

บทที่ 12

ระบบหายใจ

(RESPIRATORY SYSTEM)

ขบวนการที่ได้รับออกซิเจนจากสิ่งแวดล้อมและที่กำจัดคาร์บอนไดออกไซด์ ประกอบขึ้นเป็นการหายใจภายนอก (external respiration) การหายใจภายนอกนี้เกิดขึ้นได้โดยทางเยื่อหายใจ (respiratory membranes) ซึ่งตามปกติจะเป็นส่วนของอวัยวะบางอย่าง แต่ไม่เสมอไป อวัยวะต่าง ๆ ที่ทำหน้าที่เกี่ยวกับการหายใจภายนอกประกอบกันขึ้นเป็นระบบหายใจ

การหายใจภายนอก เป็นขั้นตอนที่จำเป็นก่อนที่จะมีการหายใจภายในซึ่งเป็นปรากฏการณ์ภายในเซลล์ ในการหายใจแบบภายใน (internal respiration) นั้น O_2 ถูกใช้ไปในขบวนการซึ่งพลังงานจากควงอาทิตย์ถูกสกัดออกมาจากอาหาร แล้วสะสมไว้ในโมเลกุลของ ATP (citric acid หรือ Krebs cycle และ cytochrome oxidase system) สารพลอยไคจากขบวนการสะสมพลังงานนี้คือ CO_2 และ H_2O เนื่องจาก CO_2 เป็นตัวห้ามกิจกรรมของเซลล์อย่างรวดเร็ว จึงจำเป็นต้องมีการกำจัดก๊าซนี้ออกจากเซลล์และจากร่างกายอย่างค่อเนื่อง ดังนั้นบทบาทของระบบหมุนเวียนเลือดในขบวนการหายใจทั้งหมดจึงมีความจำเป็นต่อชีวิต

การดัดแปลงส่วนหายใจภายนอก อวัยวะที่สำคัญของการหายใจภายนอกของสัตว์มีกระดูกสันหลังเต็มวัยได้แก่ เหงือกคอคอหอย (pharyngeal gills) เยื่อเมือกของปากและคอคอหอย (buccopharyngeal mucosa), ถุงลม (swim bladder) หรือปอด และผิวหนัง อวัยวะหายใจอื่น ๆ ของสัตว์เต็มวัยได้แก่ ส่วนยื่นที่เป็นพุ่มหรือเป็นเส้นของครีบอก (ปลาหมึกตัวผู้ Lepidosiren) หรือของบริเวณลำตัวส่วนหลังและขาอ่อน (African hairy frog) บริเวณที่เปลี่ยนแปลงไปของ cloaca, rectum, หรือถุงทวาร (anal sacs) และเยื่อของหลอดอาหารและกระเพาะอาหาร คัพภะระยะแรก ๆ ทารก และตัวอ่อน ยังมีการใช้อวัยวะหายใจอื่น ๆ อีกซึ่งมักจะแตกต่างกันในแต่ละระยะเหล่านี้ของการเจริญ แม้ว่าจะนอกเหนือขอบเขตของหนังสือเล่มนี้ที่จะกล่าวถึงการดัดแปลง (adaptation) เกี่ยวกับการหายใจต่าง ๆ มากมาย ซึ่งได้วิวัฒนาการในคัพภะของสัตว์มีกระดูกสันหลัง

ก็ตาม แต่ก็ไ้กล่าวถึงโครงสร้างต่าง ๆ ที่เกี่ยวกับการหายใจของทารกซึ่งมักจะพบโดยทั่วไป คือ yolk sac, chorion, allantois ไว้แล้วในบทที่ ๘

เยื่อหายใจ นอกจากในคัพภะที่ยังอ่อนมาก ๆ จะต้องมีเส้นเลือดอยู่มาก เยื่อผิวหนังจะต้องบางมาก ผิวจะต้องเปื่อยขึ้นและจะต้องสัมผัสอยู่กับสิ่งแวดล้อม หรือมิฉะนั้นสิ่งแวดล้อมก็จะเข้ามาสัมผัสกับผิว เนื่องจากเยื่อหายใจมีเส้นเลือดมาก ดังนั้นจึงมีสีม่วงแดงเข้มทำหน้าที่

ใน gnathostomes ซึ่งหายใจด้วยเหงือกภายใน น้ำมักจะเข้ามาทางปาก แต่ไม่เสมอไป ต่อมาเมื่อปากปิด การบีบตัวของช่องปากและคอหอย หรือแรงดูดที่เกิดจากการขยายของห้องเหงือกโดยกล้ามเนื้อ อย่างใดอย่างหนึ่งหรือทั้งสองอย่าง ทำให้น้ำไหลผ่านไปบนเยื่อผิวหนังหายใจ ในปลากระดูกแข็ง operculum จะมีพมทาค้วย Gnathostomes ๒-๓ ชนิดเช่น mackerel และ tuna ต้องอาศัยกระแสสำน้ำที่เกิดจากการว่ายน้ำไปข้างหน้าพร้อมกับอ้าปาก และความจำเป็นที่จะต้องขับ CO₂ ออกอาจจะเป็นสิ่งกระตุ้นให้เกิดการว่ายน้ำดังกล่าวขึ้นโดยอัตโนมัติ ปลาดังกล่าวนี้แทบจะไม่มีก้ามเนื้อ branchiomeris อยู่เลย ในปลากระดูกกรุมจำนวนมากจะยอมมีน้ำไม่มากนักน้อย เข้ามาทาง spiracle ซึ่งมีลิ้นกั้นให้น้ำไหลเข้าได้ทางเดียว ในปลากระเบนที่อาศัยตามก้นน้ำจะมี spiracle ใหญ่เป็นพิเศษ และน้ำที่ใช้หายใจส่วนใหญ่จะเข้ามาทางนี้ เส้นทางนี้จะลดปริมาณของโคสนที่เข้าให้เหลือน้อยที่สุด กลไกต่าง ๆ ของการหายใจที่พวกไม่มีขากรรไกรใช้นั้นจะไ้กล่าวถึงต่อไปในบทนี้

ในสัตว์มีกระดูกสันหลังที่หายใจโดยวิธี aerial respiration ที่นอกเหนือจากการหายใจทางผิวหนังนั้น อากาศจะต้องถูกนำเข้ามาสู่เยื่อหายใจ เนื่องจากบรรยากาศมีออกซิเจนเป็น ๒๐ เท่าของออกซิเจนที่น้ำอิ่มตัวสามารถจะรับไว้ได้ ดังนั้นบรรยากาศในยุคแรกจึงกลายเป็นแหล่งของออกซิเจนสำหรับปลาจำนวนมาก และยังเป็นอยู่เช่นนั้นในปัจจุบัน วิธีเก่าแก่ที่สุดซึ่งสัตว์มีกระดูกสันหลังที่อาศัยอยู่ในน้ำนำเอาอากาศเข้าร่างกาย น่าจะใช้การสูบ (gulping) อากาศ ฟองอากาศที่สูบจากเหนือผิวน้ำจะมาสัมผัสกับเยื่อเมือก (mucosa) ของ buccopharynx ซึ่งเป็นแหล่งสกัดออกซิเจน (CO₂ อาจหรือไม่อาจจะถูกกำจัดออกที่นี้) เนื่องจากการสูบจะไม่นำอากาศไปสัมผัสกับเยื่อหายใจของถุงลมหรือปอด ดังนั้นจึงต้องใช้การบีบของกล้ามเนื้อ

Buccopharyngeal pump ประกอบด้วยกล้ามเนื้อของช่องปากและคอหอย เมื่อช่องทั้งสองนี้มีอากาศอยู่เต็มและทางออกต่าง ๆ ก็ถูกปิดหมดนอกจากทางที่จะไปสู่ปอด การยกขึ้นของพื้นปากและคอหอยจะบีบให้อากาศเข้าไปในปอด การหายใจออก (expiration) เกิดจากปัจจัยหลายอย่างได้แก่ การยืดหยุ่นของปอด แรงกดของผนังตัวเนื่องจากความดันของน้ำในสิ่งแวดล้อมที่เป็นน้ำ การหดตัวของกล้ามเนื้อผนังตัวบางมัด และโดยเฉพาะอย่างยิ่ง การทำให้เกิดสูญญากาศขึ้นโดยการลดพื้นที่ของช่องปากให้แคลง Buccopharyngeal pumps สำหรับการหายใจแบบ aerial respiration นี้ถูกใช้โดย holosteans, Polypterus, ปลาที่มีปอดยุคใหม่ สัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบก และสัตว์เลื้อยคลานบางชนิด อากาศเข้าไปในช่องปากของปลาหางปาก แม้แต่พวกที่มีช่องจุมกภายในก็ตาม Urodeles ที่อยู่ในน้ำก็เช่นเดียวกัน คืออากาศจะเข้าทางปากขณะหายใจแบบ aerial respiration แต่ amphibians ที่อยู่บนบกจะใช้ช่องจุมกภายนอก (external nares) และสร้างแรงดูดโดยการลดพื้นที่ของช่องปากให้แคลง

Suction pump ใช้โดย สัตว์เลื้อยคลาน นก และสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม สำหรับนำอากาศเข้าและออกจากปอด การบีบแบบนี้คือการทำให้ความดันของก๊าซภายในปอดน้อยกว่าความดันของบรรยากาศ ดังนั้นอากาศจะไหลพรวดเข้าไปสู่บริเวณที่มีความดันต่ำกว่า แรงดูดเกิดขึ้นจากการหดตัวของกล้ามเนื้อของผนังตัว ซึ่งจะหมุนซี่โครงไปทางหัวและออกข้างนอก ซี่โครงจะบังลมที่เป็นเส้นใยเข้าไปใน coelom หรือลึกลงกระดูกอกให้แคลง ในเต่า กระดูกซี่โครงเชื่อมติดกับ carapace และกล้ามเนื้อของ pectoral girdle ทำหน้าที่เป็นม้มกล้ามเนื้อผนังตัวไคร้กล้าเข้าไปในเยื่อ septum transversum เพื่อสร้างกะบังลมที่เป็นกล้ามเนื้อ การหายใจออกหลังจากการหายใจเข้าแบบดูด (suction) แล้วอาจเป็นไปเอง (passive) ซึ่งเกิดขึ้นโดยการยืดหยุ่นของปอดและการคลายตัวของกล้ามเนื้อที่ม้ม หรืออาจจะเกี่ยวกับการหดตัวของกล้ามเนื้อลำตัวที่ทำหน้าที่ตรงข้ามกับกล้ามเนื้อที่ม้มก็ได้ ผู้เขียนตำราบางท่านกล่าวว่า amphibians ชั้นต่ำมาก ๆ บางชนิดเช่น ichthyostegals มีซี่โครงขนาดใหญ่ซ้อนเหลื่อมกัน ดังนั้นการหายใจทางปอด (pulmonary respiration) ที่เกิดขึ้นโดยการเคลื่อนไหวของซี่โครงจึงอาจมีมาก่อนที่สัตว์มีกระดูกสันหลังจะขึ้นบกเป็นครั้งแรก

การหายใจทางผิวหนัง (cutaneous respiration) สัตว์ที่หายใจ-

ทางผิวหนังทั้งในน้ำและอากาศได้แก่ สัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบก และปลาบางชนิด โดยเฉพาะอย่างยิ่งพวกที่ไม่มีเกล็ดคล้ายปลาไหล การหายใจทางผิวหนังไม่มีความสำคัญในพวก amniotes เพราะว่ามีชั้น stratum corneum ที่หนามากนั้นจะเป็นฉนวนแยกเส้นเลือดฝอยออกจากบรรยากาศ Urodeles ที่อยู่ในน้ำได้รับออกซิเจนทางผิวหนังมากถึง $\frac{2}{3}$ ส่วน tree frogs ได้รับออกซิเจนทางผิวหนังเพียง $\frac{1}{3}$ เท่านั้น และสัตว์ที่อยู่นบนบกของ Rana ได้รับเพียง $\frac{1}{3}$ ไม่ว่าผิวหนังและปอดจะได้รับออกซิเจนเป็นอัตราส่วนกันอย่างไรก็ตาม แต่ CO_2 ส่วนใหญ่ (อาจมากถึงประมาณ ๕๐ เปอร์เซ็นต์) ของสัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบกจะถูกขับออกทางผิวหนัง

