

Questa microfotografia al microscopio elettronico eseguita da H.R. Duncker della Justus Liebig University a Giessen nella Germania Occidentale mostra, ingrandita 180 volte, la struttura interna del polmone di un uccello che può essere completamente attraversato dall'aria, al contrario di quello che succede nei

mammiferi. Le strutture cilindriche in sezione trasversale sono i parabronchi, ramificazioni sottili dei bronchi, il tessuto circostante è tessuto polmonare. Le strutture equivalenti nei mammiferi sono gli alveoli polmonari. Questa microfotografia è stata ricavata dal tessuto polmonare di un pollo di soli 14 giorni.

Come respirano gli uccelli

L'apparato respiratorio degli uccelli differisce da quello dei mammiferi in quanto i loro polmoni non solo inspirano ed espirano l'aria, ma la fanno fluire attraverso le ossa pneumatiche e una serie di sacchi aerei

di Knut Schmidt-Nielsen

Un uccello spende durante il volo, in proporzione al suo peso, molta più energia di un mammifero in corsa sul terreno. Inoltre l'apparato respiratorio degli uccelli deve fornire ossigeno sufficiente anche durante il volo ad alta quota, dove un mammifero respira con fatica. Queste proprietà sono dovute al fatto che l'apparato respiratorio degli uccelli presenta notevoli differenze rispetto a quello dei mammiferi. Sono già tre secoli che si conoscono i dettagli anatomici di questo apparato, ma solo recentemente si è appreso come esso funzioni esattamente.

Una delle prime scoperte che misero in evidenza le particolarità del sistema respiratorio degli uccelli fu fatta da John Hunter, un membro della Royal Society che così scrisse nel 1758: « Tagliai per prima cosa l'ala di un uccello all'altezza dell'omero e, bloccando la trachea, mi accorsi che l'aria continuava ad affluire ai polmoni attraverso un canale che percorreva l'osso. Feci lo stesso esperimento con il femore di un altro uccello e ottenni il medesimo risultato ». Questa scoperta dimostrava chiaramente che un uccello può continuare a respirare anche con la trachea bloccata, quando un suo osso tagliato venga a contatto con l'aria esterna.

Tutte le ossa degli uccelli contengono aria, non solo le ossa lunghe, ma anche quelle brevi e quelle del cranio, in particolare negli uccelli buoni volatori. Come gli esperimenti di Hunter hanno dimostrato, l'aria in esse contenuta comunica con i polmoni.

Come i mammiferi, gli uccelli hanno due polmoni che comunicano con l'esterno mediante la trachea, ma essi hanno in più numerosi sacchi aerei, a parete sottile, che occupano gran parte della cavità toracica e dell'addome (si veda l'illustrazione in alto nella pagina seguente). I sacchi sono collegati

con gli spazi aerei delle ossa. La scoperta dei sacchi aerei, avvenuta nel 1653, è dovuta a un anatomico inglese William Harvey, divenuto famoso per aver scoperto l'apparato circolatorio dei mammiferi.

La presenza negli uccelli di questi sacchi, che hanno un volume maggiore dei polmoni, ha portato alla formulazione di molte ipotesi sulla loro funzione. Spesso si è detto che essi avevano lo scopo di alleggerire l'uccello per renderlo più adatto al volo. Sicuramente un osso pieno d'aria pesa meno di uno col midollo. I sacchi aerei però non sono in sé responsabili dell'alleggerimento degli uccelli. Quando ero studente, sentii il mio professore di zoologia affermare che i sacchi aerei rendevano gli uccelli più adatti al volo. Senza molta diplomazia, gli feci allora osservare che, secondo il suo ragionamento, si poteva prendere un cattivo volatore, come il pollo, e riempirlo d'aria con una pompa da bicicletta, non per questo però avrebbe migliorato la sua attitudine al volo. La semplice logica di questo argomento dovette convincere il professore, perché, a lezione, non lo sentii più ripetere quale era la funzione dei sacchi aerei.

Per comprendere come avvengono nei sacchi aerei gli scambi gassosi è necessario prendere in considerazione gli aspetti anatomici di tali organi. Può essere utile anche un confronto con i mammiferi. Gli uccelli costituiscono un gruppo assai più omogeneo di questi. Le loro dimensioni variano dai 3 grammi del colibrì ai circa 100 chilogrammi dello struzzo. In termini di peso gli uccelli più grossi sono 30 000 volte superiori a quelli più piccoli.

