchtzakken optreedt. Dit impliceert wel dat er een mechanisme aanwezig moet zijn dat in staat is om de voorste secundaire bronchiën af te sluiten. Dit mechanisme wordt omschreven als “inspiratoire aërodynamische klepwerking” en wordt verder in dit overzicht kort besproken (Maina en Africa, 2000; Maina *et al.*, 2009).

In een tweede hypothese, opgesteld aan de hand van metingen van de gassamenstelling in de verschillende delen van het ademhalingsstelsel bij eenden, blijft de lucht die reeds in de tertiaire bronchiën aanwezig was ter plaatse tijdens inspiratie (Figuur 12B). De ingeademde lucht zou hierbij verspreid worden tussen de caudale en craniale luchtzakken via de primaire en secundaire bronchiën (Vos, 1934).

Een derde mogelijkheid is dat de lucht uit de terti-



Figuur 13. Schematische voorstellingen aangepast naar Bretz en Schmidt-Nielsen (1971) van hypothetische stromingspatronen tijdens expiratie volgens (A) Shepard *et al.* (1959) en volgens (B) Dotterweich (1930, 1933), Vos (1934) en Hazelhoff (1951).



Figuur 14. Schematische voorstelling van het segmentum accelerans dat de ingeademde lucht in de hoofdbronche langsheen de openingen van de medioventrale secundaire bronchiën leidt.

aire bronchiën zich tijdens inspiratie voornamelijk naar de caudale luchtzakken verplaatst (Figuur 12C). Een deel van de lucht in deze luchtzakken wordt echter ook aangevoerd via de hoofdbronche. De craniale luchtzakken worden via de craniale secundaire bronchiën gevuld met lucht die deels afkomstig is uit de tertiaire bronchiën en deels uit de primaire bronche. Deze hypothese werd voorgesteld door Zeuthen (1942) die veranderingen in de gassamenstelling in het ademhalingsstelsel van kippen bestudeerde na de inhalatie van mengsels van waterstof en lucht.

Volgens een vierde hypothese, voorgesteld door Shepard *et al.* (1959) die ongeveer zoals Zeuthen (1942) te werk gingen, verplaatst de nieuw aangevoerde lucht zich tijdens inspiratie via de craniale secundaire bronchiën naar de tertiaire bronchiën (Figuur 12D). Hierdoor stroomt de lucht vanuit deze bronchiën naar beide groepen luchtzakken. Er is geen passage doorheen de hoofdbronche naar caudaal toe.

De meest recente hypothese (Bretz en Schmidt-Nielsen, 1971) stelt dat er kleine verschillen in stroompatroon bestaan afhankelijk van het type ademhaling. De onderzoekers maakten gebruik van complexe experimenten waarbij het tidaal volume, de ademhalingsfrequentie, de lichaamstemperatuur en luchtstroompatronen werden opgemeten bij de eend. In rust (Figuur 12E) wordt de ingeademde lucht via de primaire bronche naar de caudale luchtzakken gevoerd. Gelijktijdig wordt lucht uit de tertiaire bronchiën hoofdzakelijk via de indirecte verbindingen naar de

craniale luchtzakken geleid. Er is slechts een zeer beperkte luchtstroom vanuit de craniale secundaire bronchiën naar de craniale luchtzakken. De lucht die tijdens de inspiratie door de caudale secundaire bronchiën stroomt, wordt wel via recurrenthe connecties vanuit de long naar de caudale luchtzakken gestuurd. Bij een versnelde ademhaling, zoals ze voorkomt bij het vliegen, wijzigt het stroompatroon nauwelijks (Figuur 12F). Er is enkel geen luchtdoorstroming meer in de craniale secundaire bronchiën. De inspiratie onder anesthesie ten slotte blijkt niet fundamenteel te verschillen van deze onder normale fysiologische condities. Een iets sterkere luchtstroom zou echter meetbaar zijn in de craniale secundaire bronchiën (Bretz en Schmidt-Nielsen, 1971).

