

## ระบบหายใจ (Respiratory System)

การหายใจแบ่งออกเป็น 2 แบบ คือ การหายใจภายนอก (external respiration) เป็นการแลกเปลี่ยนแก๊สออกซิเจนหรือการดึงแก๊สออกซิเจนจากสิ่งแวดล้อม ได้แก่ น้ำและอากาศ เข้าสู่กระแสเลือดของสิ่งมีชีวิต ส่วนอีกแบบหนึ่ง คือ การหายใจภายใน (internal respiration) เป็นการแลกเปลี่ยนแก๊สออกซิเจนระหว่างเลือดกับเนื้อเยื่อของสิ่งมีชีวิต ในทางชีวเคมี การหายใจ คือ กระบวนการทางเคมีที่ใช้ออกซิเจนเพื่อสร้างพลังงานโดยผ่านกระบวนการเคมีต่างๆในร่างกาย นิยามของการหายใจในบริบทของคนทั่วไป คือ breathing ซึ่งใกล้เคียงกับ external respiration แต่ breathing หรือ ventilating คือ กระบวนการที่มีการเคลื่อนที่ของสื่อ ได้แก่ น้ำและอากาศ ผ่านพื้นผิวซึ่งก็คืออวัยวะที่เป็นส่วนประกอบของระบบหายใจ ventilation ในสัตว์มีกระดูกสันหลังมี 2 ทิศทาง คือ เคลื่อนที่ในทิศทางเดียว (unidirection) มักพบในปลา และการเคลื่อนที่ไป-กลับ (bidirection) พบในสัตว์มีกระดูกสันหลังชนิดอื่นๆ ในหัวข้อนี้จะเป็นการศึกษาอวัยวะที่ใช้ในการหายใจและเปรียบเทียบข้อเด่น ข้อจำกัด และวิวัฒนาการของการหายใจที่พบในสัตว์มีกระดูกสันหลัง

### โครงสร้างของอวัยวะที่ใช้ในการหายใจที่พบในสัตว์มีกระดูกสันหลัง

- Gills เป็นโครงสร้างหลักที่ใช้สำหรับการหายใจในน้ำ พบในปลาส่วนมาก โดยปลาจะอำปากเพื่อให้น้ำไหลผ่าน gills โครงสร้างนี้มีแกน เรียกว่า branchial arches คำจุนซึ่งทำหน้าที่ร่วมกับ pharyngeal silts โดยมีแผ่นปิดเรียกว่า inter branchial septum ในปลากระดูกอ่อน และ operculum ในปลากระดูกแข็ง gills สามารถพบได้ในตัวอ่อนของปลาบางชนิดและ salamanders ในรูปแบบ external gills ที่ยื่นออกมาสัมผัสกับสิ่งแวดล้อม นอกจากนี้ gill arches อาจมีการเปลี่ยนแปลงเป็นรูปแบบเฉพาะ เรียกว่า suprabranchial organs สำหรับการอาศัยอยู่ในน้ำที่มีปริมาณออกซิเจนน้อย รูปแบบนี้พบได้ในปลาอันดับย่อย Anabantoidei เช่น ปลากระดี่ ปลากัด ปลาแรด และปลากลุ่มอื่น เช่น ปลาช่อน
- Cutaneous respiratory organs เป็นการแลกเปลี่ยนแก๊สผ่านผิวหนัง ในบางครั้งจะมี cilia บนผิวหนังทำหน้าที่สร้างกระแสการไหลเวียนแก๊ส การหายใจในลักษณะนี้พบในปลาและตัวอ่อนของปลาบางชนิดและในสัตว์ครึ่งบกครึ่งน้ำ
- Gas bladders บางครั้งเรียกว่า air bladders หรือ swim bladders พบในปลาครีบก้น gas bladder เป็นส่วนของคอหอยหรือหลอดทางเดินอาหารที่พองตัวออกมา ภายในมีแก๊สออกซิเจน คาร์บอนไดออกไซด์ และไนโตรเจนบรรจุอยู่ gas bladder เชื่อมต่อกับระบบทางเดินอาหารทาง pneumatic duct ปลาที่มีท่อเชื่อมต่อนี้เรียกว่าเป็นพวก physostomous ในปลาบางชนิด ไม่มี pneumatic duct เชื่อมต่อ เรียกปลาพวกนี้ว่า physoclistous