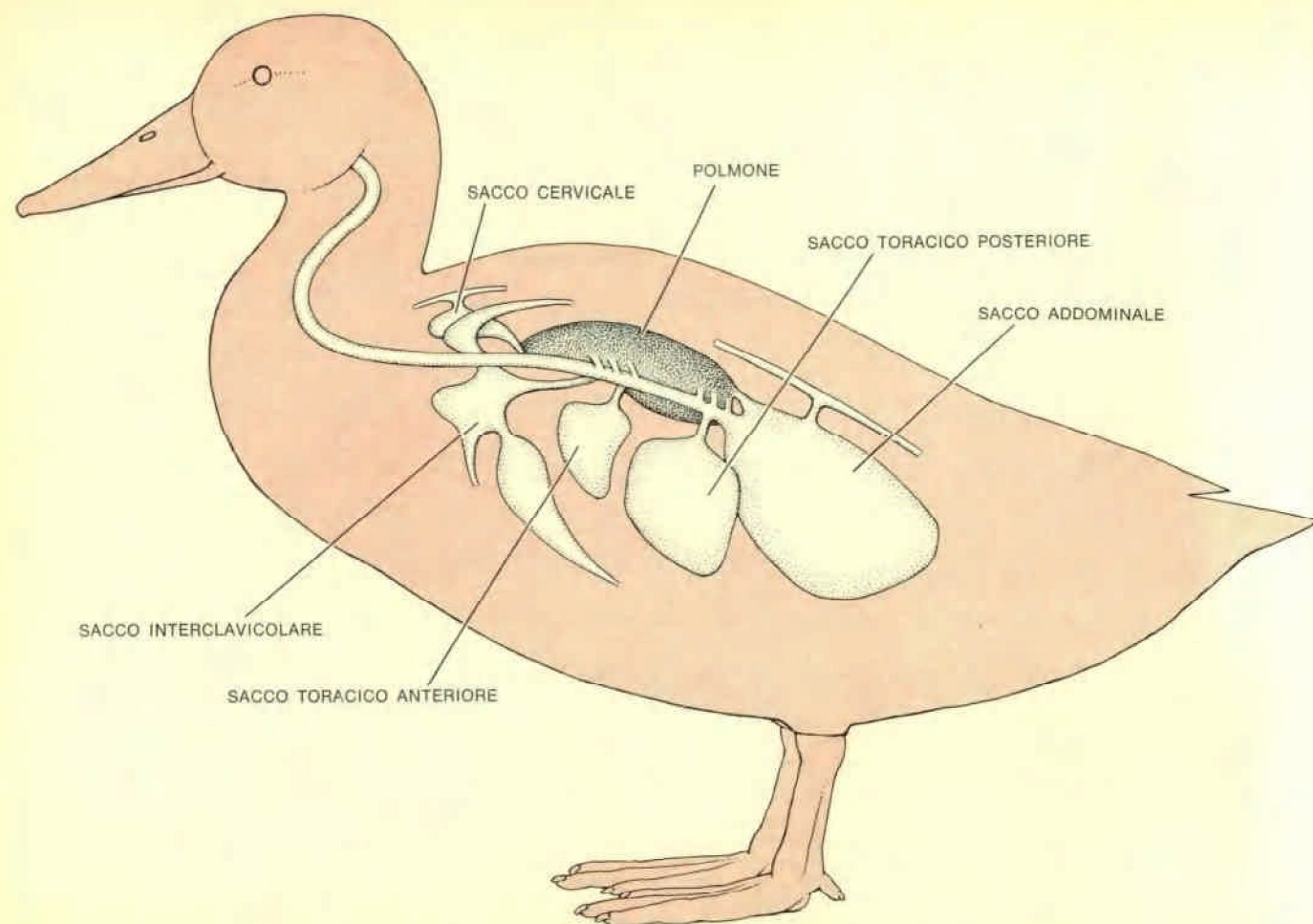
Tutti gli uccelli hanno due zampe e due ali, benché lo struzzo sia incapace di volare e nei pinguini le ali abbiano assunto la forma di paletta per adattar-

si al nuoto. Tutti gli uccelli hanno le penne e un apparato respiratorio molto simile costituito da polmoni, sacchi aerei e ossa pneumatiche. (Anche lo struzzo ha le ossa lunghe della zampa piene d'aria. I sacchi aerei e le ossa pneumatiche non sono dunque esclusive degli uccelli volatori).

I mammiferi, invece, hanno dimensioni che variano da quelle del toporagno che pesa circa come il colibrì, a quelle della balena azzurra che pesa 100 tonnellate. Il più grosso mammifero supera dunque il più piccolo di 30 milioni di volte. I mammiferi possono essere quadrupedi, bipedi o privi di arti (le balene). Possono avere le ali come i pipistrelli. La maggior parte di essi è rivestita di pelo, ma questo può anche mancare.

Si riteneva che gli uccelli avessero un apparato respiratorio particolarmente adattato al volo, in grado di sopprimere al notevole fabbisogno di ossigeno. A riposo, uccelli e mammiferi hanno lo stesso quoziente respiratorio, benché, sia nei mammiferi che negli uccelli, questo quoziente aumenti con il diminuire delle dimensioni. In questi ultimi anni il consumo di ossigeno negli uccelli è stato accuratamente misurato nei tunnel a vento (si veda l'articolo *L'energetica del volo negli uccelli* di Vance A. Tucker in « Le Scienze » n. 14, ottobre 1969). Questi esperimenti dimostrarono che il consumo di ossigeno durante il volo è 10-15 volte superiore al consumo misurato a riposo. Questa capacità di aumentare il proprio consumo di ossigeno si realizza anche in un atleta ben allenato.

Mammiferi di piccole dimensioni, come ratti o topi, tuttavia, sembrano incapaci di aumentare il loro consumo di ossigeno oltre alle 10 volte. Poiché uccelli e mammiferi aventi le stesse dimensioni hanno anche, a riposo, lo stesso consumo di ossigeno, ci si chiede se



La figura mostra l'apparato respiratorio di un'anitra fornita di numerosi sacchi aerei collegati ai bronchi e ai polmoni. La maggior parte dell'aria inspirata va direttamente a riempire i sacchi aerei posteriori. In seguito, l'aria passa attraverso i polmoni e va a riempire i sacchi aerei anteriori da cui

viene espulsa all'esterno. Questo sistema consente un flusso continuo di aria attraverso i polmoni e inoltre, trattenendo l'aria da espirare nei sacchi aerei anteriori, fa sì che il livello di anidride carbonica sia mantenuto alto in modo da aumentare la frequenza respiratoria, che a esso è direttamente collegata.

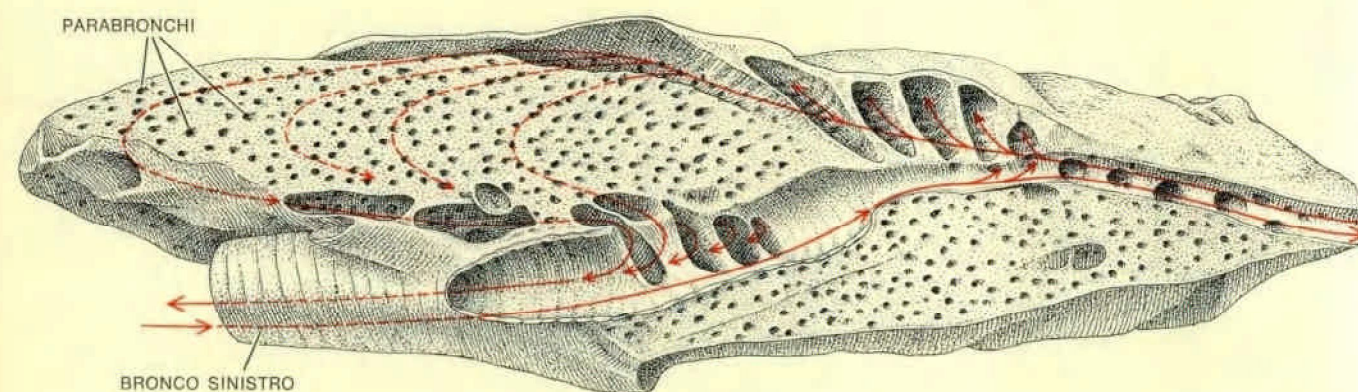
non sia proprio il particolare apparato respiratorio degli uccelli a permettere un così alto consumo di ossigeno durante il volo.