เหงือกคอดหอยของตัวเต็มวัย (ADULT PHARYNGEAL GILLS) แม้ว่า จะเข้าใจกันโดยทั่วไปว่าเหงือกคอดหอยของตัวเต็มวัยนั้นทำหน้าที่เป็นอวัยวะหายใจก็ตาม แต่เหงือกดังกล่าวยังทำหน้าที่ขับถ่ายอีกด้วย คอมสรวงคลอโรคมีอยู่บนเหงือกของปลาปากกลม และปลาทะเลที่อพยพไปมาระหว่างน้ำเค็มและน้ำจืด คอมเหล่านี้ขับถ่ายคลอโรคในน้ำเค็มและรับคลอโรคในน้ำจืด ความสำเร็จนี้ จึงช่วยในการรักษาความสมดุลของร่างกาย (homeostasis) ในปลากระดูกกรูบ และปลากระดูกแข็งบางชนิด เหงือกยังขับถ่ายของเสียที่มีไนโตรเจนเป็นองค์ประกอบ (nitrogenous wastes) อีกด้วย ปลาที่ได้รับออกซิเจนโดยวิธี aerial respiration แทนที่จะได้รับทางเหงือกนั้น จะขับ CO_2 ส่วนใหญ่ออกทางเหงือก เหงือกคอดหอยอาจจะเป็นแบบภายในหรือภายนอกก็ได้ เหงือกภายนอกนั้นจะมีอยู่เฉพาะในตัวอ่อน (larvas) และใน neotenic amphibians เท่านั้น

สัตว์มีขากรรไกร (gnathostomes) ในปลากระดูกกรูบคือ Squalus acanthias จะมีช่องเหงือกที่ไม่มีอะโรปปิด (เปลือก) ซึ่งมองเห็นได้บนผิวของคอดหอย ถ้าสอดเครื่องมือผ่านช่องเหงือก เครื่องมือก็จะเข้าไปในห้องเหงือก (gill chamber) ผนังข้างหน้าและข้างหลังของห้องเหงือก ๔ ห้องแรก จะมีผิวเหงือกหรือ demibranch ติดอยู่ ส่วนห้องเหงือกสุดท้าย (ห้องที่ ๕) นั้นไม่มี demibranch ในผนังข้างหลัง กระดูกอ่อน hyoid คำจุน demibranch ในผนังข้างหน้าของห้องเหงือกห้องแรก ความสัมพันธ์ของ demibranchs ที่เหลือกับ pharyngeal arches นั้นได้แสดงไว้ในรูป ๑๒-๑ Demibranch ที่อยู่บนผนังข้างหน้าของห้องเหงือกเรียกว่า pretrematic demibranch

ส่วน demibranch ที่อยู่บนผนังข้างหลังของห้องเหงือกเรียกว่า posttrematic demibranch เยื่อที่แยก demibranchs ทั้งสองของ gill arch อันหนึ่งเรียกว่า interbranchial septum ซึ่งแข็งแรงได้โดยก้านเหงือก (gill rays) ที่เป็นกระดูกอ่อนซี่เล็ก ๆ Gill rakers คือส่วนที่ยื่นออกจากกระดูกอ่อนของเหงือกเข้าไปในคอหอย เพื่อปกป้องทางเข้าของห้องเหงือก Demibranchs ทั้งสองของ gill arch อันหนึ่งรวมกับ interbranchial septum กระดูกอ่อน เส้นเลือด กล้ามเนื้อ branchiometric เส้นประสาท และเยื่อเกี่ยวพัน ที่เกี่ยวข้อง ประกอบกันขึ้นเป็น holobranch • อันน้ำเข้ามาสู่คอหอยโดยทางปากหรือ spiracle และผ่านเข้าไปในห้องเหงือก-

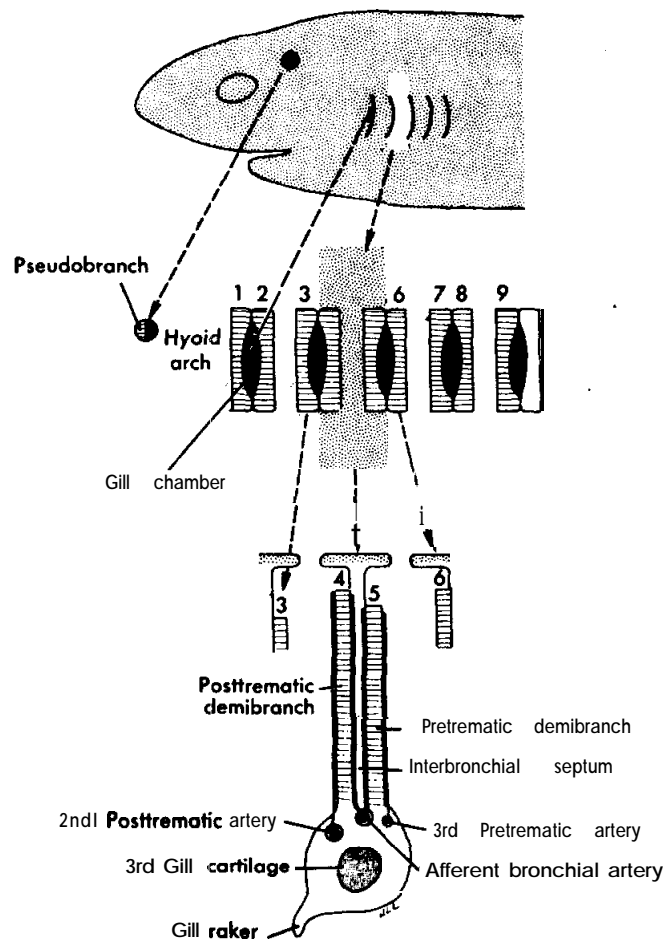


Fig. 12-1. Gills in *Squalus acanthias*, a shark with a spiracle, five naked gill slits, and nine demibranchs (1 to 9). The fourth visceral arch, which is the second holobranch, has been excised and displayed in cross section.

ซึ่งเป็นแหล่งที่นำมาสัมผัสกับ demibranchs ส่วนหลังนี้ประกอบด้วยเหงือก (gill filaments) มากมายซึ่งอุดมด้วยเส้นเลือดฝอย เส้นเลือดฝอยรับเลือดเข้ามาทาง afferent branchial arterioles และระบายออกทาง efferent branchial arterioles น้ำถูกขับออกจากห้องเหงือกโดยกล้ามเนื้อ branchiomic ทางด้านหน้าของช่องเหงือกช่องแรก มี spiracle อยู่ ๑ ช่อง ในศัพท์ spiracle มีขนาดเท่ากับช่องเหงือก แต่มันไม่สามารถเจริญได้เท่ากับช่องอื่น ๆ ที่ปรากฏเป็นร่องรอยของ demibranch ซึ่งเจริญอยู่บนผนังข้างหน้าของ spiracle นั้นเรียกว่า pseudobranch

ปลากระดูกบรูส่วนใหญ่เป็น pentanchid คือมีช่องเหงือก ๕ ช่อง แต่ Hexanchus ซึ่งเป็นฉลามอีกชนิดหนึ่งนั้นมี ๖ ช่องกับ spiracle ๑ ช่อง และ Heptanchus มี ๗ ช่องซึ่งเป็นจำนวนที่มากที่สุดของช่องเหงือกในสัตว์มีกระดูกสันหลังที่มีซากบรรพชีวินวิทยา

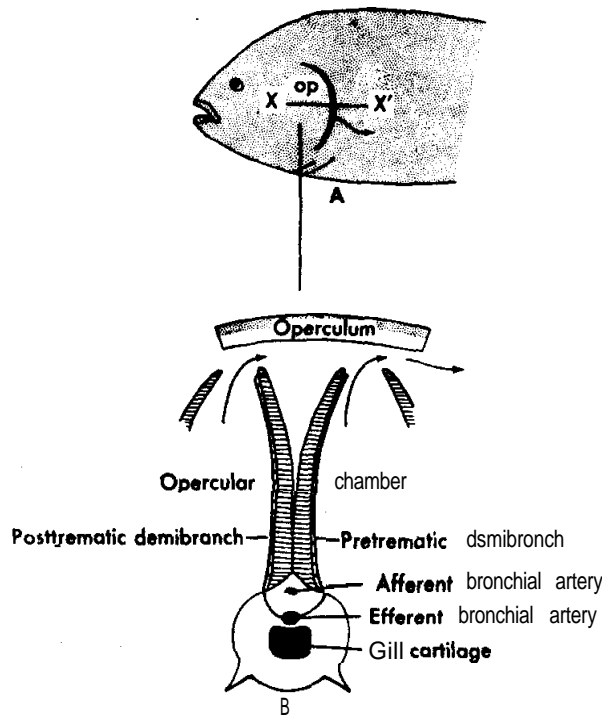


Fig. 12-2. Operculum and gill of a teleost. A, The operculum, **op**, extends caudad over the gills from the hyoid arch. B, Cross section of one h&branch in the plane X to X'. Arrows indicate direction of efferent water flow.

โคกก็ตาม ช่องเหงือกทั้ง ๕ ช่องในปลากระเบนเต็มวัยอยู่ทางคานล่างของร่างกายซึ่งแบน (รูป ๑๒-๒๐) แต่ spiracle นั้นอยู่ทางคานบนถัดไปจากตาและใช้สำหรับรับน้ำเข้ามา แต่อย่างไรก็ดี ในคัพภะของปลากระเบน ช่องเหงือกและ spiracle จะเรียงแถวกันอยู่ที่คานข้างของคอหอย ในปลากระดูกกรูบเต็มวัยบางชนิด spiracle จะถูกปิดโดยเยื่อแผ่นหนึ่ง

Holocephalan สกุลหนึ่งคือ Chimaera มีกระพุ้งเหงือก (gill pouches) เพียง ๔ อันเท่านั้น มี spiracle ปิด มี interbranchial septa สั้น และมี operculum ที่เป็นเนื้อยื่นไปข้างหลังจาก hyoid arch และปิดเหงือกไว้ ในลักษณะเหล่านี้ มีอยู่หลายอย่างที Chimaera คล้ายคลึงกับปลากระดูกแข็ง

ในปลากระดูกแข็ง การมีช่องเหงือก ๕ ช่องนั้น คือกฎ แต่ก็มีข้อยกเว้น Operculum ซึ่งเป็นแผ่นกระดูกแข็งที่เกิดจาก hyoid arch จะยื่นไปข้างหลังเหนือช่องเหงือก (รูป ๑๒-๒, A) ผลก็คือเกิดเป็น opercular cavity ขึ้นซึ่งเปิดออกทางช่องรูปร่างพระจันทร์ crescentic cleft) (หรือเป็นช่องเปิดขนาดเล็กในปลาไหล) ทางคานหน้าของ pectoral girdle ไม่น้อยนักที่ opercular chambers ข้างซ้ายและขวาเปิดออกทางช่องเปิดร่วมช่องหนึ่งในเส้นกลางตัวคานล่าง การเคลื่อนไหวของ operculum ช่วยให้น้ำไหลผ่านเหงือกได้ Interbranchial septum ยื่นไม่ถึงผิวหนัง และในปลากระดูกแข็งมันจะสั้นว่า demibranchs (รูป ๑๒-๒, B) Spiracle นั้นมีอยู่ใน chondrosteans โบราณ (รูป ๑๒-๓, Acipenser) แต่มันจะเปิดในระหว่างชีวิตคัพภะของปลายุคใหม่และในปลาหมึก (รูป ๑๒-๓, Gadus, Protopterus) Demibranchs บน hyoid arch จะหายไปในปลากระดูกแข็งส่วนใหญ่ และ demibranchs ยังหายไปเพิ่มขึ้นอีกในปลาหมึกบางชนิด

