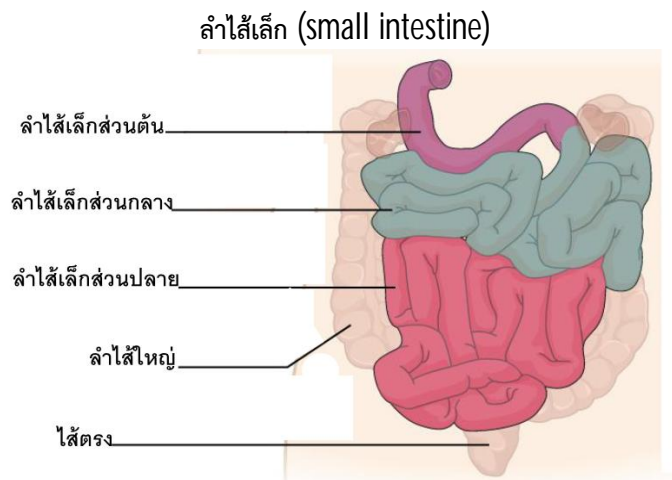


บทที่ 14

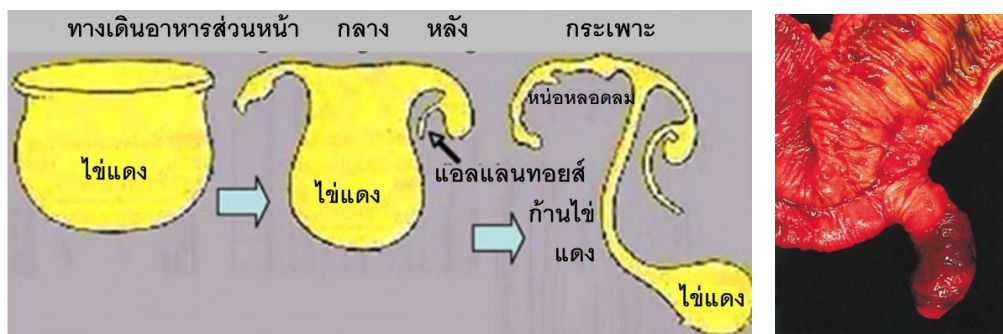
ระบบทางเดินอาหาร 3 (Gastrointestinal physiology III)



รูปที่ 14.1 ส่วนต่าง ๆ ของลำไส้เล็กในสัตว์กระเพาะเดี่ยว (ที่มา: ดัดแปลงจาก Gillaspay, 2011)

ในสัตว์มีกระดูสันหลัง ลำไส้เล็กเป็นส่วนที่มีการย่อย และดูดซึมสูงสุด (ในแมลงจะเป็นทางเดินอาหารส่วนกลาง และส่วนท้าย ในขณะที่พวกที่มีกระเพาะหมักจะเริ่มมีการดูดซึมก่อนที่อาหารจะเข้าสู่ส่วนของกระเพาะแท้ (pregastric absorption) ตั้งแต่ส่วนของรูเมนต่อเรติคิวลัม (rumenoreticulum) นอกจากนี้ ในสัตว์บางชนิดที่สามารถหมักเซลลูโลสได้ที่ส่วนหลังกระเพาะ แล้วมีการดูดซึมสารอาหารผ่านเซลล์บุผิวลำไส้ใหญ่ และ/หรือกระพุ้งไส้ใหญ่ (cecum)

ลำไส้เล็กเป็นโครงสร้างที่เป็นท่อ ขดอยู่ในช่องท้อง เชื่อมระหว่างกระเพาะอาหาร และลำไส้ใหญ่ แบ่งออกเป็น 3 ส่วนด้วยกัน คือ ลำไส้เล็กส่วนต้น (duodenum) ส่วนกลาง (jejunum) และส่วนปลาย (ileum) ในนกจะมีส่วนที่เรียกว่า ถุงยื่นของเมคเคล (Meckel's diverticulum) เกิดจากท่อนิวเคลลิน (vitelline duct) ที่ต่อกับไข่แดง ในช่วงที่ยังเป็นเอ็มบริโอ เชื่อมอยู่ตรงความยาวครึ่งหนึ่งของความยาวลำไส้



รูปที่ 14.2 พัฒนาการของถุงยื่นของเมคเคลในสัตว์ปีก (ที่มา: ดัดแปลงจาก Hill, 2014)

โครงสร้างของผนังท่อทางเดินอาหาร (digestive tract wall)

ผนังท่อทางเดินอาหารจะมีโครงสร้างที่คล้ายคลึงกันตลอดทั้งความยาว ตั้งแต่ หลอดอาหารจนถึงทวารหนัก จะมีความแตกต่างกันบ้างในแต่ละส่วน เนื่องจากหน้าที่ และการทำงาน ในส่วนของลำไส้เล็กเมื่อผ่าตามขวางจะพบเนื้อเยื่อ 4 ชั้นด้วยกัน เมื่อดูจากส่วนที่อยู่ติดโพรงลำไส้ที่สุดเข้ามา ได้แก่ ชั้นเยื่อเมือก (mucosa) ชั้นใต้เยื่อเมือก (submucosa) ชั้นกล้ามเนื้อเรียบของกระเพาะ (muscularis externa) และชั้นเยื่อเลื่อม (serosa)

1. ชั้นเยื่อเมือก (mucosa) บุที่ผิวด้านนอกของทางเดินอาหาร แบ่งออกได้เป็น 3 ชั้น

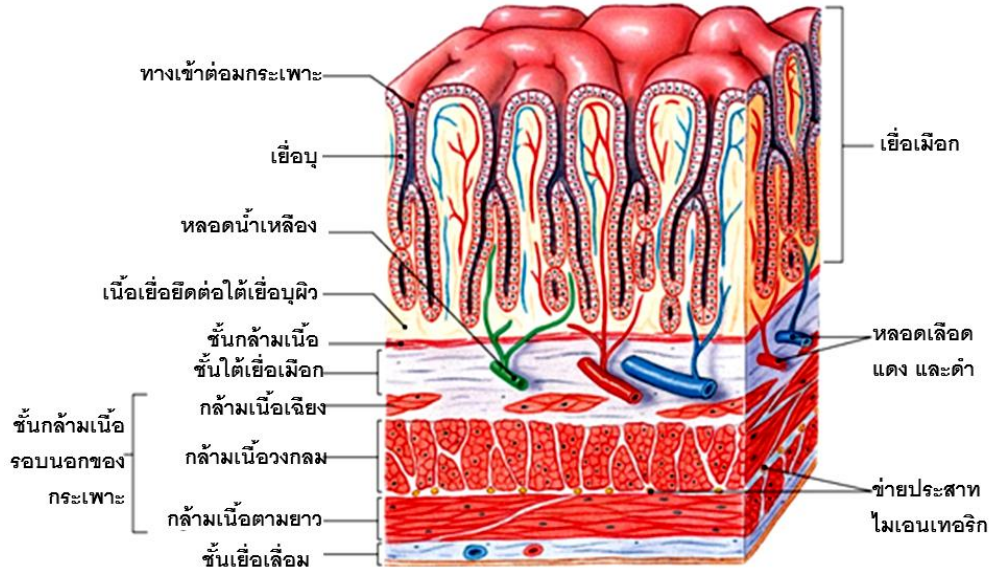
1.1 เยื่อเมือก (mucous membrane) ชั้นแรกสุด เป็นเซลล์เยื่อบุด้านในสุด ทำหน้าที่ปกป้องผิวของลำไส้ นอกจากนี้ยังมีการพัฒนาต่อไปเป็นพื้นที่พิเศษสำหรับการหลั่งสาร และดูดซึมสารอาหาร เยื่อเมือกจะมีเซลล์ต่อม

มีท่อ (exocrine cells) สำหรับหลั่งน้ำย่อย (digestive juice) และเซลล์ต่อมไร้ท่อ (endocrine cells) ที่หลั่งฮอร์โมนสำหรับทางเดินอาหาร (gastrointestinal hormones) และเซลล์บุผิว (epithelial cells) ทำหน้าที่ในการดูดซึมสารอาหารที่ย่อยแล้ว

1.2 เนื้อเยื่อยึดต่อใต้เยื่อบุผิว (lamina propria) เป็นชั้นเนื้อเยื่อเกี่ยวพันบาง ๆ อยู่ส่วนกลาง ใต้ชั้นบุผิว ประกอบด้วยหลอดเลือดขนาดเล็ก ระบบน้ำเหลือง และเส้นใยประสาทผ่านเข้ามายังส่วนของเนื้อเยื่อยึดต่อใต้เยื่อบุผิว รวมทั้งเป็นที่ตั้งของเนื้อเยื่อน้ำเหลืองที่อยู่ในทางเดินอาหาร (gut-associated lymphoid tissue, GALT) ที่มีความสำคัญต่อการปกป้องลำไส้จากแบคทีเรีย

1.3 ชั้นกล้ามเนื้อ (muscularis mucosa) อยู่ส่วนนอกสุด เป็นชั้นกล้ามเนื้อเรียบที่มีปริมาณไม่มาก เชื่อมต่อกับชั้นใต้เยื่อเมือก

การเพิ่มพื้นที่ต่อมกระเพาะ โดยการเกิดรอยแยกลึก



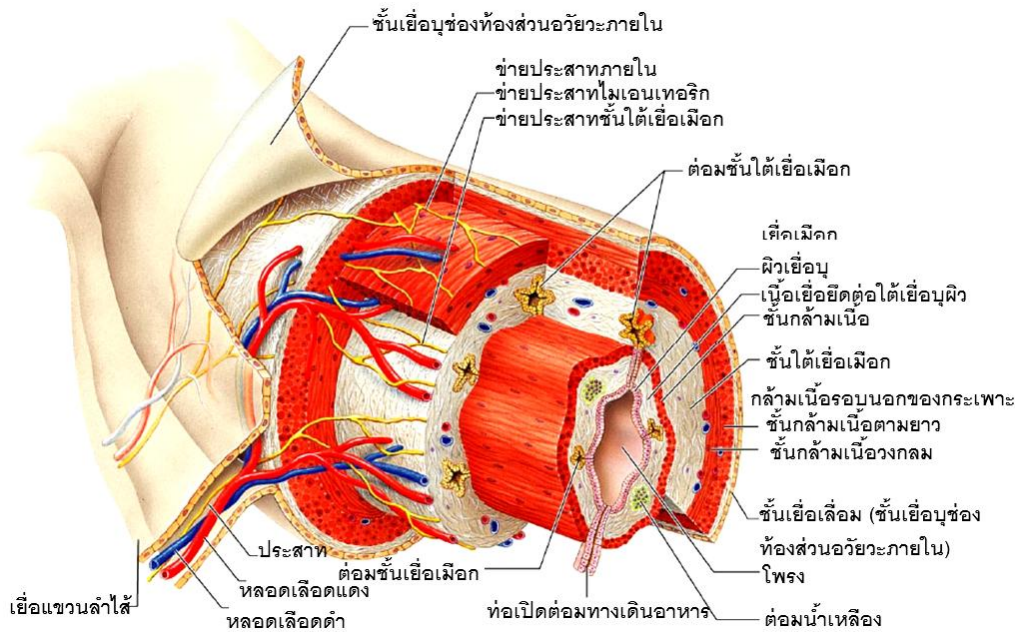
รูปที่ 14.3 ชั้นต่าง ๆ ของผนังลำไส้เล็ก (ที่มา: ดัดแปลงจาก srigot55, 2013)

2. ชั้นใต้เยื่อเมือก (submucosa) เป็นชั้นของเนื้อเยื่อเกี่ยวพันที่หนา ทำให้ท่อทางเดินอาหารสามารถขยายตัว และมีความยืดหยุ่น ประกอบด้วยหลอดเลือด และหลอดน้ำเหลืองขนาดใหญ่กว่า และส่งสาขาย่อยไปยังชั้นเยื่อเมือก (mucosal layer) และชั้นกล้ามเนื้อหนาที่อยู่ด้านนอกออกไป นอกจากนี้ยังพบเส้นประสาทที่สานเป็นร่างแหภายในชั้นใต้เยื่อเมือกนี้เรียกว่า ข่ายประสาทใต้เยื่อเมือก (submucous plexus) ที่ช่วยควบคุมการทำงานที่ของส่วนต่าง ๆ ของทางเดินอาหาร

3. ชั้นกล้ามเนื้อรอบนอกของกระเพาะ (muscularis externa) เป็นกล้ามเนื้อเรียบหลักที่ปกคลุมทางเดินอาหาร ประกอบด้วยเนื้อเยื่อ 2 ชั้น คือ 1) ชั้นวงกลมด้านใน (inner circular layer) และ 2) ชั้นตามยาวด้านนอก (outer longitudinal layer) กล้ามเนื้อเรียบด้านในที่อยู่ถัดมาจากชั้นใต้เยื่อเมือก เรียงตัวเป็นวงกลมโอบล้อมท่อทางเดินอาหารไว้ การหดตัวของกล้ามเนื้อส่วนนี้จะทำให้ลำไส้หดเล็กลง เส้นผ่านศูนย์กลางของลำไส้ลดลง ส่วนการหดตัวของกล้ามเนื้อชั้นนอกที่วิ่งตามยาวตลอดแนวท่อทางเดินอาหาร จะทำให้ลำไส้สั้นลง เมื่อมีการหดตัวของกล้ามเนื้อเรียบทั้ง 2 ชั้น จะทำให้เกิดการเคลื่อนตัว และผสมอาหารไปข้างหน้า ระหว่างชั้นกล้ามเนื้อทั้ง 2 จะมีข่ายประสาทไมเอนเทอริก (myenteric plexus) ที่วิ่งขนานไปกับข่ายประสาทใต้เยื่อเมือก ควบคุมการทำงานของทางเดินอาหารเฉพาะที่

4. ชั้นเยื่อเลื่อม (serosa) ที่ปกคลุมทางเดินอาหารชั้นนอกสุด ทำหน้าที่หลังของเหลวเป็นน้ำใสเพื่อหล่อลื่น และป้องกันการเสียดสีของอวัยวะในทางเดินอาหาร กับช่องท้อง เกือบตลอดท่อทางเดินอาหาร ชั้นเยื่อเลื่อมจะยึดอยู่กับเยื่อแขวนลำไส้ (mesentery) ที่ทำหน้าที่ยึดอวัยวะในทางเดินอาหาร กับผนังด้านในของช่องท้องเหมือนสายยึด

การยึดกันนี้ช่วยให้เกิดการยึดตรึง และพองอวัยวะในทางเดินอาหารให้วางตัวอยู่ในตำแหน่งที่ถูกต้อง และช่วยให้สามารถผสม และผลักไล่อาหารได้อย่างอิสระ



รูปที่ 14.4 โครงสร้างทั้ง 4 ชั้นของลำไส้เล็ก (ที่มา: ดัดแปลงจาก Madhumalika, 2013)

เยื่อในโพรงลำไส้เล็กมีการปรับตัวเพื่อให้ทำหน้าที่ดูดซึมอาหารได้อย่างมีประสิทธิภาพด้วยเหตุผล 2 ประการ คือ 1) เพื่อให้มีพื้นที่ผิวมากขึ้น และ 2) ให้เซลล์มีการขนส่งที่พิเศษ

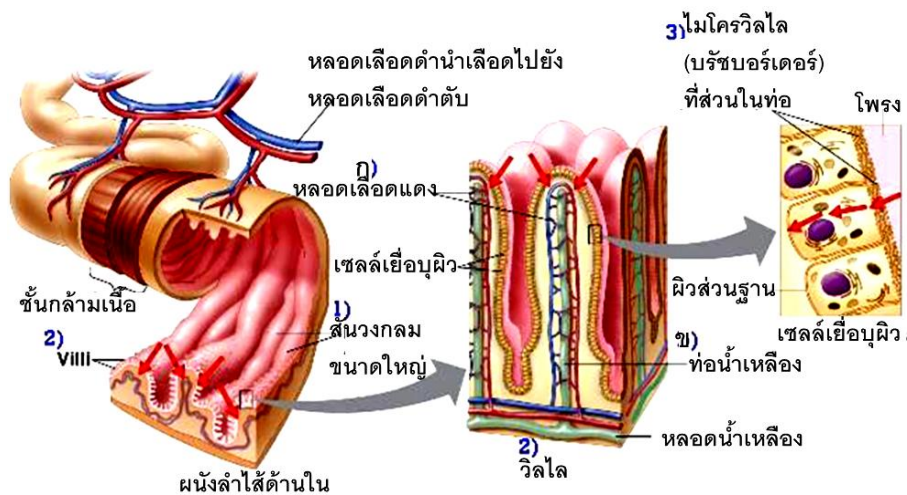
1. การเพิ่มพื้นที่ผิวในโพรงลำไส้เล็ก เป็นการเปลี่ยนแปลงของชั้นเยื่อเมือกบุลำไส้ (small intestine mucosa) ทำให้เพิ่มพื้นที่ผิวในการดูดซึมอาหาร มีดังต่อไปนี้

- ผิวด้านในของลำไส้เล็กมีการเรียงตัวเป็นส่วนทบ (fold) เข้ามารอบ ๆ โพรงลำไส้ที่สามารถมองเห็นได้ด้วยตาเปล่า เป็นการเพิ่มพื้นที่ผิวรับสัมผัสมากขึ้น 3 เท่า

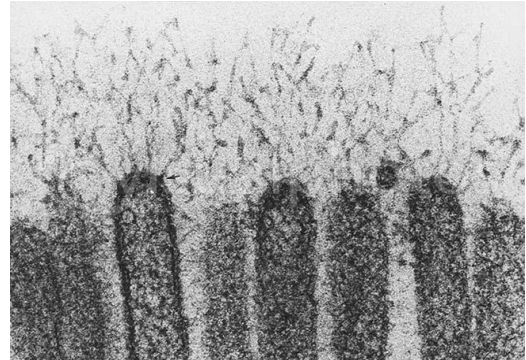
- การยื่นเข้ามาในโพรงลำไส้เมื่อส่องด้วยกล้องจุลทรรศน์ จะเห็นเป็นส่วนคล้ายนิ้วมียื่นออกมาเรียกว่า วิลไล (villi) ซึ่งเป็นการเพิ่มพื้นที่ภายในลำไส้ได้เพิ่มอีกเป็น 10 เท่า เซลล์เยื่อจะวางตัวอยู่ในแนวของแต่ละวิลไล และมีเซลล์สร้างเมือก (mucous cells) แทรกอยู่ วิลไลมีการเปลี่ยนแปลงรูปร่าง และมีติเพื่อตอบสนองต่อปัจจัยทางด้านอาหารหลายปัจจัย เช่น น้ำหนักลำไส้เล็กของงูเหลือมจะเพิ่มขึ้น 2-3 เท่า ในเวลาข้ามคืนหลังจากที่มันกินเหยื่อเข้าไปแล้ว ซึ่งสัมพันธ์กับปริมาณเอนไซม์ในทางเดินอาหารที่เพิ่มขึ้น 60 เท่า แต่ละวิลไลจะมีการเพิ่มขึ้นของขนาด และความยาวของเซลล์เพื่อให้เหมาะสม ทำให้สามารถย่อยได้อย่างรวดเร็ว

- การยื่นตัวออกไปของโครงสร้างที่เหมือนเส้นขนเรียกว่า ไมโครวิลไล (microvilli/ brush border) ของเซลล์เยื่อเข้าไปในโพรงลำไส้ เป็นการเพิ่มพื้นที่ผิวอีก 20 เท่าตัว โดยแต่ละเซลล์จะมีไมโครวิลไลยื่นออกมาประมาณ 3,000-6,000 หน่วย สามารถมองเห็นเมื่อใช้กล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอน ลำไส้เล็กส่วนกลางเป็นตำแหน่งที่เซลล์มีไมโครวิลไลยาวที่สุด และจะค่อย ๆ ลดความยาวลงเรื่อย ๆ เมื่อเข้าไปยังส่วนปลาย ภายในเยื่อหุ้มเซลล์ของ บรีซบอร์เดอร์ จะมีเอนไซม์ที่ใช้สำหรับการทำงานของลำไส้เล็ก ส่วนที่ยื่นออกมาจากไมโครวิลไลเรียกว่า โกลโคคาลิกซ์ (glycocalyx) ที่เป็นส่วนประกอบของฟิลาเมนต์คาร์โบไฮเดรต (carbohydrate-rich filament) ที่สานกันไปมา ซึ่งฟิลาเมนต์นี้เป็นส่วนหนึ่งของเอนไซม์ที่ใช้ในการย่อยอาหารที่ยื่นเข้าไปในโพรงของลำไส้เล็ก

เมื่อรวมกันทั้งส่วนทบ วิลไล และไมโครวิลไลของลำไส้เล็กในมนุษย์จะทำให้พื้นที่เพิ่มขึ้นเมื่อเทียบกับการไม่มีโครงสร้างทั้ง 3 ส่วนนี้เมื่อมีขนาด และความยาวเท่า ๆ กันถึง 600 เท่า ในความเป็นจริงเมื่อเราเอาพื้นที่ของลำไส้เล็กมาแผ่ออก จะสามารถคลุมสนามเทนนิสได้ เป็นที่น่าสนใจตรงที่ พลังงานที่งูเหลือมใช้สำหรับการปรับตัวของลำไส้เล็กเมื่อมีอาหารเข้ามาสู่ทางเดินอาหารจะอยู่ที่ 1/3-2/3 ของพลังงานที่ได้จากเหยื่อที่มันกิน



รูปที่ 14.5 โครงสร้างของส่วนทบรอบวงในโพรงลำไส้เล็ก วิลไล และไมโครวิลไล (ที่มา: ดัดแปลงจาก Chen, 2009)



รูปที่ 14.6 ส่วนของไกลโคคาลิกซ์ที่ไมโครวิลไล (ที่มา Khanage, 2015)

โครงสร้างของวิลลัส (structure of a villus)

การขนส่งสารอาหารจากท่อทางเดินอาหารเข้าสู่เซลล์ในร่างกาย ต้องอาศัยการขนส่งข้ามเซลล์บุผิว (transepithelial transport) เช่นเดียวกับการขนส่งสารข้ามผ่านท่อหน่วยไต โดยแต่ละวิลลัสจะมีส่วนประกอบดังต่อไปนี้

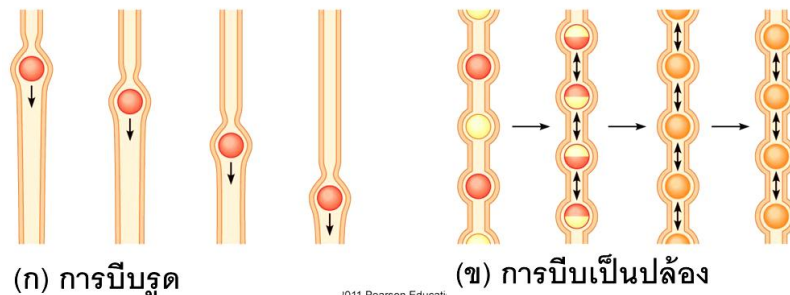
- เซลล์บุผิว (epithelial cells) ทำหน้าที่ปกคลุมส่วนผิวหน้าของวิลลัส เชื่อมต่อกับอีกเซลล์ด้านข้างด้วยไทด์ จึงกั้นเพื่อป้องกันการเคลื่อนที่ผ่านของอาหารในโพรงลำไส้เล็กผ่านขั้วระหว่างเซลล์ แม้ว่าไทด์ จึงกั้นในลำไส้เล็กจะเกิดการรั่วได้ง่ายกว่าที่กระเพาะ แต่ภายในโพรงลำไส้ยังมีบริซบอร์เตอร์ของเซลล์ซึ่งมีความสามารถในการดูดซึมสารอาหาร และอิเล็กโทรไลต์เข้าสู่เซลล์ และช่วยในการหลั่งน้ำย่อยเพื่อใช้สำหรับย่อยแบ่ง และโปรตีนให้สมบูรณ์
- เครือข่ายหลอดเลือดฝอย (capillary network) แต่ละวิลลัสจะมีหลอดเลือดแดงเข้ามาเลี้ยง โดยจะเกิดการแตกออกเป็นร่างแหเพื่อเลี้ยงเซลล์ให้พอเพียง จากนั้น หลอดเลือดจะกลับเข้ามารวมตัวกันอีกครั้ง เพื่อเป็นหลอดเลือดดำ และออกจากวิลลัส
- หลอดน้ำเหลืองส่วนปลาย (terminal lymphatic vessels) แต่ละวิลลัสจะถูกเลี้ยงโดยหลอดน้ำเหลืองต้นเส้นเดียวเรียกว่า เซนทรัล แลคทิล (central lacteal) ที่อยู่ตรงกลางของแต่ละวิลลัส

ระหว่างกระบวนการดูดซึม อาหารที่ย่อยแล้วจะผ่านเข้าสู่เครือข่ายหลอดเลือดฝอย หรือเซนทรัล แลคทิล เพื่อจะให้เกิดการดูดซึม สารอาหารจะต้องผ่านเข้าสู่เซลล์บุผิวแล้วแพร่ผ่านเข้าสู่สารน้ำแทรก (interstitial fluid) ภายในเนื้อเยื่อเกี่ยวพันที่แกนกลางของวิลลัส จากนั้นจะเคลื่อนที่ผ่านเข้าไปที่ผนังของเครือข่ายหลอดเลือดฝอย หรือหลอดน้ำเหลือง การเคลื่อนที่นี้จะเหมือนการขนส่งที่ไต โดยการขนส่งของลำไส้เล็กอาจมีการลำเลียงแบบใช้พลังงานหรือไม่ใช้ก็ได้ เมื่อมีการลำเลียงแบบใช้พลังงานจะต้องมีการใช้พลังงานอย่างน้อย 1 ชั้น ในกระบวนการขนส่งข้ามเซลล์บุผิว

การเคลื่อนไหวภายในลำไส้เล็กเป็นการบีบเป็นปล้อง (segmentation) ที่มีทั้งการผสม และการบีบไค้ไปข้างหน้าอย่างช้า ๆ การเคลื่อนไหวแบบบีบเป็นปล้องเกิดขึ้นเป็นจังหวะ มีการหดตัวเป็นก้อน หรือท่อน ๆ ของกล้ามเนื้อเรียบรูปวงกลมที่อยู่ตลอดความยาวของลำไส้เล็ก ระหว่างส่วนที่มีการบีบเป็นปล้อง และส่วนที่กล้ามเนื้อคลายตัวจะเป็นก้อนกลม ๆ ขนาดเล็กของไค้

การหดตัวเป็นวงแหวนทุก ๆ ช่วง 2-3 ซม. ทำให้มองเห็นลำไส้เล็กเป็นปล้อง ๆ คล้ายไส้กรอก การบีบตัวของวงแหวนยัดหดได้ (contractile ring) จะไม่ทำให้เกิดการบีบไล่ต่อเนื่องกันไปเหมือนการหดตัวแบบบีบรัด นั่นคือ หลังการบีบตัว ส่วนของปล้องที่มีการหดตัว (contracted segment) จะเกิดการคลายตัว ส่วนที่คลายตัวจะเกิดการหดตัว แทนที่การหดตัวรอบใหม่ ทำให้ไค้ที่กอนหน้านี้อยู่ในส่วนที่มีการคลายตัวของกล้ามเนื้อ ถูกไล่ออกไปทั้งสองทิศทาง เนื่องจากส่วนที่เคยคลายตัวนั้นเกิดการหดตัว ไค้เคลื่อนที่ไปยังส่วนที่มีการคลายตัวทั้งด้านหน้า และด้านหลังของลำไส้ที่เพิ่งหดตัว กระบวนการหด และคลายของกล้ามเนื้อเกิดสลับกันไปมา ทำให้มีไค้ถูกหั่น หมุน และผสมจนเข้ากันกับน้ำย่อยที่ลั่งเข้ามาในลำไส้เล็ก และทำให้ไค้สัมผัสกับพื้นที่ส่วนที่ทำหน้าที่ดูดซึมอาหาร

การหดเป็นปล้อง ๆ (segmentation contraction) เกิดจากการทำงานของเซลล์ตัวคุมจังหวะ (pacesetter cells) ของลำไส้เล็กที่สร้างจังหวะไฟฟ้าพื้นฐาน (basic electrical rhythm, BER) ในรูปแบบเช่นเดียวกับที่กระเพาะ (gastric BER) ทำให้เกิดการบีบรัดเป็นคลื่น (peristaltic wave) นั่นคือ เมื่อศักย์ไฟฟ้าที่เกิดจากจังหวะไฟฟ้าพื้นฐานของลำไส้เล็ก (small intestine BER) สูงถึงระดับกระตุ้นกล้ามเนื้อเรียบ จะเกิดการบีบเป็นปล้องขึ้นด้วยความถี่เท่ากับความถี่ของจังหวะไฟฟ้าพื้นฐาน