Il migliore argomento che dimostra come l'apparato respiratorio degli uccelli non sia indispensabile al volo è of-

ferto dai pipistrelli. Essi hanno dei tipici polmoni da mammifero, non hanno sacchi aerei o ossa pneumatiche, eppure sono eccellenti volatori. Per di più è stato recentemente dimostrato da Steven Thomas e Roderick A. Suthers dell'Università dell'Indiana che i pipistrelli

li durante il volo hanno lo stesso consumo di ossigeno degli uccelli.

Osserviamo ora più attentamente la struttura dell'apparato respiratorio degli uccelli. La trachea si divide in due bronchi che vanno verso i due polmoni. Fino a qui la somiglianza coi mam-



Sezione longitudinale del polmone sinistro di un uccello. La figura è orientata in modo che il capo dell'animale si trova a sinistra. L'aria attraversa il bronco e va a riempire i sacchi aerei

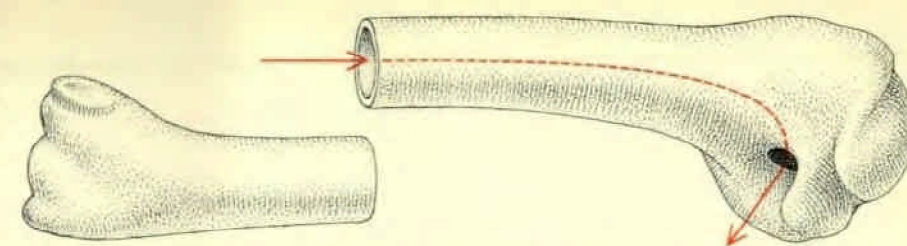
posteriori. Viene quindi spinta da questi che funzionano come dei mantici nei parabronchi dove avvengono gli scambi gassosi. Il flusso somiglia a quello dell'acqua attraverso una spugna.

miferi è assai stretta; negli uccelli però ciascun bronco si estende attraverso il polmone collegandosi con il sacco aereo posteriore che generalmente è il più ampio e prende il nome di sacco aereo addominale (si veda l'illustrazione in alto nella pagina a fronte). Allo stesso modo, attraverso il polmone, il bronco principale collega i sacchi aerei anteriori e il polmone. Nella porzione posteriore del bronco principale vi è una serie di aperture che collegano i sacchi aerei posteriori e il polmone. I sacchi aerei hanno anche dei collegamenti diretti con il polmone oltre a quelli indiretti attraverso il bronco.

Il polmone stesso è piuttosto caratteristico, l'aria infatti può attraversarlo completamente. Nei mammiferi, invece, esso termina con delle strutture a forma di sacchetto, gli alveoli, dove avvengono gli scambi gassosi. Il polmone degli uccelli è formato dalle ramificazioni più sottili dei bronchi, che prendono il nome di parabronchi, attraverso i quali l'aria fluisce come fa l'acqua attraverso una spugna. Questo ha fatto ritenere che i sacchi aerei avessero la funzione di mantici che permettevano all'aria di attraversare i polmoni con più forza, permettendo scambi gassosi più intensi che nei mammiferi. Prima di accettare questa ipotesi, bisogna essere sicuri che anche i sacchi aerei non abbiano funzione respiratoria, cioè che anche in essi non avvengano scambi gassosi.

In realtà i sacchi aerei sono scarsamente irrorati di sangue, inoltre essi hanno pareti lisce e sottili che non offrono le ampie superfici finemente suddivise dei polmoni. Un esperimento chiarificatore fu realizzato circa 80 anni fa da un ricercatore francese J. M. Soum, che riempì di monossido di carbonio i sacchi aerei di alcuni uccelli, avendo prima bloccato tutti i collegamenti con il resto dell'apparato respiratorio. Se i sacchi aerei avessero giocato un ruolo più importante negli scambi gassosi, gli uccelli sarebbero stati ben presto intossicati dal monossido di carbonio; invece non mostrarono alcun sintomo di avvelenamento. Possiamo dunque concludere che i sacchi aerei non partecipavano affatto agli scambi gassosi. Ma, dal momento che il volume dei sacchi varia notevolmente durante la respirazione, si può accettare l'ipotesi che essi abbiano la funzione di mantici.

Un'ipotesi formulata molto tempo fa considerava la possibilità che i sacchi aerei venissero riempiti d'aria pura e quindi immettessero l'aria nei polmoni mediante contrazioni alternate dei sacchi anteriori e posteriori. Questa teoria si è rivelata sbagliata proprio per-



Le ossa pneumatiche, piene d'aria, sono caratteristiche degli uccelli. Esse rendono lo scheletro assai più leggero e quindi facilitano il volo. È stato dimostrato che le ossa degli uccelli sono collegate all'apparato respiratorio. Infatti mettendo allo scoperto l'osso spezzato di un'ala l'animale continua a respirare anche con la trachea bloccata.

ché i sacchi non si contraggono alternativamente. Le variazioni di pressione in queste due paia di sacchi sono simili; durante l'inspirazione la pressione cade in entrambi, ed essi si riempiono d'aria; durante l'espirazione la pressione aumenta simultaneamente e l'aria fuoriesce.

Si è anche ritenuto che gli uccelli riempissero d'aria i sacchi aerei, per procurarsi una riserva d'aria durante il volo. Questa attraente teoria era sostenuta dall'osservazione che la cassa toracica di un uccello durante il volo è resa talmente rigida dalla contrazione muscolare, da impedire la respirazione. Questo ragionamento non tiene conto però delle più elementari considerazioni sul fabbisogno di ossigeno durante il volo.

Il problema del passaggio dell'aria attraverso i polmoni può essere preso in considerazione da diversi punti di vista. Un approccio che si è rivelato utile è stato quello di utilizzare un gas particolare mescolato all'aria. Il flusso di questo gas e il tempo che esso impiega per raggiungere i vari distretti dell'albero respiratorio, forniscono numerose informazioni. Un altro sistema è quello di piazzare delle piccole sonde sensibili al passaggio dell'aria in vari punti dell'apparato respiratorio. In questo modo è possibile determinare il percorso dell'aria durante il ciclo respiratorio. Insieme ad alcuni colleghi della Duke University ho utilizzato entrambi i metodi e ritengo di aver determinato con sicurezza, almeno nelle sue linee principali, il meccanismo respiratorio degli uccelli.