Gas bladder มี gas gland และ rete mirabile ทำหน้าที่ร่วมกัน โดย gas gland ทำหน้าที่สร้างกรดแลคติกเพื่อสร้างคาร์บอนไดออกไซด์ทำให้เลือดมีสภาพเป็นกรด ส่งผลต่อการละลายของแก๊สออกซิเจนหรือการจับออกซิเจนของฮีโมโกลบิน ทำให้ออกซิเจนหลุดออกจากฮีโมโกลบินเข้าสู่กระแสเลือดที่อยู่ในโครงสร้าง rete mirabile ซึ่งเป็นที่รวมของหลอดเลือดเล็กๆจำนวนมาก ไปสู่อวัยวะต่างๆต่อไปรวมถึง gas bladder ด้วย ซึ่งความดันในโครงสร้างส่วนนี้มีมาก ทำให้ปลาที่อาศัยในทะเลลึกไม่มี gas bladder นอกจากนี้การที่ gas bladder มีแก๊สบรรจุอยู่หน้าที่หลักคือการควบคุมการลอยการจมของสิ่งมีชีวิตโดยเฉพาะปลา ปลาที่อาศัยอยู่บนพื้นน้ำ (benthic habitats) และปลาที่อยู่ในที่เปิดบางชนิด จึงไม่มี gas bladder ปลาฉลามและปลาที่ไม่มีขากรรไกรก็ไม่มีโครงสร้างนี้เช่นกัน แม้ว่าหน้าที่หลักของ gas bladder ที่พบปลาในปัจจุบันจะเป็นการควบคุมการลอยการจม หน้าที่ดั้งเดิมคือการหายใจ และพบว่าปลาบางชนิดใช้ gas bladder เป็นอวัยวะในการทำหน้าที่นี้ ส่วนหน้าที่อื่นๆของ gas bladder คือเกี่ยวกับการได้ยินทั้งการรับคลื่นเสียงและการผลิตเสียง ทำให้ปลาในกลุ่มปลาตะเพียน มีประสาทสัมผัสในการรับคลื่นเสียงดีเป็นพิเศษ

- ปอด (lung) เป็นอวัยวะที่ใช้สำหรับการหายใจบนบกเป็นหลัก มีต้นกำเนิดเดียวกับ gas bladder พบได้ในปลาหลายชนิดและสัตว์มีกระดูกสันหลังอื่นๆ แต่โครงสร้างแตกต่างกันไป สัตว์ครึ่งบกครึ่งน้ำมีปอดเป็นอวัยวะในการหายใจแต่โครงสร้างหลักที่ใช้ในการหายใจคือผิวหนัง สัตว์มีกระดูกสันหลังพวก amniotes ใช้ปอดเป็นหลักในการหายใจแต่โครงสร้างซับซ้อนต่างกัน โดยนกเป็นกลุ่มที่มีโครงสร้างปอดซับซ้อนมากโดยมี air sacs กระจายไปทั่วร่างกายเพราะต้องใช้พลังงานมากในการบิน ส่วนปอดในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมแบ่งเป็นหลายห้อง (multichambers) และมีการไหลเวียนของอากาศเข้าออกทาง

เดี่ยว โครงสร้างปอดและ gas bladder มีความสัมพันธ์ทางวิวัฒนาการร่วมกัน (homologous) โดย gas bladder ถูกสันนิษฐานว่าเป็นต้นกำเนิดของปอดและวิวัฒนาการสำหรับสัตว์มีกระดูกสันหลังที่อาศัยอยู่บนบก