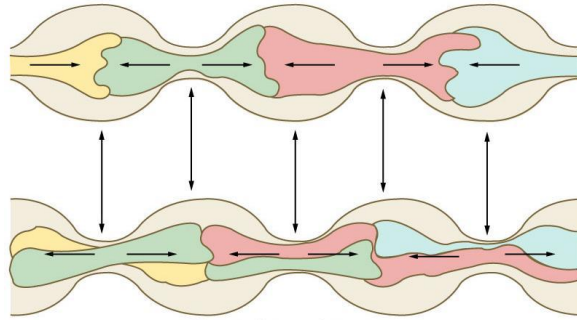


รูปที่ 14.7 เปรียบเทียบการเคลื่อนไหวของลำไส้เล็กแบบบีบรัด (ก) และการบีบเป็นปล้อง (ข)
(ที่มา: ดัดแปลงจาก Droual, 2013)

ระดับการตอบสนองของวงกล้ามเนื้อเรียบ และความแรงของการบีบเป็นปล้องนี้จะเกี่ยวข้องกับการขยายตัวของลำไส้เล็ก และฮอร์โมนแกสตริน และโดยอิทธิพลของชายประสาทภายนอก โดยปัจจัยทั้งหมดนี้ จะทำให้เกิดการกระตุ้น (excitability) กล้ามเนื้อเรียบที่ผนังลำไส้เล็ก โดยการยับยั้งจากระดับศักย์เยื่อเซลล์ขณะพัก เป็นใกล้ หรือเกินกว่าระดับกั้น (threshold) การบีบเป็นปล้องของลำไส้เล็กจะลดลง หรือหายไประหว่างมื้ออาหาร แต่จะเกิดอย่างรวดเร็ว และรุนแรงเมื่อร่างกายได้รับอาหาร ทั้งลำไส้เล็กส่วนต้น และส่วนปลายจะเริ่มบีบตัวพร้อม ๆ กัน เมื่ออาหารผ่านเข้ามาที่ส่วนของลำไส้เล็ก โดยลำไส้เล็กส่วนต้นจะเริ่มบีบเป็นปล้องก่อนเมื่อมีการขยายตัวของลำไส้เล็กเนื่องจากไค้ ส่วนการบีบเป็นปล้องของลำไส้เล็กส่วนปลายที่ว่างเปล่าเกิดจากอิทธิพลของแกสตรินที่ลั่งออกมาเนื่องจากการมีไค้ในกระเพาะ เรียกปรากฏการณ์นี้ว่ารีเฟล็กซ์กระเพาะ-ลำไส้เล็กส่วนปลาย (gastroileal reflex) การเพิ่มของแรงบีบตัวอาศัยอิทธิพลของประสาทภายนอก การกระตุ้นของประสาทพาราซิมพาเทติกจะกระตุ้นการบีบตัว ในขณะที่ประสาทซิมพาเทติกจะกวดการบีบตัวของลำไส้เล็ก

การบีบเป็นปล้องของลำไส้เล็กไม่เพียงแต่ช่วยผสมอาหารกับน้ำย่อย แต่ยังทำให้ไค้เคลื่อนที่ในลำไส้เล็กอย่างช้า ๆ เนื่องจากแต่ละครั้งที่มีการบีบตัวของลำไส้ อาหารจะเคลื่อนที่ออกไปจากส่วนนั้นทั้ง 2 ทิศทาง ไค้ที่เคลื่อนที่ไปข้างหน้าจะเคลื่อนที่อย่างช้า ๆ เนื่องจากความถี่ของการบีบตัวลดลง เซลล์ตัวคุมจังหวะที่ลำไส้เล็กส่วนต้น จะเกิดการลดความต่างศักย์เอง (spontaneous depolarize) ในอัตราที่เร็วกว่าส่วนท้าย ๆ ของลำไส้ นั่นคือ เซลล์ตัวคุมจังหวะที่ลำไส้เล็กส่วนปลายจะลดความต่างศักย์ช้ากว่าอัตราการเกิดการบีบตัวเป็นปล้องที่ลำไส้เล็กส่วนต้น ในมนุษย์จะอยู่ที่ 12 ครั้งต่อนาที ลำไส้เล็กส่วนปลายจะมีอัตรา 9 ครั้งต่อนาที เนื่องจากอัตราการบีบตัวในส่วนของลำไส้เล็กส่วนต้นมากกว่าในลำไส้เล็กส่วนปลาย ทำให้ไค้มีแนวโน้มที่จะเคลื่อนที่ไปทางส่วนหน้ามากกว่าส่วนหลัง นั่นคือ

อาหารจะค่อย ๆ เคลื่อนที่จากลำไส้เล็กส่วนต้นลงมายังลำไส้เล็กส่วนปลายอย่างช้า ๆ มีการกั้นไม่ให้อาหารย้อนกลับไปที่ส่วนต้น มีการผสมอาหารให้เข้ากัน และเปิดโอกาสให้เกิดการดูดซึมมากกว่า เนื่องจากมีกลไกที่ทำให้การเคลื่อนที่ในลำไส้เล็กเกิดอย่างช้า ๆ เพื่อให้เกิดการย่อย และดูดซึมอย่างสมบูรณ์ ซึ่งต้องใช้เวลาอยู่ในลำไส้เล็ก 3-5 ชม.



รูปที่ 14.8 การเคลื่อนที่ของอาหารเมื่อลำไส้เล็กบีบเป็นปล้อง (ที่มา image.frompo.com)

เมื่ออาหารเกือบทั้งหมดถูกดูดซึม การบีบเป็นปล้องจะเกิดน้อยลง แต่จะมีการเคลื่อนไหวของลำไส้เล็กด้วยการย้ายที่แบบกลุ่มรวม (migrating motility complex) หรือการดูแลทั่วไปของลำไส้ (intestinal housekeeper) ซึ่งเป็นการเคลื่อนไหวเป็นลูกคลื่นสั้น ๆ อย่างเบา ๆ ในทิศทางจากบนลงล่าง ก่อนจะหยุดการทำงาน คลื่นจะเริ่มต้นที่กระเพาะ แล้วเคลื่อนลงมายังส่วนของลำไส้เล็ก ด้วยแรงบีบที่ลดลงเรื่อย ๆ การเคลื่อนที่เป็นคลื่นสั้น ๆ จะใช้เวลา 100-140 นาที กว่าที่จะเดินทางจากกระเพาะไปสิ้นสุดที่ส่วนสุดท้ายของลำไส้เล็ก เพื่อไล่อาหารส่วนที่เหลือออกค้าง เซลล์แบคทีเรีย เยื่อบุกระเพาะที่ตายแล้วให้เข้าสู่ลำไส้ใหญ่ เช่นเดียวกับผู้ดูแลความเรียบร้อยภายในบ้าน เมื่อคลื่นเดินทางไปยังส่วนท้ายของลำไส้เล็ก จะเริ่มการไล่ของลูกคลื่นใหม่ที่กระเพาะ ไล่ไปจนถึงส่วนท้ายของลำไส้เล็กช้าวนไปเรื่อย ๆ จนกว่าสัตว์จะเริ่มกินอาหารใหม่ การเคลื่อนที่เป็นลูกคลื่นนี้อยู่ภายใต้อิทธิพลของฮอร์โมนโมติลิน (motilin) เมื่ออาหารผ่านเข้ามาที่ลำไส้เล็กจะเริ่มการบีบเป็นปล้อง และการบีบตัวเป็นลูกคลื่นเป็นการย้ายที่แบบกลุ่มรวมจะลดและหายไป

รอยเชื่อมลำไส้เล็กต่อลำไส้ใหญ่ (ileocecal junction) เป็นรอยต่อระหว่างลำไส้เล็ก และลำไส้ใหญ่ เป็นส่วนสุดท้ายที่ลำไส้เล็กส่วนปลายจะทำการส่งอาหารเพื่อให้อาหารเข้าไปสู่ส่วนของกระพุ้งไส้ใหญ่ (cecum) ปัจจุบันที่มีผลต่อการทำหน้าที่เป็นปราการด่านแรกระหว่างลำไส้เล็ก และลำไส้ใหญ่ของรอยต่อนี้ คือ

1. การมีโครงสร้างทางกายวิภาคเป็นลิ้น (valve) คล้ายยื่นจากลำไส้เล็กส่วนปลายเข้าสู่โพรงของกระพุ้งไส้ใหญ่เมื่อส่วนที่อยู่ในลำไส้เล็กส่วปลายถูกผลักมาด้านหน้า ส่วนของลิ้นลำไส้เล็กต่อลำไส้ใหญ่นี้จะเปิดออกอย่างง่ายดาย แต่จะปิดอย่างหนาแน่นเมื่ออาหารในส่วนของไส้ใหญ่ (colon) พยายามจะเคลื่อนที่กลับไปด้านหลัง ในช่วงที่ลำไส้ใหญ่บีบตัว

2. กล้ามเนื้อเรียบความยาว 6-7 ซม. ที่ผนังลำไส้เล็กส่วนปลาย (ileal wall) ก่อนจะสิ้นสุดส่วนของลำไส้เล็ก จะมีความหนา จัดตัวเป็นโครงสร้างหูด ทำงานภายใต้การกระตุ้นจากเส้นประสาท และฮอร์โมน เกือบตลอดเวลาหูดลำไส้เล็กต่อลำไส้ใหญ่ (ileocecal sphincter) จะมีการหดตัวอย่างน้อยที่สุด คือ ระดับเบา การมีความดันในลำไส้ใหญ่ส่วนกระพุ้งไส้ใหญ่สูงจะทำให้หูดมีการหดตัว การยึดตัวของผนังลำไส้เล็กส่วนปลายทำให้หูดเกิดการคลายตัว กระบวนการหดและคลายตัวนี้อยู่ภายใต้การควบคุมของชายประสาทภายในที่เลี้ยงตรงส่วนนั้น การคลายตัวของหูดเกิดจากการหลั่งของแกสตรินเมื่อมีการกินอาหาร เมื่อมีการทำงานของกระเพาะมากขึ้น การคลายตัวของกล้ามเนื้อหูดนี้ทำให้อาหารที่ไม่ถูกย่อย เช่นเส้นใยต่าง ๆ จากทั้งส่วนลำไส้เล็กต่อลำไส้ใหญ่ และกระพุ้งไส้ใหญ่ต่อลำไส้ใหญ่เคลื่อนที่เข้าสู่ลำไส้ใหญ่เพื่อให้แน่ใจว่าอาหารที่ตกค้างในลำไส้เล็กเคลื่อนที่เข้าสู่กระพุ้งไส้ใหญ่ได้

ในแต่ละวัน เซลล์เยื่อบุลำไส้เล็กจะหลั่งสารออกมาในโพรงลำไส้เล็กราว 1.5 ลิตร ประกอบด้วยสารละลายเกลือ และเมือกเรียกว่า น้ำหลังลำไส้เล็ก (succus entericus) ไม่มีเอนไซม์ที่ใช้สำหรับกรย่อยอาหารในน้ำจากลำไส้เล็กนี้ ลำไส้เล็กสังเคราะห์เอนไซม์สำหรับการย่อยอาหาร แต่มันทำงานตรงส่วนของบรัช บอร์เตอร์ของเซลล์ที่อยู่ตรงส่วนทบไม่ได้หลั่งออกมาในส่วนของโพรงลำไส้ หน้าที่อื่นของสารที่หลั่งออกมาจากเซลล์ของลำไส้เล็ก คือ เมือกที่หลั่งออกมาจะช่วยปกป้อง และหล่อลื่นทางเดินอาหาร นอกจากนี้ สารน้ำที่หลั่งออกมามีปริมาณของน้ำมาก ซึ่งน้ำนี้จะช่วย

การทำงานของเอนไซม์ที่ช่วยในการย่อยอาหาร เนื่องจากเอนไซม์ที่ย่อยอาหารทำงานโดยอาศัยปฏิกิริยาการสลายด้วยน้ำ (hydrolysis) ที่ต้องทำปฏิกิริยาในน้ำ

การควบคุมการหลั่งของสารคัดหลั่งจากลำไส้เล็กยังไม่เป็นที่กระจ่างชัด ความรู้เกี่ยวกับปัจจัยที่ทำให้เกิดการเตือนให้ลำไส้เล็กรู้ว่ามียาอาหารเข้ามาในทางเดินอาหารก็ยังไม่สมบูรณ์ แต่พบว่าปริมาณน้ำหลังลำไส้เล็กจะเพิ่มขึ้นหลังมียาอาหาร จึงเชื่อว่าปัจจัยที่เกี่ยวข้องมากที่สุดน่าจะเป็นการกระตุ้นเฉพาะที่ ที่ส่วนของเยื่อเมือกลำไส้เล็ก เนื่องจากการปรากฏตัวของโค้ม

ตารางที่ 14.1 กระบวนการย่อยสารอาหารที่สำคัญทั้ง 3 ชนิดในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม และแมลง

สารอาหาร	เอนไซม์	แหล่งของเอนไซม์	ตำแหน่งการทำงานของเอนไซม์	การทำงานของเอนไซม์	หน่วยที่ดูดซึมได้ของสารอาหาร
สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม	คาร์โบไฮเดรต	แอมิเลส	ต่อมน้ำลาย	สลายพอลิแซ็กคาไรด์เป็นไดแซ็กคาไรด์	
		ไตรแซ็กคาไรเดส (มอลเทส ซูเครส แล็กเทส)	น้ำย่อยตับอ่อน เซลล์เยื่อพุงผนังลำไส้เล็ก	สลายไตรแซ็กคาไรด์เป็นโมโนแซ็กคาไรด์	โมโนแซ็กคาไรด์ โดยเฉพาะกลูโคส
โปรตีน	เพปซิน	เซลล์ซีพของกระเพาะ	กระเพาะส่วนปลาย	สลายโปรตีนไปเป็นชิ้นเพปไทด์	
	ทริปซิน ไคโมทริปซิน คาร์บอกซีเพปทีเดส อะมีโนเพปทีเดส	น้ำย่อยตับอ่อน เซลล์เยื่อพุงผนังลำไส้เล็ก	โพรงลำไส้เล็ก บรัชบอร์ดอร์ของลำไส้เล็ก	สลายชิ้นเพปไทด์ สลายชิ้นเพปไทด์ไปเป็นกรดอะมิโน	กรดอะมิโน และเพปไทด์ชิ้นเล็กๆ จำนวนไม่มาก
ไขมัน	ลิเพส	น้ำย่อยตับอ่อน	โพรงลำไส้เล็ก	สลายไตรกลีเซอไรด์เป็นกรดไขมัน และโมโนกลีเซอไรด์	กรดไขมัน และโมโนกลีเซอไรด์
	เกลือน้ำดี	ตับ	โพรงลำไส้เล็ก	ผสมก้อนไขมันขนาดใหญ่เพื่อให้ลิเพสจากตับอ่อนมาสลาย	
แมลง	แอมิเลส	ต่อมน้ำลาย	ทางเดินอาหารส่วนหน้า และส่วนหลัง	สลายพอลิแซ็กคาไรด์เป็นไดแซ็กคาไรด์	
	มอลเทส อินเวอร์เทส	เยื่อพุงทางเดินอาหารส่วนหน้า	ทางเดินอาหารส่วนหน้า ซีกา	สลายไตรแซ็กคาไรด์เป็นโมโนแซ็กคาไรด์	โมโนแซ็กคาไรด์
	ลิเพส แพนครีเอเทส	ซีกา ทางเดินอาหารส่วนกลาง และส่วนหลัง	ซีกา ทางเดินอาหารส่วนกลาง และส่วนหลัง	สลายไตรกลีเซอไรด์เป็นกรดไขมัน และโปรตีนไปเป็นเพปไทด์ และกรดอะมิโน	กรดไขมัน กรดอะมิโน เพปไทด์

การย่อยอาหารภายในโพรงลำไส้เล็กเสร็จสิ้นโดยการย่อยจากเอนไซม์ตับอ่อน โดยการย่อยไขมันจะเกิดจากการช่วยเหลือเริ่มต้นจากน้ำดี ทำให้ลิเพสจากตับอ่อนสามารถที่จะย่อยไขมันจนได้เป็นโมโนกลีเซอไรด์ และกรดไขมันที่ถูกดูดซึมได้ในขณะที่โปรตีนจะถูกแยกให้เป็นเพปไทด์สายเล็ก ๆ และกรดอะมิโนบ้าง ส่วนแป้งจะถูกลดขนาดลงจนเป็นไดแซ็กคาไรด์ หรือโมโนแซ็กคาไรด์ นั้นแสดงว่า ไขมันถูกย่อยเสร็จสมบูรณ์ในโพรงของลำไส้เล็ก แต่การย่อยแป้งและโปรตีนยังไม่สมบูรณ์

โครงสร้างที่เหมือนเส้นขนที่ยื่นออกมาจากเซลล์เยื่อพุงลำไส้เล็กของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม เป็นการสร้างบรัชบอร์ดอร์ ประกอบด้วยเอนไซม์หลายชนิด คือ

1. เอนเทอโรไคเนส (enterokinase) กระตุ้นการทำงานของเอนไซม์ทริปซินเอนจากตับอ่อน

2. ไดแซ็กคาไรเดส (disaccharidase) คือ มอลเทส ซูโครส แลกเทส และทรีฮาเลส ทำหน้าที่ย่อยแบ่งที่โครงสร้างยังเป็นไดแซ็กคาไรด์ ดังนั้น มอลโทส ซูโครส แลกโทส และทรีฮาโลสตามลำดับ จนได้เป็นมอโนแซ็กคาไรด์

3. อะมิโนเพปติเดสที่ทำหน้าที่แตกเพปไทด์สายสั้น ๆ ให้เป็นกรดอะมิโน ทำให้การย่อยโปรตีนเสร็จสิ้นอย่างสมบูรณ์

นั่นคือ การย่อยโปรตีน และแบ่งเสร็จอย่างสมบูรณ์ที่ส่วนของบรัซ บอร์ดเดอร์

สัตว์มีกระดูกสันหลังบางชนิดไม่มีเอนไซม์ดังกล่าวแสดงในตารางด้านบน ที่ส่วนของบรัซ บอร์ดเดอร์ เช่นนกไม่จำเป็นต้องมีแลกเทส แต่ต้องมีเอมิลเลสในลำไส้ และเอสเทอเรส โดยเอสเทอเรสจะไฮโดรไลซ์เอสเทอร์ซึ่งพบในขี้ผึ้ง (waxes) และผลไม้สุก เนื่องจากจุลินทรีย์ในเรติคูลูม (reticulorumen) ของพวกสัตว์เคี้ยวเอื้องจะกินคาร์โบไฮเดรต ทำให้ไดแซ็กคาไรด์ในทางเดินอาหารส่วนกลางจะไม่มีเวลาใกล้เคียงกับที่พบในทางเดินอาหารส่วนเดียวกันของสัตว์มีกระดูกสันหลัง การสลายซูโครสจะสำเร็จด้วยการทำงานของกลูโคซิเดส (glucosidase) ที่สามารถย่อยมอลโทสได้ด้วย ส่วนสัตว์ที่กินอาหารที่มีไคตินเป็นส่วนประกอบ จะมีไคตินเนสโดยคางคาว เต่า และกิ้งก่ากินแมลงจะสังเคราะห์ไคตินเนสจากเซลล์เยื่อที่กระเพาะ (gastric mucosa) นอกจากนี้ยังพบว่า ปลา และนกหลายชนิดสามารถสร้างไคตินเนสได้จากตับอ่อน ส่วนสัตว์ชนิดอื่นจะมีแบคทีเรียที่สามารถสังเคราะห์เอนไซม์ไคตินเนสได้ เนื่องจากแบคทีเรียในกระเพาะบางชนิดมีไคตินเนสเหมือนกับที่บางชนิดมีเซลล์ของตัวเอง

โดยทั่วไปแล้ว ไม่ว่าจะเป็โปรตีน แป้ง ไขมันที่ถูกย่อยเสร็จแล้ว รวมถึงวิตามิน อีเล็กโทรไลต์ และน้ำจะถูกดูดซึมได้หมด ภายในส่วนของลำไส้เล็ก โดยการดูดซึมแคลเซียม และเหล็กจะขึ้นอยู่กับชนิดของสัตว์ ดังนั้น ยังมีการย่อย และการดูดซึมมาก อย่างไรก็ตาม ไม่ได้หมายความว่า อาหารที่กินจะถูกดูดซึมได้ทั้งหมด ในสัตว์มีกระดูกสันหลังส่วนใหญ่ ความยาวของลำไส้เล็ก และจำนวนตัวพาสารอาหารที่ต้องการดูดซึม สามารถเปลี่ยนแปลงได้ เมื่อมีการเปลี่ยนแปลงการกินอาหารต่อเนื่องกันเป็นเวลานาน เช่นในพวกกินทั้งพืช และสัตว์จะเพิ่มจำนวนตัวพากลูโคสให้มากขึ้น เมื่อได้รับอาหารคาร์โบไฮเดรตสูงเป็นเวลานาน

ความยาวของลำไส้เล็ก ชนิด และความหนาแน่นของตัวพาสารอาหารจะเกี่ยวข้องกับอาหารที่สัตว์แต่ละ สปีชีส์กิน เช่นในสัตว์กินพืชจะมีความหนาแน่นของตัวพากลูโคสในลำไส้ (intestinal glucose transporters) มากกว่าสัตว์กินเนื้อ ในแมว จำเป็นต้องได้รับทอรีน และอาร์จินีนในอาหารแต่ละมื้อ เพราะสามารถเก็บใช้ได้ป่วยเมื่อขาดกรดอะมิโนเหล่านี้ในช่วงเวลาสั้น ๆ (short-term deficits) ในกรณีของทอรีนนั่น แมวไม่สามารถสังเคราะห์ได้ แต่มีหน้าที่ในการพัฒนาระบบประสาท ส่วนอาร์จินีนมีความสำคัญในการสร้างยูเรีย ซึ่งพวกสัตว์กินเนื้อต้องสร้างออกมาเป็นจำนวนมาก เนื่องจากมีการกินโปรตีนเข้าไปเป็นจำนวนมาก เพื่อให้มันใจว่าได้รับสารอาหารเหล่านี้เพียงพอ แมวจึงสร้างตัวพากรดอะมิโนทั้ง 2 ชนิดเป็นจำนวนมาก

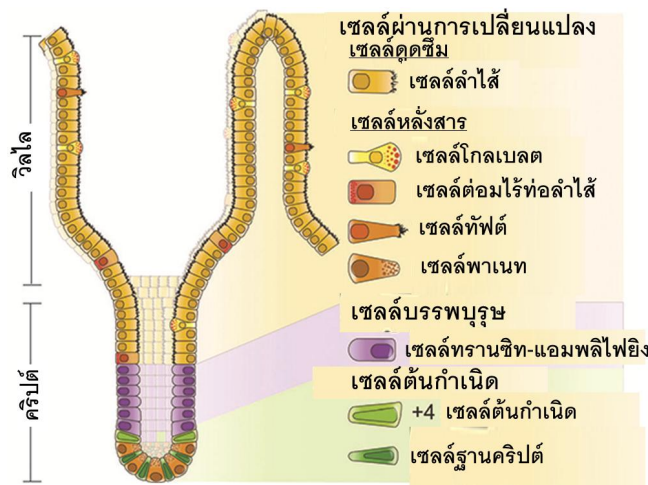
การดูดซึมอาหารพบมากที่ลำไส้เล็กส่วนต้น และส่วนกลาง และพบน้อยที่ส่วนปลาย ซึ่งไม่ได้หมายความว่าลำไส้เล็กส่วนปลายไม่มีความสามารถในการดูดซึมอาหาร แต่เนื่องจากการดูดซึมอาหารได้เสร็จสิ้นก่อนจะมาถึงตำแหน่งนี้ ลำไส้เล็กมีความสามารถในการดูดซึมอาหารทดแทนกันได้ ในความเป็นจริงสามารถตัดเอาลำไส้เล็กออกได้ถึง 50% โดยไม่มีผลกระทบต่อกรดูดซึมเลย ยกเว้น กรณีส่วนที่ถูกตัดเป็นส่วนปลายของลำไส้เล็กส่วนปลายเพราะจะทำให้วิตามินบี12 และเกลือแร่ไม่ถูกดูดกลับ เนื่องจากที่ส่วนปลายของลำไส้เล็กจะมีตัวรับที่จำเพาะสำหรับสารทั้ง 2 ชนิดนี้ ลำไส้เล็กทุกส่วนอื่น ๆ นั้นสามารถดูดซึมได้

ส่วนที่ยื่นลึกลงไปโน้ขึ้นเยื่อเมือกเป็นแอ่งตื้น ๆ อยู่ระหว่างวิลโล 2 วิลโลเรียกว่า คริปต์ออฟลิเบอร์คีน (crypt of Lieberkühn) ซึ่งมีความแตกต่างจากแอ่งกระเพาะ (gastric pits) ตรงที่ส่วนยุดตัวที่ลำไส้เล็กนี้จะไม่สร้าง และหลั่งเอนไซม์ย่อยอาหาร แต่ทำหน้าที่หลั่งน้ำ และอีเล็กโทรไลต์เพื่อไปรวมกับเมือกที่เซลล์เยื่อเมือกหลั่งออกมาจากผิวของวิลลัสแล้วรวมกันเป็นน้ำหลังลำไส้เล็ก

นอกจากนี้ คริปต์ยังทำหน้าที่เหมือนสถานบริบาลทารก เมื่อเซลล์บุผิวลำไส้เล็กเกิดการหลุด จะมีการงอกทดแทนอย่างรวดเร็ว โดยมีกิจกรรมการแบ่งเซลล์ (mitotic activity) สูงที่ส่วนของคริปต์ เซลล์ที่เกิดใหม่จะค่อย ๆ เพิ่มจำนวนที่ส่วนกันของคริปต์ก่อนจะเคลื่อนตัวไปที่ส่วนของวิลโล และในกระบวนการนั้น จะเกิดการดันเอาเซลล์ที่อายุมากแล้วให้ไปยังส่วนปลายของวิลโล และหลุดออกไปยังส่วนโพรงลำไส้เล็ก โดยอัตราการหลุดของเซลล์เข้าไปยังโพรงลำไส้เล็ก จะมีประมาณ 100 ล้านเซลล์ในเวลา 1 นาที ในมนุษย์ เซลล์จะเคลื่อนที่จากส่วนล่างสุดของคริปต์ไปยังส่วนปลายของวิลโลใช้เวลาเพียง 3 วัน จากนั้นจะถูกผลักเข้าสู่โพรงลำไส้เล็ก นั่นคือ เซลล์ในลำไส้เล็กมีอายุเพียง 3 วันเท่านั้น

เซลล์ใหม่ที่สร้างขึ้นมาจะมีการเปลี่ยนรูปหลายครั้งขณะที่มีการเคลื่อนที่ไปยังส่วนปลายของวิลลัส ความเข้มข้นของเอนไซม์จากส่วนบรัช บอร์เดอร์จะมีมาก และอัตราการดูดซึมได้จะสูง นั่นคือ เซลล์ที่ส่วนปลายของวิลลัสจะมีความสามารถในการหลั่งน้ำย่อย และดูดซึมอาหารได้สูงที่สุด เมื่อทำงานได้ถึงระดับสูงสุดแล้ว เซลล์เหล่านี้จะถูกดันออกไปโดยเซลล์ที่เคลื่อนขึ้นมาใหม่ ทำให้สารที่อยู่ในโพรงลำไส้จะได้สัมผัสกับเซลล์ที่มีความสามารถทั้งการย่อย และการดูดซึมอย่างต่อเนื่อง และเช่นเดียวกับกระเพาะอาหารตรงที่อัตราการทดแทนเซลล์เก่า ด้วยเซลล์ใหม่อย่างรวดเร็วของลำไส้เล็กมีความจำเป็นต่อเซลล์ ที่ถูกทำลายด้วยสิ่งที่อยู่ในโพรงลำไส้ เพราะสิ่งที่บรรจุในโพรงลำไส้มีทั้งฤทธิ์กัดกร่อนลำไส้ ทำให้เกิดการถลอกได้ ดังนั้น จึงมีความจำเป็นที่จะต้องมีการเกิดเซลล์ขึ้นมาทดแทนตลอดเวลา ส่วนเซลล์ที่ถูกดันออกไปนอกวิลลัสจะถูกย่อย สารต่าง ๆ ที่เคยเป็นส่วนประกอบของเซลล์จะถูกดูดกลับเข้ามาสู่กระแสเลือด และถูกนำกลับมาสร้างเป็นเซลล์ใหม่