L'uso di un gas come tracciante è stato assai utile per conoscere il flusso dell'aria. I nostri primi esperimenti furono compiuti con gli struzzi, che sono particolarmente adatti a causa del loro ritmo respiratorio piuttosto lento. Uno struzzo compie sei atti respiratori al minuto, per cui i cambiamenti nella composizione del gas contenuto nei sacchi aerei potevano essere seguiti con relativa facilità. Se si fa inspirare a uno

struzzo ossigeno puro e subito dopo aria normale, con un contenuto di ossigeno del 21 per cento, una concentrazione più elevata di ossigeno in qualche punto dell'albero respiratorio indicherà la distribuzione di una singola inspirazione marcata.

Utilizzammo un elettrodo a ossigeno per misurare le variazioni nella concentrazione di ossigeno. Nei sacchi aerei posteriori misurammo un rapido incremento di ossigeno puro. In altre parole, il gas tracciante veniva immesso direttamente nei sacchi aerei posteriori. Nei sacchi aerei anteriori, invece, non si rilevava incremento di ossigeno per un intero ciclo respiratorio; solo verso la fine del ciclo successivo era possibile rilevarlo (si veda l'illustrazione a pagina 25). Questa osservazione si può spiegare con il fatto che i sacchi aerei anteriori non ricevono direttamente l'aria dall'esterno e che il gas tracciante che vi arriva alla fine del secondo ciclo respiratorio deve essersi prima fermato in qualche altra zona. Decidemmo quindi che i sacchi aerei posteriori venivano direttamente riempiti di aria proveniente dall'esterno, mentre l'aria che riempiva i sacchi anteriori proveniva da un'altra sezione dell'albero respiratorio, probabilmente i polmoni. Perciò i sacchi aerei vengono riempiti solo indirettamente e con il ritardo di un ciclo respiratorio.

Avremmo potuto facilmente concludere che i sacchi aerei posteriori erano ben ventilati, mentre quelli anteriori contenevano solo una massa inerte e stagnante di aria. La composizione del gas contenuto nelle due paia di sacchi sembravano confermare questa ipotesi. I sacchi aerei posteriori contenevano generalmente il 3-4 per cento di anidride carbonica, mentre quelli anteriori ne contenevano il 6-7 per cento. Questa percentuale faceva ritenere che si trattasse di una massa d'aria in equilibrio con il sangue venoso. L'ipotesi si rivelò errata.

Per capire se un sacco aereo è ben ventilato si immette un gas tracciante direttamente nel sacco e si misura il

tempo necessario a farlo scomparire. Iniettammo nello struzzo direttamente in un sacco aereo 100 millilitri di ossigeno puro e misurammo il tempo necessario a dimezzare l'improvviso incremento della concentrazione di ossigeno così ottenuto. Notammo con sorpresa che tutti i sacchi aerei erano ben ventilati e che l'ossigeno introdotto scompariva rapidamente.

Fummo sicuri quindi che nessun sacco aereo conteneva una massa d'aria stagnante e relativamente inerte. Anche i sacchi aerei anteriori dovevano quindi essere ugualmente ben ventilati. Come mai dunque contenevano una maggiore percentuale di anidride carbonica? Questo fatto si può spiegare se si considera che questi sacchi ricevono aria proveniente dai polmoni, dove ha ceduto ossigeno e si è arricchita di anidride carbonica.

A questo punto divenne essenziale per noi approfondire le nostre conoscenze sul passaggio dell'aria attraverso i polmoni. W. L. Bretz, un nostro collaboratore, costruì una piccola sonda che permetteva di registrare la direzione del flusso dell'aria in determinati punti dell'albero respiratorio delle anitre. Descriveremo qui sotto le informazioni ottenute iniziando dai fenomeni che accompagnano l'inspirazione.

Durante questo processo l'aria entra direttamente nei sacchi aerei posteriori, che quindi ricevono inizialmente l'aria rimasta nella trachea dopo l'espiazione precedente e subito dopo l'aria proveniente dall'esterno. Esperimenti con un tracciante hanno dimostrato questi due eventi successivi; il gas arri-

va nei sacchi posteriori verso la fine dell'inspirazione. La sonda posta nel tratto che collega i sacchi aerei posteriori con quelli anteriori non ha rivelato alcun passaggio d'aria durante l'inspirazione, come ci aspettavamo del resto sapendo che il gas tracciante non sarebbe arrivato direttamente ai sacchi anteriori. Dal momento che, durante l'inspirazione, anche i sacchi anteriori si espandono, l'aria che li riempie non può provenire che dai polmoni. Un'altra sonda posta nella connessione tra il bronco principale e la porzione posteriore del polmone ha dimostrato che una parte dell'aria inspirata entra direttamente nel polmone.

Esaminiamo ora i fenomeni che avvengono durante l'espiazione. I sacchi aerei posteriori diminuiscono di volume, e poiché la sonda non rivela alcun passaggio di aria attraverso il bronco, l'aria deve defluire nel polmone. Anche i sacchi aerei anteriori diminuiscono di volume, riversando l'aria nel bronco e quindi direttamente all'esterno, come dimostra il flusso registrato dalla sonda.