Expiratie

Ook expiratie is een gevolg van drukverschillen die ontstaan in de luchtzakken. Het opnieuw verkleinen van de borstinhoud is voor de helft te danken aan een actieve contractie van spieren en voor de andere helft aan de passieve elasticiteit van de weefsels (King en McLelland, 1975). De belangrijkste expiratoire spieren zijn de in- en uitwendige schuine en de dwarse buikspieren, bijgestaan door enkele andere spieren, namelijk de staartspieren (*musculus caudofemoralis* en de *musculi pubocaudales externus et internus*) (Baumel *et al.*, 1990). Tijdens expiratie wordt een positieve druk gecreëerd in de luchtzakken. Wederom bestaan er meerdere theorieën aangaande de luchtstroom tijdens expiratie.

Een eerste hypothese stelt dat er tijdens expiratie geen luchtstroom wordt gegenereerd in de tertiaire bronchiën (Figuur 13A). De lucht uit zowel de craniale als caudale luchtzakken verplaatst zich hierbij via de primaire bronche naar buiten (Shepard *et al.*, 1959). Dit impliceert wederom het bestaan van een mechanisme, “expiratoire aërodynamische klepwerking” genoemd, dat de luchtstroom controleert (Brown *et al.*, 1995).

Een tweede theorie luidt dat de lucht tijdens expiratie uit de caudale luchtzakken via recurrenthe connecties doorheen de tertiaire bronchiën wordt gestuurd (Figuur 13B). Vervolgens stroomt de lucht via de craniale secundaire bronchiën naar de primaire bronche om uiteindelijk uitgedemd te worden. Lucht afkomstig uit de craniale luchtzakken wordt onmiddellijk

via de craniale secundaire bronchiën naar de primaire bronche afgevoerd (Dotterweich 1930, 1933; Vos, 1934). Hazelhoff (1951), die de depositie van partikels in vervuilde lucht naging bij de kraai, de kip, de duif en de reiger, maar ook experimenteerde met glazen modellen van het aviaire ademhalingsstelsel, heeft het concept van de voorwaarts gerichte unidirectionele luchtstroom tijdens in- en expiratie voorgesteld.

KLEPWERKING

Tijdens de vorige eeuw zijn er dus vele hypothetische modellen van de ademhaling bij vogels voorgesteld. Recenter onderzoek, onder andere gebruik makende van driedimensionale reconstructies van het aviaire ademhalingsstelsel en computersimulaties, heeft de hypothese van Hazelhoff (1951), dat er zowel tijdens in- als expiratie een voorwaarts gerichte unidirectionele luchtstroom in de tertiaire bronchiën voorkomt, bevestigd (Maina, 2006; König *et al.*, 2007; Moyes en Schulte, 2008; Salomon en Krautwald-Jungmanns, 2008; Maina *et al.*, 2009). Een dergelijke luchtstroom wordt gezien in de modellen van Dotterweich (1930, 1933) en Bretz en Schmidt-Nielsen (1971), hoger in de tekst respectievelijk als eerste en laatste inspiratoire hypothese aangehaald. De mechanismen die deze unidirectionele luchtstroom toelaten, worden hieronder beschreven.

Om de unidirectionele luchtstroom in de tertiaire bronchiën te verklaren, wordt aangenomen dat er in het ademhalingsstelsel een systeem aanwezig is dat de luchtstroom doorheen de bronchiën kan regelen. Tijdens het inademen zou dit systeem ervoor zorgen dat de lucht uit de primaire bronche de openingen van de craniomediale secundaire ventrale bronchiën gewoon voorbij stroomt (Figuur 12A, 12E en 12F). Bij het uitademen zou de lucht uit de achterste luchtzakken zich naar de tertiaire bronchiën verplaatsen zonder dat een aanzienlijke luchtstroom in de primaire bronche op te merken valt (Figuur 13B).

Anatomische kleppen

Enkele auteurs stelden voorop dat het mechanisme dat verantwoordelijk is voor het regelen van de unidirectionele luchtstroom uit anatomische kleppen bestaat (Brandes, 1924; Bethe, 1925; Dotterweich, 1930; Vos (1934). Deze zijn later echter nooit teruggevonden door Dotterweich (1936), King (1966), Duncker (1971) en Jones *et al.* (1981). Hun bestaan wordt dan ook in vraag gesteld en daarom werden enkele andere mechanismen naarvoor geschoven.