### รูปแบบของการหายใจที่พบในสัตว์มีกระดูกสันหลัง

อวัยวะที่ใช้ในการหายใจสัมพันธ์กับกระบวนการที่ใช้ในการนำออกซิเจนจากสิ่งแวดล้อมผ่านอวัยวะนั้นๆ เรียกว่า ventilation การหายใจโดยใช้ gills ที่พบในปลา มีกระบวนการที่เรียกว่า dual pump โดยอาศัยการทำงานของช่องปาก (oral or buccal cavity) และช่องเหงือก (opercular cavity) ในช่วงแรก (suction phase) valves ของช่องทั้งสองจะปิด ต่อมาช่องปากขยายตัวเพื่อลดความดัน valve ของช่องปากเปิดออก ทำให้น้ำจากภายนอกไหลเข้าสู่ช่องปากผ่าน gills เข้าสู่ช่องเหงือกที่มีการขยายตัวทำให้ความดันลดลง ในช่วงที่สอง (force phase) valve ของช่องปากปิด แต่ valve ของช่องเหงือกเปิดออกทำให้น้ำไหลออกไปสู่ภายนอก สำหรับสัตว์มีกระดูกสันหลัง เช่น ปลาบางชนิดและสัตว์ครึ่งบกครึ่งน้ำที่หายใจโดยใช้ ออกซิเจนในอากาศ จะใช้กระบวนการ buccal pump ในการดึงอากาศเข้าสู่ระบบหายใจโดยอากาศจะเข้าทางช่องปาก (buccal cavity) ผ่านทางเชื่อมต่อปากกับปอดเรียกว่าการหายใจเข้า (inhalation) ส่วนการผลักอากาศออกจากร่างกาย (exhalation) ทำได้โดยอาศัยกล้ามเนื้อบริเวณปอดผลักอากาศไปสู่ช่องปากและออกไปสู่ภายนอก ในกลุ่ม amniotes ที่หายใจโดยใช้ ออกซิเจนในอากาศเช่นกันใช้กระบวนการ aspiration โดยบทบาทของช่องปากในกระบวนการนี้มีน้อยมาก โครงสร้างที่ใช้ในการดึงอากาศเข้าออกจากร่างกายคือ กระดูกซี่โครง (rib cage) และกะบังลม (diaphragm) ที่สามารถขยายตัวหรือบีบตัว ทำให้อากาศไหลเข้าออกจากปอดได้ ventilation แบบพิเศษนอกเหนือจากที่กล่าวมาแล้วคือ ram ventilation พบในปลาฉลาม โดยปลาฉลามจะอ้าปากตลอดเวลาที่ว่ายน้ำเพื่อให้น้ำไหลเข้าปาก น้ำสามารถไหลเข้าปากทาง spiracles ได้อีกด้วย จากนั้นน้ำจะไหลผ่าน chambers ต่างๆใน gills ในตอนนี้ valves ของ spiracles ปิดลงทำให้ความดันในช่องปากเพิ่มขึ้น interbranchial septum เปิดออก น้ำไหลออกจากร่างกายได้ ด้วยเหตุนี้ฉลามจึงต้องว่ายน้ำตลอดเวลา

นอกจากกระบวนการที่ใช้ในการนำออกซิเจนจากสิ่งแวดล้อมผ่านอวัยวะในระบบหายใจแล้วการวางตัวของอวัยวะ และทิศทางการไหลเวียนเลือดมีส่วนเพิ่มประสิทธิภาพและปริมาณของออกซิเจนจากสิ่งแวดล้อมเข้าสู่ร่างกายด้วย การเรียงตัวในระบบ countercurrent พบในปลาที่ใช้ gills ในการหายใจ โดย gills จะวางตัวในแนวขวางกับการไหลของน้ำที่เข้าสู่ช่องปาก เลือดในเส้นเลือดทั้งระบบ afferent และ efferent arteries ไหลตามแนว gills ในทิศทางตรงกันข้ามทำให้สามารถรับออกซิเจนได้ 2 ครั้ง เพิ่มโอกาสในการดึงออกซิเจนจากน้ำเข้าสู่ร่างกาย ส่วนระบบ crosscurrent ซึ่งพบในนกและปลาบางชนิดที่หายใจโดยการดึงออกซิเจนจากอากาศเข้าสู่ร่างกาย มีการไหลเวียนของอากาศในปอดในแนวเฉียงกับเส้นเลือดฝอยที่ล้อมรอบทางเดินอากาศเพิ่มโอกาสที่เลือดจะดึงออกซิเจนจากอากาศเข้าสู่ร่างกายได้ ส่วนในปอดของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมมีระบบ uniform pool เนื่องจากปอดประกอบด้วยโครงสร้างเล็กของ alveoli จำนวนมากที่ถูกล้อมด้วยเส้นเลือดฝอยที่มีความดันต่างไม่มาก ทำให้เกิดการไหลเวียนภายในโดยไม่มีโครงสร้างมาขวาง เนื่องจากวิธีนี้ดึงออกซิเจนจากอากาศได้ไม่มากทำให้สิ่งมีชีวิตต้องหายใจตลอดเวลา ส่วนการหายใจทางผิวหนังที่พบในสัตว์ครึ่งบกครึ่งน้ำ การแลกเปลี่ยนแก๊สเกิดขึ้นในโครงข่ายเส้นเลือดฝอยใต้ผิวหนังกับอากาศโดยตรง เลือดที่มีออกซิเจนสูงจะไหลเข้าระบบ venous system ของเลือดที่มีออกซิเจนต่ำ โดยไม่มีการแยกออกจากกันดังที่พบใน tetrapod อื่นๆ และปลาปอด เมื่อเปรียบเทียบประสิทธิภาพของการวางตัวของอวัยวะ และทิศทางการไหลเวียนเลือดพบว่า ระบบ countercurrent มีประสิทธิภาพดีกว่า ระบบ crosscurrent และดีกว่าระบบ uniform pool (Piiper 1982)