สัตว์ไม่มีขากรรไกร (agnathans) Agnathans ที่ยังมีชีวิตอยู่นั้น มีกระพุ้งเหงือก ๖ ถึง ๑๕ คู่ Myxine glutinosa ตามปกติมี ๖ คู่ แต่บางครั้งก็มี ๕ หรือ ๗ คู่ สปีชีส์ต่าง ๆ ของ Bdellostoma มี ๕ ถึง ๑๕ คู่ ในระหว่าง lamprays ด้วยกัน, Petromyzon มี ๔ คู่ตอนเป็นคัพภะและ ๗ คู่ตอนเป็นตัวเต็มวัย

กระพุ้งเหงือกของ agnathans นั้นติดต่อกับคอหอยโดย afferent branchial ducts และไปสู่ภายนอกโดย efferent branchial ducts ใน My-

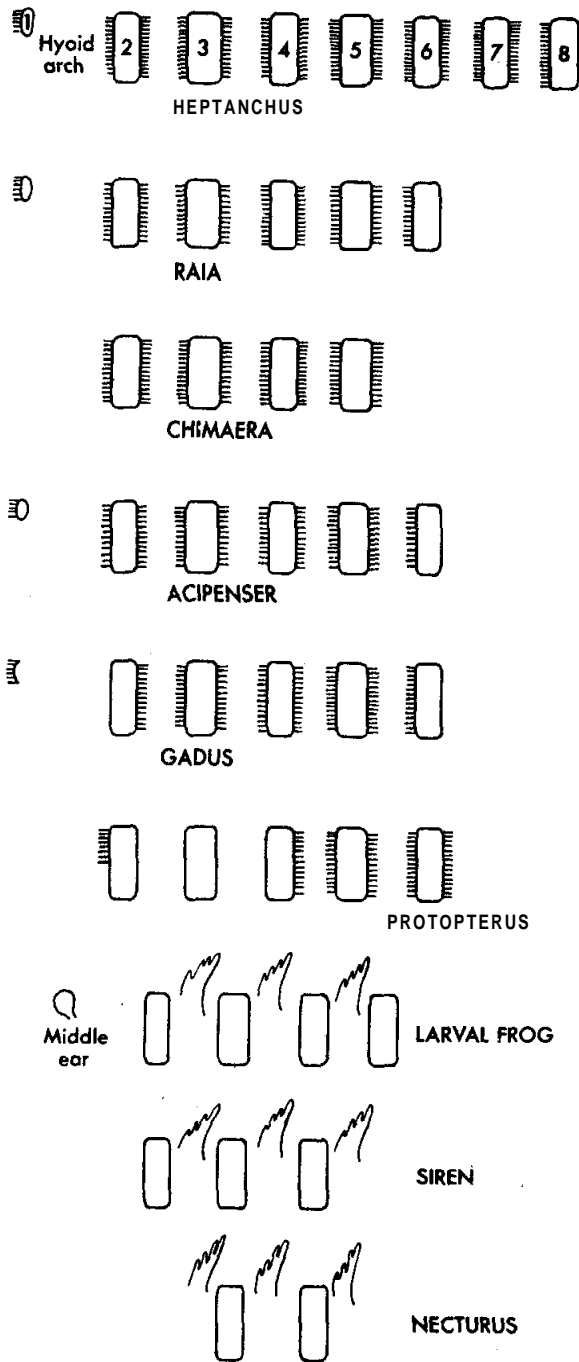


Fig. 12-3. Open pharyngeal slits in selected aquatic vertebrates and distribution of gill surfaces (horizontal lines) in fishes. *Heptanchus* closely resembles the basic pattern. *Gadus* (the cod) has a pseudobranch on the operculum, and the spiracle is closed. 1 to 8, Pharyngeal slits. The position of external gills is indicated in the amphibians.

xine และพวกพ้อง, efferent ducts จะรวมกันไปเปิดออกโดยทางช่องเปิดภายนอก รวมกันช่องหนึ่งบนแต่ละข้าง (รูป ๑๒-๔)

ทิศทางการไหลของกระแสโลหิตที่ ไช้หายใจนั้นแตกต่างกันในปลาปากกลมและปลา hagfish ในปลาปากกลม น้ำเข้ามาโดยทางช่องเหงือกภายนอก และถูกขับออกโดยทางเดียวกันนี้ อันนี้จำเป็นที่สุดเมื่อปลาปากกลม ไช้กรวยปากยัดคึกกับปลาที่เป็น host เพราะ nasal duct ไม่ติดต่อกับคอหอย (รูป ๑๒-๕) ใน hagfish น้ำเข้ามาโดยทางรูจุมกและยานไปโดยทาง nasopharyngeal duct ไปสู่คอหอย (รูป ๑๒-๔)

การไหลของน้ำที่ไช้หายใจใน hagfish ดำเนินอยู่ได้โดยการบีบของ velar chamber ที่ปลายคานหน้าของคอหอย ซึ่ง nasopharyngeal duct มาเปิดเข้าผนังของ velar chamber ประกอบด้วยกล้ามเนื้อ constrictor บางส่วน และถูกทำให้แข็งแรงโดยส่วนยื่นข้างหลังของกระดูก(อ่อน)เหงือกอันแรก ผนังนี้เต้น ๕๐ ถึง ๑๐๐ ครั้ง/นาทีในสัตว์ที่ตื่น และ ๒๕ ถึง ๓๐ ครั้ง/นาทีในสัตว์ที่หลับ ขบวนการจะบีบน้ำเข้าไปในคอหอยและสร้างสูญญากาศขึ้น ซึ่งจะคืบหน้าเพิ่มเติมมาจากทางรูจุมก

ใน hagfish เฉพาะทางคาน

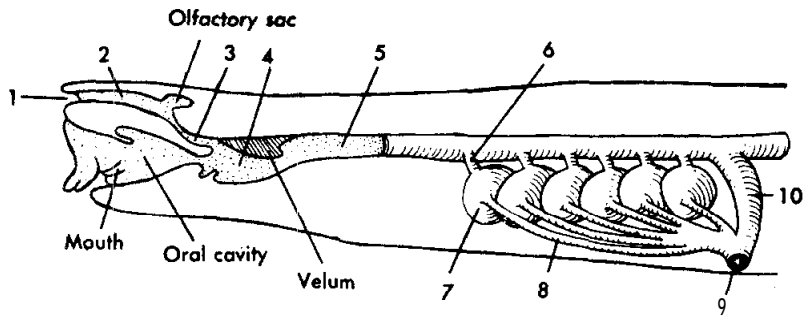


Fig. 12-4. Respiratory system in the hagfish *Myxine glutinosa*, lateral view. 1, Naris; 2, nasal duct; 3, nasopharyngeal duct; 4, velar chamber; 5, pharynx; 6, afferent bronchial duct; 7, gill pouch; 8, efferent bronchial duct; 9, common external gill aperture; 10, pharyngocutaneous duct. The gill pouches and ducts are paired, but only the left side is shown.

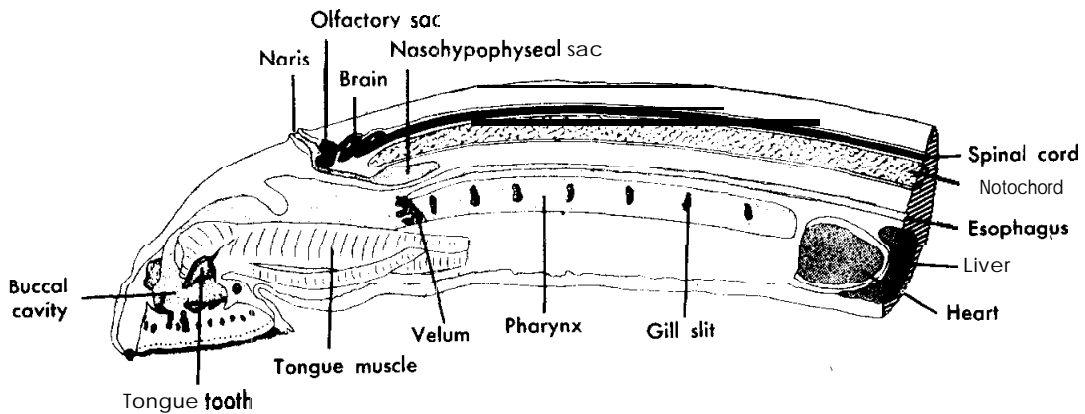


Fig. 12-5. Cephalic end of the adult lamprey *Petromyzon*, sagittal section. The nasal duct from the naris terminates in the nasohypophyseal sac.

ซ้ายข้างเดียว จะมี pharyngocutaneous duct เชื่อมคอดูดกับ efferent branchial duct อันสุดท้ายหรือกับภายนอก (รูป ๑๒-๔) เป็นครั้งแรกที่เศษของหรืออนุภาคที่มีขนาดใหญ่เกินไปที่จะเข้ามาทาง afferent branchial duct จะถูกขับให้ผ่านทาง pharyngocutaneous duct ในการเจริญทางคัพภะ ท่อนี้เกิดขึ้นเช่นเดียวกับ กระพุ้งเหงือก และอาจจะเป็นไปได้ว่าท่อนี้คือกระพุ้งเหงือกที่เปลี่ยนแปลงไป

คอดูดในปลาปากกลมดูดแมงออกเป็นหลอดอาหารทางค่านบนและคอดูดทางค่านล่างในขณะที่มีการเปลี่ยนแปลงรูปร่าง เพื่อว่าคอดูดในตัวเต็มวัยจะได้มีปลายตัน (รูป ๑๒-๕)

เหงือกตัวอ่อน (LARVAL GILLS) เหงือกตัวอ่อนเจริญอยู่ในปลาปากกลม

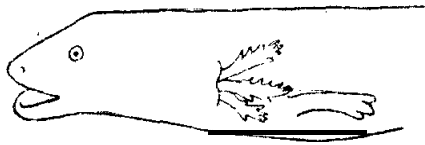
ปลากระดูกทรู ปลา ray-finned บางชนิด และในสัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบกวัยอ่อนทั้งหมด (รูป ๑๒-๖) ในสัตว์ที่ไข่หรือตัวอ่อนอยู่ในเยื่อหุ้มไข่หรือในตัวแม่ เหงือกตัวอ่อนมักจะยื่นเข้าไปในไข่แดง ในช่องเหลวของมดลูก หรือในสิ่งแวดล้อมอื่น ๆ ซึ่งเป็นแหล่งบริการสำหรับการดูดซึมอาหารและออกซิเจน

ในลูกกบ ก่อนที่ช่องเหงือกจะทะลุ เหงือกภายนอกจะเจริญเป็นส่วนยื่นคล้ายนิ้วมืออยู่บนผิวค่านอกของ pharyngeal arches III ถึง V ต่อมา pharyngeal pouches II ถึง V ทะลุออกมาข้างนอกเป็นช่องเหงือก ๔ ช่อง และผนังของช่องเหงือกเหล่านี้จะพับเพื่อสร้างเหงือกภายในขึ้นมาชุดหนึ่ง จาก hyoid arch มี operculum ที่เป็นเนื้อเจริญไปข้างหลังคลุมบริเวณเหงือกไว้ทั้งหมด ต่อมาเหงือกภายนอกจะถูกลบไปและเหงือกภายในจะทำหน้าที่ตลอดส่วนใหญ่ของระยะที่เป็นลูกกบ

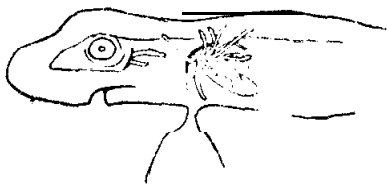
ในตัวอ่อนของ urodeles และงูคิน มีร่องรอยของ operculum เกิดขึ้นแต่จะกลายเป็นเพียงรอยพับเล็ก ๆ อยู่บน hyoid arch ดังนั้นเหงือกจึงไม่มีสิ่งปกปิดอยู่ทาง-



A. POLYPTERUS



B. AMPHIUMA



C. SCYLLIUM

Fig. 12-6. Larval external gills of a bony fish, A, an amphibian, B, and an elasmobranch, C.