Structuren die de diameter van de luchtwegen aanpassen

De structuur en configuratie van de bronchiën (zowel de primaire als de secundaire en tertiaire bronchiën) zouden van belang kunnen zijn om een unidirectionele luchtstroom te bewerkstelligen (Maina, 2002). Net voor de aftakking van de eerste medioven-

trale secundaire bronche uit de primaire bronche werd er een uitpuiling van de wand van deze laatste gevonden, die groter is bij rustige ademhaling dan bij een versneld ademhalingsritme (Wang *et al.*, 1992). Deze uitpuiling wordt het *segmentum accelerans* genoemd. Aangezien ze zeer sterk doorbloed is, wordt vermoed dat het erectiel weefsel betreft (Maina, 2002). Door het opzwellen van dit weefsel wordt de luchtstroom voorbij de openingen van de craniale secundaire bronchiën geleid (Schied *et al.*, 1972) (Figuur 14). Bij sommige vogelspecies, zoals de struisvogel, ontbreekt het *segmentum accelerans* echter. Hierdoor kan deze structuur niet als enige verantwoordelijk zijn voor de unidirectionele luchtstroom (Maina, 2006).

Een verandering in luchtstroom kan ook optreden door het wijzigen van de gehele diameter van de bronchiën. In het extrapulmonaire deel van de primaire bronche bevat het subepitheliale weefsel immers afferente zenuwvlechten die gevoelig zijn aan veranderingen in de samenstelling van de lucht (Bower *et al.*, 1978). Verder blijken de intrapulmonaire gladde spieren te worden beïnvloed door veranderingen in de CO₂-concentratie van de lucht (Molony *et al.*, 1976; Barnas *et al.*, 1978).

Ook dynamische compressie zou van belang kunnen zijn. Het principe hiervan is dat de diameter van de primaire bronche kan veranderen afhankelijk van het verschil tussen de uitwendige en de inwendige drukken die inwerken op de wand van de primaire bronche. De mediaal gelegen fibreuze membraan van de primaire bronche kan tijdens het uitademen door uitwendige druk, uitgeoefend door de luchtzakken, naar het lumen toe worden geduwd. Vooral de achterste borstluchtzak zou hierbij van belang zijn. Dit dichtdrukken van de bronche is des te sterker naarmate de stroomsnelheid bij expiratie toeneemt (Brown *et al.*, 1995).

Inspiratoire en expiratoire aërodynamische klepwerking

Schied *et al.* (1972) toonden dat de luchtstroom niet wijzigt in gefixeerde longen, waardoor het niet uitgesloten is dat dynamische veranderingen in de luchtwegen, zoals het opzwellen van het *segmentum accelerans*, niet van essentieel belang zijn om een unidirectionele luchtstroom te creëren. Bovendien treden er geen veranderingen in de diameter van de luchtwegen op tijdens fysiologische ademhaling (Jones *et al.*, 1981). Mogelijk ontstaat de unidirectionele luchtstroom doordat er op eenzelfde moment een verschil in luchtdruk bestaat tussen de craniale en caudale luchtzakken (Brackenbury, 1972; Maina *et al.*, 2009). Tijdens inspiratie wordt namelijk een onderdruk gecreëerd in zowel de voorste als de achterste luchtzakken, maar omdat de achterste luchtzakken volgens de hypothesen die met een unidirectionele luchtstroom rekening houden (Dotterweich, 1930, 1933; Bretz en Schmidt-Nielsen, 1971) meteen met lucht worden gevuld, is de onderdruk hier minder uitgesproken (Keuthe, 1988). Dit resulteert in een netto craniaal gerichte luchtstroom in de tertiaire bronchiën tijdens inspiratie. Tijdens expi-

ratie ontstaat door de grote overdruk in de caudale luchtzakken een craniaal gerichte luchtstroom in de tertiaire bronchiën (Brackenbury, 1979).