La conclusione più importante che si può trarre da queste indagini è che l'aria fluisce sempre nella stessa direzione, sia durante l'inspirazione, sia durante l'espiazione. Questo fatto non è nuovo, ma ora è stato confermato e possiamo quindi utilizzarlo per trarne delle conseguenze. L'aria che attraversa i polmoni proviene in gran parte dai sacchi aerei posteriori, dove, grazie all'aria proveniente dall'esterno, si forma una miscela a elevato contenuto di ossigeno, ma anche ricca di anidride carbonica. Questa particolarità dell'apparato respiratorio degli uccelli si rivela as-

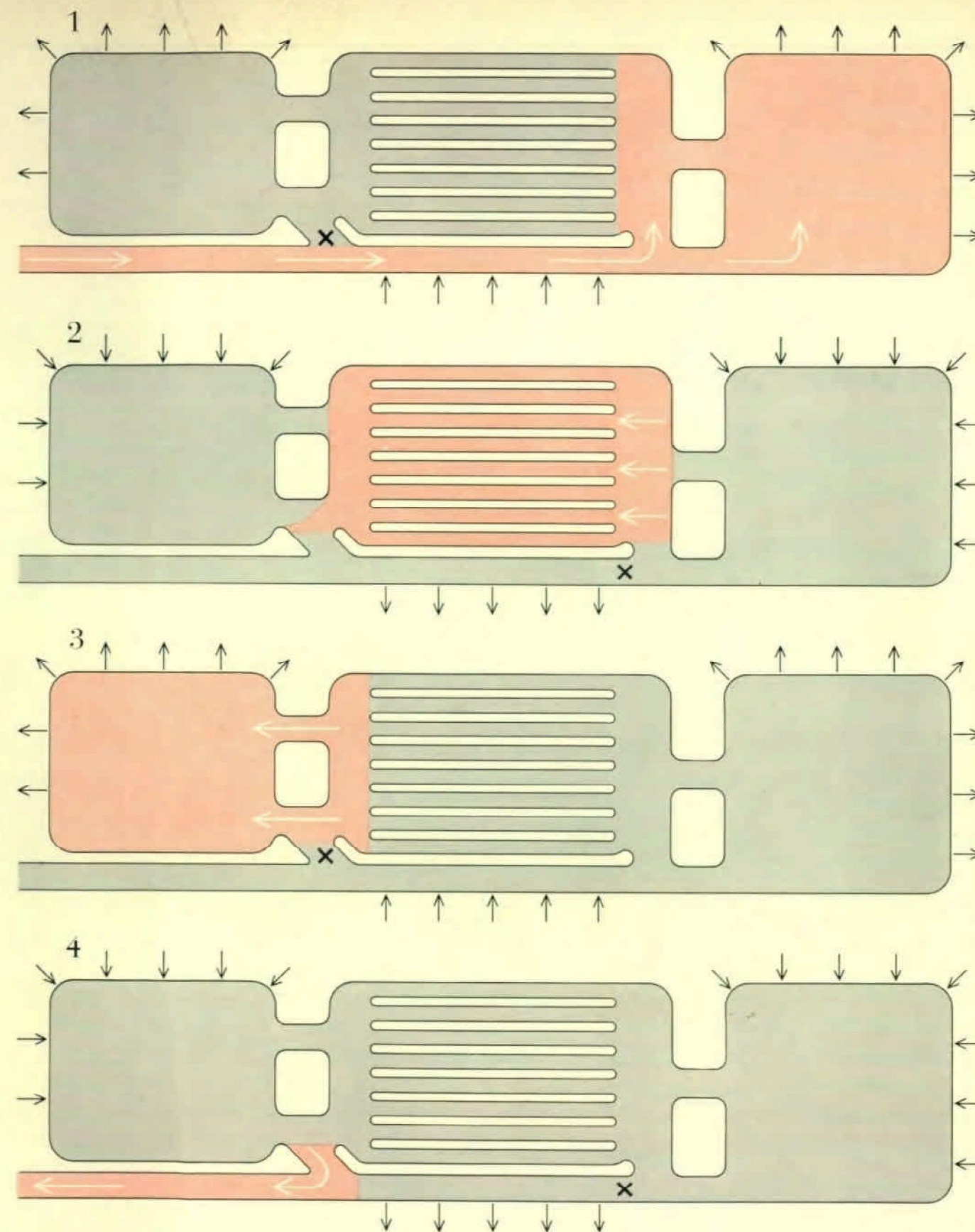
sai utile. Infatti se attraverso i polmoni passasse l'aria direttamente proveniente dall'esterno, contenente solo lo 0,03 per cento di anidride carbonica, il sangue dovrebbe cedere troppo di questo gas, con gravi conseguenze sulla regolazione acido-base dell'organismo. Inoltre non bisogna dimenticare che il ritmo respiratorio viene soprattutto regolato dalla concentrazione di anidride carbonica nel sangue. Un aumento di questa accelera il ritmo respiratorio, mentre una sua diminuzione rallenta e in qualche caso blocca il respiro.

Negli uccelli abbiamo visto che i polmoni vengono riforniti continuamente di una miscela d'aria ricca di ossigeno, ma anche di anidride carbonica. I sacchi aerei anteriori servono a raccogliere l'aria proveniente dai polmoni e a riversarla all'esterno durante l'espiazione, trattenendo però nella trachea una quantità d'aria sufficiente ad assicurare l'esatta concentrazione di anidride carbonica nei sacchi aerei posteriori.

Rimane ancora qualche problema da risolvere. Uno è il motivo per cui, pur diminuendo la pressione nei sacchi aerei anteriori durante l'inspirazione, l'aria proveniente dall'esterno non entra in essi. Essi infatti non hanno valvole che possano regolare il flusso dell'aria. Probabilmente il bronco principale ha delle aperture che mediante la loro forma aerodinamica tendono a facilitare il passaggio dell'aria. L'apparato respiratorio degli uccelli è un sistema a bassa pressione, ma ad alta velocità in cui il flusso dei gas viene regolato da principi della dinamica dei fluidi, piuttosto che da particolari strutture anatomiche.