นอกจากเซลล์ต้นกำเนิด พบว่ามีเซลล์อีกชนิดหนึ่ง คือ เซลล์พานเนท (Paneth cells) อยู่ตรงส่วนของคริปต์ ซึ่งเซลล์ชนิดนี้จะทำหน้าที่เป็นเซลล์รักษาความปลอดภัยในกับเซลล์ต้นกำเนิด โดยมีการสร้างสารเคมี 2 ชนิด ที่สามารถกำจัดแบคทีเรียได้ คือ ไกลโซไซม์ที่จะย่อยสลายเซลล์แบคทีเรียเหมือนที่พบในน้ำลาย และดีเฟนซิน (defensins) ที่เป็นโปรตีนขนาดเล็ก ทำหน้าที่ป้องกันแบคทีเรีย



รูปที่ 14.9 เซลล์ต่าง ๆ ของคริปต์ออปลิแบร์คิน และวิลลัส (ที่มา: ดัดแปลงจาก Holoyda และ Grikscheit, 2015)

ต่อจากนี้จะเป็นกลไกเกี่ยวกับการดูดซึมสารอาหารพิเศษบางชนิดในทางเดินอาหารส่วนลำไส้เล็ก การดูดซึมโซเดียม

โซเดียมถูกดูดซึมได้โดยการลำเลียงทั้งแบบใช้พลังงาน และไม่ใช้พลังงาน เมื่อค่าความลาดเอียงเหมาะสม การเคลื่อนที่ของไอออนโซเดียมจากโพรงลำไส้เข้าสู่หลอดเลือด และจะพบการแพร่ของไอออนโซเดียม ระหว่างเซลล์เยื่อในลำไส้เล็กผ่านไปยังสารน้ำในลำไส้ที่อยู่ภายในวิลลัสได้ทางไทด์ จึงกั้น การเคลื่อนที่ของไอออนโซเดียมผ่านเข้าเซลล์จะต้องอาศัยพลังงาน และเกี่ยวข้องกับตัวพาอย่างน้อย 2 ชนิด เช่นเดียวกับที่พบที่ไต นอกจากนี้ไอออนโซเดียมยังสามารถผ่านเข้าสู่เซลล์บุผิว ที่อยู่ทางด้านโพรงลำไส้ (luminal surface) ได้ด้วยตัวมันเอง หรืออาจใช้ตัวพาควบคู่ (co-transport) กับกลูโคส กรดอะมิโน หรือสารอาหารอื่น ๆ จากนั้นมันจะถูกดูดเข้าสู่สารน้ำแทรกตรงด้านข้างของเซลล์ผ่านช่องตรงส่วนฐานล่างด้านข้าง (basolateral border) ซึ่งไม่ได้เชื่อมกันด้วยไทด์ จึงกั้น และจากสารน้ำแทรก ไอออนโซเดียมจะแพร่เข้าสู่หลอดเลือดฝอย

เช่นเดียวกับท่อหน่วยไตส่วนต้น การดูดซึมไอออนคลอไรด์ น้ำ กลูโคส และกรดอะมิโนของลำไส้เล็กเองจะเกี่ยวข้องกับการดูดซึมไอออนโซเดียมโดยใช้พลังงาน (energy-dependent Na^+ absorption) นั่นคือ ไอออนคลอไรด์ จะเคลื่อนที่เข้าสู่เซลล์ตามความลาดเอียงที่สร้างขึ้นจากการดูดซึมไอออนโซเดียม และอาจเกิดด้วยการดูดซึมแบบใช้พลังงานก็ได้หากต้องการ น้ำในโพรงทางเดินอาหารที่ถูกดูดซึมเข้าสู่เซลล์ส่วนใหญ่จะเกิดจากการใช้พลังงานเมื่อมีการดึงเอาไอออนโซเดียมเข้าไปยังช่องว่างข้างเซลล์ แล้วเกิดความเข้มข้นของไอออนที่ตำแหน่งนั้นเพิ่มขึ้น การเกิดความดันออสโมซิสสูงทำให้มีการเคลื่อนที่ของน้ำจากโพรงลำไส้เข้ามายังเซลล์ (หรืออาจเป็นไปได้ว่า มีการเคลื่อนที่เข้ามา

ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมแรกเกิด กระบวนการขนส่งสารอาหารจะแตกต่างออกไป เนื่องจากลำไส้สัตว์แรกคลอดจะมีความสามารถในการดูดซึมโปรตีนเข้าไปได้ทั้งโมเลกุลโดยผ่านกระบวนการเอนโดไซโทซิส ทำให้ลูกสัตว์สามารถดูดซึมอิมมูโนโกลบูลิน เอ (IgA) ที่อยู่ในน้ำนมแม่เข้าสู่ร่างกาย ทำให้ลูกสัตว์ปลอดภัยจากเชื้อโรคต่าง ๆ แม้ในขณะนั้นระบบภูมิคุ้มกันของลูกสัตว์เองจะยังไม่มีการพัฒนาอย่างเต็มที่ นอกจากนี้ยังพบเหตุการณ์ที่โปรตีนถูกดูดซึมเข้าสู่กระแสเลือดทั้งโมเลกุลโดยผ่านกระบวนการที่เรียกว่า เพอร์ซอพชั่น (persorption) ซึ่งเป็นเหตุการณ์ที่เกิดขึ้นระหว่างเซลล์ซึ่งอาจเป็นที่ใดก็ได้ในระบบทางเดินอาหารที่มีเซลล์บุผิวหนึ่งชั้นเดียวเหนือชั้นเยื่อเมือก

นักวิทยาศาสตร์พบว่า อาหารโปรตีนติดฉลากด้วยสารกัมมันตรังสีที่กระต่ายกินเข้าไปจะขึ้นสู่ระดับสูงสุดในกระแสเลือดภายในเวลา 2 ชั่วโมง โดยอัตราการดูดซึมจะอยู่ที่ประมาณ 1-10% ของโปรตีนที่กินเข้าไป

การดูดซึมไขมัน

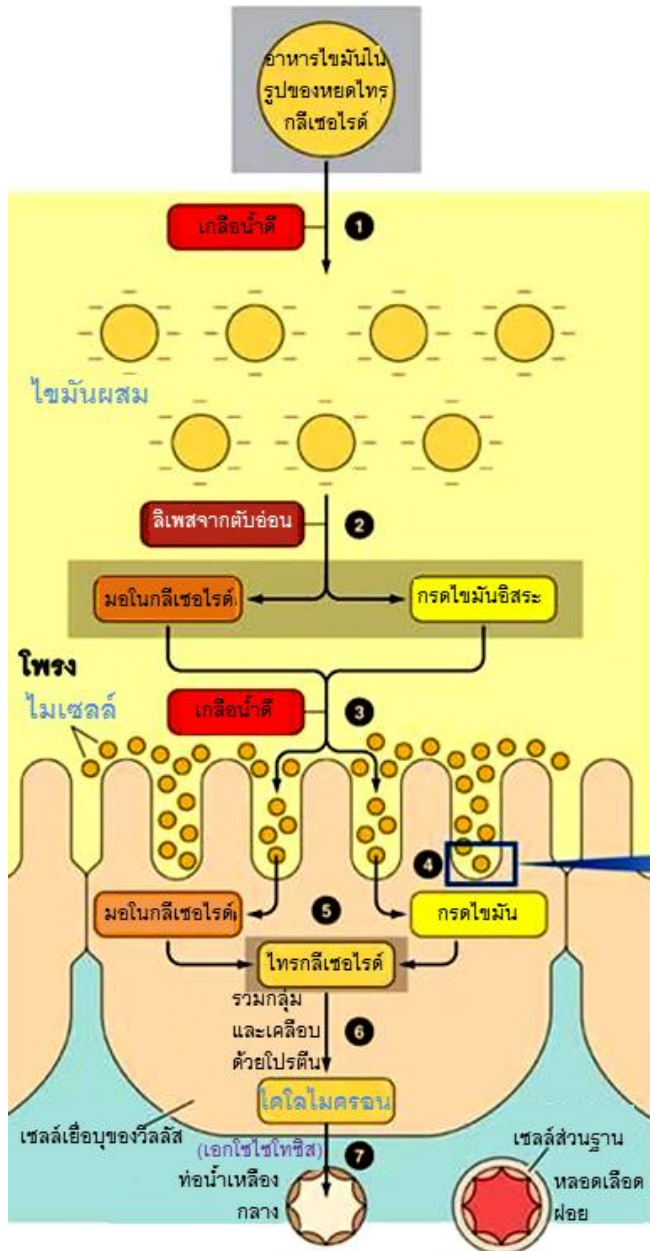
การดูดซึมไขมันค่อนข้างจะแตกต่างจากการดูดซึมคาร์โบไฮเดรต หรือโปรตีนเนื่องจากไขมันเป็นสารที่ไม่ละลายน้ำ จึงทำให้เกิดปัญหาค่อนข้างมาก เพราะไขมันจะต้องถูกขยี้จากโคมซึ่งคือน้ำไปยังส่วนที่เป็นน้ำในร่างกายอีกส่วนหนึ่งทั้ง ๆ ที่มันไม่ละลายน้ำ นั่นแสดงว่ามีเหตุการณ์ในการขนส่งสิ่งที่ไม่ละลายน้ำนี้ โดยการเปลี่ยนรูปร่างต่าง ๆ เป็นลำดับในช่วงที่มีการย่อย และการดูดซึม

เมื่อกระเพาะส่งอาหารเข้ามาในลำไส้เล็กส่วนต้น ไขมันที่ถูกกินเข้ามาจะรวมกันเป็นก้อนไทรกลีเซอไรด์ขนาดใหญ่ และลอยตัวอยู่ในโคม จากนั้นเกลื่อนน้ำดีจะเข้ามาทำหน้าที่คล้ายผงซักฟอก โดยจะกระจายก้อนไขมัน (lipid emulsification) ขนาดใหญ่นั้นให้เป็นหยดไขมันเล็ก ๆ ทำให้มีพื้นที่ผิวหน้าให้เอนไซม์ลิเพสจากตับอ่อนมาย่อยได้มากขึ้น และเนื่องจากผลที่ได้จากการย่อยด้วยลิเพส คือ ไทรกลีเซอไรด์ และกรดไขมันเองก็ไม่ค่อยจะละลายน้ำ ทำให้ผลผลิตที่เกิดจากการย่อย ไขมันแพร่ผ่านส่วนที่เป็นน้ำของโคม เข้าสู่ส่วนที่ทำหน้าที่ดูดซึมอาหาร (absorptive lining) ได้น้อยมาก แต่ส่วนประกอบของน้ำดีที่อยู่ในโพรงทางเดินอาหารจะเข้ามาช่วยจับไขมันที่ย่อยแล้วให้เป็นไมเซลล์ เมื่อไมเซลล์เคลื่อนที่ไปถึงเยื่อบุทางเดินอาหาร มอโนกลีเซอไรด์ และกรดไขมันอิสระจะแพร่ออกจากส่วนของไมเซลล์เข้าไปยังภายในเซลล์บุผิว จากนั้นจะมีการสร้างไมเซลล์ของมอโนกลีเซอไรด์ และกรดไขมันที่เกิดจากการย่อยไทรกลีเซอไรด์ในอิมัลชันของไขมัน (fat emulsion) ขึ้นมาอีก

เกลื่อนน้ำดีจะยังคงทำหน้าที่เป็นตัวละลายไขมัน (fat-solubilizing) ไปตลอดแนวความยาวของลำไส้ จนกระทั่งไขมันทั้งหมดถูกดูดซึมจากนั้นเกลื่อนน้ำดีจะถูกดูดกลับ (reabsorb) ในส่วนท้ายของลำไส้เล็กส่วนปลายโดยกระบวนการใช้พลังงานแบบพิเศษ ซึ่งจัดเป็นกระบวนการที่มีประสิทธิภาพ เนื่องจากในความเป็นจริงแล้ว เกลื่อนน้ำดีที่ช่วยอำนวยความสะดวกในการย่อยไขมันนั้นมีปริมาณไม่มาก แต่ช่วยให้ไขมันถูกดูดซึมได้ปริมาณมาก เนื่องจากเกลื่อนน้ำดีทำหน้าที่คล้ายเรือข้ามฟากที่ทำงานซ้ำแล้วซ้ำเล่าก่อนจะถูกดูดกลับเข้าสู่ร่างกาย

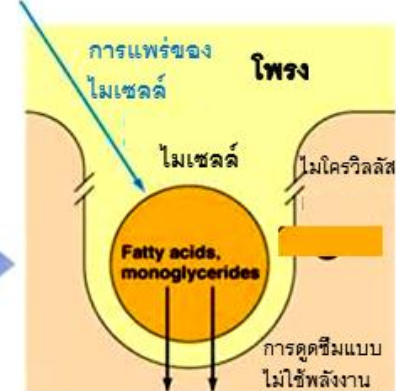
การขนส่งมอโนกลีเซอไรด์ และกรดไขมันอิสระที่ถูกขนส่งจากโคมไปยังส่วนยอดของเซลล์เยื่อบุทางเดินลำไส้เล็กด้วยกระบวนการที่ไม่ใช้พลังงาน เนื่องจากส่วนที่เป็นไขมันละลายในไขมันสามารถที่จะละลาย และแทรกเข้าไปในส่วนของเยื่อหุ้มเซลล์ที่เป็นไขมัน นั่นคือ การดูดซึมไขมันจัดว่าเป็นกระบวนการที่ไม่ใช้พลังงาน (passive process) แต่อย่างไรก็ตาม กระบวนการก่อนที่จะเกิดการดูดซึมยังมีขั้นตอนที่ต้องใช้พลังงาน เช่นการหลั่งเกลื่อนน้ำดีจากตับ การสังเคราะห์ไทรกลีเซอไรด์ และสร้างโคไลไมครอน (chylomicrons) ขึ้นใหม่ภายในเซลล์เยื่อบุลำไส้ หรือกระบวนการเอกโซไซโทซิสต่างก็เป็นกระบวนการที่ต้องใช้พลังงาน

เมื่อเข้าสู่ภายในเซลล์บุผิวแล้ว มอโนกลีเซอไรด์ และกรดไขมันอิสระจะถูกสร้างเป็นไทรกลีเซอไรด์ขึ้นมาใหม่ โดยไทรกลีเซอไรด์จะถูกรวมเข้าด้วยกันเป็นหยดไขมัน แล้วถูกห่อหุ้มอีกครั้งด้วยชั้นของลิโปโปรตีน (lipoprotein) ที่สร้างจากร่างแหเอนโดพลาซิมของเซลล์บุผิว ทำให้ไขมันสามารถละลายในน้ำได้ โดยลิโปโปรตีนที่มีขนาดใหญ่ที่สุดคือโคไลไมครอนที่ถูกขับออกจากเซลล์โดยกระบวนการเอกโซไซโทซิสจากเซลล์บุผิวไปยังสารน้ำแทรกภายในวิลลัส ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม ไทรกลีเซอไรด์-ริช โคไลไมครอน (triglyceride-rich chylomicrons) จะถูกหลังเข้าไปในเซนทรัลแลคทิล แล้วเข้าสู่ระบบไหลเวียนปกติ ในขณะที่นกจะถูกดูดซึมเข้าไปในหลอดเลือดฝอยของวิลลัส ส่วนกรดไขมันที่มีความยาวของคาร์บอนสั้น ๆ หรือขนาดกลางจะผ่านเข้าสู่หลอดเลือดเช่นกัน



ไขมันไม่ละลายน้ำ จึงต้องมีการเปลี่ยนแปลง เพื่อให้เกิดการย่อย และดูดซึมได้

1. อาหารไขมันในรูปหยดไขมันขนาดใหญ่ของไตรกลีเซอไรด์จะถูกผสมโดยเกลือน้ำดีที่ทำหน้าที่คล้ายผงซักฟอกให้เป็นสารแขวนลอยของหยดไขมันขนาดเล็ก ๆ ทำให้ผิวส่วนนอกสามารถถูกทำลายโดยลิเพสจากตับอ่อนได้
2. ลิเพสจะสลายไตรกลีเซอไรด์ให้เป็นโมโนกลีเซอไรด์ และกรดไขมันอิสระ
3. ผลิตภัณฑ์ที่ละลายน้ำได้จะถูกขนย้ายไปยังส่วนในของไมเซลล์ละลายน้ำได้ที่สร้างมาจากเกลือน้ำดี และส่วนประกอบอื่นๆ ของน้ำดี เข้าไปสู่ผิวเยื่อบุของโพรงลำไส้เล็ก
4. เมื่อไมเซลล์สัมผัสกับผิวเยื่อบุ โมโนกลีเซอไรด์ และกรดไขมันจะออกจากไมเซลล์ และแพร่โดยไม่ใช่พลังงานผ่านเข้าไปในชั้นไขมัน 2 ชั้นของเยื่อหุ้มเซลล์
5. โมโนกลีเซอไรด์ และกรดไขมันอิสระจะกลับมาสังเคราะห์เป็นไตรกลีเซอไรด์ใหม่ภายในเซลล์เยื่อบุ



6. ไตรกลีเซอไรด์จะมารวมกัน และถูกเคลือบโดยชั้นของลิโปโปรตีนเพื่อสร้างเป็นไมครอนละลายน้ำได้ และออกจากเซลล์ตรงส่วนฐานด้านข้างของเซลล์โดยกระบวนการเอกไซโทไซซิส
7. ไมครอนไม่สามารถข้ามส่วนฐานด้านข้างของเซลล์หลอดเลือด ดังนั้นจึงต้องเข้าสู่ระบบไหลเวียนน้ำเหลืองทางท่อน้ำเหลืองกลางแทน

รูปที่ 14.13 การย่อย และการดูดซึมไขมัน (ที่มา: ดัดแปลงจาก Amazonaws, 2013)

การดูดซึมวิตามิน

วิตามินละลายน้ำจะถูกดูดซึมเข้าไปในเซลล์พร้อมน้ำ ส่วนวิตามินละลายไขมันจะถูกส่งเข้าไปใกล้เซลล์โดยบรรจุในไมเซลล์ จากนั้นจะถูกดูดซึมเข้าสู่ภายในเซลล์โดยไม่ใช่พลังงานไปพร้อมกับไขมันที่ถูกย่อยแล้ว วิตามินบางชนิดจำเป็นต้องมีตัวพา นั่นคือ วิตามินบี₁₂ ซึ่งจะต้องจับกับปัจจัยภายในจากกระเพาะเพื่อให้สามารถถูกดูดซึมด้วยวิธีพิเศษตรงส่วนท้ายของลำไส้เล็กส่วนปลาย

ภายหลังจากที่มีการดูดซึมอาหารเข้าสู่เซลล์บุผิวลำไส้เล็ก หลอดเลือดดำที่ออกจากวิลลัสของลำไส้เล็กที่วิ่งไปสู่หลอดเลือดดำพอร์ทัลเพื่อส่งเลือดผ่านไปยังตับซึ่งถือว่าเป็นโรงงานชีวเคมีเพื่อปรับเปลี่ยนอาหารก่อนสารอาหารจะถูกส่งไปยังระบบไหลเวียนเลือดปกติ นั่นทำให้ผลที่ได้จากการย่อยแป้ง และโปรตีน รวมทั้งอิเล็กโทรไลต์ และน้ำจะถูกส่งเข้าไปยังตับเพื่อให้เกิดกระบวนการเมแทบอลิซึมทันที นอกจากนี้ ตับยังต้องทำหน้าที่ลดความเป็นพิษของสารที่อาจดูดซึมผ่านทางเดินอาหารเข้ามาก่อนที่จะกระจายออกไปสู่ระบบไหลเวียนเลี้ยงกาย เมื่อเข้าสู่การไหลเวียนตับ

(portal circulation) หลอดเลือดดำที่วิ่งมาจากระบบทางเดินอาหารจะวิ่งเข้าสู่ท่อเลือดดำ และเข้าสู่หัวใจเพื่อกระจายสารอาหารออกไปสู่นอเยื่อที่ส่วนต่าง ๆ ของร่างกาย

ไขมันที่อยู่ในรูปของไคโลไมครอนจะถูกขนส่งโดยเซนทรัล แลคทีล และเคลื่อนที่เข้าสู่ระบบน้ำเหลืองทำให้เกิดการขนส่งทางลัดเข้าสู่ตับ การหดตัวของวิลโลเป็นระยะ ทำให้เกิดการบีบท่อเซนทรัล แลคทีลให้หดตัว ทำให้น้ำเหลืองถูกขับออกจากหลอดน้ำเหลือง หลอดน้ำเหลืองจะรวมตัวกันเป็น ท่อน้ำเหลืองอก (thoracic duct) ที่มีขนาดใหญ่ และส่งน้ำเหลืองเข้าสู่ระบบหลอดเลือดดำภายในช่องอก ทำให้ไขมันเข้าสู่ระบบไหลเวียนเลือด แล้วกระจายไปสู่ตับ และส่วนต่าง ๆ ในร่างกาย นั่นคือ ตับไม่ได้มีโอกาสดำเนินงานกับไขมันที่ถูกย่อยแล้วจนกว่าไขมันจะถูกเจือจางโดยเลือดในระบบไหลเวียนเลือด และถูกดูดจับลดจำนวนไขมันลงไปอีก เนื่องจากถูกดึงเข้าไปในส่วนของเนื้อเยื่อไขมัน การที่ไขมันจะต้องถูกเจือจางก่อนที่จะเข้ามายังตับเป็นการป้องกันไม่ให้เกิดภาวะไขมันท่วมตับ (inundated) เนื่องจาก การได้รับไขมันปริมาณสูงในครั้งเดียว

ตับมีบทบาทสำคัญในการขนส่งไขมัน โดยการสร้างเป็นลิโปโปรตีน 3 ชนิดด้วยกัน การศึกษารายละเอียดของพลาสมาลิโปโปรตีนเกิดขึ้นครั้งแรกในซีรัมม้า เมื่อปี ค.ศ. 1920 โดยตับจะสร้างลิโปโปรตีนที่เรียกชื่อตามความหนาแน่นของโปรตีน เมื่อเปรียบเทียบกับไขมัน เมื่อทำการแยกโครงสร้างด้วยเครื่องปั่นเหวี่ยงความเร็วสูง (high-speed ultracentrifuges) ตัวแรกที่แยกออกมาได้ คือ ลิโปโปรตีนที่มีความหนาแน่นสูง (high density lipoprotein, HDL) ต่อมา คือ ลิโปโปรตีนที่มีความหนาแน่นต่ำ (low density lipoprotein, LDL) ที่ประกอบด้วย โปรตีนที่น้อยกว่า และมีคอเลสเตอรอลมากกว่า และชนิดสุดท้าย คือ ลิโปโปรตีนที่มีความหนาแน่นต่ำมาก (very-low density lipoprotein, VLDL) ที่ประกอบด้วย โปรตีนเล็กน้อย และคอเลสเตอรอลสูงมาก นั่นทำให้ลิโปโปรตีนที่มีความหนาแน่นต่ำ และลิโปโปรตีนที่มีความหนาแน่นสูงทำหน้าที่ส่งคอเลสเตอรอล (และฟอสโฟลิพิด) เพื่อนำไปสร้างเป็นเยื่อหุ้มเซลล์ในขณะที่ลิโปโปรตีนที่มีความหนาแน่นต่ำมากซึ่งมีปริมาณไตรกลีเซอไรด์สูง มีบทบาทในการเป็นพลังงานสะสมในเนื้อเยื่อไขมัน

ตารางที่ 14.2 การดูดกลับสารที่ลำไส้เล็ก และลำไส้ใหญ่ในมนุษย์แต่ละวัน

ปริมาณสารที่ผ่านเข้าสู่ลำไส้เล็กต่อวัน			
แหล่ง	ถูกกิน	อาหาร	1250 ก.
		น้ำดื่ม	1250 มล.
	ถูกหลั่งออกมา จากพลาสมา	น้ำลาย	1500 มล.
		น้ำจากกระเพาะ	2000 มล.
		น้ำจากตับอ่อน	1500 มล.
		น้ำดี	500 มล.
	น้ำจากลำไส้เล็ก	<u>1500</u> มล.	
		9500 มล.	
ปริมาณสารที่ถูกดูดซึมในลำไส้เล็กในแต่ละวัน			9000 มล.
ปริมาณสารที่ผ่านเข้าลำไส้ใหญ่จากลำไส้เล็กในแต่ละวัน			500 มล.
ปริมาณสารที่ถูกดูดซึมโดยลำไส้ใหญ่ในแต่ละวัน			350 มล.
ปริมาณของอุจจาระที่ถูกขับออกจากลำไส้ใหญ่ในแต่ละวัน			150 ก.