ค่านข้างของหัว ซึ่งเป็นแหล่งที่เหงือกยังคงมีอยู่ต่อไปในพวก perennibranchiates (มีเหงือกอย่างถาวร) เหงือกภายนอกของ ~~Neotriturus~~ อยู่บน pharyngeal arches III ถึง V

กระเพาะลมและจุกก่าเบ็ดของ

ปลอก สัตว์มีกระดูกสันหลังเกือบทุกชนิดจากปลาถึงคน จะมีส่วนยื่นเตี้ยที่เกิดจากคอหอยหรือหลอดอาหาร ซึ่งจะกลายเป็นถุงเตี้ยหรือคู้ที่เต็มไปด้วยก๊าซที่มาจากบรรยากาศโดยตรงหรือทางอ้อม ถุงลมเหล่านี้ (pneumatic sacs) เรียกว่ากระเพาะลม (swim bladder) หรือปลอก (lungs) แล้วแต่หน้าที่ของมัน สัตว์มีกระดูกสันหลังเตี้ยวัยที่ไม่มี

ถุงลมโตแก่ ปลาไม่มีซากกระดูก ปลากระดูกกรวย ปลากระดูกแข็งทะเล ๒-๓ ชนิด ปลาที่อาศัยอยู่ตามก้นน้ำบางชนิดเช่น flounders และสัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบกที่มีหาง ๒-๓ ชนิด นอกจากนั้น ปลากระดูกกรวย ปลากระดูกแข็ง และ urodeles บางชนิด ก็ไม่มีถุงลมเหล่านี้ในคัพภะแต่มีในตัวเต็มวัย นอกจากพวก agnathans ซึ่งเราไม่ทราบอะไรเกี่ยวกับเทือกเดาเหลากของมันแล้ว ก็สามารถกล่าวได้ด้วยความมั่นใจอย่างสูงว่า สัตว์มีกระดูกสันหลังที่ไม่มีถุงลมเล็กชิ้นนั้น เพราะปัจจัยทางพันธุกรรม (genetic factors) ที่จำเป็นต่อการชักนำให้เกิดถุงลมโตหายไป หลังจากที่ได้ขึ้นออกมาแล้ว ถุงลมอาจจะยังคงติดอยู่กับ foregut ควบห่อเดียว ซึ่งในกรณีนี้ห่อจะทำหน้าที่เป็นท่ออากาศ (air duct) หรือห่อนี้อาจจะหายไปในคัพภะ ทำให้ถุงลมเต็มวัยไม่มีท่อ ต่อจากนี้ไปถุงลมจะถูกเรียกว่าปอดในสัตว์สี่เท้าและกระเพาะลม (air sacs หรือ swim bladders) ในปลา

กระเพาะลมอาจจะปูดหรือเดี่ยว และท่ออากาศซึ่งเมื่อมีอยู่ในตัวเต็มวัย มักจะติดอยู่กับหลอดอาหารทางด้านบนหรือด้านข้าง (รูป ๑๒-๓) ไม่ยอมนักที่ท่ออากาศจะติดต่อกับหลอดหรือกระเพาะอาหาร กระเพาะลมนั้นอยู่ชิดกับไตและพองขึ้นเข้าไปใน coelom ไม่มากนักเลย (รูป ๑๔-๑๓) ผนังของกระเพาะลมนั้นมีเนื้อเยื่อเยื่อหนุ่และกล้ามเนื้อเรียบ และมีเยื่อที่ค่อนข้างเรียบ ปลาจะถูกเรียกว่าเป็น physostomous เมื่อท่อเปิด หรือ physoclistous เมื่อท่อปิด ปลากระดูกแข็งส่วนใหญ่เป็น physoclistous ปลากระดูกแข็งที่เป็น physostomous ได้แก่ catfish ปลาคาร์พ ปลาไหล ปลาตะลุมพุก ปลาพิคเคอเรส ปลาแซลมอน และปลาอื่น ๆ

บทบาทที่สำคัญของกระเพาะลมคือ ทำหน้าที่เป็นอวัยวะปรับ บ.พ. (hydrostatic organs) ปริมาตรของก๊าซในถุงสามารถจะถูควบคุมไว้โดยสัตว์ในน้ำ ซึ่งจะเปลี่ยนแปลงความดันเฉพาะของปลาและเพิ่มหรือลดแรงลอยตัว ก๊าซในกระเพาะลมที่ปรับ บ.พ. นั้นมักจะมาจากเลือด ก๊าซจะถูกส่งเข้าไปในช่องของกระเพาะลมจากตาข่ายของเส้นเลือดแดงและค่าที่ซดและซับซ้อน (rete mirabile) ในเยื่อของกระเพาะลม และมีชื่อว่าคอมแดง (red gland) เส้นเลือดแดงที่มาเลี้ยงคอมแดงนั้นมาจาก coeliac artery. ส่วนเส้นเลือดดำจะเปิดเข้าไปใน hepatic portal vein ก๊าซถูกดูดซับในบริเวณของเยื่อผนังที่เปลี่ยนแปลงไปซึ่งอยู่ใกล้กับปลายทางหางของกระเพาะลม หรือในพวก physosto-

mes ก๊าซอาจจะพุ่งออกทางปาก เมื่อมีท่ออากาศอยู่ อากาศอาจจะถูกกลืนเข้าไป แต่ก๊าซส่วนใหญ่จะมาจาก rete และท่อนั้นเป็นทางออก ชนิดของก๊าซจะแตกต่างกันในระหว่างปลา กระเพาะลมบางชนิดมีไนโตรเจนเกือบบริสุทธิ์ (๘๘ เปอร์เซ็นต์) บางชนิดมีออกซิเจนมากถึง ๘๗ เปอร์เซ็นต์ และกระเพาะลมทั้งหมดจะมีก๊าซของบรรยากาศครบทั้ง ๔ ชนิดคือ ไนโตรเจน คาร์บอนไดออกไซด์ ออกซิเจน และอาร์กอน ในปลาน้ำลึก ไนโตรเจนอาจจะถูกส่งจากเลือดเข้าไปในท้องของกระเพาะลมที่มีแรงดันจากความดันของไนโตรเจนสูงถึง ๑๐ บรรยากาศ

นอกจากจะมีบทบาทในการปรับ จ.พ. แล้ว กระเพาะลมยังทำหน้าที่อื่น ๆ อีก ในปลากระดูกแข็งกลุ่มหนึ่ง (Cypriniformes) มีกระดูกแข็งขนาดเล็กอยู่ชุดหนึ่งคือ weberian ossicles ซึ่งเชื่อมปลายด้านหน้าของกระเพาะลมกับ sinus impar ซึ่งเป็นส่วนยื่นของ perilymph cavity (รูป ๑๒-๗) การสั่นไหวความถี่ต่ำ ๆ ของก๊าซภายในกระเพาะลมซึ่งเกิดจากคลื่นในน้ำที่มีความถี่เดียวกัน จะถูกถ่ายทอดโดยกระดูกชุดดังกล่าวไปยัง membranous labyrinth ดังนั้นปลาเหล่านี้จึงสามารถได้ยินเสียงได้

ในปลากระดูกแข็งบางชนิดก็คล้ายกับปลาตะลุมทุก จะมีส่วนยื่นของกระเพาะลมยื่น

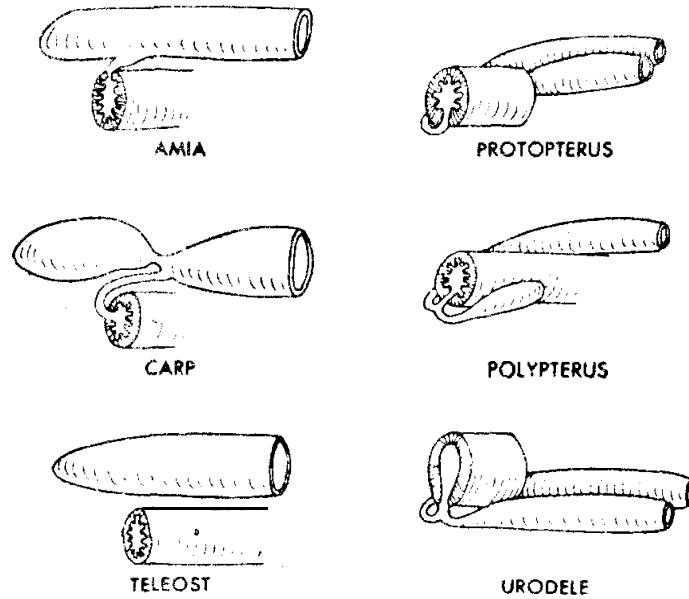


Fig. 12-7. Swim bladders and lungs in aquatic vertebrates. In many teleosts the embryonic pneumatic duct later closes, and the swim bladder thereafter has no connection with the gut.

เข้าไปในหัวใจไปสัมพันธ์อยู่กับ membranous labyrinth ยังไม่ได้มีการพิสูจน์ว่าอันนี้เป็น
อวัยวะทั้งเสียง มันอาจจะเกี่ยวข้องของการรับรู้ความรู้สึก สิ่งที่สนับสนุนความคิดอันหลังนี้
คือความจริงที่ว่า ในบางสปีชีส์ของปลาเหล่านี้มีท่อของกระเพาะลมวิ่งไปสู่ vent อย่างน่าทึ่ง
ในปลา ๒-๓ ชนิด การหดตัวของกล้ามเนื้อลายที่ติดอยู่กับกระเพาะลม จะทำให้
กระเพาะลมเปลี่ยนแปลงเสียงออกมา หรือบีบอากาศให้ไหลไปมาระหว่างห้องของกระเพาะลมที่แยก
ออกจากกันโดยกล้ามเนื้อหูก เช่นในปลา croakers และ grunners

กระเพาะลมทำหน้าที่เป็นปอดในปลา holosteans และ Polypterus
(ปลา ray-finned ยุคเก่า) และในปลา dipnoans มากมาย ในปลาที่กลืนอากาศ
เหล่านี้ กระเพาะลมถูกบดด้วยเยื่อค้ำ ๆ และอาจจะมีถุงอากาศ (air sacs) ขนาดจิ๋วเป็นพัน
พันดูลงคล้ายปอดของสัตว์สี่เท้าชั้นต่ำ (รูป ๑๒-๔) ท่อของกระเพาะลมเปิดเข้าไปในคอหอย
ในปลา Polypterus เข้าไปในหลอดอาหารในปลา dipnoans ในปลาทั้งสองชนิดนี้
กระเพาะลมถูกเลี้ยงโดยเส้นเลือดแดงที่มาจาก aortic arch อันที่ ๖ ของคัพภะ และใน
ปลา dipnoans นั้นเลือดเสียจะกลับเข้าสู่ atrium ซ้าย