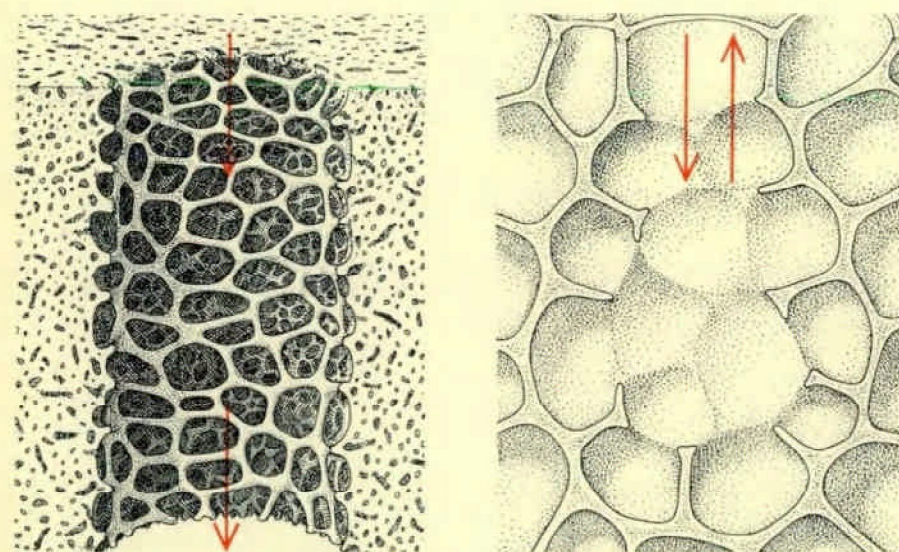
Un altro problema concettualmente difficile è il passaggio dell'aria dai sacchi aerei posteriori verso i polmoni durante l'espiazione e dai polmoni ai sacchi aerei anteriori durante l'inspirazione. Entrambi questi movimenti richiedono un adatto gradiente di pressione e variazioni nel volume dei polmoni. È già stato detto che i polmoni degli uccelli variano poco di volume rispetto a quelli dei mammiferi, perché più saldamente attaccati e meno distensibili. Il polmone di un uccello rimosso dall'animale mantiene la sua forma nonostante il collassamento che nei mammiferi ne riduce notevolmente il volume.

Un'altra struttura anatomica che è stata interpretata in maniera errata è il diaframma. Gli uccelli non hanno un diaframma muscolare come i mammiferi per cui rappresenta una struttura indispensabile per la respirazione. Al suo posto essi hanno una membrana di tessuto connettivo collegata ai muscoli del torace. Quando i muscoli si contrag-

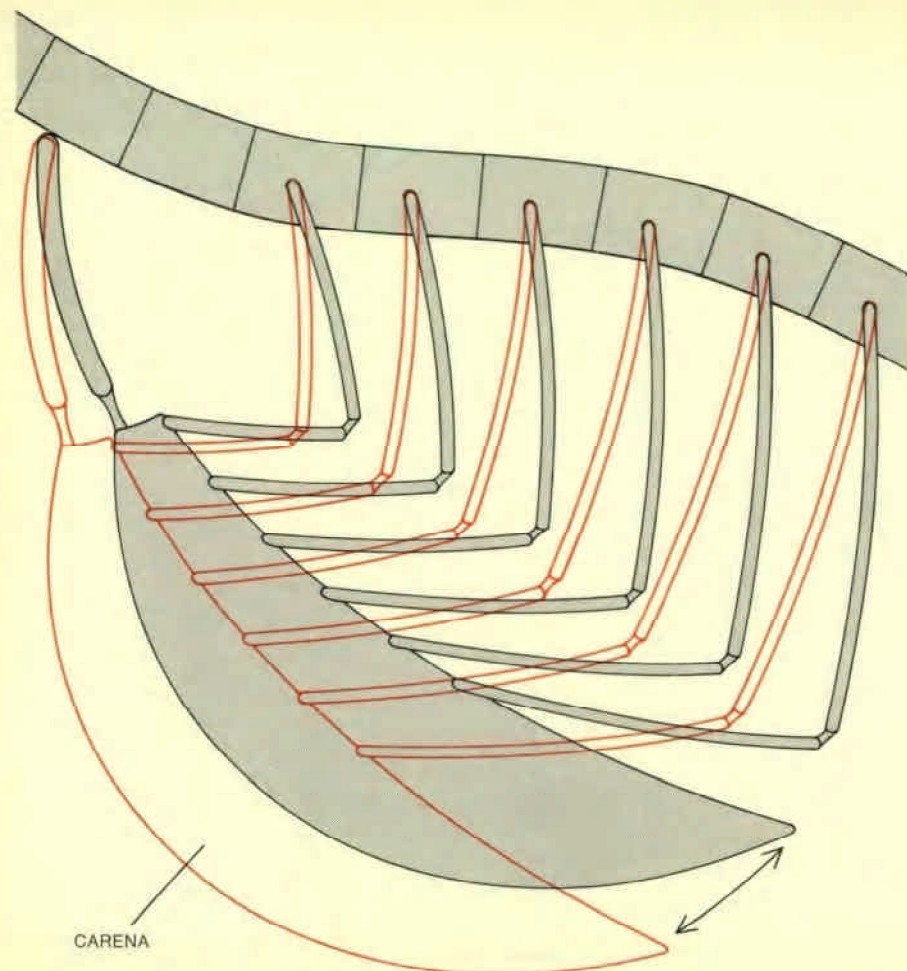


Rappresentazione schematica del ciclo respiratorio di un uccello eseguita seguendo una singola massa d'aria tra una inspirazione e l'altra. Durante l'inspirazione (1) l'aria attraversa il bronco ed entra quasi tutta nei sacchi aerei posteriori, rappresentati qui come una singola camera. Una parte di aria entra anche nel polmone. L'aria che per prima giunge nei sacchi aerei posteriori proviene dalla trachea ed è il residuo dell'aria espirata, per cui contiene più anidride carbonica dell'aria ester-

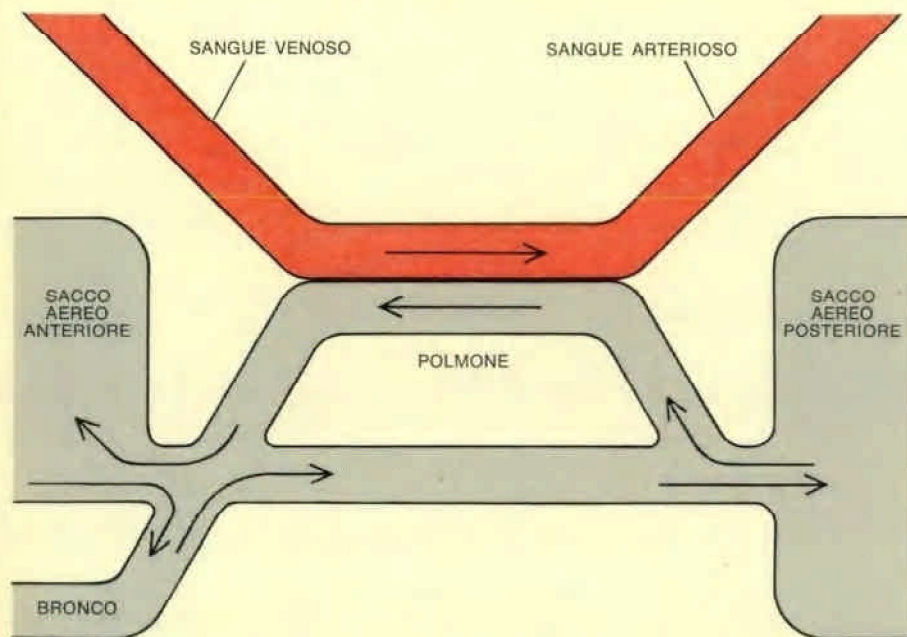
na. L'aria non entra nei sacchi aerei anteriori, benché non vi siano valvole, probabilmente per motivi dinamici. Durante l'inspirazione (2) i sacchi aerei diminuiscono di volume e l'aria si trasferisce dai sacchi posteriori nei polmoni. Durante la successiva inspirazione (3) la massa d'aria si sposta dai polmoni ai sacchi aerei anteriori. All'espiazione successiva (4) viene riversata all'esterno attraverso la trachea. In questo modo il flusso d'aria negli uccelli mantiene sempre la stessa direzione.