De luchtdrukverschillen tussen de luchtzakken beïnvloeden de hoeveelheid en de distributie van de lucht die doorheen de bronchiën stroomt gedurende respiratie. Hoe groter de luchtdrukverschillen, hoe groter de kracht en de snelheid van de luchtstroom in de luchtwegen (Keuthe, 1988). Lucht met voldoende kracht en snelheid passeert makkelijker een opening in de zijwand van een rechte luchtweg dan lucht die zich met een tragere snelheid verplaatst. Dit is wat bedoeld wordt met "aërodynamische klepwerking". Bij hoge luchtstroom passeert de lucht langs de opening van de secundaire bronchiën zonder deze ingang in te gaan. De lucht stroomt dus gewoon verder recht in de primaire bronche (Butler *et al.*, 1988).

DISCUSSIE

Deze functioneel-anatomische benadering van de ademhaling bij vogels heeft als doel het mechanisme van de aviaire ademhaling te schetsen en de anatomische structuren die een rol spelen te illustreren. Omdat basiskennis van deze structuren een vereiste is om de fysiologie van respiratie te begrijpen, werd in dit artikel eerst de anatomie besproken aan de hand van literatuurgegevens. Deze werden geïllustreerd door beelden die voornamelijk tijdens eigen onderzoek op duiven werden gegenereerd. Voor wat het tweede, fysiologische gedeelte van dit artikel betreft werd uitsluitend beroep gedaan op literatuurgegevens om de huidige kennis van de ademhaling bij vogels weer te geven.

In dit werk werd vooral de anatomie van het ademhalingsstelsel van de duif en de kip besproken. Het eigen anatomische onderzoek richtte zich specifiek op de duif. Vele gegevens kunnen weliswaar geëxtrapoleerd worden naar de kip omdat de eigen bevindingen grotendeels overeenstemmen met gegevens over de kip die terug te vinden zijn in de literatuur. Er moet echter opgemerkt worden dat er nogal wat verschillen voorkomen tussen vogelsoorten. Waar relevant werden deze in de tekst kort aangehaald.

Over het respiratiemechanisme bij vogels zijn er verschillende hypothetische modellen ontwikkeld. Recent onderzoek heeft aangetoond dat er tijdens in- en expiratie een continue caudocraniale unidirectionele luchtstroom in de tertiaire bronchiën voorkomt (Maina, 2006; König *et al.*, 2007; Moyes en Schulte, 2008; Salomon en Krautwald-Junghanns, 2008; Maina *et al.*, 2009). Het model van Bretz en Schmidt-Nielsen (1971), dat deze luchtstroom incorporeert, lijkt daarom het meest plausibel. Opmerkelijk genoeg lijkt dit model heel goed op het oudste model opgesteld door Dotterweich in 1930.

Zowel anatomische structuren als dynamische effecten worden naarvoor geschoven ter verklaring van de stroompatronen, maar een volledige verklaring door middel van één welbepaalde structuur of effect vindt men niet in de literatuur. Naar alle waarschijnlijkheid

is het stromingspatroon het gevolg van synergie tussen meerdere effecten en/of structuren. Omdat niet bekend is welke deze exact zijn, dringt verder onderzoek zich op. Hierbij kan een interdisciplinaire aanpak, met samenwerking tussen morfologische en fysiologische disciplines, samen met het aanwenden van moderne technieken, zoals computersimulaties van luchtstromingen gebaseerd op driedimensionale replica's van het aviaire ademhalingsstelsel, nieuwe inzichten opleveren.