ความคล้ายคลึงกันอย่างมากประหลาดระหว่างกระเพาะลมและปอดนั้น เป็นสิ่งแนะ-
อย่างหนักแน่นว่าทั้งสองนี้เป็นอวัยวะอย่างเดียวกัน ซึ่งได้ดัดแปลงไปเพื่อการหายใจแบบ aeri-
al respiration ในบางสปีชีส์ หรือเพื่อหน้าที่อื่นในสปีชีส์อื่น ๆ น่าจะเป็นไปได้ว่า
ถุงลมได้เกิดมาจากคู่มือหนึ่งของกระพุ้งคอหอยคานกลางอันที่อยู่ทางหลัง ๆ อันนี้เป็นสภาพที่เกิดขึ้น
ใน placoderms ถ้าเป็นเช่นนั้น ส่วนยื่นคู่มือนี้จะคงเชื่อมกันในช่วงใดช่วงหนึ่งของสาย-
บรรพบุรุษ หรือกระพุ้งอันหนึ่งได้หายไป (อย่างหลังนี้เกิดขึ้นจริง ๆ ในระหว่างการเจริญของคัพ-
ภะใน Neoceratodus)

ปอดและท่อของปอด (LUNGS AND THEIR DUCTS) ปอดของสัตว์สี่เท้า
เกิดเป็นส่วนยื่นออกมาจากพื้นก้นทางของคอหอย (รูป ๑๒-๕) อันเดียว ช่องเปิดในแนวกลาง
ค้ำที่พื้นของคอหอยจะกลายเป็น glottis ส่วนยื่นของปอด (lung bud) ที่ไม่เป็นคู่นี้
จะยาวออกเพียงเล็กน้อยเท่านั้นก่อนที่จะแยกออกเป็นสองส่วน ซึ่งจะกลายเป็นปอดทั้งสองข้างต่อ
ไป (รูป ๑๒-๕) ส่วนทั้งสองจะกันไปทางทางใต้ foregut จนกระทั่งพองออก เข้าไป-

ใน coelom ของคัพภะทางข้างของหัวใจ ในขณะที่ส่วนดังกล่าวกันเข้าไปใน coelom นั้น มันจะดันเอา peritoneum ติดไปด้วยซึ่งจะกลายเป็น visceral pleura ส่วนของคัพภะ (lung bud) ที่อยู่ระหว่าง glottis และปอดนั้น ปกติจะเจริญไปเป็นกล่องเสียง (larynx) และหลอดลม (trachea) การแตกแขนงของหลอดลมในนกและสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมจะซับซ้อนมากกว่าในสัตว์สี่เท้าชั้นต่ำ

กล่องเสียง (larynx) ใน necturus และ urodeles ชั้นต่ำ มีลักษณะ ๓ ชนิด กล่องเสียงประกอบด้วยกระดูกอ่อนที่ล้อมรอบ glottis อยู่ ๑ คู่ สัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบกส่วนใหญ่ สัตว์เลื้อยคลาน และนก จะมีกระดูกอ่อนอยู่ ๒ คู่ (รูป ๑๒-๘) คือ arytenoid และ cricoid (arytenoid และ cricothyroid ในกระเซ) ในนก, cricoid มักจะมีส่วนแยกที่เรียกว่า procricoid

โครงกระดูกของกล่องเสียงของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมประกอบด้วยกระดูกอ่อน arytenoid ที่เป็นคู่ในขอบบนของ glottis กระดูกอ่อน cricoid รูปวงแหวน ๑ อัน



Fig. 12-8. Swim bladders (lungs) of the African lungfish.

และกระดูกอ่อน thyroid ๑ อันซึ่งเกิดมาจาก anlagen ที่ ๒ คู่ (รูป ๑๒-๑๐) Procricoid อาจจะเกิดขึ้นเหมือนในนก กระดูกอ่อนขนาดเล็กอื่น ๆ เช่น cuneifor-

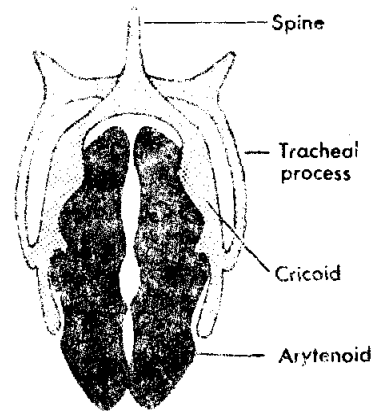


Fig. 12-9. Laryngeal skeleton of a frog. The glottis lies between the two arytenoid cartilages. The tracheal process is part of the cricoid cartilage.

ms, corniculates, และอื่น ๆ จะเจริญควบคู่ไปกับ arytenoid ใน ๓-๓ สปีชีส์.
 ในคูดปากเมื่อ กระดูกอ่อนของกล่องเสียงเต็มวัยจะเป็นคู่ทั้งหมด (รูป ๔-๑๗) เช่นเดียวกับ vis-
 ceral cartilages ที่กระดูกเหล่านี้เจริญขึ้นมา

มี vocal cords ที่ง่ามของกล่องเสียงของ สัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบก, lizards

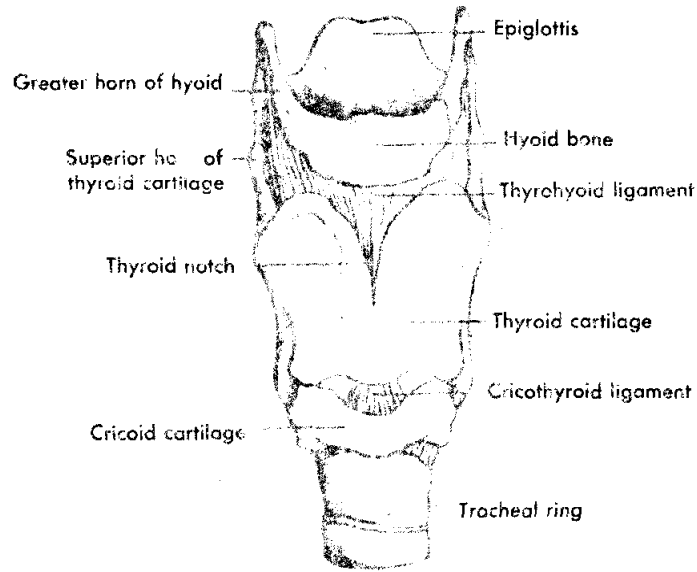


Fig. 12-10. Human larynx, frontal view. The arytenoid cartilages are located dorsally and cannot be seen from this view. (From Francis: Introduction to human anatomy, ed. 5, St. Louis, 1968, The C. V. Mosby Co.)

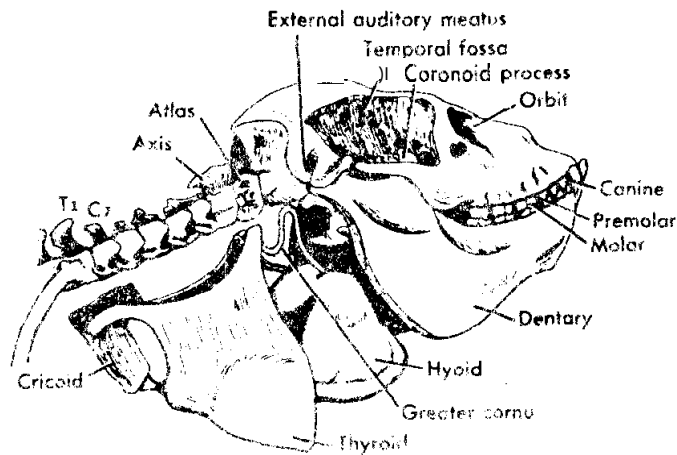


Fig. 12-11. Modification of hyoid bone and larynx in the howler monkey.

บางชนิด และสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนมส่วนใหญ่ นอกจากสัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบกตัวผู้ กบตัวเมีย ๒-๓ ชนิดเช่น *Rana pipiens* และสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนมแล้ว, vocal cords ของสัตว์อื่นที่สามารถทำเสียงให้หูคนได้ยินนั้นมีน้อยมาก Anurans ตัวผู้หลายชนิดจะมี vocal sac เป็นคูหรือเดี่ยวเพื่อขยายเสียง (รูป ๑๑-๑๐) ส่วนสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนมใช้ air sinuses ในกะโหลกทำหน้าที่ขยายเสียง มี vocal cords เทียมที่แบบบางคู่หนึ่งอยู่ทางด้านหน้าของ vocal cords แต่ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนมบางชนิด การสั้นของ vocal cords เทียมในแนว ทำให้เกิดเสียงแนวกรนขึ้น Vocal cords แท้ไม่มีอยู่ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนม ๒-๓ ชนิด รวมทั้ง hyppopotamuses ด้วย

กล่องเสียงมีการเปลี่ยนแปลงที่น่าสนใจหลายอย่างในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนม เช่น ของลิง howler นั้นมีขนาดใหญ่มาก (รูป ๑๒-๑๑) กระดูก thyroid และ hyoid ของลิงชนิดนี้เป็นแผ่นใหญ่มาก ซึ่งทำให้เหมือนกับเป็นการเป็นคอหอยพอก ระหว่าง vocal cords แท้และเทียมบนแต่ละข้างนั้นมีห้องคล้ายถุงที่เรียกว่า laryngeal ventricle หรือ sinus of Morgagni นี่คือห้องปรับเสียงที่ทำให้เสียงร้องอันประหลาดของลิงชนิดนี้ ก้องลึกเข้าไปในป่า Sinuses ที่คล้ายคลึงกันนี้ยังมีอยู่ใน apes บางชนิด และห้องปรับเสียงที่เป็นร่องรอยก็พบอยู่ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนมส่วนใหญ่

ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนมจำนวนมาก มีกล่องเสียงยื่นเข้าไปใน nasopharynx อันนี้ทำให้ pharyngeal chiasma (รูป ๑๑-๑๐, B) ซึ่งเป็นแหล่งที่อาหารและกระแส-

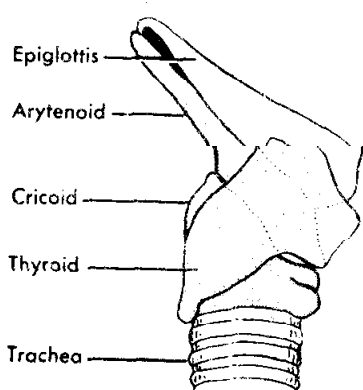


Fig. 12-12. Laryngeal skeleton of a whale The epiglottis and arytenoid extend into the nasopharynx.