### วิวัฒนาการของการหายใจในน้ำกับการหายใจบนบก

วิวัฒนาการของสัตว์มีกระดูกสันหลังในช่วงแรกเป็นการหายใจในน้ำและเปลี่ยนมาเป็นการหายใจบนบกในเวลาต่อมา การหายใจในน้ำมีข้อจำกัดหลายประการ เช่น ความเข้มข้นของออกซิเจนในน้ำมีน้อยกว่าในอากาศถึง 21% โดยปริมาตร น้ำมีความหนาแน่นและความหนืดมากกว่าอากาศทำให้การดึงออกซิเจนออกมาเป็นเรื่องที่ยากกว่า นอกจากนี้ปริมาณออกซิเจนที่ละลายในน้ำสามารถเปลี่ยนแปลงตามอุณหภูมิและความเข้มข้นของสารละลายในน้ำได้ โดยออกซิเจนละลายในน้ำได้น้อยลงในสภาพที่มีอุณหภูมิและความเข้มข้นของสารละลายสูง ส่วนการหายใจบนบกต้องมีการปรับตัวเพิ่มขึ้นโดยมีอวัยวะที่ทำหน้าที่

เฉพาะรวมทั้งระบบกล้ามเนื้อที่ใช้ในกระบวนการดึงออกซิเจนจากอากาศเข้าสู่ร่างกาย หน้าที่ที่แท้จริงของระบบหายใจไม่ใช่การดึงออกซิเจนจากสิ่งแวดล้อมเข้าสู่ร่างกาย แต่เป็นการกำจัดของเสียโดยเฉพาะคาร์บอนไดออกไซด์จากกระบวนการทำงานในเซลล์โดยปรับสมดุลกรดเบสในเลือด เพราะการทำงานของเอนไซม์ต่างๆขึ้นอยู่กับค่า pH ในเลือด หาก pH อยู่ในระดับผิดปกติเอนไซม์จะทำงานไม่ได้

ปลาและสัตว์ครึ่งบกครึ่งน้ำที่สามารถกำจัดคาร์บอนไดออกไซด์โดยตรงผ่าน gills และผิวหนังตามลำดับซึ่งต้องใช้น้ำเป็นสื่อทำให้สัตว์เหล่านี้ต้องอาศัยอยู่ในน้ำหรือใกล้น้ำ สำหรับสัตว์ครึ่งบกครึ่งน้ำการกำจัดคาร์บอนไดออกไซด์สามารถเกิดขึ้นได้ในไตแต่ยังจำเป็นต้องใช้น้ำในการชะของเสียออกจากไตจึงยังต้องอาศัยอยู่ใกล้น้ำ หลักฐานการเชื่อมโยงวิวัฒนาการของปลาไปสู่สัตว์บกพบในปลาครีบเนื้อ (sarcopterygians) เช่น ปลาปอด ปลาเหล่านี้อาศัยในแหล่งน้ำที่มีฤดูแล้งเป็นระยะเวลาหนึ่ง ทำให้บางช่วงต้องอยู่โดยไม่มีน้ำ จึงจำเป็นต้องใช้ออกซิเจนในอากาศสำหรับหายใจ โดยปลาเหล่านี้มีโครงสร้างปอดสำหรับการนี้แล้ว แต่การมีปอดไม่ใช่การปรับตัวเพื่ออาศัยอยู่บนบกแต่เป็นอวัยวะที่มาเสริมอวัยวะหลักที่ใช้ในการหายใจ คือ gills บรรพบุรุษของ tetrapods มีโครงสร้างปอดอยู่แล้ว จึงมีการวิวัฒนาการเพื่อใช้สำหรับการอาศัยอยู่บนบก ซึ่งการอาศัยอยู่บนบกทำให้ไม่มีปัญหาในเรื่องการแห้งของแหล่งน้ำในฤดูแล้งอีกต่อไป และปริมาณของออกซิเจนในอากาศมีมากกว่าในน้ำและมีความเสถียรในเรื่องความเข้มข้นมากกว่า

### **บรรณานุกรม**

- Helfman GS, Collette BB, Facey DE. The Diversity of Fishes. Malden, MA: Blackwell Science; 1997.
- Kardong KV. Vertebrates: Comparative Anatomy, Function, Evolution. 5<sup>th</sup> ed. New York: McGraw-Hill Higher Education; 2009.
- Piiper J. Respiratory gas exchange at lungs, gills and tissues: mechanisms and adjustments. J. Exp. Biol. 100: 5-22; 1982.