Il tessuto polmonare degli uccelli è assai diverso da quello dei mammiferi. In un uccello (a sinistra) l'aria attraversa da una parte all'altra i polmoni passando in mezzo ai parabronchi. In un mammifero invece vi sono strutture a forma di sacchetto (a destra) dette alveoli. In essi l'aria si ferma, per cui deve entrare e uscire dagli alveoli.



La gabbia toracica degli uccelli segue i movimenti respiratori. Durante l'inspirazione, la carena si abbassa, la gabbia toracica si espande e con essa i sacchi aerei, mentre i polmoni diminuiscono di volume. Durante l'espirazione avviene il contrario: i polmoni si espandono e l'aria proveniente dai sacchi aerei posteriori entra in essi. Alla successiva inspirazione, essi diminuiscono di volume e l'aria si sposta nei sacchi anteriori.



Gli uccelli hanno maggiori possibilità di estrarre ossigeno dall'aria e quindi di volare a grandi altezze in quanto il flusso dell'aria e del sangue attraverso i polmoni ha direzioni opposte. L'aria attraversando i polmoni dopo essere stata nei sacchi aerei posteriori cede concentrazioni sempre più elevate di ossigeno al sangue che, essendo scarsamente ossigenato, può cominciare a legare ossigeno subito al suo ingresso nei polmoni.

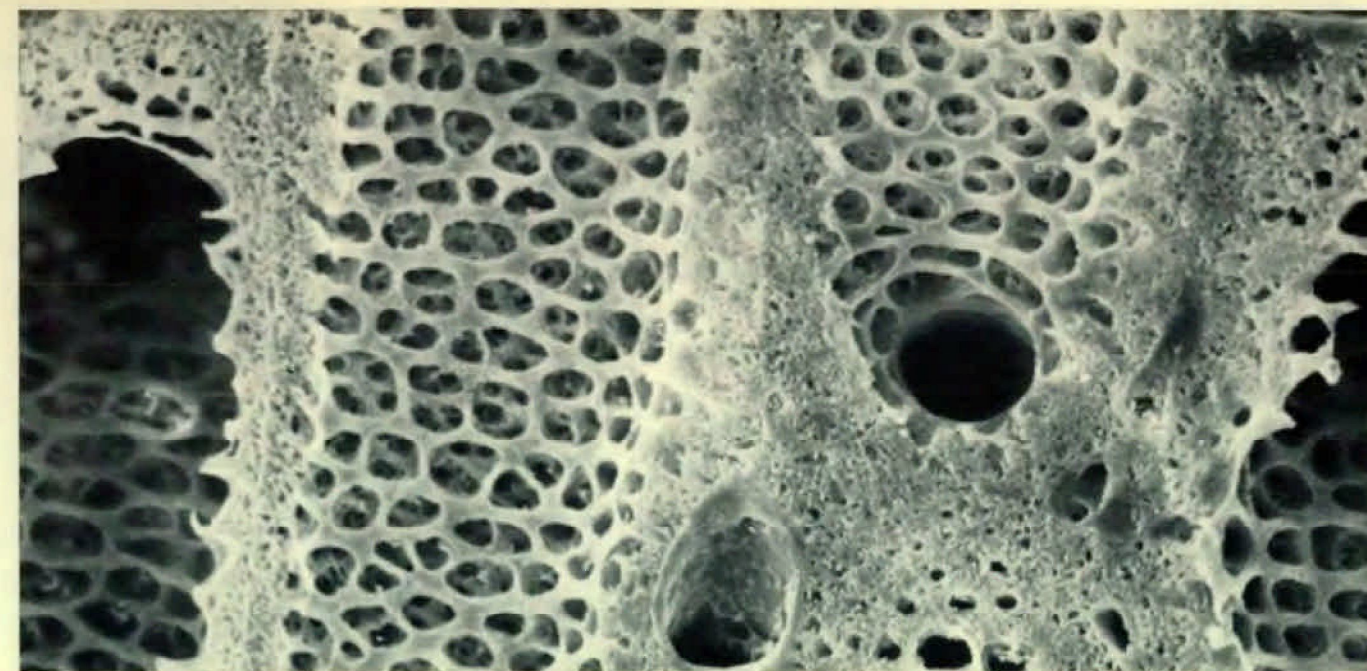
gono, essi rendono orizzontale la superficie del diaframma che preme contro la faccia ventrale dei polmoni, agendo quindi in maniera meccanica come il diaframma dei mammiferi. Il diaframma degli uccelli, tuttavia, lavora con un meccanismo opposto a quello dei mammiferi: fa espandere i polmoni durante l'espirazione e li fa contrarre durante l'inspirazione.

Questo sistema paradossale permette in realtà il passaggio dell'aria attraverso i polmoni. Durante l'espirazione i polmoni si dilatano perché l'aria proveniente dai sacchi aerei posteriori li riempie; mentre durante l'inspirazione essi diminuiscono di volume perché l'aria passa dai polmoni ai sacchi aerei anteriori.

All'inizio dell'articolo ho fatto notare che il complesso sistema polmoni-sacchi aerei degli uccelli non è un adattamento al volo, ma consente notevoli vantaggi alle alte quote. L'uomo e gli altri mammiferi cominciano a mostrare sintomi da deficienza di ossigeno a 3000-4000 metri sopra il livello del mare. Un uomo che si sposti a queste altitudini senza l'adeguato adattamento è incapace di compiere lavoro. Ad altitudini più elevate il lavoro e l'acclimatazione diventano sempre più difficili; il limite per una moderata capacità lavorativa, anche in un uomo acclimatato, è di 6000 metri.