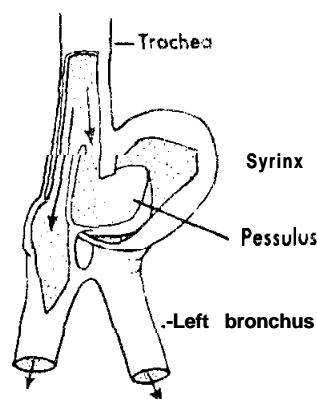


Fig. 12-13. Asymmetrical bronchotracheal syrinx of a canvasback duck Arrows indicate path of inhaled air

อากาศที่คักกันในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนมบางชนิด หายไป ในปลา วาฬ กลองเสียงยอมให้มีการหายใจเข้าอากาศเข้าอย่างรวดเร็วหลังจากที่น้ำได้ถูกพ่นออกจากรูจมูกขณะที่มันขึ้นมาสู่น้ำแล้ว แม้ว่าช่องปากอาจจะรับน้ำไหลผ่านอยู่ก็ตาม ใน marsupials กลองเสียงจะป้องกันมิให้น้ำนมที่บีบออกมาจากคอมันนมของแม่ เข้าไปในหลอดอาหารของลูก ถูกดูดเข้าไปในปอดขณะที่ลูกหายใจ อย่างไรก็ตาม อากาศที่ผ่านโดยทางนี้ไม่สามารถจะถูกเปลี่ยนไปเป็นค่าพุกที่ต้องใช้สันและริมฝีปากได้ กลองเสียงของคนอยู่ในตำแหน่งที่ช่วยให้พูดได้

Epiglottis ของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนมเป็นแผ่นกระดูกอ่อนอยู่ที่พื้นคอหอยทางหัวของ glottis (รูป ๑๒-๐ และ ๑๒-๑) มีส่วนยื่นที่คล้ายลิ้นของมันแต่ไม่มีกระดูกอ่อนอยู่ในตำแหน่งนี้ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนม

หลอดลมและกลองเสียง (trachea and syrinx) หลอดลม (trachea) มีความยาวพอ ๆ กับคอโดยประมาณ ดังนั้นหลอดลมจึงสั้นในสัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบกและยาวใน amniotes ในนก จระเข้ และเต่าบางชนิด หลอดลมยาวกว่าคอและซด ฉะนั้นหลอดลมถูกป้องกันจากการแพ้ยวกระดูก (อ่อนหรือแข็ง) หรือในสัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบกบางชนิดโดยแผ่นกระดูกอ่อน วงกระดูกหลอดลมมักจะไม่สมบูรณ์ทางด้านบน และปลายทั้งสองถูกยึดไว้ด้วยกล้ามเนื้อเรียบซึ่งควบคุมขนาดของท่อโดยอัตโนมัติ อย่างไรก็ตาม ในจระเข้และนกกวงกระดูกสมบูรณ์ทั้งหมด และในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนมอื่น ๆ วงกระดูกจะสมบูรณ์ในส่วนหัวของคอ ความปกติหลอดลมจะแยกออกเป็นสองท่อเพื่อเป็น bronchi ยกเว้นใน urodeles ชั้นคำซึ่งปอดจะติดต่อกับหลอดลมโดยตรง Bronchi ก็มีวงหรือแผ่นกระดูกให้ความแข็งแรงเช่นเดียวกัน

ตรงที่ trachea แยกออกเป็น ๒ bronchi ในนกนั้น จะมีกลองเสียง (syrinx) ขนาดเล็กหรือใหญ่ ๑ อัน ซึ่งเป็นกลองเสียงพิเศษที่พบเฉพาะในนกเท่านั้น Syringes มีอยู่ ๓ ชนิดคือ bronchotracheal, tracheal, และ bronchial

ใน bronchotracheal syrinx (รูป ๑๒-๑๓) วงกระดูกอื่น ๆ ของหลอดลมหลายวง และวงกระดูกชนิดครึ่งวงของบรอนไคแรกๆ จะให้ความแข็งแรงแก่ผนังของห้องปรับเสียงที่เรียกว่า tympanum ซึ่งมีส่วนพับของเยื่อกลองเสียงยื่นเข้าไป นอกจากนั้นยังอาจมี pessulus ซึ่งเป็นกระดูกแข็งที่มี semilunar membrane อยู่ในห้องปรับเสียงอีกด้วย เสียงเพลงและเสียงร้องของนกเกิดขึ้นได้เมื่อส่วนพับและ membranes ถูกดึงให้

ตั้งโดยการหักตัวของกล้ามเนื้อสองเสียง ขณะที่อากาศถูกดันออกมาจากปอด Broncho-tracheal syrinx อาจอยู่ในแนวเส้นกลางตัวหรือไม่มีสมมาตรก็ได้

ชนิดอื่น ๆ ของ syrinxes นั้นซับซ้อนน้อยกว่า ใน tracheal syrinx ส่วนคานข้างของวงกระดูกอันท้าย ๆ ของหลอดลมหลายวงได้หายไป ทำให้ผนังที่เป็นเยื่อไม่มีอะไรค้ำจุนซึ่งจะสั่นและเกิดเสียงขึ้น ใน bronchial syrinx ผนังที่เป็นเยื่อที่อยู่ระหว่างกระดูกอ่อน ๒ อันของ bronchi จะยื่นเข้าไปในช่อง (lumen) เมื่อกระดูกอ่อนทั้งสองถูกดึงเข้าหากัน การสั่นของส่วนยื่นนี้ทำให้เกิดเสียงขึ้น

ปอด (lungs)

สัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบก

ปอดของสัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบกเป็นถุงธรรมดา ๆ สองถุง (รูป ๑๒-๑๔) ปอดจะยาวใน urodeles และเป็นกระเปาะใน anurans เพราะว่าพวกหลังนี้มีลำตัวสั้นและกว้าง ปอดคู่นี้อยู่ใน pleuroperitoneal cavity ร่วมกับอวัยวะภายในอื่น ๆ เยื่อปอดอาจจะเรียบโดยตลอด หรืออาจจะเป็นถุงในส่วนที่ใกล้หัวใจ หรืออาจจะเป็นกระเปาะโดยตลอด ปอดข้างซ้ายของงูกินเหลือเป็นร่องรอย และในซาลาแมนเดอร์ที่อาศัยอยู่ในลำธารภูเขาหน้าเขี้ยว ปอดอาจจะยาวเพียง ๒-๓ มิลลิเมตรเท่านั้น บางที

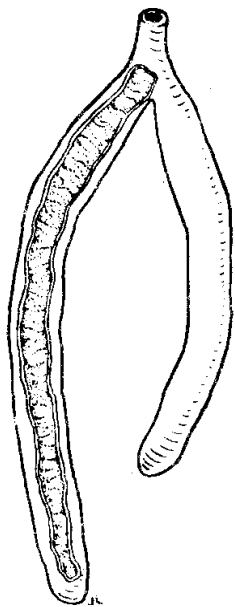


Fig. 12-14. Lungs of a necturus.

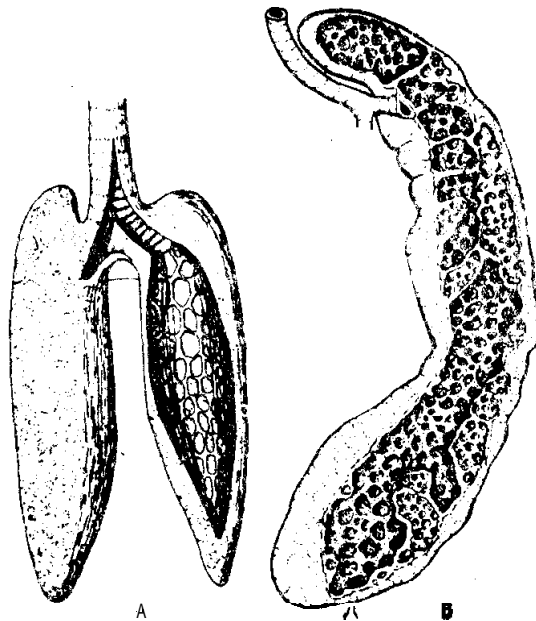


Fig. 12-15. Lungs of lizards. A, *Sphenodon*. B, *Heloderma*.

ปอดที่เป็นร่องรอยของพวกนี้ทำให้มีอากาศอยู่ในลำธารเช่นนี้ได้ เพราะถ้าบ่อใหญ่จะทำให้มีแรงลอยตัว (buoyancy) มาก ซึ่งไม่เหมาะต่อกระแสน้ำเชี่ยว Plethodonts ไม่สร้างแม่แต่คัมปอด (lung bud) ปอดของ urodeles ที่อยู่ในน้ำหลายชนิดทำหน้าที่ส่วนใหญ่เป็นอวัยวะปรับ ถ.พ. ส่วนการหายใจจะเกิดขึ้นทางเนื้ออื่น ๆ ยกตัวอย่างเช่น ใน neoturus จะได้รับออกซิเจนทางปอดประมาณ ๒ เปอร์เซ็นต์เท่านั้น ในขณะที่น้ำมีออกซิเจนละลายอยู่อย่างเต็มที่

สัตว์เลื้อยคลาน ใน Sphenodon (รูป ๑๒-๑๕, A) และงู ปอดเป็นถุงธรรมดา ๆ ส่วนที่สามทางคานหางของเขี้ยวปอดในงูจะมีเขี้ยวยื่นและบรรจุอากาศที่เก็บไว้ (residual air) ใน lizards ชั้นสูง (รูป ๑๒-๑๕, B) จระเข้ และเต่า เขี้ยวนี้จะสร้างเป็นห้องขนาดใหญ่จำนวนมาก และแต่ละห้องใหญ่นี้ยังแบ่งออกเป็นห้องเล็ก ๆ อีกมากมาย ปอดเหล่านี้มีลักษณะหยุ่นคล้ายฟองน้ำ เนื่องจากจำนวนอันมากมายของกระเปาะที่มีอากาศซึ่งอยู่

ปอดข้างซ้ายใน lizards ที่ไม่มีขาและในงู จะเหลือเป็นร่องรอยหรือไม่มีเลย ยกเว้นในสัตว์ที่พบเป็นครั้งคราวเช่น blacksnakes มีกระพุ้งขนาดใหญ่อันหนึ่งของปอดข้างซ้ายยื่นเข้าไปในคอของงู puffing adders เมื่อมีอากาศอยู่ในถุง (กระพุ้ง) นี้เต็มจะทำให้คอโป่งออก และถ้าปอดมีอากาศมากเกินไปจะทำให้ร่างกายบวมขึ้น ถุงอากาศ (air sacs) จะยื่นอยู่ระหว่างอวัยวะภายในของ chameleons บางชนิด ซึ่งมักจะยื่นไกลไปทางหางถึงกระดูกเชิงกราน (รูป ๑๒-๑๖) ในโคโรนเสาร์บางชนิด มีถุงอากาศยื่นเข้าไปในกระดูกสันหลัง (vertebras)

ปอดของสัตว์เลื้อยคลานส่วนใหญ่ อยู่ใน pleuroperitoneal cavity ร่วมกับอวัยวะภายในอื่น ๆ ในจระเข้ งู ๒-๓ ชนิด และ lizards ปอดจะอยู่ในช่องปอด (pleural cavity) ที่แยกออกจากหาก

นก ปอดและท่อปอดในนกได้เปลี่ยนแปลงไปจนแตกต่างกับปอดของสัตว์เลื้อยคลานโดยทั่วไปในหลายกรณี คือ (๑) ส่วนยื่นที่ขยายออกไป (air sac) ของปอดได้รุกเข้าไปสู่ส่วนใหญ่ของร่างกาย (๒) การเชื่อมประสานกันของท่ออากาศภายในปอดนั้น เป็นแบบที่จะไม่ให้ท่อมาสิ้นสุดเป็นปลายตันอยู่ภายในปอดเลย (๓) syrinx เหนือกว่า larynx เพราะเป็นอวัยวะทำเสียง (๔) ปอดของนกแยกอยู่ในช่องปอด (pleural cavity)



Fig. 12-16. Lungs of a chameleon.