ลำไส้เล็กของมนุษย์จะมีการดูดซึมน้ำโดยเฉลี่ยแล้ว 9 ลิตรต่อวัน น้ำในส่วนนี้มีสารอาหาร วิตามิน และอิเล็กโทรไลต์ละลายปะปนด้วย ปรากฏการณ์นี้เกิดได้อย่างไร เมื่อเรดื่มน้ำเพียง 1,250 มล. กินอาหารเพียง 1250 กรัม (มีปริมาณน้ำ 80%) ในแต่ละวันเมื่อพิจารณาการดูดซึมน้ำอย่างมากของลำไส้เล็กในแต่ละวัน โดยน้ำ และสารที่ละลายในน้ำปริมาณ 9,500 มล. จะผ่านลำไส้ในแต่ละวัน แต่น้ำที่ได้จากการกินมีเพียง 2,500 มล. ส่วนที่เหลือประมาณ 7,000 มล. มาจากน้ำย่อย และน้ำที่หลั่งออกมาจากระบบทางเดินอาหาร ซึ่งสร้างมาจากพลาสมา โดยพลาสมาถือว่าเป็นแหล่งสำหรับสร้างสารที่หลั่งออกมาจากทางเดินอาหาร เนื่องจากเซลล์หลั่ง (secretory cells) จะนำเอาวัตถุดิบจากพลาสมาไปสร้างเป็นสารคัดหลั่ง เมื่อพิจารณาว่า พลาสมาในร่างกายมีเพียง 2.75 ลิตร แสดงว่าอัตราการดูดซึมน้ำ และอัตราการหลั่งสารจากทางเดินอาหารย่อมมีค่าสอดคล้องกันเพื่อไม่ให้ปริมาณของพลาสมาต่ำกว่าค่าปกติ จากสาร

น้ำปริมาณ 9,500 มล. ที่ผ่านเข้าสู่ลำไส้เล็กในแต่ละวันนั้น ประมาณ 95% หรือ 9,000 มล. จะถูกดูดซึมเข้าสู่พลาสมาผ่านทางลำไส้เล็ก และมีเพียง 500 มล. ที่ผ่านเข้าสู่ลำไส้ใหญ่ นั่นคือ น้ำย่อยไม่มีการสูญหายออกจากร่างกาย เพราะหลังจากมีการหลั่งของสารน้ำเหล่านี้เข้าสู่โพรงลำไส้เล็กเพื่อทำงานแล้ว สารน้ำเหล่านี้จะกลับคืนสู่พลาสมา มีเพียงสารเพียงเล็กน้อยที่ออกจากร่างกาย สารนั้น คือ บิลิรูบิน ซึ่งเป็นของเสียที่ต้องขับออกจากร่างกาย

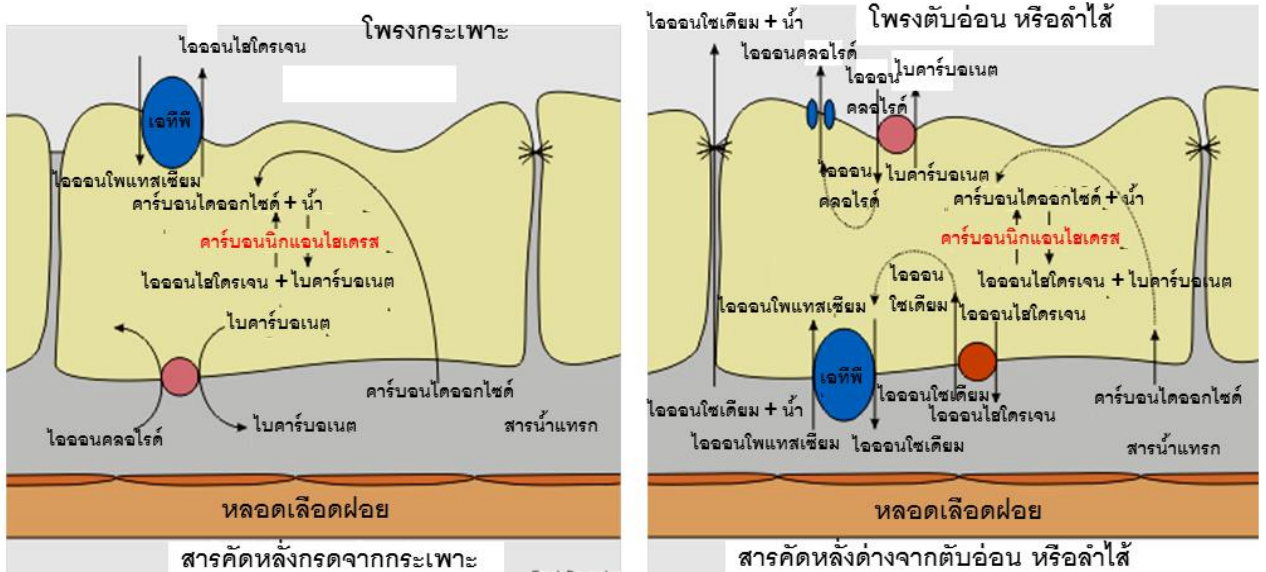
การรักษาความสมดุลระหว่างกระเพาะ ลำไส้เล็ก และตับ

เนื่องจากการหลั่งสารน้ำ จะมีการดูดกลับเข้าสู่พลาสมา เพื่อให้ความสมดุลกรด-ด่างของระบบร่างกายไม่กระทบต่อกระบวนการย่อย เมื่อการหลั่ง และการดูดกลับไม่เป็นในทิศทางเดียวกัน จะทำให้เกิดความผิดปกติของกรด-ด่างในร่างกาย (**acid-base abnormalities**) หลอดเลือดแดงที่ผ่านเข้ามายังกระเพาะอาหารจะมี ไอออนคลอไรด์ ไอออนโซเดียม คาร์บอนไดออกไซด์ และน้ำ ในช่วงที่มีการหลั่งกรดเกลือ (HCl) นั้น เซลล์พาริเทัลในกระเพาะจะนำเอาไอออนคลอไรด์ คาร์บอนไดออกไซด์ และน้ำออกมาจากพลาสมา (คาร์บอนไดออกไซด์ และน้ำมีความจำเป็นต่อการหลั่งไอออนไฮโดรเจน) และมีการเติมไอออนไบคาร์บอเนตเข้าไปในสารคัดหลั่ง (ไอออนไบคาร์บอเนตจะถูกสร้างในระหว่างกระบวนการสร้างไอออนไฮโดรเจน) จากนั้น ไอออนไบคาร์บอเนตจะแพร่เข้าไปในพลาสมาเพื่อชดเชยไอออนคลอไรด์ที่ถูกขับออก และเพื่อให้เกิดความสมดุลของอิเล็กตรอน กับไอออนโซเดียมในพลาสมา โดยระดับไอออนโซเดียมในพลาสมาไม่ถูกรบกวนในกระบวนการสร้างสารหลั่งจากกระเพาะ

เนื่องจากไอออนไบคาร์บอเนตเป็นไอออนชนิดต่าง (alkaline ion) ทำให้หลอดเลือดดำที่ออกจากกระเพาะมีความเป็นด่างสูงกว่าหลอดเลือดแดงที่วิ่งเข้ามาเลี้ยงเรียกว่า การเพิ่ม และลดความเป็นด่างหลังการย่อยอาหาร (**postdigestion alkaline tide**) ซึ่งมีความแตกต่างกันมากในพวกจระเข้ ที่ค่าพีเอชเพิ่มจาก 7.4 เป็น 7.6 มีค่าพีเอชเปลี่ยนแปลงถึง 0.2 หน่วยพีเอช เมื่อเปรียบเทียบกับอึ่งอ่าง (*Rana catesbeiana*) ที่มีพีเอชต่างกัน 0.1 หน่วย ส่วนคางคก (*Bufo marinus*) ที่มีพีเอชต่างไป 0.05 หน่วย และงูเหลือม มีความแตกต่างเพียง 0.02 หน่วย

สัตว์ส่วนใหญ่จะไม่มีการเปลี่ยนแปลงกรด-ด่างในร่างกาย เนื่องจากเซลล์ท่อของตับอ่อนจะหลั่งไอออนไบคาร์บอเนตออกมา (ร่วมกับไอออนโซเดียม) ในปริมาณที่เพียงพอที่จะบัฟเฟอร์โค้มจากกระเพาะที่มีความเป็นกรดอย่างสูงเมื่อเคลื่อนที่เข้าสู่ลำไส้เล็กแล้ว ยกเว้นในกรณีของพวกจระเข้เช่นเดิม เนื่องจากสัตว์จำพวกนี้จะปรับร่างกายด้วยภาวะแอลคาลอซิส หรือกระเดียดต่างเหตุจากการหายใจ (**respiratory alkalosis**)

ภายในโพรงลำไส้เล็กจะมีการหลั่งต่างโซเดียมไบคาร์บอเนตออกมาจากตับอ่อนเพื่อปรับกรดเกลือที่หลังจากกระเพาะให้เกิดความเป็นกลาง ทำให้ได้เป็นเกลือ (NaCl) และกรดคาร์บอนิก ต่อจากนั้นจะมีการรวมไอออนโซเดียมและไอออนคลอไรด์ และน้ำตามลำดับ โดยสารทั้ง 4 ตัว (ไอออนโซเดียม คลอไรด์ คาร์บอนไดออกไซด์ และน้ำ) จะถูกดูดซึมโดยเซลล์เยื่อจากลำไส้เล็กเข้าสู่พลาสมานั้นมีความเหมือนกับเลือดแดงที่เข้ามายังกระเพาะ นั่นคือ ระหว่างการย่อยอาหารจึงไม่มีการเพิ่ม หรือลดลงของความเป็นกรด-ด่างในร่างกาย



รูปที่ 14.14 สมดุลไอออนของกระเพาะ ตับอ่อน และลำไส้ (ที่มา: ดัดแปลงจาก Velkey, 2009)

อาการท้องร่วง (diarrhea)

เมื่อมีอาการท้องร่วง หรืออาเจียน ร่างกายจะไม่เกิดการปรับให้เป็นกลาง อาการท้องร่วงทำให้ร่างกายเสียทั้งน้ำ และการคงความเป็นกรด-ด่างจะถูกรบกวน อาการท้องร่วง คือ การที่ปริมาณสารน้ำในอุจจาระมากกว่าปกติ และโดยส่วนใหญ่จะมีความถี่ของการถ่ายอุจจาระเพิ่มขึ้น และเช่นเดียวกับการอาเจียน ที่อาการท้องร่วงจะมีทั้งประโยชน์และอันตรายต่อร่างกาย ข้อดีของอาการท้องร่วง คือ ลำไส้เล็กขับสิ่งต่าง ๆ ที่อยู่ในโพรงลำไส้เล็กออกมาอย่างรวดเร็ว เป็นการขับเอาสิ่งที่เป็นอันตรายต่อร่างกายออกมาอย่างรวดเร็ว แต่อย่างไรก็ตาม ไม่ใช่เฉพาะอาหารในลำไส้เล็กเท่านั้นที่ออกมาพร้อมกับท้องเสีย เพราะสารที่หลั่งออกมาจากลำไส้เล็กซึ่งปกติจะถูกดูดกลับเข้าสู่ร่างกายจะถูกขับออกมาจากท้องเสียด้วย และการที่ร่างกายขับเอาสิ่งที่อยู่ในลำไส้เล็กออกมาในปริมาณมาก ทำให้เกิดภาวะขาดน้ำ (dehydration) การสูญเสียสารอาหารต่าง ๆ และเกิดภาวะกระด้างกรดเหตุจากเมแทบอลิซึม (metabolic acidosis) เนื่องจากร่างกายสูญเสียไอออนไบคาร์บอเนต การมีปริมาณน้ำสูงในอุจจาระมักมีสาเหตุมาจากการที่ร่างกายไม่สามารถดูดกลับได้เหมือนในสภาวะปกติ น้ำส่วนเกินที่ไม่สามารถดูดกลับได้ (unabsorbed fluid) นี้ จึงออกมานอกร่างกายพร้อมกับอุจจาระ

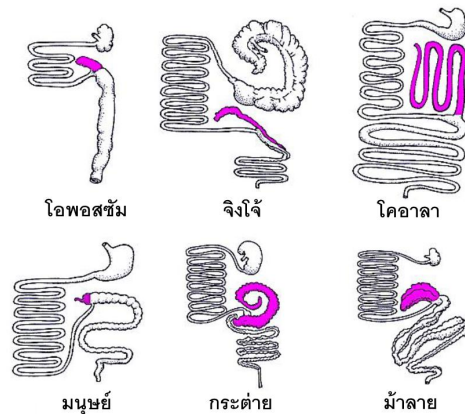
สาเหตุสำคัญที่ทำให้เกิดอาการท้องร่วง คือ การบีบตัวของลำไส้เล็กที่มากกว่าปกติ ซึ่งอาจมาจากการระคายเคืองเฉพาะที่ หรือการติดเชื้อไวรัสในลำไส้เล็ก หรือความเครียดทางอารมณ์ ทำให้น้ำหลังเข้ามาในลำไส้เล็กด้วยปริมาณ และอัตราที่รวดเร็วจนมีเวลาไม่เพียงพอสำหรับการดูดกลับสารน้ำเข้าสู่ร่างกาย

ลำไส้ใหญ่ (large intestine)

ลำไส้ใหญ่ของสัตว์มีกระดูกสันหลังจะประกอบด้วย ลำไส้ใหญ่ (colon) กระพุ้งลำไส้ใหญ่ (cecum) เรติคิวลัม หรือกระเพาะรังผึ้ง/ทวารร่วม (reticulum/cloaca)

กระพุ้งลำไส้ใหญ่ (cecum)

หากสัตว์มีส่วนของกระพุ้งลำไส้ใหญ่จะมีการสร้างเป็นถุงก้นตันอยู่ใต้รอยต่อของลำไส้เล็ก และลำไส้ใหญ่ตรงส่วนของลิ้นลำไส้เล็กต่อลำไส้ใหญ่ (ileocecal valve) ในนกบางชนิดจะมีกระพุ้งลำไส้ใหญ่เป็นคู่ (ceca) ในขณะที่นกบางชนิดไม่มีกระพุ้งลำไส้ใหญ่ ในมนุษย์ และวานรบางชนิดจะพบโครงสร้างที่มีลักษณะเป็นถุงยื่นเล็ก ๆ คล้ายนิ้วมือยื่นออกมาจากส่วนล่างสุดของกระพุ้งลำไส้ใหญ่เรียกว่า ไส้ติ่ง (vermiform appendix) ซึ่งเป็นเนื้อเยื่อน้ำเหลือง เป็นส่วนที่เก็บลิมโฟไซต์ (lymphocytes) แต่ไม่มีความเกี่ยวข้องกับการย่อย หรือดูดซึมอาหาร เชื่อว่าเป็นส่วนที่เหลืออยู่ของกระพุ้งลำไส้ใหญ่ที่มีขนาดใหญ่กว่านี้ ดังเช่นที่พบในบรรพบุรุษของไพรเมตซึ่งมีขนาดเล็กลงมาเรื่อย ๆ ในแต่ละลำดับของวิวัฒนาการ

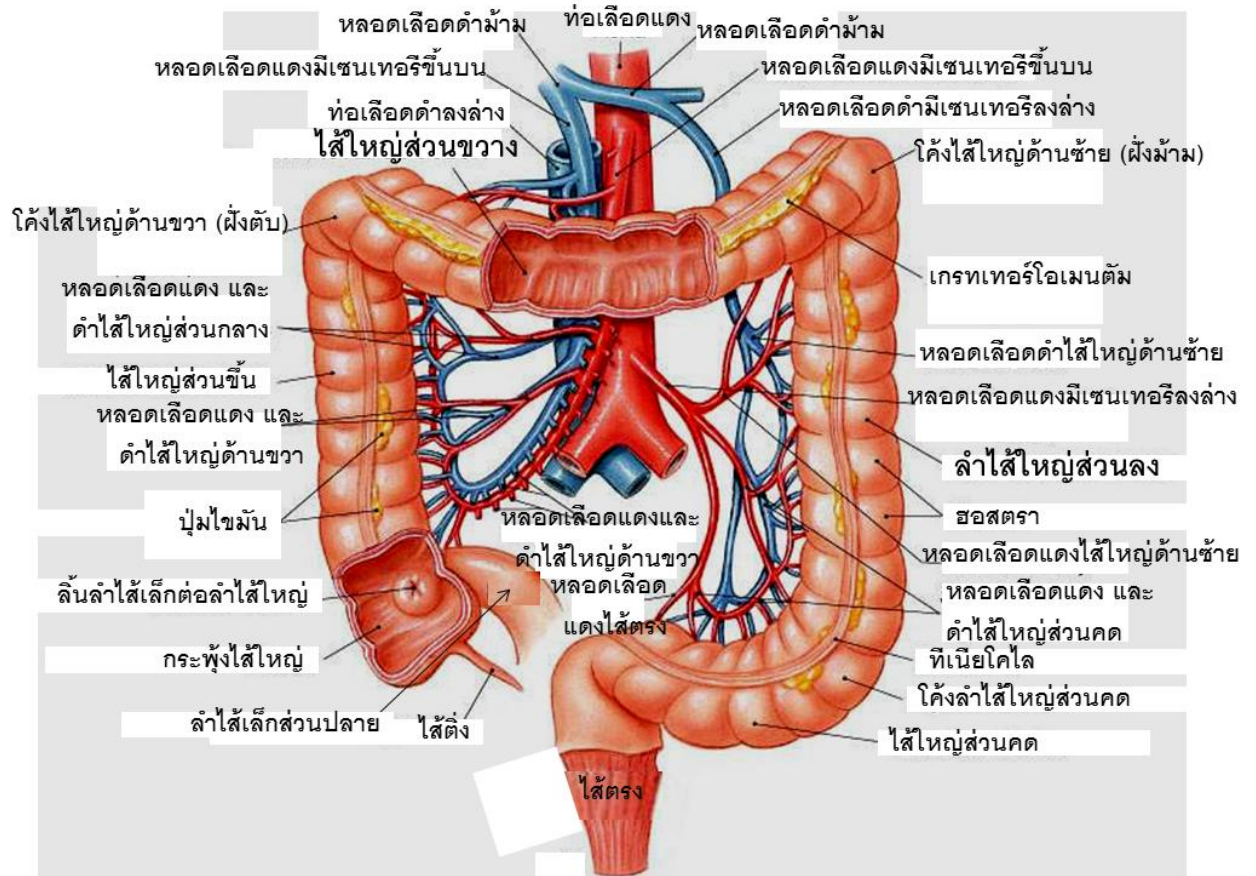


รูปที่ 14.15 เปรียบเทียบขนาดไส้ติ่งในสัตว์บางชนิด (ที่มา: ดัดแปลงจาก Chatha, 2015)

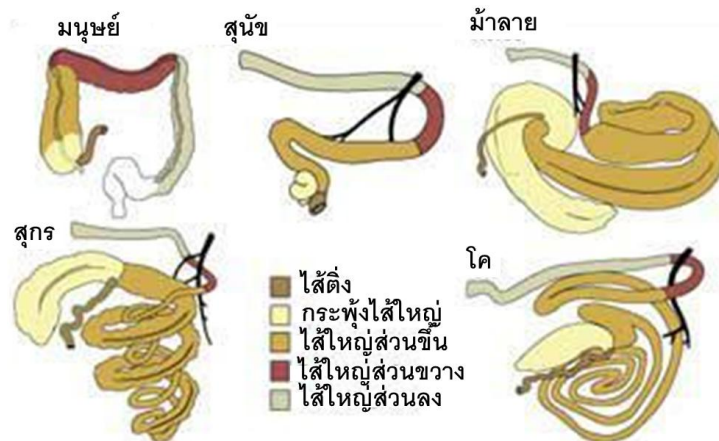
ลำไส้ใหญ่ (colon)

เป็นส่วนของลำไส้ใหญ่ที่มีขนาดใหญ่ที่สุดในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม โครงสร้างที่มีความแตกต่างกันในสัตว์แต่ละชนิดขึ้นกับชนิดของอาหารที่สัตว์กินเข้าไป แต่โดยทั่วไป โครงสร้างลำไส้ใหญ่ส่วนนี้จะประกอบด้วย ลำไส้ใหญ่ส่วนขึ้น (ascending colon) ลำไส้ใหญ่ส่วนขวาง (transverse colon) และลำไส้ใหญ่ส่วนลง (descending colon) ในสัตว์เคี้ยวเอื้อง สุกร และม้า ส่วนของลำไส้ใหญ่ส่วนลงจะถูกปรับทั้งขนาด และโครงสร้าง เช่นในสัตว์เคี้ยวเอื้อง และสุกรจะมีความ

ยาวมาก และขดเป็นวง ส่วนในม้ามจะมีการขยายใหญ่เกินพื้นที่ช่องท้อง ส่วนไส้ใหญ่ส่วนขวางค่อนข้างจะสั้น และไส้ใหญ่ส่วนลงจะเป็นส่วนที่เชื่อมต่อกับไส้ตรง (rectum) หรือช่องเปิดทวารร่วม ในนก ส่วนของทวารร่วมจะแบ่งโดยขอบที่ยกขึ้นได้เป็น 3 ส่วน คือ 1) ส่วนหน้าสุด (coprodaeum) เป็นส่วนที่รับสารที่หลังออกมา (excrete) จากส่วนลำไส้เล็ก 2) ส่วนกลาง (urodaeum) เป็นส่วนที่รับสารน้ำจากไตที่ส่งมาทางท่อไต (ureter) และสิ่งที่ส่งมาจากท่อไข่ (oviduct) และ 3) ส่วนท้าย (proctodaeum) ทำหน้าที่สะสมสารหลัง (excreta) ทวารร่วมส่วนท้ายนี้จะเปิดออกสู่ภายนอกผ่านทางทวารหนัก (musculus anus)

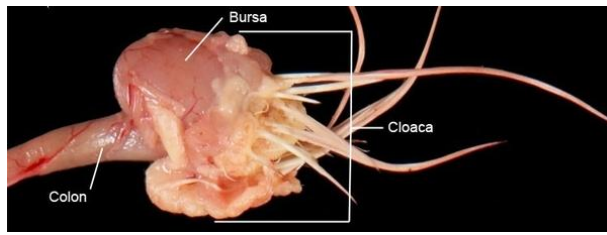


รูปที่ 14.16 ลักษณะทางกายวิภาคลำไส้ใหญ่ของวานร และมนุษย์ (ที่มา: ดัดแปลงจาก Azad, 2015)



รูปที่ 14.17 เปรียบเทียบความยาวส่วนต่าง ๆ ของลำไส้ใหญ่ (ที่มา: ดัดแปลงจาก Studyblue.com, n.d.)

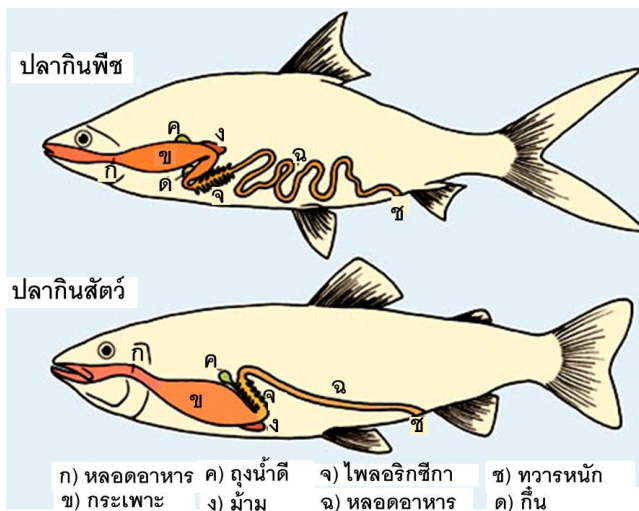
เบอร์ซา ออฟฟาบริเชียส (*bursa of Fabricius*) เป็นส่วนที่ทอดตัวอยู่ที่ผนังด้านบนของทวารร่วมส่วนกลาง มีความสำคัญ คือ เป็นตำแหน่งที่มีเซลล์ในระบบภูมิคุ้มกันเพื่อป้องกันโรคให้กับลูกนกที่เพิ่งฟักออกจากไข่



รูปที่ 14.18 เบอร์ซา ออฟฟาบริเชียส (ที่มา Rawlings, 2014)

โครงสร้างของลำไส้ใหญ่มีความแตกต่างกันระหว่างสัตว์แต่ละสปีชีส์ โดยความแตกต่างนี้มีอิทธิพลมาจากอาหารที่สัตว์เหล่านั้นกินเข้าไปเป็นสิ่งสำคัญ สัตว์กินเนื้อ เช่นสุนัข และแมวจะมีระบบทางเดินอาหารง่าย ๆ ค่อนข้างสั้น ส่วนของลำไส้ใหญ่จะมีลักษณะที่มีไส้ใหญ่ไม่แน่ชัด (*unstructured colon*) ตัวอย่างคือ ปลากินเนื้อจะมีความยาวทางเดินอาหารมากกว่าความยาวของลำตัวมันเพียงเล็กน้อย ในปลาพวกนี้จะมีขนาดของลำไส้เล็ก และลำไส้ใหญ่เพียงเล็กน้อย และมีการหายไปของกระพุ้งไส้ใหญ่ หรือมีขนาดเท่ากับช่วงเริ่มต้นพัฒนา หน้าที่ส่วนใหญ่ของไส้ใหญ่ในสัตว์กินเนื้อ ก็คือ การดูดซึมอิเล็กโทรไลต์ น้ำ และสารอื่น ๆ ที่เล็ดลอดจากการดูดซึมจากส่วนของลำไส้เล็ก

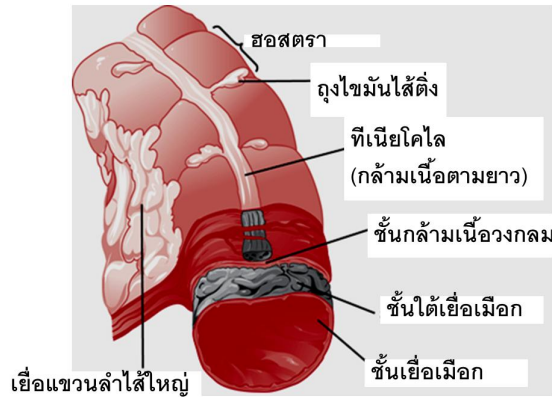
ในสัตว์กินทั้งพืชและเนื้อ และสัตว์กินพืชเป็นอาหารบางชนิดจะได้รับอาหารพวกพอลิแซ็กคาไรด์เชิงซ้อน (*complex polysaccharides*) ในมัน และกระต่ายส่วนของลำไส้จะมีความซับซ้อน โดยทั่วไปกระพุ้งไส้ใหญ่ และ/หรือไส้ใหญ่จะมีลักษณะเป็นถุง มีการขยายใหญ่เป็นส่วนที่มีแบคทีเรียที่ทำหน้าที่ช่วยย่อยอาหารดำรงชีวิตอยู่ในปลาทั้งพืชและเนื้อจะมีความยาวมากกว่าพวกกินเนื้อ ในปลากินพืช ความยาวของลำไส้จะมากกว่าความยาวลำตัวเกือบ 20 เท่า ข้อยกเว้นนี้มีในจิ้งจอก และแกะที่ส่วนของกระพุ้งไส้ใหญ่ ไม่มีลักษณะเป็นถุง และไม่มีการขยายใหญ่



รูปที่ 14.19 เปรียบเทียบความยาวของทางเดินอาหารในปลากินพืช และปลากินสัตว์ (ที่มา: ดัดแปลงจาก Heron, 2014)

การสร้างถุง (*sacculations*) จะเกิดขึ้นเมื่อก้ามเนื้อเรียบตามยาวส่วนนอกของไส้ใหญ่ไม่สามารถล้อมรอบส่วนของลำไส้ใหญ่ได้อย่างสมบูรณ์ โดยในสัตว์เหล่านี้จะมีการแยกก้ามเนื้อเรียบที่เป็นแถบตามยาว (*longitudinal band*) ออกเป็น 3 เส้นเรียกว่า ทีเนีย โคล (*taenia coli*) ที่วิ่งระหว่างกระพุ้งไส้ใหญ่ และลำไส้ใหญ่ มีข้อยกเว้นในม้า ซึ่งกระพุ้งไส้ใหญ่จะมีทีเนีย 4 แถบ ส่วนในสุกร 1/2 ของขดไส้ใหญ่ส่วนต้นจะมีทีเนีย 2 แถบ ในขณะที่ส่วนที่เหลือของไส้ใหญ่จะไม่มี

ที่เนีย โคไลจะสั้นกว่าส่วนของกล้ามเนื้อเรียบรูปวงกลม และชั้นเยื่อเมือกที่อยู่ด้านล่าง ซึ่งมักทำให้ส่วนของกล้ามเนื้อของที่เนียตั้งรับ ส่วนด้านข้างจะมีลักษณะแบน และยึดตัวออก ทำให้ชั้นที่อยู่ด้านล่างมีการรวมกันเป็นถุงหรือกระเปาะเรียกว่า ฮอสตรา (haustra) ซึ่งโดยทั่วไปฮอสตราจะไม่รวมกันและมักจะมีการย้ายตำแหน่งที่เกิดจากการหดตัวของชั้นกล้ามเนื้อเรียบ

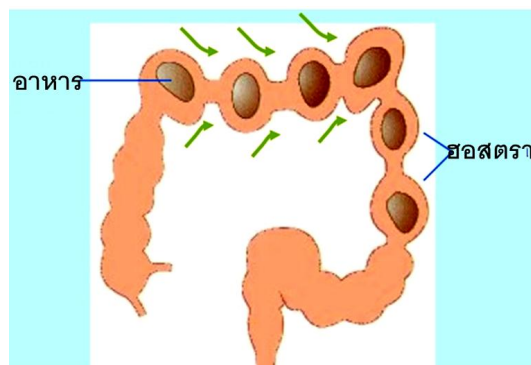


รูปที่ 14.20 โครงสร้าง และส่วนประกอบของไส้ใหญ่ (ที่มา: ดัดแปลงจาก Mandok, 2008)

เกือบตลอดเวลา การเคลื่อนไหวของลำไส้ใหญ่จะเกิดขึ้นช้า ๆ และไม่มีการเคลื่อนตัวไปข้างหน้า ซึ่งเหมาะสำหรับหน้าที่ในการดูดซึม และสะสมอาหาร การเคลื่อนไหวของไส้ใหญ่โดยหลัก ๆ แล้วจะเป็นการหดตัวของฮอสตรา (haustral contractions) ซึ่งเกิดเป็นจังหวะโดยอัตโนมัติจากกล้ามเนื้อเรียบ การหดตัวนี้จะทำให้เกิดการโยนตัวของลำไส้ใหญ่ให้เป็นฮอสตรา ซึ่งเหมือนกับที่ลำไส้เล็กแตกต่างกันตรงความถี่ที่ช้ากว่ามาก ๆ นั่นคือ การเคลื่อนที่ของลำไส้เล็กอาจมีความถี่ 9-12 ครั้งต่อนาที ในขณะที่การเคลื่อนที่ของฮอสตรา 1 ครั้งกินเวลาถึง 30 นาที ตำแหน่งของถุงฮอสตราจะค่อย ๆ เปลี่ยนเนื่องจากการคลายตัวของแต่ละปล้องอย่างช้า ๆ ในขณะที่ ส่วนที่หดตัวอยู่ก่อนหน้านี้อาจจะค่อย ๆ คลายตัว เพื่อเกิดเป็นถุงใหม่ การเคลื่อนไหวแบบนี้จะไม่เคลื่อนไปด้านหน้า (nonpropulsive) แต่จะมีการหดตัว สลับกับการคลายตัวของลำไส้ตำแหน่งเดียวกัน ทำให้เกิดการบีบตัวของสิ่งที่อยู่ในลำไส้ใหญ่ ให้เคลื่อนที่ได้ 2 ทิศทาง (back-and-forth mixing movement) เป็นประโยชน์ในการสัมผัสกันระหว่างสิ่งที่อยู่ในทางเดินอาหารกับเยื่อบุทางเดินอาหารที่ทำหน้าที่ดูดซึมอาหาร