REFERENTIES

- Barnas G., Mather F.B., Fedde M.R. (1978). Response of avian intrapulmonary smooth muscle to changes in carbon dioxide concentration. *Poultry Science* 57, 1400-1407.
- Baumel J.J., Wilson J.A., Bergren D.R. (1990). The ventilatory movements of the avian pelvis and tail: function of the muscles of the tail region of the pigeon. *Journal of Experimental Biology* 151, 263-277.
- Bethe A. (1925). Atmung: Allgemeines und Vergleichendes. In: Bethe A., Bergmann G.V., Embden G., Ellinger A. (Editors). *Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie*. Vol. 2. Springer, Berlin, pp. 1-36.
- Bezuidenhout A.J. (2005). Light and electron microscopic study of the thoracic respiratory air sacs of the fowl. *Anatomia, Histologia, Embryologia* 34, 185-191.
- Bower A.J., Parker S., Molony V. (1978). An autoradiographic study of the afferent innervation of the trachea, syrinx and extrapulmonary primary bronchus of *Gallus gallus domesticus*. *Journal of Anatomy* 126, 169-180.
- Brackenbury J.H. (1971). Airflow dynamics in the avian lung as determined by direct and indirect methods. *Respiration Physiology* 13, 319-329.
- Brackenbury J.H. (1972). Lung-air-sac anatomy and respiratory pressures in the bird. *Journal of Experimental Biology* 57, 543-555.
- Brackenbury J.H. (1979). Corrections to the Hazelhoff model of airflow in the avian lung. *Respiration Physiology* 36, 143-154.
- Brandes G. (1924). Atmung der Vögel. *Vergleichenden Deutsche Zoologie Gesellschaft* 28, 57-59.
- Bretz W.L., Schmidt-Nielsen K. (1971). Bird respiration: flow patterns in the duck lung. *Journal of Experimental Biology* 54, 103-118.
- Brown R.E., Kovacs C.E., Butler J.P., Wang N., Lehr J., Banzett R.B. (1995). The avian lung: is there an aerodynamic expiratory valve? *Journal of Experimental Biology* 198, 2349-2357.
- Butler J.P., Banzett R.B., Fredberg J.J. (1988). Inspiratory valving in avian bronchi: aerodynamic considerations. *Respiration Physiology* 72, 241-255.
- Casteleyn C., Doom M., Lambrechts E., Van den Broeck W., Simoens P., Cornillie P. (2010a). Locations of gut-associated lymphoid tissue in the 3-month-old chicken: a review. *Avian Pathology* 39, 143-150.
- Casteleyn C., François D., Simoens P., Van den Broeck W. (2010b). The avian air sacs: visualization in the chicken by means of the corrosion casting technique. *Vlaams Diergeneeskundig Tijdschrift* 79, 429-435.
- Çevik-Demirkan A., Haziroğlu R.M., Kürtül I. (2007). Gross morphological and histological features of larynx, trachea and syrinx in Japanese quail. *Anatomia Histologia Embryologia* 36, 215-219.