ถุงอากาศและ pleural cavities มี
โคมียู่เฉพาะในนกเท่านั้น แต่ยังมีปรากฏอยู่ใน
สัตว์เลื้อยคลานชั้นสูงอีก ๒-๓ ชนิดด้วย

ถุงอากาศ คือกระพุงของปอดที่
มีปลายตัน ผนังบาง ยึดโคม ซึ่งยื่นเข้าไปในส่วน
ที่สำคัญ ๆ ทั้งหมดของร่างกาย (รูป ๑๒-๑๗)
ถุงอากาศเหล่านี้แทรกอยู่ระหว่างชั้นของกล้ามเนื้อ
เนื้อออก ยื่นอยู่ระหว่างอวัยวะภายใน และแม้
แคโพรงไขกระดูก (bone marrow cavi-
ty) ก็ยังเข้าไปถึง ถุงอากาศอาจจะถือ
ว่าเป็นส่วนปลายตันของ bronchi ที่ยื่นเลย
ปอดออกไป นกส่วนใหญ่มีถุงอากาศ ๕ หรือ
๖ คู่ คือ (๑) cervical sacs อยู่ที่
ฐานของคอ (๒) interclavicular
sacs อยู่ทางคานบนของกระดูก fur-
cula และบางทีก็เชื่อมกันตรงเส้นกลางตัว

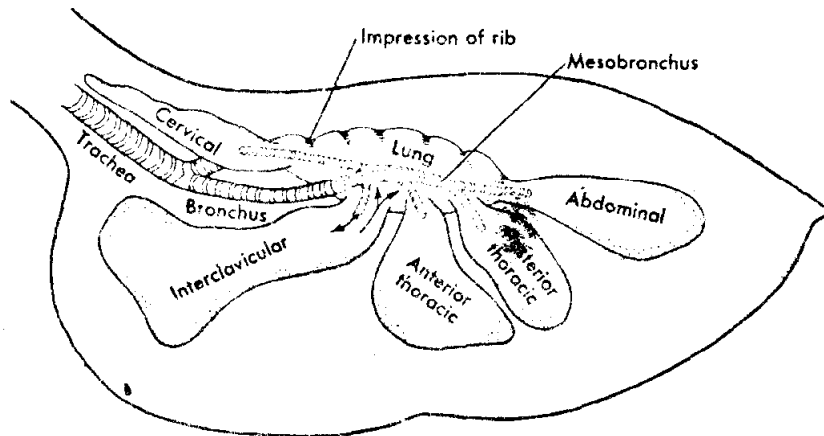


Fig. 12-17. Air sacs of a bird. Axillary sacs are not illustrated. Air leaves the sacs via recurrent bronchi, which lead to the respiratory surfaces of the lung. The position of one recurrent bronchus is indicated by the double arrow.

(๓) anterior thoracic sacs อยู่ทางค้ำข้างของหัวใจ (๔) posterior thoracic sacs อยู่ภายใน oblique septum (๕) abdominal sacs ขึ้นไปทางหางระหว่างอวัยวะภายในช่องท้อง และ (b) axillary sacs (พบน้อย) แทรกอยู่ระหว่างชั้นทั้งสองของกล้ามเนื้ออก (pectoral muscle)

จากถุงอากาศ จะมีส่วนยื่นเล็กยาวทะลุเข้าไปในโพรงไซของกระดูกหลายอันรวม ทั้ง centrum ของกระดูกสันหลัง โดยทางช่อง pneumatic foramens กระดูกที่มี ถุงอากาศ (pneumatic bones) นี้ โดยทั่วไปจะเจริญดีในนกที่บินได้ แต่ก็ไม่จริงเสมอไป นกที่บินไม่ได้ส่วนใหญ่จะไม่มีกระดูกแบบนี้ อย่างที่นก Archeopteryx เคยเป็นอยู่

ถุงอากาศมีเลือดมาเลี้ยงน้อยและไม่มีเยื่อหุ้มหัวใจ ดังนั้นถุงอากาศจึงไม่มีบทบาทโดยตรงในการแลกเปลี่ยนก๊าซ ถุงอากาศมีบทบาทเสริมที่สำคัญในการหายใจ ในระหว่างการบิน ถุงอากาศจะถูกกดอย่างสม่ำเสมอโดยความคั้นที่ขึ้น ๆ ลง ๆ ของกล้ามเนื้อที่อยู่ข้าง ๆ และโดยการเคลื่อนไหวอย่างเป็นจังหวะของระยางและส่วนอื่น ๆ ของร่างกาย ดังนั้นถุงอากาศจึงทำหน้าที่เป็นปั๊ม และควบคุมให้อากาศไหลไปบนเยื่อหุ้มหัวใจอย่างสม่ำเสมอ ในเวลาอื่น ๆ การเคลื่อนไหวของซี่โครงและ oblique septum ก็เพียงพอที่จะทำหน้าที่เป็นปั๊ม ถุงอากาศยังอาจทำหน้าที่ควบคุมความร้อน โดยการช่วยปิดเป้าความร้อนที่มากเกินไป

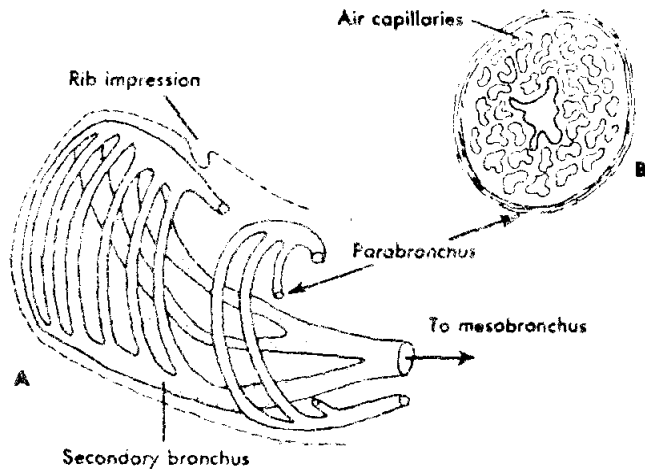


Fig. 12-18. A, Small section of bird's lung, showing parabronchi interconnecting larger channels B, Parabronchus transected to display the air capillaries. The section illustrated is on the airflow path between an air sac and the mesobronchus. (A based on Lacy and Loresell.**)

ไปซึ่งเกิดจากการใช้พลังงานมากในระหว่างการบิน

ระบบท่ออากาศภายในปอดนกนั้นเป็นเอกลักษณ์ (รูป ๑๒-๑๓ และ ๑๒-๑๔) Bronchus ที่เข้าไปในปอดแต่ละข้างเรียกว่า mesobronchus และยื่นตรงไปสู่ขั้วทางทางภายในปอด mesobronchus จะแยกออกเป็นหลายท่อซึ่งจะไหลออกมาจากผิวของปอดแล้วเข้าไปในถุงอากาศของคอและอก ในที่สุด mesobronchus ก็ไหลออกทางขั้วคานทางแล้วเข้าไปในถุงอากาศของท้อง ภายในเนื้อปอด แต่ละ mesobronchus จะมี secondary bronchi มาเป็กเข้า อันหลังนี้จะติดต่อกันเองด้วยท่อขนาดเล็กที่มีเส้นผ่าศูนย์กลางเท่า ๆ กันจำนวนมากเรียกว่า parabronchi จาก parabronchus แต่ละอันจะมีเส้นอากาศฝอย (air capillaries) ขนาดจิ๋วงอกขึ้นมาเป็นกระจุกซึ่งจะวกกลับเข้าไปในรู (lumen) ของ parabronchus เส้นอากาศฝอยเหล่านี้มีเยื่อผิวหยาบใจอยู่ ถุงอากาศแต่ละอันติดต่อกัน secondary bronchi ภายในปอดโดยทาง recurrent bronchi ซึ่งนำอากาศกลับจากถุงเข้าสู่ระบบท่อภายในปอด

ในระหว่างที่เป็นคัพะนั้น trachea, bronchi, secondary bronchi และ parabronchi เกิดจากการเป็นส่วนที่งอกไปจากคัพปอด (lung bud) ที่ไม่เป็นคัพ ส่วน recurrent bronchi นั้นยื่นออกมาจากถุงอากาศและรูกลับปอดเข้าไปเชื่อมกับ secondary bronchi

อากาศที่หายใจเข้า ภายใต้ความดันของบรรยากาศ จะไหลโดยไม่หยุดยั้งผ่าน mesobronchi เข้าไปในถุงอากาศซึ่งจะพองขึ้นด้วยเหตุนี้ การบีบตัวครั้งต่อไปของถุงจะดันให้อากาศออกมาทาง recurrent bronchi เข้าไปใน secondary bronchi และ parabronchi ภายในปอด อากาศถูกดันไม่ให้ไหลกลับเข้าไปใน mesobronchus โดยตรงโดยมีลิ้นกั้นไว้ อากาศจะไหลอย่างเรื่อย ๆ และสม่ำเสมอไปบนผิวหายใจของเส้นอากาศฝอยของ parabronchi จากนั้นอากาศจึงกลับเข้าสู่ mesobronchus, bronchus, หลอดลม คอหอย ช่องจมูก และรูจมูกภายนอก การไม่มีปลายตันคั้งที่เป็นอยู่ในระบบท่ออันต่อเนื่องของปอดเช่นนี้ ทำให้อากาศไหลได้ค่อนข้างอิสระและสม่ำเสมอ และยังช่วยให้มีผิวหายใจอย่างเพียงพออีกด้วย เนื่องจากอากาศในเส้นอากาศฝอยถูกแทนที่อย่างสม่ำเสมอและโดยสมบูรณ์อันเป็นผลจากการบีบของถุงอากาศ ดังนั้นปอดนกจึงมีแต่อากาศบริสุทธิ์ทั้งหมด อัน-

นี้เป็นข้อแตกต่างกับสภาพในปอดของสัตว์มีกระดูกอื่น ๆ ซึ่งจะมีอากาศตกค้างที่มีไคไฮไลออก (residual air) เหลืออยู่เสมอ ทำให้ปริมาณออกซิเจนน้อยลง ดังนั้นระบบหายใจของนกจึงต้องเปลี่ยนแปลงไปอย่างคึกและมีประสิทธิภาพ เพื่อสนองความต้องการออกซิเจนอันเนื่องการบินเป็นเวลานาน ขณะพัก ความต้องการออกซิเจนจะต่ำ และการไหลของอากาศก็ช้าลง

สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม ปอดของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมเป็นห้องเล็ก ๆ จำนวนมาก (multichambered) และมักจะแบ่งออกเป็นพู ๆ (lobes) ซึ่งจำนวนพูทางค้ำ-ขวาจะมากกว่า (รูป ๑๒-๑๕, คัพภะ ๑๕ มม.) ปอดของปลาวาฬ sirenians ข้าง perisodactyls และ Hya ไม่มีพู ปอดของคูนปากเปิดและหนูจะเป็นพูเฉพาะ-ค้ำขวาเท่านั้น ปอดซ้ายและปอดขวายู่ในช่องปอดที่แยกกัน

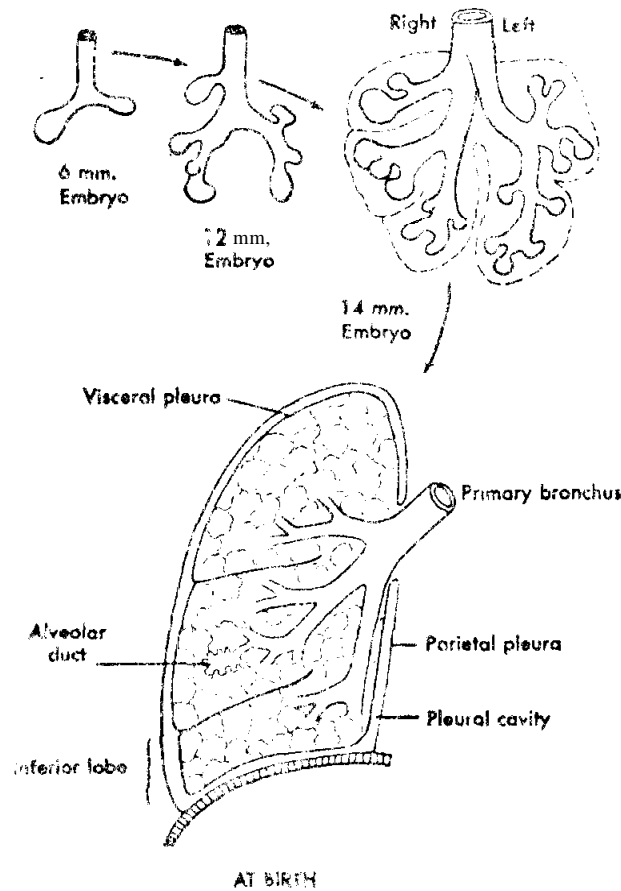


Fig. 12-19. Development of mammalian lung. Embryo lengths are applicable approximately to both the fetal pig and to man.