การที่ลำไส้ใหญ่มีความเคลื่อนไหวช้า ทำให้สิ่งที่อยู่ภายในมีเวลาอยู่ในลำไส้ใหญ่ได้นานพอที่แบคทีเรียจะย่อยอาหารได้ ซึ่งมีความสำคัญต่อสุขภาพ และน้ำที่ไม่มีการระเหยหมด ที่จะใช้สำหรับการย่อยเซลล์ลูโลส การทำงานของลำไส้ส่วนนี้เป็นรีเฟล็กซ์ที่มีผลมาจากข่ายประสาทภายใน ที่กระตุ้นการหดตัวของฮอสตราจำนวนมาก

การหดตัวแบบบีบรัดช่วยทำให้เกิดการเคลื่อนที่ของสิ่งที่อยู่ในลำไส้ และกระพุงไส้ใหญ่ให้ไปสู่ส่วนของไส้ตรง เริ่มจากการที่เซลล์ตัวคุมจังหวะที่ส่วนกลางของไส้ใหญ่ (midcolon region) สร้างลูกคลื่นที่มีความถี่ช้า เคลื่อนที่ไปทั้ง 2 ส่วนตลอดไส้ใหญ่ ทำให้เกิดการเคลื่อนที่สุทธิของสิ่งที่อยู่ในไส้ใหญ่มีการเคลื่อนตัวไปข้างหน้า ลำไส้ส่วนไส้ใหญ่ของนกมีการเคลื่อนไหวแบบบีบรัดเด่นกว่าแบบฮอสตรา



รูปที่ 14.21 การหดตัวของฮอสตราในลำไส้ใหญ่ (ที่มา: ดัดแปลงจาก Shaikhani, 2010)

นอกจากการขับอาหารไปยังส่วนท้ายของทางเดินอาหารโดยใช้การหดตัวของฮอสตราแล้ว ยังมี การเคลื่อนไหวแบบการหดตัวต้านการบีบรัด (**antiperistaltic contraction**) ซึ่งมีหน้าที่หลักในการเติมส่วนของกระพุ้งไส้ใหญ่เริ่มต้นเคลื่อนไหวที่ส่วนต้นของไส้ใหญ่ด้วยการสร้างศักย์ไฟฟ้าของเซลล์ตัวคุมจังหวะ การบีบตัวนี้มีความสำคัญมากในพวกสัตว์กินพืช และสุกร เพื่อให้มีการผสมกันของอาหารเพื่อให้แบคทีเรียสามารถย่อยเซลลูโลส และเกิดการดูดซึมสารที่ถูกหมักแล้ว เช่นไขมันระเหย (**volatile fatty acids**) ได้ สำหรับม้าจะไม่พบการเคลื่อนไหวชนิดนี้ เนื่องจาก ส่วนของหลอดกระพุ้งไส้ใหญ่เชื่อมไส้ใหญ่ (**cecocolic sphincter**) โดยปกติจะปิดเสมอ

เนื่องจากการเคลื่อนไหวของไส้ใหญ่ (**colonic movement**) เป็นกระบวนการที่เกิดขึ้นอย่างช้า ๆ แบคทีเรีย จึงมีเวลาที่จะเจริญ และเพิ่มจำนวนอยู่ในลำไส้ใหญ่ ตรงกันข้ามกับการเคลื่อนไหวของลำไส้เล็กที่มีการเคลื่อนที่ของอาหารผ่านอย่างรวดเร็วจนแบคทีเรียไม่มีเวลาเพิ่มจำนวน และแบคทีเรียที่ถูกกินเข้ามาพร้อมกับอาหารเองก็ไม่ได้ถูกทำลายโดยไลโซซิมในน้ำลาย และกรดน้ำย่อยจากกระเพาะไปทั้งหมด ดังนั้น แบคทีเรียที่เจริญโดยไม่ต้องมีอากาศจึงสามารถเจริญ และอาศัยอยู่ในลำไส้ใหญ่ได้ ส่วนใหญ่แล้วแบคทีเรียในไส้ใหญ่ (**colonic bacteria**) จะไม่ก่ออันตราย และมีชีวิตอยู่ได้โดยการกินโปรตีน และน้ำตาลที่หลังเหลืออยู่ในทางเดินอาหารเป็นอาหาร

ในมนุษย์ ไส้ใหญ่รับโค้มจากลำไส้เล็กประมาณ 500 มล. ต่อวัน เนื่องจากสารอาหารส่วนใหญ่จะถูกย่อย และดูดซึมเสร็จแล้วตั้งแต่อยู่ในลำไส้เล็ก สิ่งที่เข้ามาในลำไส้ใหญ่จึงมีเพียงอาหารส่วนที่ย่อยไม่ได้ (**indigestible food residue**) และสารน้ำส่วนเกิน ดังนั้น ไส้ใหญ่จึงนำเอาเพียงน้ำ และเกลือออกมา ส่วนที่เหลืออยู่จะถูกกำจัดออกในรูปของอุจจาระ (**excreta/feeces**) ดังนั้น หน้าที่หลักของลำไส้ใหญ่ คือ การเก็บอุจจาระก่อนที่จะมีการถ่ายอุจจาระนั้นเอง ส่วนที่ทำให้อุจจาระมีปริมาณมาก คือ เซลลูโลส และสารอื่นที่ร่างกายย่อยไม่ได้ นอกจากนี้ สารเหล่านี้ยังทำให้เกิดการเคลื่อนไหวของลำไส้ให้เกิดเป็นปกติ เนื่องจากมีสารอยู่ในโพรงทางเดินลำไส้ใหญ่

การหมักหลังกระเพาะ (postgastric fermentation) และการหมักก่อนกระเพาะ (pregastric fermentation)

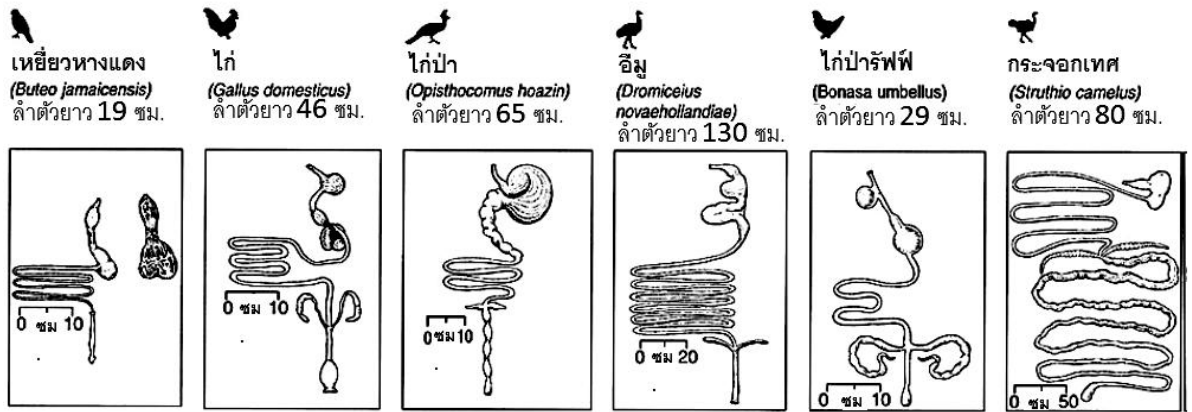
การหมักอาหารหลังผ่านกระเพาะแล้ว (**postgastric fermentation**) พบในสัตว์ทุกชนิด แต่มีการพัฒนามากในสัตว์บางชนิด เช่นม้า วาฬ ช้าง พอสซัม และโคอาลา โดยส่วนที่ใช้ในการหมักจะเป็นไส้เล็ก หรือกระพุ้งไส้ใหญ่ ส่วนบน จากตำแหน่งของการหมักที่อยู่หลังจากส่วนของกระเพาะ สัตว์จะมีโอกาสในการย่อยคาร์โบไฮเดรต และโปรตีนในอาหาร และเกิดการดูดซึมก่อน แต่แบคทีเรียจะหมดโอกาสในการสังเคราะห์โปรตีนคุณภาพสูงให้กับร่างกาย เนื่องจากกระเพาะ และลำไส้เล็กไม่มีส่วนอำนวยความสะดวกให้กับแบคทีเรีย เพื่อให้สังเคราะห์สารได้ อย่างไรก็ตาม แบคทีเรียในกระพุ้งไส้ใหญ่ก็ยังคงสามารถสังเคราะห์ไขมันระเหย และวิตามินได้หลายชนิด และไส้ใหญ่จะเป็นตำแหน่งที่ดูดซึมสิ่งที่แบคทีเรียสร้างเข้าสู่ร่างกายผ่านเยื่อลำไส้

ในสัตว์หลายชนิด ที่ผนังของกระพุ้งไส้ใหญ่จะมีร่องยักนูนรูปเกลียวที่ช่วยเพิ่มพื้นที่ผิวให้เกิดการดูดซึมได้มากขึ้น เนื่องจากกระพุ้งไส้ใหญ่ และไส้ใหญ่มีความสามารถในการดูดซึมอาหารน้อยกว่าลำไส้เล็ก เพราะฉะนั้น คุณภาพของอาหารที่สัตว์กินเข้าไปย่อมมีความสำคัญสำหรับการดำเนินกระบวนการเมแทบอลิซึมให้ต่อเนื่องปกติ การนำไนโตรเจนกลับมาใช้ใหม่มีความสำคัญในพวกสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมที่หมักอาหารหลังกระเพาะน้อย นั่นทำให้เมื่ออาหารที่กินมีปริมาณของโภชนะน้อยลง พวกเคี้ยวเอื้อง (**ruminant**) จะประสบปัญหาต่าง ๆ เกี่ยวกับสุขภาพ และการขาดแคลนอาหารน้อยกว่าพวกสัตว์กินพืชที่ไม่ได้เคี้ยวเอื้อง (**nonruminant herbivores**)

สิ่งแวดล้อมในไส้ใหญ่/กระพุ้งไส้ใหญ่ของพวกหมักหลังกระเพาะจะต้องมีความเหมาะสมต่อแบคทีเรียที่อยู่ในทางเดินอาหาร ที่ถูกปรับที่เอชจนเป็นกลางแล้ว ในม้า ลำไส้เล็กส่วนปลายจะหลั่งบัฟเฟอร์ฟอสเฟต และไบคาร์บอเนตออกมาเป็นจำนวนมาก แล้วปล่อยเข้าสู่ส่วนกระพุ้งไส้ใหญ่ และทำหน้าที่เช่นเดียวกับที่พบในสารที่หลังจากตอมน้ำลายของสัตว์กระเพาะหมัก สัตว์ต้องมีความสามารถในการดูดซึมสารที่ได้จากการหมักได้ดีพอ ๆ กับความสามารถในการดึงกลับสารน้ำได้มากเช่นเดียวกับการย่อยได้ก่อนที่ส่วนที่เหลือจะถูกขับออก

นกกินพืชอย่างเช่น นกที่มี 4 นิ้วเท้า (**galliformes**) นกกระจอกเทศ เป็ด และห่านที่มี 2 กระพุ้งไส้ใหญ่ขนาดใหญ่ ไก่ป่า (**grouse**) จะมีความยาวรวมของกระพุ้งไส้ใหญ่เท่ากับ ความยาวของลำไส้เล็กในขณะที่พวกนกเกาะคอน (**passerines**) นกแก้ว และพวกเหยี่ยว หรืออินทรี (**raptors**) มีการหายไปของกระพุ้งไส้ใหญ่อย่างสมบูรณ์ ในนกที่กินพืชและเนื้อ ลำไส้จะมีการเปลี่ยนแปลงขนาดตามฤดูกาลเพื่อตอบสนองกับชนิด และปริมาณของอาหาร เช่นในระหว่างเดือนที่มีความอบอุ่นในฤดูร้อน นกนางเขน และไก่ป่าจะเป็นนกกินเนื้อ ที่กินหนอน และแมลงเป็นอาหาร แต่เมื่อเข้าสู่ฤดูหนาวจะเลือกกินพืชเป็นอาหารเพื่อความอยู่รอด

ในพวกนก 4 นี้นี้ ซึ่งมีการขับกรดยูริก และยูเรียที่ออกมาทับปัสสาวะผ่านทางท่อไตลงมาที่ทวารร่วม จากนั้นจะถูกดันกลับด้วยการเคลื่อนไหวแบบการหดตัวด้านการบีบรัดเข้าไปในส่วนของไส้ใหญ่ และกระพุ้งไส้ใหญ่ จากนั้นแบคทีเรียจะทำการย่อยยูเรีย และกรดยูริกให้เป็นแอมโมเนียที่แบคทีเรียสามารถนำไปใช้ในการสังเคราะห์ต่อไปเป็นกรดอะมิโนได้ การที่ยูเรีย และกรดยูริกถูกเปลี่ยนเป็นแอมโมเนียที่ส่วนของกระพุ้งไส้ใหญ่ เป็นวิธีที่ช่วยป้องกันไม่ให้แบคทีเรียที่มีอันตรายต่อทางเดินอาหาร สามารถเจริญเติบโต และแบ่งจำนวนในพวกสัตว์ปีกเลี้ยงได้ แบคทีเรียจะใช้กรดอะมิโนที่มันสังเคราะห์ขึ้นมา แต่อีกส่วนถูกดูดซึมเข้าสู่กระแสเลือดเพื่อให้ร่างกายได้รับกรดอะมิโนได้เช่นกัน ทั้งนี้ การนำแอมโมเนียกลับมาใช้ใหม่ มีความสำคัญในพวกนก 4 นี้นี้เท่าตรงที่สามารถอยู่รอดได้ แม้อยู่ในสภาพแวดล้อมที่อาหารมีไม่เพียงพอ



รูปที่ 14.22 ลักษณะทางกายวิภาคของไส้ใหญ่ และกระพุ้งไส้ใหญ่ของสัตว์ปีก (ที่มา: ดัดแปลงจาก Oiler และ Crean, 2014)

อุตสาหกรรมเลี้ยงไก่ในปัจจุบันได้พบว่า การให้จุลชีพประจำถิ่น (microflora) ในลูกไก่แรกคลอดจะช่วยให้ลูกไก่มีความทนทานต่อการสร้างโคโลนีของแซลโมเนลลา (salmonella colonization) บางงานทดลองได้ทำการรวมสาร เช่น แล็กโทสเข้าไปในอาหาร เพื่อให้เกิดการสร้างกรดแลคติก และไขมันระเหยสายสั้น (short-chain VFAs) นอกจากนี้ การลดพีเอชในกระพุ้งไส้ใหญ่โดยกระตุ้นการสร้างกรดจะทำให้เกิดฤทธิ์ระงับการเจริญของแบคทีเรีย (bacteriostatic) นั่นคือ การเจริญเติบโตของแบคทีเรียจะชะงักไปมีผลควบคุมการรวมกลุ่มกันของแซลโมเนลลา การกินอุจจาระซ้ำ (reingestion of feces)

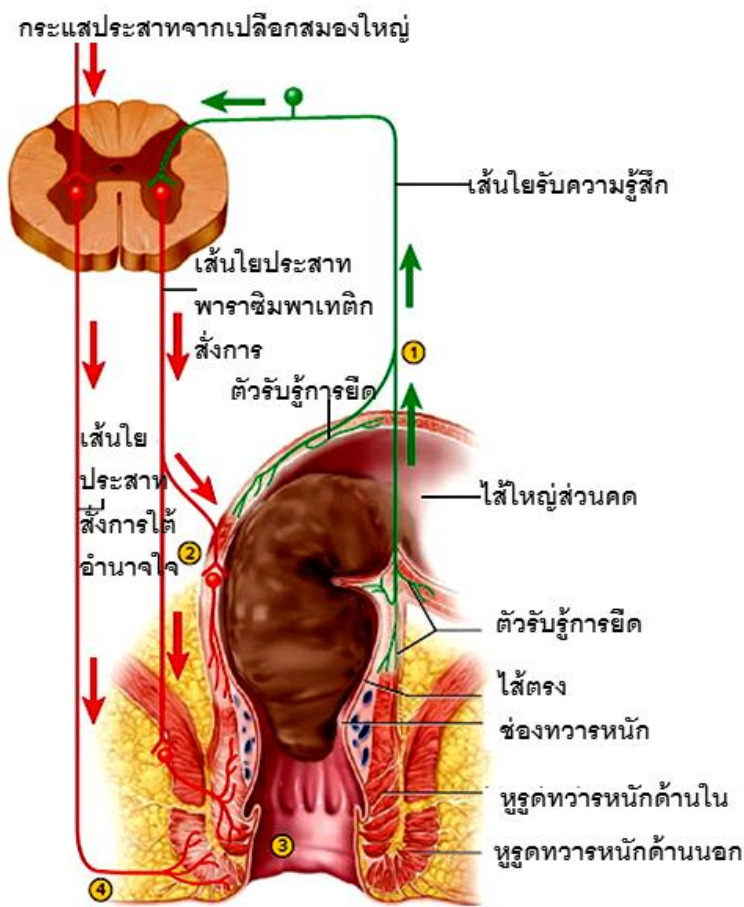
การที่สัตว์จะสามารถได้รับสารอาหารพวกโปรตีน และวิตามินที่สังเคราะห์ได้จากแบคทีเรียในลำไส้ใหญ่ของสัตว์ทำได้โดยการกินอุจจาระ (coprophagy) ซึ่งในสัตว์ฟันแทะบางสปีชีส์ และกระต่ายถือว่าเป็นเรื่องปกติ โดยสัตว์จะสร้างอุจจาระออกมาด้วยกัน 2 แบบ อุจจาระที่มีความนุ่ม สร้างในช่วงกลางคืนจะถูกกินกลับเข้าไปใหม่ ซึ่งจะทำให้สารที่แบคทีเรียได้สร้างจากกระบวนการหมักในส่วนของกระพุ้งไส้ใหญ่ พร้อมทั้งจะถูกย่อย และดูดซึมแล้ว การปล่อยอุจจาระแบบนุ่มนี้จะเกิดเมื่อมีการยับยั้งการเคลื่อนที่ของไส้ใหญ่ส่วนต้น ร่วมกับการบีบตัวอย่างมากของไส้ใหญ่ส่วนปลายตรงที่อยู่ใกล้กับทวารหนัก ในกระต่ายนั้น อุจจาระที่มีความอ่อนนุ่มนี้จะมีแบคทีเรียปนอยู่มากกว่า 50% อุจจาระอีกรูปแบบ คือ ก้อนเล็ก ๆ แข็ง ๆ สีดำเข้ม

โดยทั่วไปหลังกินอาหาร จะมีการเคลื่อนไหวอย่างต่อเนื่องของส่วนที่ใหญ่ที่สุดของไส้ใหญ่ทำให้สิ่งที่อยู่ภายในเกิดการเคลื่อนที่จาก 1/3 ของไส้ใหญ่ไปยังส่วนท้าย 3/4 ของไส้ใหญ่ภายในเวลาไม่กี่วินาที การเคลื่อนไหวของทางเดินอาหารเพื่อขับมวลภายในออกเรียกว่า การเคลื่อนไหวขนาดใหญ่ (massive movements) จะเริ่มต้นตรงส่วนที่อยู่ใกล้ ๆ กับลำไส้เล็กต่อลำไส้ใหญ่ที่สามารถดูด (evacuate) อาหารที่กินเข้ามาได้ตลอดทั้งความยาวของไส้ใหญ่ ในขณะที่ในแมวจะเริ่มต้นที่ส่วนล่างของไส้ใหญ่

เมื่ออาหารผ่านเข้ามา กระเพาะอาหารจะเริ่มมีการบีบตัวที่ไส้ใหญ่เกิดขึ้นโดยอิทธิพลของรีเฟล็กซ์กระเพาะ-ไส้ใหญ่ (gastrocolic reflex) ที่มีการเชื่อมโยงกันระหว่างกระเพาะ และไส้ใหญ่โดยแกสตริน และเส้นประสาทอิสระภายนอก (extrinsic autonomic nerves) ในมนุษย์ รีเฟล็กซ์จะมีมากที่สุดหลังการกินอาหารมื้อแรก และกระตุ้นให้มีการถ่ายอุจจาระ ดังนั้น เมื่อมีการกินอาหารมื้อถัดมา จะเกิดรีเฟล็กซ์เพื่อผลักอาหารให้ลงไปยังส่วนล่างของท่อทางเดิน

อาหาร เพื่อให้มีที่สำหรับอาหารที่ถูกกินเข้ามาใหม่ โดยรีเฟล็กซ์กระเพาะ-ลำไส้เล็กส่วนปลาย (gastroileal reflex) จะดันอาหารที่ยังอยู่ในลำไส้เล็กให้เคลื่อนที่เข้าสู่ลำไส้ใหญ่ จากนั้นรีเฟล็กซ์กระเพาะ-ไส้ใหญ่จะผลักอาหารที่อยู่ในไส้ใหญ่ให้เคลื่อนที่ไปยังส่วนของไส้ตรง และกระตุ้นให้เกิดรีเฟล็กซ์ถ่ายอุจจาระ (defecation reflex)

เมื่อก่อนอาหารเคลื่อนที่จากไส้ใหญ่เข้ามายังส่วนของไส้ตรง ทำให้เกิดการขยายของไส้ตรงที่จะไปกระตุ้นตัวรับการยืดที่ผนังของไส้ตรง ทำให้เกิดรีเฟล็กซ์ถ่ายอุจจาระ โดยรีเฟล็กซ์นี้จะทำให้กล้ามเนื้อหูรูดทวารหนักด้านใน (internal anal sphincter) เกิดการคลายตัว และส่วนของไส้ตรงกับไส้ใหญ่ส่วนคด (sigmoid colon) เกิดการบีบตัวอย่างรุนแรง หากกล้ามเนื้อลายของหูรูดทวารหนักด้านนอก (external anal sphincter) มีการคลายตัวร่วมด้วยจะทำให้เกิดการถ่ายอุจจาระเนื่องจากหูรูดทวารหนักด้านนอกเป็นกล้ามเนื้อลายจึงสามารถควบคุมได้ การเริ่มต้นขยายตัวของไส้ตรงจะเกิดพร้อมกันกับการกระตุ้นให้เกิดการขับถ่าย หากยังอยู่ในช่วงที่ยังไม่เหมาะสมสำหรับการถ่ายอุจจาระ กล้ามเนื้อหูรูดส่วนนอกจะยังคงบีบตัวแน่นป้องกันการถ่ายอุจจาระได้แม้ว่าจะยังคงมีรีเฟล็กซ์ถ่ายอุจจาระอยู่ สัตว์ที่มีรังที่พื้นดินจะมีระยะที่ออกไปขับถ่ายไกลจากรังที่มีลูกอ่อน เพื่อป้องกันไม่ให้สัตว์นกล่าสังเกตรัง



- ① อุจจาระอัดไส้ตรง และกระตุ้นตัวรับรู้การยืด เกิดการส่งสัญญาณไปยังไขสันหลัง
- ② รีเฟล็กซ์ไขสันหลังกระตุ้นการหดตัวของไส้ตรง
- ③ รีเฟล็กซ์ไขสันหลังจะไปคลายหูรูดด้านใน และนอกร
- ④ กระแสประสาทจากสมองป้องกันการถ่ายอุจจาระให้เหมาะสม โดยการหดตัวของหูรูดทวารหนักด้านนอก การถ่ายอุจจาระจะเกิดได้โดยการคลายตัวของหูรูดนี้

รูปที่ 14.23 โครงสร้างของอวัยวะที่เกี่ยวข้องกับรีเฟล็กซ์การถ่ายอุจจาระ (ที่มา: ดัดแปลงจาก Jade, 2015)

หากการถ่ายอุจจาระถูกยืดออกไป การขยายตัวของผนังไส้ตรงจะค่อย ๆ ผ่อนลง และการกระตุ้นให้รู้สึกอยากถ่ายอุจจาระจะเกิดอีกครั้งเมื่อมีการเคลื่อนที่ของอาหารเข้ามาเพิ่มอีก ซึ่งจะทำให้มีปริมาณของอุจจาระในไส้ตรงเพิ่มขึ้น ส่วนช่วงเวลายังไม่มีอุจจาระสะสม กล้ามเนื้อหูรูดทั้ง 2 ชั้นจะหดตัวแน่น

เมื่อมีการถ่ายอุจจาระ กล้ามเนื้อที่ถูกควบคุมได้จะเกิดการหดตัว ตั้งแต่กล้ามเนื้อช่องท้อง และการหายใจ ออกอย่างแรง ซึ่งต้านการปิดตัวของชุดสายเสียง ทำให้เกิดการเพิ่มขึ้นของความดันภายในช่องท้องที่จะช่วยให้เกิดการถ่ายอุจจาระ นอกจากนี้ การถ่ายอุจจาระยังเกี่ยวข้องกับความกลัว เนื่องจากผลที่มาจากการทำงานของสมองส่วนกลาง

ลำไส้ใหญ่ไม่ได้หลังเอนไซม์ที่ช่วยในการย่อยอาหาร โดยบัฟเฟอร์ในลำไส้ใหญ่ (colonic buffer) จะประกอบด้วย สารคัดหลั่งที่เป็นด่าง (ไอออนฟอสเฟต และไบคาร์บอเนต) ที่ทำหน้าที่ปกป้องเยื่อบุลำไส้ใหญ่จากการบาดเจ็บที่มีสาเหตุมาจากทั้งทางกล และเคมี โดยในน้ำ และสุกรไอออนไบคาร์บอเนตจากตับอ่อนจะมีปริมาณมากพอที่จะเข้ามาปกป้อง และบัฟเฟอร์ส่วนลำไส้ใหญ่ด้วย ในสัตว์กระเพาะหมักจะมีไอออนฟอสเฟตจำนวนมากที่หลั่งออกมาพร้อมกับน้ำลาย ในขณะที่ไอออนฟอสเฟตในกระเพาะเดียวจะมาจากอาหาร การดูดซึมไอออนฟอสเฟตในลำไส้จะค่อนข้างช้า ทำให้มีความเข้มข้นมากในลำไส้ใหญ่เมื่อมีการดูดน้ำกลับ ส่วนเมือกจะทำหน้าที่หล่อลื่นเมื่อมีอุจจาระเคลื่อนผ่าน ในขณะที่บัฟเฟอร์จะช่วยลดความเป็นกรดที่เกิดจากการหมักของแบคทีเรีย

การดูดซึมสารบางอย่างจะเกิดที่ลำไส้ใหญ่ หรือทางเดินอาหารส่วนท้ายของแมลง แต่ไม่เหมือนกับที่เกิดในลำไส้เล็ก เพราะในแมลงจะมีหลอดฝอยแมลพิเกียนซึ่งมีหน้าที่ในการหลั่งสาร โดยมีจุดเริ่มต้นที่ปลายด้านหน้า (anterior end) ของทางเดินอาหารส่วนท้าย (hindgut) รวมทั้งปล่อยสารที่สร้างขึ้นมาเข้าสู่ส่วนเปิดนี้ด้วย เนื่องจากผิวหน้าของลำไส้ใหญ่จะค่อนข้างเรียบ จึงมีความสามารถในการดูดซึมน้อยกว่าส่วนของลำไส้เล็ก ในสัตว์ส่วนใหญ่จะไม่มีกลไกพิเศษในการขนส่งสารที่เยื่อบุผิวลำไส้ใหญ่ที่ใช้สำหรับการดูดซึมกลูโคส หรือกรดอะมิโนเช่นที่พบในลำไส้เล็ก เมื่อมีการเคลื่อนที่ของสิ่งที่อยู่ในลำไส้เล็กเข้ามาเป็นส่วนของลำไส้ใหญ่มักจะเกิดการดูดซึมสารอาหารหมดเรียบร้อยแล้ว หากมีการหลงเหลือเข้ามายังส่วนของลำไส้ใหญ่จะถูกขับออกมาเมื่อมีการถ่ายอุจจาระ หรือท้องร่วงแต่ไม่สามารถถูกดูดซึมได้

ลำไส้ใหญ่สามารถดูดซึมเกลือ และน้ำได้บ้างเล็กน้อย โดยไอออนโซเดียมจะถูกดูดกลับโดยใช้พลังงาน และมีไอออนคลอไรด์เข้ามาตามความลาดเอียง ส่วนน้ำตามเข้ามาเนื่องจากการเพิ่มของแรงดันออสโมติก แบคทีเรียในลำไส้ใหญ่สามารถสร้างวิตามินบางชนิดซึ่งจะถูกดูดซึมเข้ามาทางลำไส้ใหญ่ ซึ่งในพวกที่ไม่มีกระเพาะหมักกระบวนการนี้มีความสำคัญเฉพาะในกรณีของวิตามินเคเท่านั้น แบคทีเรียที่ไม่ต้องอาศัยออกซิเจนสามารถย่อยเซลลูโลสได้จะอยู่ในส่วนพิเศษที่ต่อกับทางเดินอาหารส่วนท้ายของปลวก และแมลงกินไม้ (wood-eating termites และ wood roach)