Gli uccelli invece possono volare tranquillamente ad altitudini superiori ai 6000 metri. Ci sono stati casi di aeroplani che si sono scontrati con uccelli a 7000 metri di quota. Gli uccelli possono raggiungere queste altitudini facendosi trasportare da forti venti ascendenti, ma questo non spiega il fatto che essi volano attivamente e senza apparente fatica ovunque si trovino.

Alcuni anni fa Vance A. Tucker della Duke University pose contemporaneamente dei passeri e dei topi in un ambiente che simulava una quota di 6100 metri, dove cioè la pressione è circa la metà della pressione atmosferica e la pressione parziale di ossigeno è meno della metà di quella a livello del mare. A questi bassi livelli di ossigeno i passeri erano ancora capaci di volare mentre i topi si trovavano in stato comatoso. Il sangue dei passeri non ha un'affinità per l'ossigeno superiore a quello dei topi e non si può quindi spiegare la capacità dei passeri di assorbire ossigeno anche a basse pressioni con qualche particolare fattore sanguigno. La differenza tra il comportamento degli uccelli e dei mammiferi si può piuttosto spiegare mediante la unidirezionalità del flusso dell'aria attra-



Sezione longitudinale del polmone di un uccello che mette in evidenza la struttura spugnosa dei parabronchi per cui l'aria può attraversare il polmone come l'acqua una spugna. La microfotografia al microscopio elettronico è ingrandita 90 volte.

verso i polmoni negli uccelli.

Lo schema in basso nella pagina a fronte rappresenta il flusso dell'aria e del sangue attraverso i polmoni di un uccello. Come si può vedere i due flussi hanno direzioni opposte. Con questo sistema il sangue nel momento in cui sta per lasciare i polmoni, può prendere l'ossigeno da un'aria che ha la più alta concentrazione di ossigeno di tutto il sistema. Man mano che l'aria attraversa i polmoni, essa cede sempre maggiori quantità di ossigeno fino a che entra nei sacchi aerei anteriori, dove rimane finché non viene espirata. Appena prima di lasciare i polmoni l'aria incontra il sangue venoso che ha un basso contenuto di ossigeno. Questo sangue è tuttavia ancora in grado di sottrarre un poco di ossigeno rimasto. Man mano che il sangue attraversa i polmoni, incontra aria a concentrazioni di ossigeno sempre maggiori e quindi può continuare a sottrarre questo gas fino al momento in cui lascia i polmoni, proprio in questo punto infatti essi ricevono l'aria più ossigenata proveniente dai sacchi aerei posteriori.

Il risultato finale di questo flusso controcorrente è che viene sottratto tutto l'ossigeno possibile. Questo sistema è simile a quello che si verifica entro le branchie dei pesci, dove il sangue e l'acqua scorrono in due diverse direzioni. Il sangue incontra l'acqua con il più alto contenuto di ossigeno possibile proprio prima di uscire dalle branchie. Con questo sistema i pesci riescono a sottrarre dall'acqua l'80-90 per cento dell'ossigeno presente. Nei

mammiferi invece solo il 20-25 per cento dell'ossigeno presente nell'aria viene estratto dal sangue.

Stiamo cercando di dimostrare con altre prove che il flusso dell'aria e del sangue nei polmoni degli uccelli avviene proprio nel modo indicato dallo schema, ma il comportamento degli uccelli nel volo ad alta quota potrebbe difficilmente essere spiegato in maniera diversa. Studiando gli scambi di anidride carbonica alcuni anni fa, notammo che l'aria contenuta nei sacchi aerei anteriori ha una concentrazione di anidride carbonica molto superiore a quella del sangue arterioso. Questo fatto può essere spiegato solo se si pensa che l'aria che giunge ai sacchi anteriori dai polmoni ha ricevuto l'anidride carbonica dal sangue venoso invece di trovarsi in equilibrio con il sangue arterioso, come si verifica nell'aria espirata dai mammiferi.

Alle teorie che ho sopra elencate, suffragate tutte da prove convincenti, vorrei aggiungere una mia ipotesi. Tutti sanno che alcuni uccelli di grandi dimensioni come le gru e i cigni hanno una trachea particolarmente lunga. Questo potrebbe sembrare un carattere svantaggioso, perché aumenta le dimensioni dello spazio morto respiratorio contenente l'aria espirata, che viene nuovamente inspirata all'inizio di un nuovo ciclo respiratorio, diluendo quindi con aria povera di ossigeno l'aria inspirata.

La spiegazione abituale di questa lunga trachea è che essa faciliti l'emis-

sione dei suoni. La natura però non avrebbe mai permesso lo sviluppo di una struttura che fosse nociva dal punto di vista fisiologico. In realtà l'aumento dello spazio morto potrebbe essere un vantaggio. Per ragioni aerodinamiche gli uccelli di grandi dimensioni muovono le ali lentamente; per ragioni fisiologiche inoltre il respiro e il battito delle ali devono essere sincronizzati, dal momento che i muscoli che fanno muovere le ali sono inseriti sulla carena dello sterno e la sollevano. Per gli uccelli è molto più semplice far muovere insieme la gabbia toracica e le ali piuttosto che compiere i due movimenti separatamente.

È facile quindi dedurre che, se il tipo di volo dipende dalla taglia dell'uccello e se la respirazione deve essere sincronizzata con i movimenti delle ali, l'unico modo per gli uccelli di grandi dimensioni di respirare a sufficienza è quello di compiere respiri profondi. Per compiere respiri profondi e per ottenere un livello elevato di anidride carbonica nei sacchi aerei posteriori, come ho spiegato precedentemente, è necessario aumentare il volume dello spazio morto, come effettivamente si verifica negli esempi sopra ricordati.

Forse questa ipotesi potrà venire smentita da successive osservazioni; per ora non conosciamo ancora con sicurezza le relazioni esistenti tra i movimenti delle ali e la respirazione negli uccelli di maggiori dimensioni. Attualmente la respirazione degli uccelli durante il volo rimane uno dei problemi non ancora risolti della fisiologia.