Bronchus แต่ละอันจะแยงเข้าไปในปอดข้างหนึ่งและแบ่งออกเป็น secondary และ tertiary branches ซึ่งจะแยกเป็น bronchioles มากมาย อันหลังนี้จะแบ่งอีกไปเป็นท่อที่เล็กลง ๆ ผนังของ bronchi และ bronchioles ขนาดใหญ่ถูกทำให้แข็งแรงโดยแผ่นกระดูกอ่อนที่มีรูปร่างไม่แน่นอน ซึ่งในที่สุดจะหายไปในช่วงเล็ก ๆ Bronchioles ที่อยู่ปลายสุดจะนำไปสู่ alveolar ducts ที่มีผนังบางและอ่อนนุ่ม ผนังนี้จะยื่นออกมาเป็นกลุ่มของ alveoli หรือ respiratory pockets ซึ่งมีประมาณ ๔๐๐,๐๐๐,๐๐๐ อัน ในคนเรา

เยื่อเฉียงและกะบังลม (oblique septum and diaphragm) เมื่อปอดทั้งสองอยู่ในช่องปอดที่แยกออกจากหาก เช่นใน จระเข้ สัตว์เลี้ยงลูกชนิดอื่น ๆ บางชนิด นก และสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนม จะมีแผ่นกันที่เป็นเอ็นลวน (tendinous) หรือเอ็นปนกล้ามเนื้อ (tendinomuscular) แยกช่องปอด (pleural cavities) ออกจากช่องท้อง (abdominal coelom) และรวมทำหน้าที่เป็นปั๊มดูด (suction pump) ซึ่งจะทำให้ปอดพองออก แผ่นกันนี้เกิดจากส่วนยื่นที่เป็นเยื่อของ parietal peritoneum ทางค้ำมนนและค้ำข้างซึ่งเจริญเข้าไปใน coelom ของสัตว์ทะเลทั้งมาบรรจบกัน แผ่นกันนี้เรียกว่าเยื่อเฉียง (oblique septum) ในสัตว์เลี้ยงลูกและนก เรียกว่ากะบังลม (diaphragm) ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนม แผ่นนี้เป็นเอ็นลวน ๆ ในสัตว์เลี้ยงลูก เป็นกล้ามเนื้อเล็กน้อยในนก และเป็นกล้ามเนื้อมากในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนม กล้ามเนื้อนี้เป็นส่วนยื่นของกล้ามเนื้อผนังร่างกาย กะบังลมของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนมเป็นรูปโคม โดยยื่นส่วนโค้งเข้าไปในอก การหดตัวของกล้ามเนื้อ extrinsic หรือ intrinsic จะทำให้เยื่อโค้งขึ้นหรือกะบังลมแบนลง และพร้อมด้วยการเคลื่อนไหวของซี่โครง ก็จะเพิ่มขนาดของช่องอก ดังนั้นจึงเป็นการลดความดันก๊าซภายในปอดให้ต่ำกว่าความดันของบรรยากาศ

ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนม parietal peritoneum ของช่องปอดแต่ละข้างจะบุผิวค้ำในของผนังอกเป็น parietal pleura (รูป ๑๒-๑๔) และแนบอยู่กับค้ำทางหัวของกะบังลมเป็น diaphragmatic pleura ที่รับปอด (ตรงที่ bronchus: pulmonary vessels เข้าและออก) parietal pleura จะต่อเนื่องกับ visceral pleura ที่หุ้มปอด ช่องว่างที่ถูกล้อมรอบโดย pleuras เหล่านี้คือช่องปอด

รูจมูกและท่อจมูก (NARES AND NASAL CANALS) รูจมูกภายนอกของปลาส่วนใหญ่จะเข้าไปสู่ถุงดมกลิ่น (olfactory sacs) ซึ่งคัมและมีเยื่อบุผิวดมกลิ่น (olfactory epithelium) อยู่ รูจมูกมักจะมีช่องน้ำเข้า (incurrent opening) และช่องน้ำออก (excurrent opening) ซึ่งถูกแยกออกจากกันโดยเยื่อคัม รูจมูกใน agnathans เป็นช่องเปิดอยู่ในเส้นกลางตัวคัม ในปลาปากกลมรูจมูกจะเข้าไปสู่ท่อจมูกซึ่งไปสิ้นสุดเป็นปลายตันอยู่ตรงที่เลยถุงดมกลิ่นไปสักเล็กน้อย (รูป ๑๒-๕) ในปลา hagfish (รูป ๑๒-๖) มี nasopharyngeal duct เป็นท่อน้ำที่ช่วยให้หายใจให้ไหลเข้าไปในคอหอย (pharynx)

ใน Sarcopterygii ท่อจมูกยื่นเลยถุงดมกลิ่นไปและเปิดเข้าสู่ช่องปากเป็นรูจมูกภายในหรือ internal nares (choanae) แต่ไม่ได้ใช้ในการหายใจ Lati-meria ซึ่งเป็น crossopterygian ที่ยังมีชีวิตอยู่ จะไม่มีรูจมูกภายในแม้ว่าจะมีอยู่ในพวกที่สูญพันธุ์ไปแล้วหลายชนิดก็ตาม

มักจะมี oronasal groove เชื่อมรูจมูกแต่ละรูกับมุมปากในปลากระดูกงู (รูป ๑๒-๓๐) ในปลากระดูกงูนี้เกือบจะกลายเป็นท่อแล้วเพราะผนังคัมข้างยื่นเข้ามาหากัน โดยวิธีเดียวกันนี้ oronasal groove จะถูกเปลี่ยนไปเป็นท่อจมูกใน sarcopterygians สัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบก และ mammals

จากการเกิดของเพดานปากที่สอง (secondary palate) ท่อจมูกจึงยื่น-

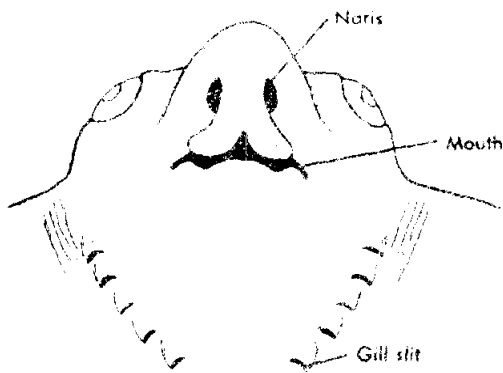


Fig. 12-20. Head of a skate, ventral view, showing oronasal groove connecting naris with mouth

ไปทางหาง ยิ่งเพดานปากที่สองสมบูรณ์มากขึ้นเท่าไร รูจมูกภายในก็ยิ่งอยู่ไกลไปทางหางมากขึ้นเท่านั้น ดังนั้น ใน sarcopterygians และสัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบกซึ่งไม่มีเพดานปากที่สอง รูจมูกภายในจึงอยู่ทางคัมหน้าในช่องปากและแยกออกไปทางคัมข้าง ในสัตว์เลื้อยคลานชั้นต่ำและในนก รูจมูกภายในอยู่ไกลไปทางหางใกล้กับเส้นกลางตัว และในจระเข้ รูจมูกภายในอยู่ไกลไปทางคัมหลังของช่องปาก

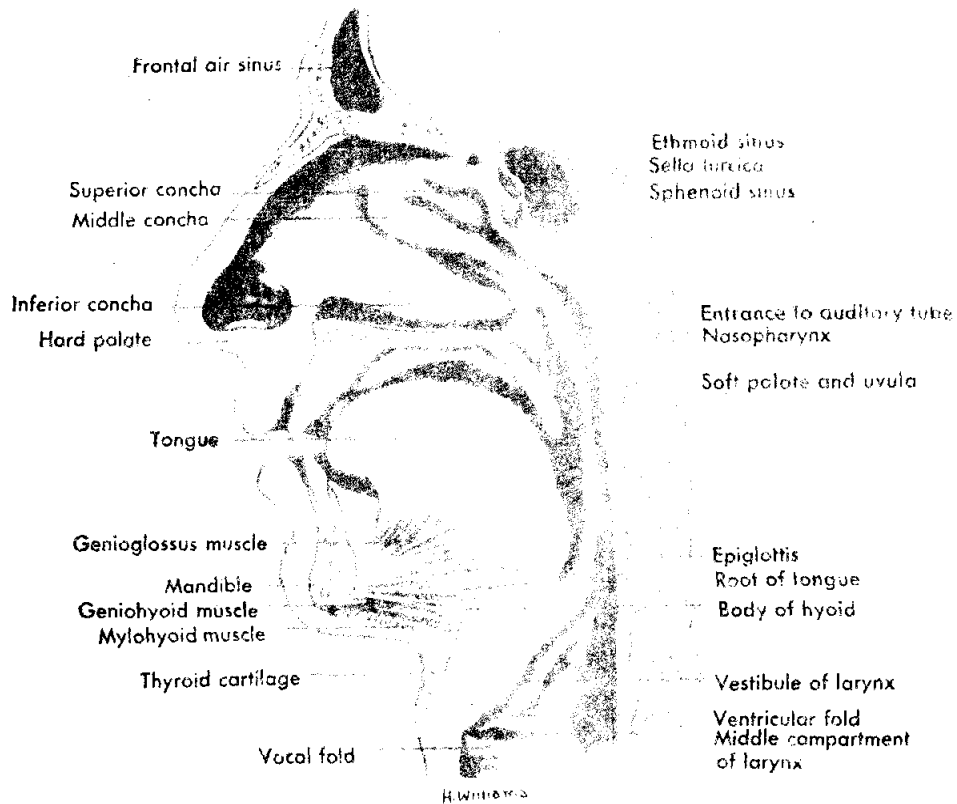


Fig. 12-21. Secondary palate and upper respiratory pathway, sagittal section, in man (Modified from Francis: Introduction to human anatomy, ed 6, St. Louis, 1973, The C. V. Mosby Co.)

ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม รูจมูกภายในเปิดเข้าไปใน nasopharynx แต่เมื่อพวกมัน
 ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม เยื่อจมูกติดแน่นทั่วไปจะพบอยู่ในห้องข้างบนของทอ
 จมูก และส่วนล่างของทอจะมีเยื่อผิวที่เป็นขนและคอตกลายกัมของหลอดเลือด ภายในทอจมูก
 ของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม อากาศจะถูกทำให้ร้อนโดยคาวายเส้นเลือดดำ (venous plexu-
 ses) ที่อยู่ใต้เยื่อผิวของกระดูก turbinal หรือ conchae (รูป ๑๒-๒๑) ขนจมูกทำ
 หน้าที่เป็นเครื่องกรองซึ่งกักอนุภาคหยาบ ๆ และแมลงไว้ โพรงอากาศ (air sinuses)
 เปิดเข้าไปในทอจมูก มีส่วนอื่นที่เป็นเนื้อและกระดูกอ่อนบางส่วน (จมูกหรือ nose) เกิดขึ้น
 ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมบางชนิด และนำรูจมูกภายนอกไปสู่ตำแหน่งที่มีลักษณะเฉพาะ (จงเปรียบ
 เทียบตำแหน่งของรูจมูกในแมว คบ และช้าง) ในปลาวาฬนั้นตรงกันข้ามคือไม่มีจมูก และรู-
 จมูกภายนอกก็อยู่ทางคานบน ปลาวาฬบางชนิดรูจมูกทั้งคู่กลายเป็นรูพ่นน้ำ (blowhole) * รู