เมื่อมีการดูดกลับน้ำ และเกลือจะทำให้อุจจาระกลายเป็นก้อนแข็ง ในมนุษย์ ปริมาณสารที่ผ่านเข้าสู่ลำไส้ใหญ่ 500 มล. จากลำไส้เล็กในแต่ละวันจะถูกดูดกลับประมาณ 350 มล. มีส่วนที่ถูกจำกัดเป็นอุจจาระประมาณ 150 กรัม โดยอุจจาระ 150 กรัมจะมีน้ำเป็นส่วนประกอบอยู่ 100 กรัม และมีส่วนของอาหาร กากใยที่ไม่ถูกย่อย แบคทีเรีย บิ ลิริบีน และเกลือปริมาณเล็กน้อยเหลืออยู่เพียง 50 กรัม นั้นสามารถสรุปได้ว่า ระบบทางเดินอาหารไม่ได้เป็นส่วนหลักที่ใช้ในการกำจัดของเสียออกจากร่างกาย เพราะในอุจจาระส่วนใหญ่จะประกอบด้วยบิลิเวอร์ดิน หรือบิลิริบีน ส่วนที่เหลือได้แก่ กากอาหาร และแบคทีเรียที่ไม่เคยเป็นส่วนประกอบของร่างกาย

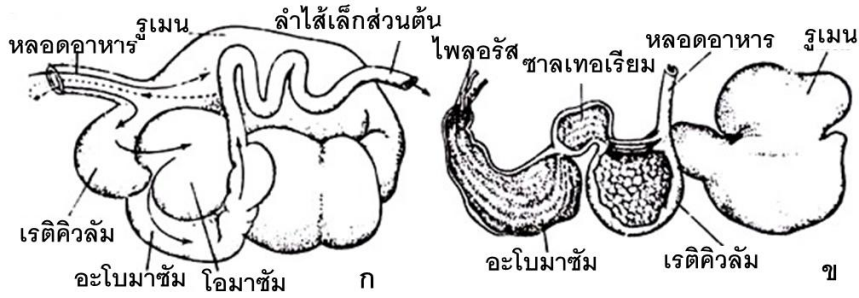
การขนส่งกลูโคส และกรดอะมิโนในลำไส้ใหญ่ของนก และทางเดินอาหารส่วนท้ายของแมลง

ในลำไส้ใหญ่ของนก สามารถดูดซึมทั้งกลูโคส และกรดอะมิโนได้ด้วยกระบวนการลำเลียงแบบใช้พลังงานทุติยภูมิ ทำให้ทั้งกลูโคส และกรดอะมิโนที่ไม่ได้ถูกดูดกลับที่ท่อหน่วยไตสามารถที่จะถูกนำกลับเข้าสู่ร่างกายได้ โดยทางกระแสเลือด หรือโดยการทำงานของแบคทีเรียที่อยู่ในกระพุ้งลำไส้ใหญ่ ส่วนในแมลงพวกตักแตนมกรการขนส่งกรดอะมิโนบางชนิดด้วยกระบวนการไม่พึ่งพาไอออนโซเดียม (Na^+ independent process)

การย่อยอาหารของสัตว์เคี้ยวเอื้อง (ruminant digestion)

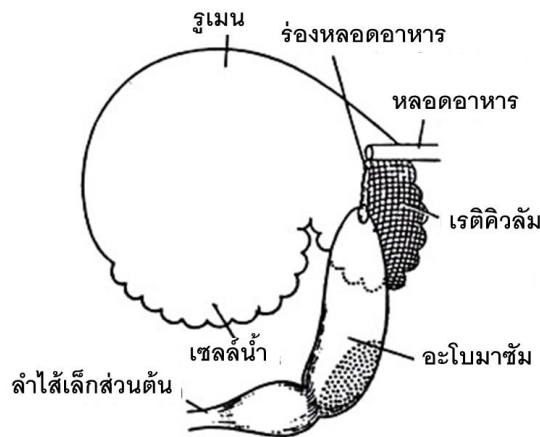
สัตว์เคี้ยวเอื้องถูกเรียกตามการที่ทางเดินอาหารสามารถนำอาหารบางส่วนกลับมาเคี้ยวในช่องปากได้อีกครั้ง (ruminant แปลว่า การเคี้ยว) การเคี้ยวอาหารใหม่นี้ถูกควบคุมภายใต้อำนาจใจ สัตว์เคี้ยวเอื้องจะมีกระบวนการพัฒนาของกระเพาะให้มีขนาด และการเคลื่อนไหวที่เหมาะสม เพื่อให้แบคทีเรียที่สามารถย่อยเซลลูโลส และสายพอลิเพปไทด์ในกระบวนการหมักอยู่รอดได้ ทำให้สัตว์ได้รับสารอาหารตามที่ร่างกายต้องการ ด้วยเหตุนี้ สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมที่เคี้ยวเอื้อง จึงมีการแตกขยายไปหลายชนิด เนื่องจากต้องมีการปรับตัวตามแหล่งที่อยู่ ไม่ว่าจะเป็นข้าวโลก ทะเลทราย หรือป่าดิบร้อน

กระเพาะของพวกสัตว์เคี้ยวเอื้องแท้ (true ruminant/ ruminantia) ได้แก่ โค กระบือ แพะ กวาง ยีราฟ และพวกแอน ทิลอป (antelope) จะแบ่งออกเป็น 4 ส่วน ที่กินพื้นที่ $\frac{3}{4}$ ส่วนของช่องท้อง



รูปที่ 14.24 กระเพาะโค (ก) และแพะ (ข) (ที่มา: ดัดแปลงจาก Tanika, 2014)

- ส่วนก่อนกระเพาะ (pregastric region) หรือ กระเพาะส่วนหน้า (forestomach) ประกอบด้วย 3 ส่วนด้วยกัน คือ กระเพาะผ้าชีรี้ว หรือรูเมน (rumen) กระเพาะรังผึ้ง หรือเรติคิวลัม (reticulum) และกระเพาะสามสิบกลีบ หรือโอบมาซั่ม ทำหน้าที่เก็บสะสม และเป็นทางผ่านของอาหารที่สัตว์กิน ส่วนพวกสัตว์เคี้ยวเอื้องเทียม (pseudoruminants/ Tylpoda) ซึ่งรวมถึงลามะ และอูฐ กระเพาะอาหารจะมีเพียง 3 ส่วน โดยโอบมาซั่มจะหายไป



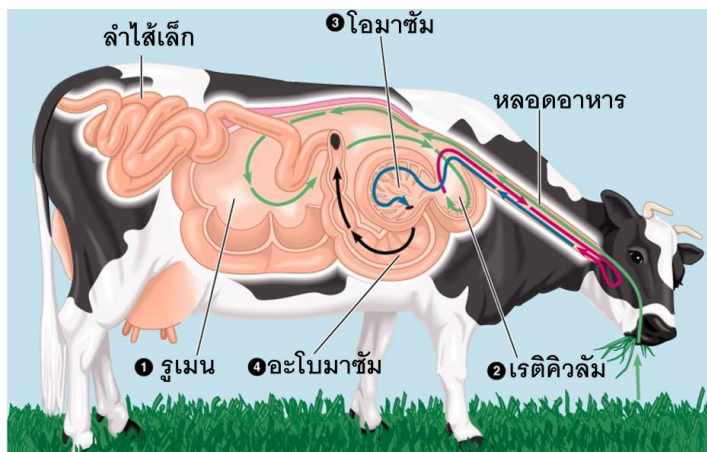
รูปที่ 14.26 กระเพาะของอูฐซึ่งเป็นสัตว์เคี้ยวเอื้องเทียม ที่มีการหายไปของโอบมาซั่ม (ที่มา: ดัดแปลงจาก Tanika, 2014)

รูเมน และเรติคิวลัมจะมีส่วนที่ต่อเนื่องกัน คือ รูเมนต่อเรติคิวลัม (ruminoreticulum) ที่มีบทบาทสำคัญในการดูดซึมสารอาหาร และโมเลกุลเดี่ยวต่าง ๆ ทั้ง 2 ส่วนนี้เป็นตำแหน่งที่เกิดการหมักพืชอาหารสัตว์ และเซลล์ูโลสแบบไม่ใช้ออกซิเจน ทำให้ได้เป็นหน่วยที่สามารถย่อยได้ (digestible unit) พลังงานที่ได้จากการหมักจะถูกส่งให้กับร่างกายสัตว์ แต่ต้องมีสภาพแวดล้อม อุณหภูมิ กรด-ด่าง การเคลื่อนที่ และสารคัดหลั่งที่ช่วยให้แบคทีเรียสามารถอยู่รอดได้ ส่วนที่ทำหน้าที่หลังกรดในกระเพาะอาหาร คือ กระเพาะแท้ หรืออะโบมาซั่ม (abomasum) เป็นส่วนที่ย่อยโปรตีน และทำลายเซลล์แบคทีเรียที่มาจากรูเมน ในสัตว์เคี้ยวเอื้องทุกชนิด ส่วนของรูเมนจะเป็นส่วนที่มีขนาดใหญ่ที่สุด รองลงมา คือ อะโบมาซั่ม และส่วนใหญ่แล้ว ส่วนของเรติคิวลัมก็มักจะใหญ่กว่าโอบมาซั่ม ซึ่งเป็นส่วนที่มีขนาดเล็กที่สุด ขนาดของเรติคิวลัม และโอบมาซั่มจะมีความผันแปรไปในสัตว์เนื่องมาจากชนิดของอาหารที่สัตว์กินตามฤดูกาล

รอบ ๆ ส่วนของกระเพาะของสัตว์เคี้ยวเอื้องจะเป็นโครงสร้างกล้ามเนื้อเรียบบาง ๆ วิ่งตามยาวในขณะที่กล้ามเนื้อชั้นในจะเป็นวงหนา ชั้นกล้ามเนื้อทั้ง 2 ชั้น ทำหน้าที่ผสมอาหารที่สัตว์กินเข้าไป และส่งผ่านอาหารให้เคลื่อนจากกระเพาะไปยังลำไส้เล็ก การผสมอาหารของรูเมนจะช่วยเปลี่ยนอาหารที่ย่อยไม่ได้ให้เป็นอนุภาคเพื่อป้องกันไม่ให้เกิดการอุดตันรูเมนหากปล่อยทิ้งไว้เพียงชั่วครู่

กระเพาะส่วนรูเมนจะแบ่งออกเป็น ส่วนโดย พิลลาร์ (pillars) ซึ่งพิลลาร์ตามยาว (longitudinal pillars) จะแบ่งรูเมนออกเป็นถุงด้านบน (dorsal sac) และด้านล่าง (ventral sac) เมื่อมีการหดตัว ส่วนของกล้ามเนื้อที่ยกตัวขึ้นจะช่วยผสม และดันส่วนของสารน้ำที่มีปริมาณสูง โดยทำหน้าที่คงระดับของสารน้ำในส่วนของรูเมนต่อเรติคิวลัม และจำกัดการเคลื่อนที่ของอาหารที่กินได้ไปสู่ส่วนของเรติคิวลัม ตัวอย่างเช่นในกวางที่มีการเคลื่อนที่อย่างรวดเร็ว หากไม่มี

การจำกัดปริมาณของสารน้ำในโครงสร้างส่วนนี้จะเกิดการเคลื่อนที่ของสารน้ำในรูเมน (ruminal fluid) เนื่องจากระดับของสารน้ำในรูเมนจะต้องอยู่ที่ประมาณ 14% ของน้ำหนักตัวสัตว์ ผนังของรูเมนจะยื่นตัวออกมาคล้ายนิ้วมือ เรียกว่า ปุ่มเนื้อ (papillae) ที่ทำหน้าที่เพิ่มพื้นที่ผิวให้กับส่วนที่ต้องใช้สำหรับดูดซึมอาหาร การได้รับสารอาหารที่มีความเข้มข้นสูง (การทดแทนอาหารหย่าปากหญ้าด้วยอาหารที่ให้พลังงานสูง เช่น เมล็ดพืช) ให้กับโค และกระบือ จะส่งผลให้โครงสร้างนี้ยุบและน้อยลง ส่วนการอดอาหารจะส่งผลให้เกิดการเพิ่มจำนวนของปุ่มเนื้อ



รูปที่ 14.27 เส้นทางการเคลื่อนที่ของอาหารในสัตว์เคี้ยวเอื้อง (ที่มา: ดัดแปลงจาก Carr, 2005)

ส่วนของรูเมนจะแยกออกจากเรติคิวลัมโดยส่วนที่เรียกว่า ส่วนทบรูเมนต่อเรติคิวลัม (ruminoreticular fold) ซึ่งไม่ได้มีผลต่อการเคลื่อนที่ผ่านของอาหารระหว่าง 2 ส่วนนี้ ทำให้ภายในถุงทั้ง 2 นี้ มีการหมัก และดูดซึมสารอาหารได้มากที่สุด บางครั้งของแข็ง และสิ่งแปลกปลอมต่าง ๆ จะสะสมอยู่ในส่วนของเรติคิวลัม เนื่องจากเป็นส่วนที่เชื่อมต่อกับส่วนของหลอดอาหาร โรคที่เรียกว่า โรคฮาร์ดแวร์ (hardware disease) พบในสัตว์เคี้ยวเอื้องได้บ่อย เนื่องจากสัตว์มักจะกลืนเอาชิ้นส่วนโลหะ เช่น ตะปู ลวดเข้าไป และเกิดการทิ่มเรติคิวลัม พบบ่อยในพวกโค กระบือ เนื่องจากไม่สามารถแยกสิ่งแปลกปลอม เช่น ตะปู ลวด หรือสิ่งอื่น ๆ จากอาหารเข้าไปสู่ส่วนของทางเดินอาหารโดยยังไม่ได้เคี้ยว การทิ่มทะลุเรติคิวลัมของสิ่งแปลกปลอมจะส่งผลให้แบคทีเรีย และอาหารบางส่วนเข้าไปในช่องท้อง ทำให้เกิดเยื่อช่องท้องอักเสบ (peritonitis) นอกจากนี้ ยังพบการทิ่มของของแข็งนั้นเข้าไปยังส่วนของกระบังลม หรือทิ่มเข้าไปในช่องอก และแทงทะลุส่วนของเยื่อหุ้มหัวใจที่ล้อมรอบหัวใจ ยิ่งถ้าหากเกิดการทิ่มทะลุหัวใจเข้าไป จะส่งผลให้เกิดการไหลของเลือดอย่างมาก ทำให้เกิดการตายอย่างกะทันหัน

หลอดอาหารเชื่อมต่อกับส่วนรอยต่อระหว่างรูเมนและเรติคิวลัมเรียกว่า ส่วนนอก หรือคาร์เดีย (cardia) และเปิดเข้าโดยตรงที่ส่วนของเรติคิวลัม ส่วนของหลอดอาหารจะถูกล้อมรอบด้วยกล้ามเนื้อเรียบที่ประสานกันเป็นร่องเรติคิวลัม (reticular groove) ซึ่งจะยื่นยาวจากช่องเปิดของหลอดอาหาร ต่อไปยังรูเปิดเรติคิวลัมต่อโอมาซั่ม (reticulo-omasal orifice) ส่วนผิวของด้านในโพรงของเรติคิวลัมจะทอดตัวเป็นสันยกขึ้น ที่เชื่อว่าทำหน้าที่เป็นแนวให้อนุภาคเคลื่อนที่เข้ามาใกล้รูเปิดเรติคิวลัมต่อโอมาซั่ม อาหารที่ผ่านเข้ามาที่ส่วนของโอมาซั่มจะมีความเข้มข้น และความหนาแน่นเหมือนกับส่วนที่อยู่ในส่วนรูเมนต่อเรติคิวลัม

โอมาซั่มจะมีช่องเปิดเพื่อให้อาหารเคลื่อนที่จากส่วนของเรติคิวลัมผ่านเข้าไปยังส่วนที่เป็นต่อม คือ อะโบมาซั่มได้ โดยผิวของโพรงเยื่อจะจะมีโครงสร้างคล้ายใบไม้ (leaf-like structure) ที่จะดูดน้ำ และสารอาหาร รวมทั้งจำกัดการเคลื่อนที่ผ่านของอาหารที่มีขนาดใหญ่ ที่ส่วนรอยต่อของอะโบมาซั่มจะมีช่องเปิด คือ รูเปิดโอมาซั่มต่ออะโบมาซั่ม (omasoabomasal orifice) ที่เป็นโครงสร้างที่มีการพัฒนาตัวมาจนไม่ต้องมีหูรูดที่ใช้ในการจำกัดปริมาณอาหารที่ไหลย้อนกลับ นอกจากนี้ ยังทำหน้าที่ควบคุมการเคลื่อนที่ผ่านของสารจากโอมาซั่มที่จะผ่านเข้าไปในอะโบมาซั่มระหว่างการย่อยอาหาร และยับยั้งการเคลื่อนตัวของอาหารจากโอมาซั่มเข้ามาเมื่ออะโบมาซั่มยังเต็มอยู่

อะโบมาซั่มมีโครงสร้างเหมือนกับกระเพาะอาหารของสัตว์กระเพาะเดี่ยว ยกเว้นการมีโครงสร้างที่เป็นส่วนทบรูปเกลียว (spiral folds) ขนาดใหญ่ โครงสร้างประกอบด้วยส่วนที่เป็นกระเพาะส่วนกระพุ้งกระเพาะอาหาร หรือ ฟันดัส (fundic area) ขนาดใหญ่ ส่วนไพลอร์ส (pyloric region) ที่เป็นรอยต่อระหว่างส่วนของอะโบมาซั่ม และลำไส้

เล็กก็มีขนาดใหญ่ ในพวกสัตว์เคี้ยวเอื้องที่ถูกเลี้ยงโดยพืชที่มีความหยาด กรดน้ำย่อยจากกระเพาะจะหลังต่อเนื่อง ในขณะที่สัตว์ซึ่งได้รับอาหารชั้นจะมีการไหลเป็นวงรอบในช่วงระหว่างวัน การให้อาหารชั้นในปริมาณสูงแก่โคนมจะทำให้โอะโบมาซั่มขยายใหญ่ เต็มไปด้วยของเหลว และแก๊สอยู่ภายใน ทำให้อาหารที่ผ่านมาจากรูเมนมีพีเอชลดลง ทำให้เกิดการยกตัวขึ้นของโอะโบมาซั่มที่อยู่ทางด้านขวาของช่องท้องให้ขึ้นมาอยู่ทางขวามากกว่าเดิม หรือเบี่ยงไปทางด้านซ้ายได้เรียกว่า กลุ่มอาการโอะโบมาซั่มอยู่ผิดตำแหน่ง (displaced abomasum syndrome) ซึ่งโดยทั่วไป จะพบการเคลื่อนตัวของโอะโบมาซั่มมาทางซ้ายมากกว่าการเคลื่อนตัวไปทางขวา ทำให้อะโบมาซั่มถูกยึดไว้ตรงส่วนใต้รูเมนทางด้านซ้าย การเคลื่อนที่นี้อาจส่งผลรุนแรงมากถึงขั้นที่อาหารไม่สามารถเคลื่อนที่ได้ ทำให้เกิดการอดอาหารเรื้อรัง ในกรณีที่เกิดการเคลื่อนตัวมาทางด้านขวา โอะโบมาซั่มจะกลายเป็นก้อนที่อัดแน่นอยู่ระหว่างตับ และผนังช่องอกทางด้านขวาที่จะรบกวนการไหลเวียนของเลือดที่ส่งมาเลี้ยงโอะโบมาซั่มเอง หากไม่ได้รับการแก้ไขจะทำให้เกิดการตายของอวัยวะ การขาดน้ำของสัตว์ และระบบไหลเวียนเลือดล้มเหลว

อาหารที่มีความเป็นกรดจะผ่านกระเพาะเข้าไปในลำไส้เล็กทางทูลูริดไพโลอริส (pyloric sphincter) ในสัตว์เคี้ยวเอื้อง และสัตว์กระเพาะเดี่ยว รวมถึงสุกร และม้า นั้น ชั้นกล้ามเนื้อของทูลูริดไพโลอริสจะก่อตัวเป็นโครงสร้างที่ขยายใหญ่ขึ้นเรียกว่า ทอรัส ไพโลอริคัส (torus pyloricus)

การพัฒนาของกระเพาะอาหารในลูกสัตว์เคี้ยวเอื้อง

ในลูกสัตว์เคี้ยวเอื้องแรกคลอดจะมีระยะพัฒนาที่เรียกว่า เฟสก่อนเคี้ยวเอื้อง (preruminant phase) ซึ่งยังไม่มีการพัฒนาของส่วนรูเมนต่อเรติคิวลัม การดูดนม หรือกินน้ำจะทำให้เกิดรีเฟล็กซ์ที่ไปปิดร่องเรติคิวลัม ทำให้นมหรือน้ำที่ลูกสัตว์กินเข้าไปไหลตรงลงไปโอะโบมาซั่ม รีเฟล็กซ์นี้ทำให้แน่ใจได้ว่าอิมมูโนโกลบูลินในนมแม่หรือโคลอสตรัม (colostrum) จะถูกขนส่งเข้าไปในลำไส้เล็กส่วนต้น เพื่อให้สามารถถูกนำเข้าไปในเยื่อบุลำไส้ได้โดยตรงโดยกระบวนการพินไซโทซิส (pinocytosis) ลูกสัตว์ที่ไม่ได้กินนมแม่หรือจืดจางต่อการติดเชื้อมดที่เรียที่เข้ามาอยู่ในท่อทางเดินอาหาร ทั้งนี้ พฤติกรรมการเลียสิ่งต่าง ๆ ของลูกสัตว์เคี้ยวเอื้องแรกเกิดจะทำให้มีการเจริญของมดที่เรียที่ส่วนรูเมนต่อเรติคิวลัมได้ เมื่อลูกสัตว์เริ่มกินอาหารแข็ง จะทำให้รูเมนต่อเรติคิวลัมค่อย ๆ เพิ่มขนาดขึ้น จนกระทั่งมีความจุประมาณ 60-80% ของกระเพาะ การกินอาหารที่มีเส้นใย และการมีมดที่เรียเข้าไปในทางเดินอาหารจะช่วยในการพัฒนาตัวของรูเมน เมื่อสัตว์โตเต็มที่แล้ว ส่วนของร่องเรติคิวลัมจะไม่ทำหน้าที่ภายใต้การกินอาหารที่ปกติ นั่นคืออาหารที่กินเข้าไปจะเคลื่อนที่จากหลอดอาหารเข้าสู่ส่วนของรูเมนก่อน



รูปที่ 14.27 การพัฒนาของกระเพาะอาหารในลูกโคแรกคลอดจนกระทั่งโตเต็มที่ (ที่มา: ดัดแปลงจาก Thevetgroup, 2015)

เซลล์เพปติก (peptic cells) ของลูกสัตว์เคี้ยวเอื้องที่กินนม หรือโปรตีนเคซีนจะหลั่งเอนไซม์ที่ทำหน้าที่ย่อยโปรตีน คือ เรนิน (rennin) ซึ่งจะทำหน้าที่ตกตะกอนนมที่อยู่ภายในกระเพาะด้วยอัตราเร็วที่สูงมาก เมื่อเทียบกับการทำงานของเพปซิน ภายในไม่กี่นาที ส่วนผสมของเรนินกับสิ่งแขวนลอยที่เป็นกรดภายในโอะโบมาซั่มทำให้เกิดเป็นโปรตีนในนม หรือเคซีน (milk protein) ที่กระจายตัวปะปนอยู่กับเม็ดไขมันนม (milk fat globules) เวย์โปรตีน (whey protein) เป็นส่วนของโปรตีนที่ละลายน้ำได้ หลังจากนมถูกดึงเอาเคซีน และไขมันออกแล้วกับแกลกโทสจะผ่านโอะโบมาซั่มอย่างรวดเร็ว แต่ตะกอนเคซีน ไขมันที่จับกันเป็นก้อนจะถูกย่อยใช้เวลามากกว่า 12-18 ชม. เรนินมีพีเอชที่เหมาะสม (pH optimum) มากกว่าเพปซิน (ค่าอยู่ที่ 4.0) และลูกสัตว์เคี้ยวเอื้องที่ยังกินนมอยู่จะมีพีเอชที่

โบมาซั่มสูงกว่าสัตว์ที่โตเต็มที่แล้ว หลังหย่านม การสร้างเรนินจะตรวจไม่พบ ถ้าลูกสัตว์กินนมจากถังปริมาณมาก ๆ แต่ไม่บ่อยจะทำให้เกิดก้อนนมขนาดใหญ่ภายในอะโบมาซั่ม ทำให้ลำไส้เล็กมีปริมาณโปรตีนบรรจุอยู่สูง ทำให้แบคทีเรียเจริญเติบโตอย่างรวดเร็ว และส่งผลให้เกิดอาการท้องร่วงรุนแรง ผลคือ ลูกโคจะมีภาวะขาดน้ำอย่างรวดเร็ว อีเล็กโทรไลต์ไม่สมดุล เลือดเกิดภาวะกระเดียดกรด (acidosis) เรียกว่าภาวะน้ำท้องร่วงในลูกอ่อน (baby calf diarrhea/ scour) ที่ส่งผลให้สูญเสียทางเศรษฐกิจมากกว่าโรคอื่น ๆ ในลูกโค

การควบคุมการเคลื่อนไหวของกระเพาะของสัตว์เคี้ยวเอื้องถูกควบคุมโดยรีเฟล็กซ์จากระบบประสาทส่วนกลาง โดยประสาทเวกัส และประสาททวิยะภายในช่องท้อง (splanchnic nerve) ทำหน้าที่เลี้ยงกระเพาะของสัตว์เคี้ยวเอื้อง ทั้งนี้เส้นใยประสาทเวกัสส่วนสั่งการ (vagus motor nerve fiber) มีจุดกำเนิดมาจากศูนย์กระเพาะ (gastric center) ที่ก้านสมองส่วนท้าย (medulla oblongata) ในก้านสมองที่สามารถเพิ่มอัตราการบีบตัวของส่วนรูเมนต่อเรติคิวลัม เช่นเมื่อมีการกระตุ้นของสมองจากการมองเห็นอาหาร จะเกิดการเคี้ยว หรือเคี้ยวเอื้องเกิดขึ้น หรือเมื่อมีการขยายตัวของรูเมนต่อเรติคิวลัมจะเกิดการเคลื่อนไหวของรูเมนทั้งหมด ในทางตรงกันข้าม หากมีการกระตุ้นที่มาจากเส้นประสาททวิยะภายในช่องท้องซึ่งมีฤทธิ์ยับยั้งการทำงานเมื่อมีการขยายตัวของอะโบมาซั่มจะลดการบีบตัวของรูเมนต่อเรติคิวลัม

การบีบตัวของรูเมน มี 2 ชนิด โดยชนิดที่มีความสำคัญมากที่สุด คือ ชนิดปฐมภูมิ (primary type) ที่มีการบีบตัวทุกนาที การบีบตัวที่รุนแรงทำให้สิ่งที่อยู่ในรูเมนต่อเรติคิวลัมผสมกัน การบีบตัวเริ่มต้นที่เรติคิวลัม และส่วนทพรูเมนต่อเรติคิวลัม ตามด้วยการบีบตัวที่แรงกว่าของส่วนเรติคิวลัม ที่ต่อจากนั้นจะเกิดการเคลื่อนไปที่ส่วนของรูเมน และเกิดการบีบตัวของรูเมนฟิลลาร์ และการยกตัวขึ้นของถุงด้านล่างจะถูกกดลง การบีบตัวปฐมภูมิจะหยุดลงประมาณ 20 วินาที ก่อนจะเริ่มรอบใหม่ ส่วนรอบทุติยภูมิ หรือรอบการเรอ (eructation cycle) จะเกิดหลังรอบปฐมภูมิสลับกันไปมา โดยรอบทุติยภูมิจะประกอบด้วย การบีบตัวอย่างต่อเนื่องของแต่ละถุงรูเมนที่จะเกิดการเคลื่อนของแก๊สที่เกิดจากการผลักอาหารไปข้างหน้าจากส่วนของถุงรูเมนด้านบน (dorsal ruminal sac) พื้นที่ที่ใกล้กับช่องเปิดของหลอดอาหารจะถูกกำจัดอาหารออกไป โดยมีการคลายตัวของหูรูดปากกระเพาะ (cardiac sphincter) ร่วมกับการบีบตัวของถุงด้านล่าง เป็นการบีบตัวให้อาหารย้อนกลับไปด้านหลังด้วยการเคลื่อนที่แบบการบีบรูดย้อนกลับจนแก๊สไหลย้อนขึ้นไปในหลอดอาหาร การเปิดของหูรูดเชื่อมคอหอยและหลอดอาหาร (pharyngoesophageal sphincter) และการยกตัวขึ้นของเพดานอ่อนเพื่อปิดช่องเปิดทำให้แก๊สสามารถพุ่งออกจากปาก ระหว่างที่มีการกินอาหาร ช่วงเวลาที่เกิดการบีบรอบปฐมภูมิ และทุติยภูมิลดลงมากกว่าครึ่ง