- Dotterweich H. (1930). Versuch über den Weg der Atemluft in der Vogellunge. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 11, 271-284.
- Dotterweich H. (1933). Ein weiterer Beitrag zur Atmungsphysiologie der Vögel. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 18, 803-809.
- Dotterweich H. (1936). Die Atmung der Vögel. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 23, 744-770.
- Duncker H.R. (1971). Structure of the avian lung. *Respiration Physiology* 14, 44-63.
- Fedde M.R. (1998). Relationship of structure and function of the avian respiratory system to disease susceptibility. *Poultry Science* 77, 1130-1138.
- Fitzgerald T.C. (1969). Respiratory system. In: Fitzgerald T.C. (Editor). *The Coturnix Quail*. The Iowa State University Press, Ames, pp. 239-253.
- Gilbert P.W. (1939). The avian lung and air-sac system. *Journal of the American Ornithologists' Union* 56, 57-63.
- Hazelhoff B.H. (1951). Structure and function of the lung in birds. *Poultry Science* 30, 3-10.
- Jones J.H., Effmann E.L., Schmidt-Nielsen K. (1981). Control of airflow in bird lungs: radiographic studies. *Respiration Physiology* 45, 121-131.
- Keuthe D.O. (1988). Fluid mechanical valving of air flow in bird lungs. *Journal of Experimental Biology* 136, 1-12.
- King A.S. (1966). Structural and functional aspects of the avian lung and its air sacs. *International Review of General and Experimental Zoology* 2, 171-267.
- King A.S. (1975). Respiratory system. In: Getty R. (Editor). *Sisson and Grossman's The Anatomy of the Domestic Animals*. Volume 2, 5th edition. W.B. Saunders Company, London, pp. 1883-1918.
- King A.S. (1979). Systema respiratoria. In: Baumel J.J., King A.S., Lucas A.M., Breazile J.E., Evans H.E. (Editors). *Nomina Anatomica Avium, an Annotated Anatomical Dictionary of Birds*. Academic Press, London, pp. 227-265.
- King A.S., McLelland J. (1975). Respiratory system. In: King A.S., McLelland J. (Editors). *Outlines of Avian Anatomy*. Baillière Tindal, London, pp. 43-64.
- König H.E., Navarro M., Mülling C., Liebich H.-G. (2007). Atmungsapparat (Apparatus respiratorius). In: König H.E., Liebich H.-G. (Editors). *Anatomie und Propädeutik des Geflügels*. Schattauer, Stuttgart, pp. 105-118.
- Kubke M.F., Ross J.M., Wild J.M. (2004). Vagal innervation of the air sacs in a songbird, *Taenopygia guttata*. *Journal of Anatomy* 204, 283-292.
- Larsen O.N., Goller F. (2002). Direct observation of syrinx muscle function in songbirds and a parrot. *The Journal of Experimental Biology* 205, 25-35.
- Maina J.N. (2002). Some recent advances on the study and understanding of the functional design of the avian lung: morphological and morphometric perspectives. *Biological Review* 77, 97-152.
- Maina J.N. (2006). Development, structure and function of a novel respiratory organ, the lung-air sac system of birds: to go where no other vertebrate has gone. *Biological Review* 81, 545-579.
- Maina J.N., Africa M. (2000). Inspiratory aerodynamic valving in the avian lung: functional morphology of the extrapulmonary primary bronchus. *Journal of Experimental Biology* 203, 2865-2876.
- Maina J.N., Singh P., Moss E.A. (2009). Inspiratory aerodynamic valving occurs in the ostrich, *Strutio camelus* lung: a computational fluid dynamics study under resting unsteady state inhalation. *Respiratory Physiology and Neurobiology* 169, 262-270.
- McLelland J. (1990). Respiratory system. In: McLelland J. (Editor). *A Colour Atlas of Avian Anatomy*. Wolfe Publishing Ltd., Aylesbury, pp. 95-119.
- Molony V., Graf W., Schied P. (1976). Effects of CO₂ on pulmonary flow resistance in the duck. *Respiration Physiology* 26, 333-349.
- Moyes C.D., Schulte P.M. (2008). Respiratory systems. In: Moyes C.D., Schulte P.M. (Editors). *Principles of Animal Physiology*. Pearson Education Inc., London, pp. 410-469.
- Salomon F.-V., Krautwald-Junghanns M.-E. (2008). Anatomie der Vögel. In: Salomon F.-V., Geyer H., Gille U. (Editors). *Anatomie für die Tiermedizin*. Enke Verlag, Stuttgart, pp. 754-814.
- Schied P., Slama P., Piper J. (1972). Mechanisms of the unidirectional flow in parabronchi of avian lungs: measurements in duck lung preparations. *Respiration Physiology* 14, 83-95.
- Schummer A. (1973). Atmungssystem, Systema respiratorium. In: Nickel R., Schummer A., Seiferle E. (Editors). *Lehrbuch der Anatomie der Haustiere*. Band V: Anatomie der Hausvögel. Verlag Paul Parey, Berlin, pp. 63-70.
- Shepard R.H., Sladen B.K., Peterson N., Enns T. (1959). Path taken by gases through the respiratory system of the chicken. *Journal of Applied Physiology* 14, 733-735.
- Suthers R.A., Goller F., Pytte C. (1999). The neuromuscular control of birdsong. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 354, 927-939.
- Tudor D.C., Woodward H.L. (1975). Tonsil abscesses of pigeons. *Poultry Science* 54, 412-414.
- Vollmerhaus B., Sinowatz F. (1992). Atmungsapparat. In: Nickel R., Schummer A., Seiferle E. (Editors). *Lehrbuch der Anatomie der Haustiere*. Band V, zweite Auflage: Anatomie der Hausvögel. Verlag Paul Parey, Berlin, pp. 159-223.
- Vos H.J. (1934). Über den Weg der Atemluft in der Entenlunge. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie* 21, 552-578.
- Wang N., Banzet R.B., Butler J.P., Jenkins, F.A. (1992). An aerodynamic valve in the avian primary bronchus. *Journal of Experimental Zoology* 262, 441-445.
- Zeuthen E. (1942). The ventilation of the respiratory tract in birds. *Kongelige Danske Videnskabernes Selskab Biologiske Meddelelser* 17, 1-50.