ความล้มเหลวของการขย้อนเอาอาหารกลับ หรือการเรอ เป็นผลจากการสะสมของแก๊สในรูเมนทำให้เกิดภาวะท้องอืด (bloat) ที่อาจส่งผลถึงตายได้ ในโค การเกิดอาการท้องอืดขึ้นจากการลงแปลงหญ้า (pasture bloat) เกิดจากการกินถั่ว (legumes) โดยเฉพาะอัลฟัลฟา (alfalfa) และโบโคลเวอร์ (clover) บางชนิดมากเกินไป ถั่วที่สัตว์กินเข้าไปจะถูกหมักอย่างรวดเร็วในรูเมนต่อเรติคิวลัม และถ้าหากสัตว์กินเข้าไปในปริมาณมาก ๆ จะเกิดการสร้างฟองแก๊สที่กระจายไปทั่วอาหารที่กินเข้าไป ฟองแก๊สที่กระจายตัวจะทำให้เกิดก้อนแข็ง (เนื่องจากไปเพิ่มแรงตึงผิว) ทำให้ความดันในรูเมนต่อเรติคิวลัมเพิ่มขึ้น ทำให้รูเมนต่อเรติคิวลัมเกิดการเป็นอัมพาต มีการหดตัวของช่องเปิดของหลอดอาหาร ทำให้มีการสะสมของแก๊สเพิ่มขึ้นเรื่อย ๆ สัตว์จะยังเจ็บปวด เมื่อท้องขยายตัวขึ้นเนื่องจากการเพิ่มของแก๊ส ทำให้สัตว์ตายในที่สุด

การบีบรอบปฐมภูมิ และทุติยภูมิถูกจัดว่าเป็นการหดตัวที่มีอิทธิพลจากภายนอก (extrinsic contraction) เนื่องจากการทำงานขึ้นกับประสาทเวกัส การตัดประสาทหน้าเข้าเวกัสออก จะหยุดการบีบตัวของรูเมนต่อเรติคิวลัมอย่างสมบูรณ์ เพราะในส่วนของควบคุมการบีบตัวภายใน (intrinsic contraction) มีผลต่อแรงตึง (tone) ของกล้ามเนื้อเรียบที่กระเพาะส่วนหน้าเท่านั้น เมื่อมีการหายไปของตัวควบคุมจากภายนอกจะทำให้การควบคุมจากภายในทำงานมากขึ้น แต่ไม่สามารถชดเชยงานในหน้าที่ของตัวควบคุมการบีบตัวจากภายนอกได้ ซึ่งเมื่อเกิดภาวะเช่นนี้ สัตว์จะถึงแก่ความตายอย่างรวดเร็ว

การเคี้ยวเอื้องประกอบด้วย การขย้อนกลับ การเคี้ยวซ้ำ และการกลืนใหม่อีกรอบ โดยการเคี้ยวเอื้องนี้จะมี ความเชื่อมโยงกับการเคลื่อนไหวของรูเมนต่อเรติคิวลัม (ruminoreticular motility) และกินเวลาในแต่ละรอบเพียง นาที การขย้อนอาหารกลับ (regurgitation) เกิดจากการหดตัวนอกจังหวะ (extra contraction) ของเรติคิวลัมที่ต่อเนื่องด้วยการบีบตัวปฐมภูมิ โดยการหดตัวนอกจังหวะนี้จะทำให้เกิดความดันเป็นลบขึ้นชั่วคราว เนื่องจากการปิดของชุดสายเสียงก่อนที่จะมีการหายใจเข้า (inspiration cycle) การเคลื่อนที่ของอาหารเข้าไปยังหลอดอาหารจะ

เกิดขึ้นร่วมกับการเปิดตัวของหลอดอาหารส่วนล่าง และการคลายตัวของหลอดอาหารส่วนบน อาหารกึ่งเหลวที่สัตว์กินเข้าไปจะถูกบีบให้เคลื่อนที่ขึ้นมายังหลอดอาหารด้วยการบีบตัวแบบบีบรูดย้อนกลับ เมื่ออาหารเคลื่อนที่เข้ามาในช่องปาก ส่วนที่เป็นของเหลวจะไหลย้อนกลับลงไปหลอดอาหารโดยการกลืนกลับ (reswallow) แต่ส่วนที่ยังเป็นเส้นใยจะถูกบดเคี้ยวใหม่โดยฟัน และมีการหลั่งน้ำลายออกมาอีก (reinsalivation) ซึ่งส่วนใหญ่มาจากต่อมน้ำลายพาราติตซังที่มีการบดเคี้ยวอาหาร ในรอบของการเคี้ยวเอื้อง (rumination cycle) หนึ่ง ๆ จะประกอบด้วย เฟสการเคี้ยว (chewing phase) เป็นเวลานาน ตามด้วยเฟสการกลืนซ้ำ (redeglutition phase) สั้น ๆ อาหารจะถูกทำให้เป็นก้อน (bullus) ขึ้นมาใหม่ และกลืนซ้ำอีกครั้ง (reswallow) ช่วงเวลาที่ใช้ ขึ้นกับชนิดของสัตว์ และชนิดอาหาร โดยทั่วไป อาหารหยาบมากจะทำให้ระยะเวลาในการเคี้ยวเอื้องมาก อาหารหยาบ และฟางต้องการเวลาในการเคี้ยวมากกว่าอาหารชิ้น

การเคี้ยวเอื้องถูกเหนี่ยวนำโดยตัวรับความรู้สึก 2 ประเภทที่ตั้งอยู่ที่กระเพาะเพื่อตรวจจับปริมาณ และเนื้อสัมผัสของอาหาร ตัวรับความตึง (tension receptor) อยู่ที่ชั้นกล้ามเนื้อในเรติคิวลัม (ใกล้ ๆ กับร่องเรติคิวลัม) กับชั้นกล้ามเนื้อของพิลลาร์ด้านหน้าส่วนบน (craniodorsal pillar) ซึ่งเป็นตัวรับแรงกลที่ปรับตัวช้า (slow-adapting mechanoreceptors) ที่จะทำงานเมื่อมีการขยายตัวของทางเดินอาหาร การขยายตัวของรูเมนต่อเรติคิวลัมที่เกิดจากของเหลว หรือแก๊สที่ไปกระตุ้นตัวรับแรงตึงในเรติคิวลัม และส่วนต่าง ๆ ที่อยู่ในรูเมน ทำให้เกิดรีเฟล็กซ์ไปกระตุ้นทั้งอัตรา และความถี่ของการบีบตัวรอบปลูมภูมิ และทุติยภูมิ ส่วนตัวรับสารเคมีจะตอบสนองต่อสารเคมีไม่ว่าจะเป็นทั้งค่าออสโมลาริตี หรือพีเอช

สัตว์เคี้ยวเอื้องเป็นกลุ่มที่มีความสามารถหมักพืชอาหารสัตว์ได้สูง สัตว์ที่มีรูเมนสามารถที่จะรับคาร์โบไฮเดรตที่ได้จากโครงสร้างส่วนผนังเซลล์ของพืช และเปลี่ยนเป็นแหล่งของสารอาหาร แบคทีเรียที่อยู่ในรูเมนสามารถแยกเซลล์ลูโลสให้เป็นกรดไขมันสายสั้น ๆ ที่สามารถดูดซึมเข้าสู่ผนังของรูเมน หรือปะปนอยู่ในของเหลวของรูเมน สภาพแวดล้อมภายในรูเมนจะถูกปรับพีเอชโดยน้ำลายที่ไหลออกมาจากช่องปาก (ที่มีทั้งไอออนไบคาร์บอเนต และฟอสเฟต) ที่สร้างทั้งกรดอินทรีย์สายสั้น ๆ และการบัพเพอร์อาหารที่สัตว์กินในเวลาเดียวกัน นอกจากนี้ การมีแอมโมเนียในรูเมนสามารถลดพีเอชในรูเมนทำให้ส่วนมากจะมีค่าอยู่ที่ 7.0

จุลินทรีย์ที่พบในรูเมน ประกอบด้วยแบคทีเรียไมโซออกซิเจน สัตว์เซลล์เดียว (protozoa) และรา ซึ่งส่วนใหญ่จะเป็นแบคทีเรียที่มีอยู่ด้วยกันหลายสปีชีส์ พบว่าสารในรูเมน 1 กรัม มีแบคทีเรียอยู่ 10^9-10^{10} เซลล์ และมีมากกว่า 200 สปีชีส์ แบคทีเรียที่พบเป็นส่วนมากในสัตว์เคี้ยวเอื้องป่า เช่นกวาง และกวางมุสมีความเหมือนกับที่พบในสัตว์เคี้ยวเอื้องที่ถูกเลี้ยงโดยมนุษย์ แบคทีเรียสามารถแบ่งออกได้เป็น 1) พวกที่เกาะและย่อยได้ทั้งอาหารที่เป็นของเหลว (liquid associated bacteria) และ 2) พวกที่เกาะอาหารที่เป็นของแข็ง (solid associated/adherent bacteria) สุดท้ายแบคทีเรียจะย่อยคาร์โบไฮเดรตที่ไม่ละลายน้ำ และโปรตีนละลายน้ำได้น้อย โดยทันทีที่อาหารเข้ามาในทางเดินอาหาร แบคทีเรียเกาะติด (adherent bacteria) จะแยกออกมาจากอนุภาคที่เกาะอยู่ แล้วย้ายมาจับ และรวมกลุ่มที่อนุภาคของอาหารที่เข้ามาใหม่ ส่วนอาหารที่ละลายน้ำได้จะถูกตัดออกมาจากส่วนปลายของอาหาร แล้วจับกับทั้งแบคทีเรีย และสัตว์เซลล์เดียว ส่วนแบคทีเรียกลุ่มสุดท้าย คือ 3) เป็นพวกที่เกาะอยู่กับผนังรูเมน (epimural bacteria) เป็นพวกที่สามารถใช้ออกซิเจนที่แพร่ออกมาจากเลือดผ่านเซลล์เยื่อบุผิวออกสู่ของเหลวในรูเมน เป็นการช่วยชีวิตแบคทีเรียพวกไมโซออกซิเจนที่อยู่ภายในรูเมนอีกทางหนึ่ง เซลล์นี้ยังมีส่วนช่วยในการเปลี่ยนยูเรียที่แทรกผ่านเซลล์เยื่อบุรูเมนให้เป็นแอมโมเนีย เนื่องจากมีแบคทีเรียเพียงส่วนน้อยที่สามารถสร้างยูเรียได้ นอกจากนี้ แบคทีเรียที่เกาะอยู่กับผนังรูเมนยังทำการย่อยเซลล์ที่หลุดลอกออกจากผนังเซลล์ ซึ่งหากไม่มีแบคทีเรียช่วยย่อยแล้ว เซลล์ที่เป็นเคอราทินเหล่านี้จะไม่ถูกย่อย

จำนวนสัตว์เซลล์เดียวจะมีความผันแปรตั้งแต่ 10^5-10^6 เซลล์ ต่อ 1 กรัมของสิ่งที่อยู่ในรูเมน โดยในสัตว์เลี้ยงจะพบอยู่ประมาณ 60 สปีชีส์ ส่วนในสัตว์เคี้ยวเอื้องป่าจะมีความหลากหลายของสัตว์เซลล์เดียวต่ำ การแบ่งที่อยู่ของสัตว์เซลล์เดียวก็ทำได้เช่นเดียวกับที่แบ่งในแบคทีเรีย คือ เป็นพวกเกาะและย่อยได้ทั้งอาหารที่เป็นของเหลว พวกที่เกาะอาหารที่เป็นของแข็ง และพวกที่เกาะอยู่กับผนังรูเมน ปัญหาที่พบสำหรับสัตว์เซลล์เดียว คือ เวลาที่สัตว์เซลล์เดียวใช้สำหรับการเพิ่มจำนวนจะนานกว่าเวลาที่อาหารอยู่ในรูเมน ดังนั้นจึงจำเป็นอย่างยิ่งที่สัตว์เซลล์เดียวจะต้องเกาะอยู่กับอาหารที่มีอนุภาคใหญ่ หรือเกาะอยู่กับผนังของรูเมนเพื่อป้องกันไม่ให้ตัวมันถูกชะออกไปกับอาหาร นอกจากนี้ สัตว์เซลล์เดียวยังมีความไวต่อส่วนประกอบในอาหาร เช่นในโค ปริมาณของสัตว์เซลล์เดียวจะสูงขึ้นเมื่อกินอาหารพวกเมล็ดพืช แต่เมื่อโคกินอาหารที่เป็นแป้ง หรือเมล็ดพืชสูงจะทำให้เกิดการสร้างกรดมากขึ้น ทำให้ลดพีเอชใน

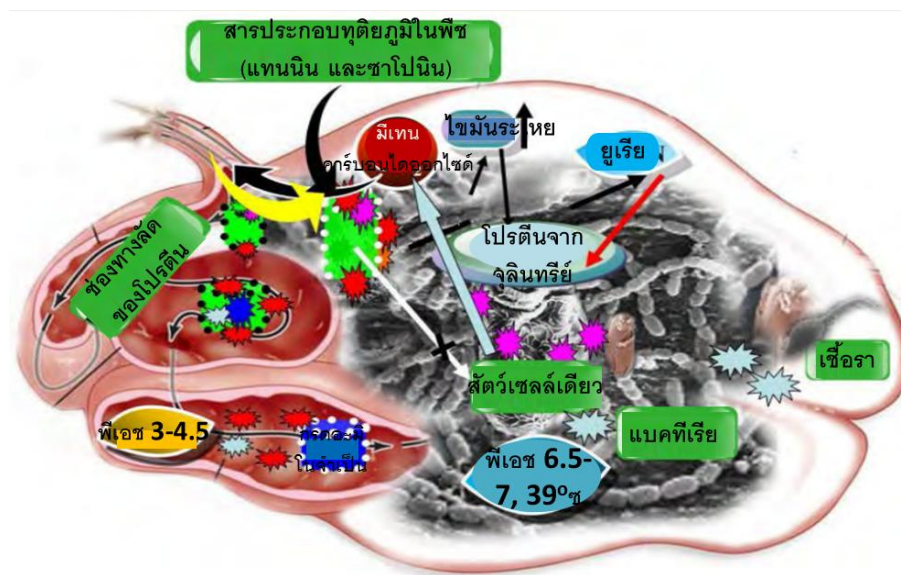
รูเมนลง ซึ่งอาจถึง 5.5 หรือน้อยกว่า และสัตว์เซลล์เดียวจะถูกฆ่าในระดับที่พีเอชต่ำ และโดยความจริง การลดลงของพีเอชเพียงช่วงสั้น ๆ เมื่อสัตว์กินอาหารชั้นก็มีผลต่อการอยู่รอดของสัตว์เซลล์เดียวแล้ว ซึ่งอาจมีสาเหตุหลัก คือ การที่โคกินอาหารชั้นทำให้เกิดผลผลิตสุดท้ายจากการหมักอาหารได้เป็นกรด หรือมีการผลิตน้ำลายที่ลดลง เมื่อเปรียบเทียบกับสัตว์ที่กินอาหารหยาบ ซึ่งจะเป็นการกระตุ้นให้เกิดการเคี้ยว และเคี้ยวเอื้อง ทั้งนี้พบว่า เมล็ดพืช และอาหารที่มีปริมาณน้ำสูง เช่นฟางหมัก และหญ้าสดสามารถลดระดับการสร้างน้ำลายได้ถึง 50%

สัตว์เซลล์เดียวสามารถที่จะกินแบคทีเรีย สปอร์รา และอาหารที่ย่อยแล้วไม่ว่าจะเป็นแป้งเม็ดเล็ก ๆ ที่มาจากพืช และกรดไขมันไม่อิ่มตัวในรูเมน

ในรูเมนพบเชื้อราอยู่อย่างน้อย 14 ชนิด แต่ยังไม่ทราบปริมาณที่แน่ชัด รูปแบบที่พบในรูเมนมากที่สุดได้แก่ อับสปอร์ (sporangium) ซึ่งเมื่อเป็นสัตว์แล้ว (flagellate) แล้วจะเรียกว่า โมโทล ซูโอสปอร์ (motile zoospores) ซึ่งจะลอยในส่วนที่เป็นของเหลวจนกระทั่งสามารถจับกับอนุภาคของอาหาร และเมื่อสัตว์เซลล์เดียวจับกับอนุภาคของอาหารแล้วจะนับจำนวนได้ยากมาก ๆ

เส้นใย หรือใยรา (hyphae) จะแทรกเข้าไปในผนังเซลล์ของใยอาหารลึกลับมาก ทำให้อาหารถูกแบคทีเรีย หรือสัตว์เซลล์เดียวซึ่งโดยปกติไม่สามารถแทรกเส้นใยเข้ามาย่อยอาหารเหล่านี้ได้ เป็นการเพิ่มอัตราการย่อยอาหารของพวกเส้นใยที่ไม่ละลายน้ำให้สูงขึ้น

การชักนำทางเคมี (chemotaxis) ก็มีบทบาทสำคัญในการดึงดูดจุลินทรีย์ให้เข้ามาหาเส้นใยพืช เชื้อราจะหลั่งเอนไซม์เซลลูเลสที่ละลายน้ำได้ในปริมาณที่มากกว่าแบคทีเรีย ทำให้หมักอาหารขนาดใหญ่พวกนี้ได้ดีกว่า แม้ว่าอัตราในการย่อยของพวกเชื้อราจะช้ากว่าแบคทีเรีย เนื่องจากการที่มันเกาะกับอนุภาคอาหารขนาดใหญ่ ทั้งสัตว์เซลล์เดียว และเชื้อราจึงถูกขับออกจากส่วนของรูเมนต่อเรติคิวลัมช้ากว่าแบคทีเรีย



รูปที่ 14.28 ผลกระทบที่เกิดจากการทำงานของจุลชีพในกระเพาะสัตว์เคี้ยวเอื้อง (ที่มา: ดัดแปลงจาก Wanapat, Kang และ Phesatcha, 2013)

การหมักเป็นกระบวนการที่มีความสำคัญในสัตว์เคี้ยวเอื้อง เป็นขั้นตอนแรกที่ทำให้มีสารอาหารที่เหมาะสมสำหรับสัตว์ เนื่องจากอาหารสัตว์ส่วนใหญ่จะเป็นเซลลูโลส เฮมิเซลลูโลส เพกทิน และแป้งซึ่งไม่ละลายน้ำ และจะต้องถูกเปลี่ยนเป็นรูปแบบอื่น เพื่อให้สามารถดูดซึมไปใช้ได้ด้วยแบคทีเรียในกระเพาะของสัตว์เคี้ยวเอื้อง ซึ่งมีความเกี่ยวเนื่องกับฤดูกาลที่มีผลต่อส่วนประกอบ และปริมาณของเซลลูโลส และเฮมิเซลลูโลสในอาหาร เมื่อพืชอาหารสัตว์มีอายุมาก จะมีปริมาณของโครงสร้างที่เรียกว่า ลิกนิน (lignin) มากขึ้น โดยลิกนินเป็นพอลิเมอร์ที่ไม่ใช่คาร์โบไฮเดรต (noncarbohydrate polymer) ที่ทนต่อการย่อยของจุลินทรีย์ในกระเพาะของสัตว์เคี้ยวเอื้อง เพราะจุลินทรีย์ส่วนใหญ่จะย่อยพืชอาหารสัตว์โดยการหลั่งเอนไซม์โดยจะจับกับผิวของแบคทีเรียอย่างหนาแน่น และแบคทีเรียก็เกาะกับอนุภาคอาหารเช่นเดียวกันกับสัตว์เซลล์เดียวที่ใช้เซลลูเลสย่อยเซลลูโลสเช่นกัน ในขณะที่เชื้อราสามารถย่อยพอลิ

แซ็กคาไรด์โดยการจับกับเอนไซม์ หรือเอนไซม์ถูกปล่อยออกไปในของเหลวรอบ ๆ จากนั้นแป้ง และเซลลูโลสจะถูกย่อยได้เป็นกลูโคส ในขณะที่ เฮมิเซลลูโลส และเพกทินจะถูกย่อยเป็นมโนแซ็กคาไรด์ คือ ไซโลส (xylose) น้ำตาล และเพกทินจะถูกหมักอย่างรวดเร็ว ส่วนต่อมาที่จะถูกหมักต่อมา คือ แป้งและเส้นใย ส่วนใหญ่ น้ำตาลอย่างง่ายจะไม่อยู่ในของเหลวในรูเมนนาน เพราะจะถูกดูดซึม และเมแทบอไลต์โดยพวกจุลินทรีย์ต่าง ๆ ที่กระเพาะส่วนหน้าอย่างรวดเร็ว การสร้างไขมันระเหย (volatile fatty acid)

เมแทบอไลต์ของกลูโคส และไซโลสโดยแบคทีเรียจะใกล้เคียงกับที่เกิดในเซลล์ของสัตว์ นั่นคือ น้ำตาลอย่างง่ายเหล่านี้จะเข้าสู่วิถีการสลายกลูโคส หรือไกลโคไลซิส (glycolysis) จนได้เป็นสารตัวกลาง คือ ฟอสโฟอินอล ไพรูเวต , พีอีพี (phosphoenolpyruvate, PEP) มีเทน (methane) คาร์บอนไดออกไซด์ อะซิเตต (acetate) และบางครั้งเป็นบิวทิเรต (butyrate) นอกจากนี้ยังสามารถเปลี่ยนพีอีพีไปเป็นไพรูเวต ที่สุดท้ายจะได้กรดไขมันสายสั้น ๆ คือ โพรพิโอเนต (propionate) หรือบิวทิเรตภายใต้สภาพปกติ ของเหลวที่อยู่ในรูเมนจะมีอะซิเตต 60-70% โพรพิโอเนต 14-20% และกรดบิวทิริก 10-14% ถ้าอาหารมีคาร์โบไฮเดรต หรือแป้งที่ละลายได้จำนวนมากจะทำให้มีการเปลี่ยนเป็นกรดโพรพิโอนิก และกรดแลคติกสูง ในขณะที่อาหารที่มีเส้นใยสูงจะทำให้มีการสะสมอะซิติกมาก และลดปริมาณของโพรพิโอเนต และแลคเทต

อะซิเตต โพรพิโอเนต และบิวทิเรตเป็นผลผลิตสำคัญที่ได้จากกระบวนการหมักของจุลินทรีย์ เนื่องจากสัตว์สามารถนำมาใช้เป็นแหล่งพลังงานได้โดยตรง โดยเฉพาะโพรพิโอเนตที่เป็นกรดไขมันระเหยเพียงชนิดเดียวที่สามารถนำมาสังเคราะห์เป็นกลูโคสได้ พบว่า 70% ของกลูโคส และไกลโคเจนที่สัตว์เคี้ยวเอื้องสร้างขึ้นมาจากคาร์บอนตั้งต้นเป็นโพรพิโอเนต ในขณะที่ได้ผลผลิตจากโปรตีนมีเพียง 20% ส่วนกรดไขมันระเหยอื่น ถูกนำมาใช้สร้างพลังงานโดยผ่านที่ไซเคิล (TCA cycle) ได้แก่ อะเซทิล โคเอ (acetyl CoA) จากอะซิเตต ซึ่งมีความสำคัญในกระบวนการสังเคราะห์ไขมันในม้ามในเต้านม และไขมันร่างกาย

กรดไขมันระเหยที่สร้างโดยจุลินทรีย์ในรูเมนจะถูกดูดซึมโดยไม่ใช้พลังงานเข้าสู่ผนังของรูเมน อัตราการดูดซึมขึ้นอยู่กับความยาวของโมเลกุล พีเอช ความเข้มข้น และออสโมลาริตี เช่นเมื่อความดันออสโมลในรูเมนเพิ่มขึ้น การดูดซึมกรดไขมันระเหยจะลดลง โดยปกติ ความดันออสโมลในรูเมนจะอยู่ที่ 280 มิลลิออสโมลต่อลิตร ถ้าความดันเพิ่มขึ้นถึง 350 มิลลิออสโมล จะไม่มีการเคี้ยวเอื้องอย่างสมบูรณ์ ค่าพีเอช 4.5-6.5 อัตราการดูดซึมกรดไขมันระเหยจะมีลำดับการดูดซึม ดังนี้ บิวทิเรต -> โพรพิโอเนต -> อะซิเตต ในกรณีทีพีเอชมากกว่า 6.5 อัตราการดูดซึมจะเท่า ๆ กัน ส่วนการลดลงของพีเอชจะทำให้จุลินทรีย์จับกับอนุภาคของอาหารได้น้อยลง ทำให้ย่อยเซลลูโลสได้น้อยลงตามมา ยิ่งเมื่อพีเอชต่ำกว่า 5.0 จะไม่มีการย่อยเส้นใย เนื่องจากมีการลดลงของจุลินทรีย์ย่อยเซลลูโลส (cellulolytic microbes)

เมแทบอไลต์ของโปรตีน (protein metabolism)

จุลินทรีย์ในรูเมนสามารถที่จะแยกโมเลกุลโปรตีนให้เป็นสายเปปไทด์ และกรดอะมิโนเพื่อนำไปใช้เป็นแหล่งของไนโตรเจนสำหรับการเจริญเติบโต แม้ว่าส่วนใหญ่จุลินทรีย์จะเก็บโปรตีนไว้ในเซลล์ แต่มีจุลินทรีย์บางชนิดที่ปล่อยโปรตีนเข้าไปในของเหลวภายในรูเมน เพื่อสร้างพอลิเปปไทด์ ทั้งนี้ สายเปปไทด์ที่มีกรดอะมิโนเรียงกันไม่เกิน 6 ตัว สามารถถูกดูดซึมได้โดยแบคทีเรียที่อยู่ในรูเมน จากนั้นจะทำการไฮโดรไลซิสให้เป็นกรดอะมิโน หรือถูกดึงหมู่เอมีนออก (deamination) ได้เป็นแอมโมเนีย ทั้งแอมโมเนีย และกรดอะมิโนจะถูกดูดซึมผ่านเข้าไปในส่วนรูเมนต่อเรติคิวลัม และโอม่าซัม

การดึงเอาหมู่เอมีนออกจากกรดอะมิโนบางตัว เช่นวาเลอีน และลิวซีนทำให้ได้เป็นกรดไอโซ (isoacid) หรือกรดไขมันแตกกิ่ง (branched-chain fatty acid) ซึ่งมีความจำเป็นต่อการเจริญของจุลินทรีย์ย่อยเซลลูโลส ปริมาณแอมโมเนียสูงสุดจะอยู่ที่ 1 ซม. หลังกินอาหาร แม้ว่าพบกรดอะมิโนอิสระ และแอมโมเนียเกิดขึ้นภายในไม่กี่นาทีหลังจากสัตว์กินอาหาร จุลินทรีย์ในรูเมนจะใช้แอมโมเนียไปกับกรดอะมิโน และพอลิเปปไทด์เพื่อสร้างเป็นกรดไขมันเอง และเมื่อจุลินทรีย์พวกนี้ถูกไลให้ไปยังส่วนของโอม่าซัม โปรตีนของมันจะถูกย่อย และดูดซึมโดยลำไส้เล็ก การสังเคราะห์โปรตีนของจุลินทรีย์เป็นสิ่งที่ยืนยันว่า สัตว์ได้รับกรดอะมิโนทั้งที่จำเป็น และไม่จำเป็นต่อร่างกายสัตว์อย่างครบถ้วน ประมาณ 30-40% ของอาหารโปรตีนที่ผ่านเข้ารูเมนจะไม่ถูกย่อย และเรียกว่าเป็น โปรตีนที่ไม่ถูกย่อยในรูเมน (rumen undegradable protein) แต่จะถูกแตกเป็นกรดอะมิโนได้เมื่อเดินทางเข้าสู่ลำไส้เล็กโดยอาศัยเอนไซม์ย่อยโปรตีนจากทางเดินอาหาร (gastrointestinal proteolytic enzymes)



รูปที่ 14.29 วิถีเมแทบอลิซึมของโปรตีนในสัตว์เคี้ยวเอื้อง (ที่มา: ดัดแปลงจาก Zahid, 2014)

แอมโมเนียที่ถูกสร้างในรูเมนต่อเรติคิวลัมจะถูกเปลี่ยนเป็นโปรตีนของจุลินทรีย์ และยูเรียในตับ โดยยูเรียบางส่วนจะถูกส่งกลับไปยังกระเพาะส่วนหน้าทางผนังของรูเมนต่อเรติคิวลัมโดยตรง หรือทางต่อมน้ำลาย เอนไซม์ยูรีเอสมีมากที่ผนังของรูเมนจะทำหน้าที่เปลี่ยนยูเรีย เป็นแอมโมเนีย เพื่อสร้างเป็นโปรตีนของแบคทีเรียอย่างรวดเร็ว การมียูรีเอสในรูเมนทำให้มีการเติมยูเรียลงไปในการผลิตอาหารของสัตว์เคี้ยวเอื้อง แต่ต้องไม่ใส่ลงไปมากเกินไป เพราะยูเรีย หรือการไฮโดรไลซ์โปรตีนเร็วเกินไป ทำให้เกิดยูเรียเป็นพิษ และทำให้สูญเสียผลผลิตที่มีประโยชน์ต่อร่างกายไป

สัตว์เคี้ยวเอื้องป่ามีการเปลี่ยนแปลงของคุณภาพ และปริมาณอาหารในแต่ละช่วงฤดูกาล เมื่อถึงช่วงอาหารไม่เพียงพอ สัตว์ได้กินเพียงเศษหญ้าแห้ง การได้รับโปรตีนจะไม่เพียงพอ ความเข้มข้นของแอมโมเนียในรูเมนจะลดลง เช่นเดียวกับจำนวนจุลินทรีย์ ทำให้การย่อยเซลลูโลสเป็นไปได้ช้า แต่ถึงกระนั้น ปริมาณของไนโตรเจนที่กลับเข้ามาในรูเมนในรูปของยูเรียจะถูกดูดซึมกลับผ่านรูเมน ในรูปของแอมโมเนียได้ ต่อจากนั้น จะถูกเปลี่ยนไปเป็นโปรตีนของจุลินทรีย์ สุดท้ายปริมาณของโปรตีนที่ไปยังส่วนของลำไส้จะมีปริมาณมากกว่าที่พบในอาหารที่สัตว์กินเข้าไป ทั้งนี้สัตว์เคี้ยวเอื้องป่าไม่สามารถรักษาแหล่งของไนโตรเจนโดยการเปลี่ยนกลับไปเป็นยูเรียในรูเมนได้ แต่จะถูกขับออกในรูปของปัสสาวะ

ในอีกสถานการณ์หนึ่งภายใต้สภาวะที่โปรตีนถูกสลายมากกว่าสังเคราะห์ เช่นการที่สัตว์กินอาหารที่มีปริมาณโปรตีนสูงจะมีการสะสมของแอมโมเนียสะสมในสารน้ำของรูเมนสูง ในสภาวะนี้ แอมโมเนียบางส่วนจะถูกเปลี่ยนเป็นยูเรียในตับ แล้วถูกขับออกทางปัสสาวะซึ่งเป็นการสูญเสียโดยใช้เหตุ

เมแทบอลิซึมของไขมัน (fat metabolism)

ไขมันที่อยู่ในเมล็ดพืช คือ ไทรกลีเซอไรด์ที่มีส่วนประกอบหลักเป็นกรดลิโนเลอิก (linoleic acid) ที่มีสูตร C18:3 คือ มีคาร์บอน 18 อะตอม และมีพันธะ 2 ชนิด คือ พันธะไม่อิ่มตัว (unsaturated) 3 พันธะ ส่วนในพืชจะมีไขมันที่อยู่ในรูปของกาแลกโทกลีเซอไรด์ (galactoglycerides) ที่มีกรดไขมันหลักเป็นกรดลิโนเลนิก (linolenic acid, C18:2) จุลินทรีย์ในสารน้ำของรูเมนจะหลั่งลิเพสภายนอกเซลล์ (extracellular lipase) ที่จะย่อยไขมันนี้ให้เป็นกาแลกโทส กลีเซอรอล และกรดไขมัน โดยเฉลี่ยแล้ว 1/3 ของไขมันที่ถูกย่อยเกิดขึ้นโดยลิเพสของสัตว์เซลล์เดียวในรูเมน กลีเซอรอล และกาแลกโทสจะถูกดูดซึมเข้าไปใช้โดยจุลินทรีย์แล้วเกิดการหมัก ในขณะที่กรดไขมันจะจับกับอนุภาคอาหาร และจุลินทรีย์ในรูเมน แบคทีเรียจะนำเอากรดไขมันอิสระเข้าไปในเซลล์ และเก็บสะสมไว้ในหยดไขมัน (fat droplet) ในปริมาณที่เล็กน้อย แต่ส่วนใหญ่จะถูกดูดซับไว้ที่อนุภาคของอาหาร ในระยะนี้ กรดไขมันอิสระที่ไม่อิ่มตัว จะถูกเติมไฮโดรเจน (biohydrogenated) โดยแบคทีเรีย ทำให้แม้ว่าในอาหารจะประกอบด้วย กรดลิโนเลอิก และ

กรดลิโนเลนิก ซึ่งมีคาร์บอน 18 อะตอม แต่เมื่อไปถึงลำไส้เล็กส่วนต้นจะเปลี่ยนเป็นกรดสเตียริก (stearic acid, C18:0)

สัตว์เซลล์เดียวจะจับกินไทโรลีนไฮดรอกไซด์ และสามารถเติมไฮโดรเจนกับกรดไขมัน (biohydrogenated fatty acid) ได้เช่นกัน ทำให้ผลิตภัณฑ์เนื้อ และนมจากสัตว์เคี้ยวเอื้องมีปริมาณของกรดไขมันอิ่มตัวมากกว่าผลิตภัณฑ์ที่ได้จากสุกร หรือไก่ ในส่วนของกรดไขมันอิสระสายยาว ซึ่งส่วนของรูเมนต่อเรติคิวลัมไม่สามารถจะดูดซึมได้จะถูกส่งไปยังส่วนของลำไส้เล็ก และจะถูกเปลี่ยนเป็นไมเซลล์ก่อน จึงจะถูกดูดซึมเข้าสู่เซลล์เยื่อบุลำไส้

กรดไขมันสายยาวโดยเฉพาะชนิดไม่อิ่มตัว (polyunsaturated) มีมากกว่าพันธะคู่ ที่มีความเป็นพิษต่อจุลินทรีย์ในรูเมน เมื่อมีการกินอาหารที่มีไขมันสูง การย่อยเส้นใยจะถูกกด และจำนวนของสัตว์เซลล์เดียวลดลง การสังเคราะห์วิตามิน (vitamin synthesis)

การผลิตวิตามินบีโดยใช้สังเคราะห์จากการหมักในรูเมนจากจุลินทรีย์ทำให้สัตว์สังเคราะห์โคบอลต์ และถ้าสัตว์สังเคราะห์โคบอลต์ได้เพียงพอ ก็จะสามารถสังเคราะห์วิตามินบี₁₂ ได้ จุลินทรีย์ที่สังเคราะห์วิตามินได้ ทำให้มีวิตามินบีมากพอ จนสัตว์เคี้ยวเอื้องไม่จำเป็นต้องกินอาหารที่เป็นแหล่งของวิตามินเหล่านี้

เนื่องจากตำแหน่งที่จุลินทรีย์อาศัยในทางเดินอาหารของสัตว์เคี้ยวเอื้อง เป็นตำแหน่งที่สามารถช่วยปกป้องสัตว์จากสารพิษที่สัตว์กินเข้าไป เช่นอาหารได้ จุลินทรีย์จึงอาจจัดได้ว่า เป็นด่านแรกที่ป้องกันสารพิษที่มาจากรอาหารให้แก่สัตว์ เนื่องจากในช่วงที่ขาดแคลนอาหาร ถูกจำกัดบริเวณ ความแห้งแล้ง หรือปลายฤดูการ ทำให้สัตว์เคี้ยวเอื้องมีโอกาสได้รับพิษพิษเข้าไปได้ วนใหญ่พิษที่มีพิษเองจะรสชาติไม่ดี หรือขม ถ้าสัตว์มีอาหารอื่นที่ดีกว่ากิน สัตว์จะไม่เลือกกินในปริมาณที่ทำให้เกิดความเป็นพิษต่อร่างกาย การกินสารพิษเช่น ออกซาเลต (oxalate) เข้าไปในร่างกายสัตว์จะถูกจุลินทรีย์ในทางเดินอาหาร ทำให้ความเป็นพิษหมดไป ส่วนสัตว์เซลล์เดียว และแบคทีเรียสามารถเปลี่ยนไนเตรตในอาหารให้ไม่มีความเป็นพิษได้ วาฬบางชนิดสามารถกินกุ้งที่มีพิษ (pollutant-laden krill) โดยไม่ตาย เนื่องจากแบคทีเรียที่ไม่ใช้ออกซิเจนในทางเดินอาหารส่วนกระพุ้งไส้ใหญ่ ที่สามารถย่อยกึ่งพิษ แอนทราซีน (anthracene) และแนฟทาเลน (naphthalene) ที่เกิดจากการรั่วของน้ำมันได้

โคกระปือเป็นสัตว์กินพืช ที่ค่อนข้างจะไม่เลือกอาหารที่มันกิน โดยจะกินอาหารเข้าไปให้ได้เพียงพอในแต่ละวัน จากนั้นจึงจะเริ่มทำการเคี้ยวเอื้อง โดยสัตว์เคี้ยวเอื้องสามารถแบ่งออกเป็นกลุ่ม ๆ ตามขนาดร่างกาย สัตว์เคี้ยวเอื้องที่มีกระเพาะส่วนหน้าใหญ่จะมีความสามารถในการย่อยสูง ทำให้สามารถหมักอาหารคุณภาพต่ำได้ ความสามารถในการย่อยเส้นใยยังมีความเกี่ยวข้องกับความยาวของลำไส้ และช่วงเวลาของการกักอาหารก่อนเคลื่อนที่ผ่านเข้าไปยังลำไส้ที่สั้นลง อัตราการเคลื่อนที่ของอาหารที่ช้า ทำให้การดูดซึมอาหารเกิดได้ดีขึ้น เนื่องจากจุลินทรีย์ที่ทำหน้าที่หมักอาหาร สามารถเกาะอาหารเพื่อให้เกิดการย่อยได้ดี และนานขึ้น ซึ่งในอุตสาหกรรมการเลี้ยงสัตว์จะมีการเร่งการเจริญเติบโตของสัตว์โดยใช้อาหารข้นเติมลงในอาหาร เนื่องจากต้องรีบเลี้ยง และรีบส่งโรงงานเพื่อให้ได้เนื้อมากในเวลาที่กำหนด จึงไม่สนใจเรื่องการปรับตัวของระบบทางเดินอาหารในระยะยาว

สัตว์ที่เป็นพวกเลือกกิน (selective feeders) จะเลือกกินเฉพาะส่วนที่มีโภชนะสูงของอาหารที่มันกิน โดยกิจกรรมนี้จะต้องใช้ทั้งการเลือก และเวลา ส่วนใหญ่พบในสัตว์เคี้ยวเอื้องขนาดเล็กที่ไม่ต้องการพลังงานมากนัก เมื่อสัตว์เหล่านี้ได้รับอาหารคุณภาพสูงจึงทำให้มีกรดไขมันระเหยในอัตราที่สูง รูเมนของสัตว์พวกนี้จะมีการพบหมัก ทำให้พื้นที่ในการดูดซึมกรดอะมิโน และกรดไขมันระเหยมาก สัตว์กลุ่มนี้ จะมีขนาดของรูเมนค่อนข้างเล็ก รวมทั้งความจุของรูเมนในช่วงฤดูร้อนจะเพิ่มขึ้น 50% ทำให้กระเพาะอาหารรองรับอาหารที่กินเข้าไปได้อย่างมาก ส่วนแพะและคาลิบูเป็นตัวอย่างของพวกกึ่งเลือก (intermediate feeders) ซึ่งจะมีการเปลี่ยนแปลงของปริมาณอาหารที่กิน และขนาดของรูเมนที่เพิ่มขึ้นในช่วงฤดูที่ยังไม่ร้อนมากนัก

ฮอร์โมนในระบบทางเดินอาหาร (gastrointestinal hormones)

หลังจากที่เราได้ทราบเกี่ยวกับระบบทางเดินอาหารแล้ว จากนี้จะเป็นการสรุปหน้าที่ บทบาทของฮอร์โมนในระบบทางเดินอาหารของสัตว์มีกระดูกสันหลัง โดยเฉพาะอย่างยิ่งเกี่ยวกับซكريทิน แกสตริน และโคลิซิสโทโคไนนิ รวมถึงฮอร์โมนอื่นที่มีความสำคัญตามลำดับ

1 แกสตริน (gastrin) โคโมในกระเพาะโดยเฉพาะอย่างยิ่งโปรตีนจะกระตุ้นการหลั่งแกสตรินที่มีหน้าที่สำคัญ 3 ประการ คือ

1. มีผลต่อเซลล์ซีพ และเซลล์พาราไธล ทำให้เกิดการหลั่งเพปซิโนเจน และกรดเกลือที่จะไปมีผลในการย่อยโปรตีน หลังจากที่โปรตีนกระตุ้นให้หลั่งน้ำย่อยออกมา

2. แกสตรินกระตุ้นให้เกิดการเคลื่อนที่ของกระเพาะ ลำไส้เล็กส่วนปลาย และช่วยให้เกิดการคลายตัวของหูรูดลำไส้เล็กต่อลำไส้ใหญ่ (ileocecal sphincter) กระตุ้นให้เกิดการเคลื่อนที่ของอาหารที่เหลือเข้าสู่ลำไส้ใหญ่ เพื่อให้เกิดพื้นที่ว่างสำหรับเตรียมรับอาหารมื้อใหม่

3. แกสตรินไม่เพียงแต่ช่วยในการเจริญ (trophic) ของเยื่อบุกระเพาะ แต่ยังช่วยกระตุ้นการเจริญของเยื่อบุลำไส้เล็กด้วย ไม่ว่าจะเป็นในแง่ของการพัฒนาตัว และการทำหน้าที่อย่างดีของเยื่อบุท่อทางเดินอาหาร

เชื่อว่าการทำงานของแกสตรินจะลดลงเมื่อมีการสะสมของกรดในกระเพาะ และในโพรงลำไส้เล็กส่วนต้นหรือสารอื่น ๆ ที่ทำให้เกิดการหลั่งของสารจากกระเพาะลดลง

2. ซีครีติน (secretin) เมื่อกระส่งอาหารเข้ามายังส่วนของลำไส้เล็กส่วนต้น การมีกรดที่เพิ่มขึ้นในลำไส้เล็กส่วนต้นจะกระตุ้นให้เกิดการหลั่งซีครีตินเข้าสู่กระแสเลือด จากนั้นซีครีตินจะส่งผลกระทบต่อระบบทางเดินอาหาร 5 ประเภท

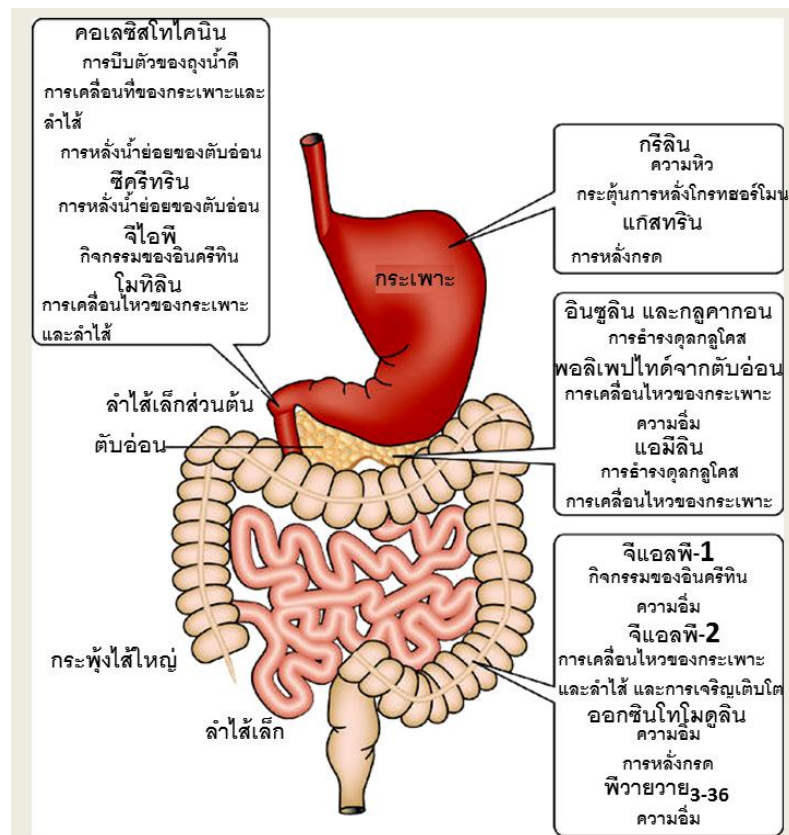
1. ยับยั้งการขับอาหารออกจากกระเพาะ (inhibit gastric emptying) เพื่อไม่ให้เกิดการเพิ่มของกรดที่จะเข้ามาสู่ลำไส้เล็กส่วนต้น จนกระทั่งส่วนที่เข้ามาก่อนหน้านี้ถูกทำให้เป็นกลาง (neutralized) แล้ว

2. ซีครีตินจะไปมีผลต่อการหลั่งกรด และสารของกระเพาะเพื่อลดปริมาณการสร้างกรด

3. ซีครีตินจะไปกระตุ้นเซลล์ท่อของตับอ่อน (pancreatic duct cells) หลังของเหลวที่มีโซเดียมไบคาร์บอเนตออกมาในปริมาณมาก เพื่อปล่อยเข้าสู่ลำไส้เล็กส่วนต้นเป็นการปรับกรดให้เป็นกลาง

4. กระตุ้นการหลั่งโซเดียมไบคาร์บอเนตจากตับอ่อนเพื่อให้เกิดขบวนการทำให้เป็นกลางที่ลำไส้เล็กส่วนต้น เนื่องจากกรดที่มากับโคลัมจากกระเพาะอาหารจะก่อให้เกิดอันตรายต่อผนังลำไส้เล็ก การทำให้เกิดความเป็นกลางจะยังช่วยในการทำงานของเอนไซม์ที่ใช้ในการย่อยอาหารจากตับอ่อนที่ไม่สามารถทำงานได้เมื่อลำไส้เล็กส่วนต้นมีสภาพเป็นกรด

5. เมื่อทำงานร่วมกับโคเลซิสโตไคนิน หรือซีซีเคแล้ว ซีครีตินจะช่วยกระตุ้นการเจริญของต่อมมีท่อที่ตับอ่อน



รูปที่ 14.30 ฮอริโมนที่เกี่ยวข้องกับการทำงานของระบบทางเดินอาหาร (ที่มา: ดัดแปลงจาก Murphy และ Bloom, 2006)

3. โคลีสซิสโตไคนิน หรือ ซีซีเค (cholecystinin, CCK) เมื่อโค้มถูกปล่อยออกมาจากกระเพาะ ไขมัน และโภชนะอื่น ๆ จะผ่านเข้ามายังส่วนของลำไส้เล็กส่วนต้น สารอาหารโดยเฉพาะอย่างยิ่งไขมัน และมีโปรตีนบ้างจะกระตุ้นการหลั่งโคลีสซิสโตไคนินจากเยื่อบุลำไส้เล็กส่วนต้น และมีหน้าที่ คือ

1. ยับยั้งการเคลื่อนที่ และหลั่งสารของกระเพาะ เพื่อให้อาหารมีเวลาอยู่ในลำไส้เล็กส่วนต้นนานพอที่จะถูกย่อย และดูดซึม

2. ซีซีเคกระตุ้นเซลล์อะซินาร์ (acinar cells) ที่ตับอ่อนให้หลั่งเอนไซม์ที่ใช้ในการย่อยอาหารมากขึ้น ซึ่งทำให้การย่อยอาหารเกิดขึ้นได้อย่างต่อเนื่อง (กิจกรรมนี้มีความสำคัญอย่างมากต่อการย่อยไขมัน เนื่องจากลิเพสจากตับอ่อนเป็นเอนไซม์เดียวที่สามารถย่อยไขมันได้)

3. ซีซีเคจะกระตุ้นให้เกิดการบีบตัวของถุงน้ำดี และการคลายตัวของหูรูดของออดดี ทำให้น้ำดีถูกปล่อยลงในลำไส้เล็กส่วนต้น ช่วยในการย่อย และดูดซึมไขมัน เพราะเกลือน้ำดีจะช่วยละลาย หรือทำงานคล้ายผงซักฟอก แยกโครงสร้างไขมันเพื่อให้พื้นที่สำหรับการทำงานของลิเพสมีมากขึ้น และพบว่าการทำงานของซีซีเคมีผลมาจากการมีไขมัน และสารอาหารอื่น ๆ ในลำไส้เล็กส่วนต้นซึ่งมีผลต่อการหลั่งฮอร์โมนนี้

4. พบว่าซีซีทีน และซีซีเคมีผลต่อการหลั่งของน้ำย่อยตับอ่อน (exocrine pancreas) ด้วยการไปกระตุ้นการเจริญเติบโตของเนื้อเยื่อตับอ่อน

5. ซีซีเคมีผลต่อการปรับตัวในระยะยาวของการสร้างเอนไซม์จากตับอ่อนในแง่ของการเปลี่ยนแปลงเพื่อให้เหมาะสมต่อฤดูกาลที่มีการเปลี่ยนแปลงของชนิด และปริมาณของอาหาร

6. นอกจากจะช่วยเรื่องการย่อยอาหารแล้ว ซีซีเคยังมีความสำคัญในแง่ของการควบคุมปริมาณอาหารที่สัตว์กินเข้าไปด้วย โดยการมีบทบาทในการควบคุมความอิ่ม (satiety) ที่ทำให้รับรู้ว่าได้รับอาหารเพียงพอแล้ว ในผู้ป่วยด้วยอาการหิวไม่หาย (Bulimia) ที่หลังจากกินอาหารแล้วจะทำให้ตนเองอาเจียนนั้น การที่อาหารถูกปล่อยผ่านไปยังส่วนหูรูดไพโลรัสจะทำให้เกิดการสร้าง และซีซีเคเข้าไปในกระแสเลือดลดลง ทำให้ผู้ป่วยอาการหิวไม่หายจะไม่ได้รับความรู้สึกว่าตนเองอิ่มเหมือนกับผู้ที่ปรกติซึ่งจะรับความรู้สึกนี้ได้

4. แกสทริกอินฮิบิทอรี พอลิเพปไทด์ หรือจีไอพี (gastric inhibitory polypeptide, GIP) มีบทบาทเป็นฮอร์โมนกระเพาะและลำไส้ (enterogastrone) เชื่อว่าทำหน้าที่ยับยั้งการเคลื่อนที่ และหลั่งสารของกระเพาะอาหาร เช่นเดียวกับซีซีทีน และซีซีเค แต่หน้าที่ที่สำคัญของจีไอพี คือ การกระตุ้นให้ตับหลั่งอินซูลิน ทำให้จีไอพีมีชื่อเรียกใหม่ว่า กลูโคสดีเพนเดนท อินซูลินโอโทรฟิก เพปไทด์ (glucose dependent insulinotropic peptide) ซึ่งมีการปรับตัวตามสถานการณ์ได้ คือ ทันทีที่อาหารถูกดูดซึม ร่างกายจะเริ่มผลัดกันระบบเมแทบอลิซึมเข้าสู่ฝั่งที่ส่งผลให้มีการนำสารอาหารที่ย่อย และดูดซึมได้เข้าไปใช้สะสม ซึ่งกระบวนการที่เกิดขึ้นช่วงหลังการดูดซึมอาหาร (postabsorptive phase) มีการควบคุมที่มาจากอินซูลินเป็นสำคัญ การกระตุ้นการทำงานของจีไอพีเริ่มตั้งแต่การมีอาหารอยู่ในส่วนท้องทางเดินอาหารส่วนที่ใช้ในการย่อย โดยจีไอพีจะเริ่มกระตุ้นให้เกิดการหลั่งของอินซูลิน ควบคู่ไปกับการดูดซึมอาหาร จัดเป็นรูปแบบของกลไกการป้อนข้อมูลล่วงหน้า (feedforward mechanism) ทั้งนี้ อินซูลินมีผลต่อการนำไปใช้ และการสะสมกลูโคสในกล้ามเนื้อและตับ และในทางตรงกันข้าม ปริมาณของกลูโคสในลำไส้เล็กส่วนต้นเองก็มีผลให้เกิดการหลั่งจีไอพีมากขึ้น

5. โมติลิน (motilin) หลั่งออกมาจากเซลล์ต่อม (gland cells) ในลำไส้เล็ก เชื่อว่าทำให้เกิดการบีบรัดเป็นคลื่นของลำไส้ (peristaltic pumping) ระหว่างมื้ออาหาร โดยทำหน้าที่ในการรักษาความสะอาดในทางเดินอาหาร (housecleaning function)

6. กรีลิน (ghrelin) เป็นเพปไทด์ฮอร์โมนที่สร้าง และหลั่งออกมาจากเซลล์เยื่อบุกระเพาะ ในช่วงที่ไม่ได้กินอาหาร (fasting periods) ก่อนจะถึงเวลาอาหารในหนู และมนุษย์ ทำให้เกิดการหลั่งโกรทฮอร์โมน (growth hormone) จากต่อมใต้สมองส่วนหน้า และเชื่อว่ามีผลกระตุ้นให้เกิดความอยากอาหาร ทำให้เกิดการกินอาหาร และสร้างสมดุลของพลังงาน

7. พอลิเพปไทด์ วายวาย₃₋₃₆ หรือพีวายวาย₃₋₃₆ (polypeptide YY₃₋₃₆ or PYY₃₋₃₆) ทำหน้าที่ตรงกันข้ามกับกรีลิน หลังจากเซลล์ในลำไส้เล็กเพื่อควบคุมจำนวนอาหารภายในลำไส้ พบว่าเพปไทด์นี้สามารถเคลื่อนที่เข้าสู่ต่อมใต้สมองส่วนล่าง (hypothalamus) เพื่อระงับความอยากอาหาร และทำหน้าที่เหมือนกับซีซีเค ตรงที่ไปกระตุ้นให้การหลั่งสารที่ตับ และตับอ่อน เพื่อให้เกิดสมดุลของการกินอาหาร และรักษาระดับพลังงาน

ตารางที่ 14.3 ฮอร์โมนกระเพาะลำไส้ที่มีผลต่ออาหารที่กินเข้าไป

ฮอร์โมนกระเพาะ	ตำแหน่งที่หลัง	ตัวอย่างปัจจัยกระตุ้น หรือยับยั้งการหลั่ง	ตัวรับฮอร์โมน	ตำแหน่งที่ทำงานโดยเชื่อว่ากำกับการรับอาหารเข้า	บทบาทของฮอร์โมนในการควบคุมน้ำหนักกาย
เพปไทด์ไววาย	ส่วนปลายกระเพาะ (เซลล์แอล)	↑ สารอาหารขนาดใหญ่ ↑ การออกกำลังกาย ↑ การผ่าตัดลดขนาดกระเพาะ	ไววาย ₂	เวกส์ ก้านสมอง ต่อมใต้สมองส่วนล่าง วงจรรางวัล (เช่น ไอเอฟซี/วีทีเอ/ อินซูลา)	↑ ความอึด ↑ อึด ↑ การใช้พลังงาน การแบ่งพลังงานความร้อน การควบคุมน้ำหนักกายระยะยาว เชื่อว่าพยาธิสภาพเป็นผลให้อ้วน
พอลิเพปไทด์ ดับอ่อน	ไอส์เล็สต์ดับอ่อน (เซลล์เอฟ)	↑ สารอาหารขนาดใหญ่ ↑ การออกกำลังกาย ↑ การยึดตัวของกระเพาะ ↑ ซีซีเค แกลสทริน ↑ โซมาโทสแตทิน	ไววาย ₄ ไววาย ₁ ไววาย ₅	เวกส์ ก้านสมอง	↑ ความอึด ↑ อึด ↑ การใช้พลังงาน เชื่อว่าพยาธิสภาพเป็นผลให้อ้วน
กลูคา곤-ไลค์ เพปไทด์	ส่วนปลายกระเพาะ (เซลล์แอล)	↑ สารอาหารขนาดใหญ่ ↑ การผ่าตัดลดขนาดกระเพาะ ↑ โซมาโทสแตทิน ↑ การจำกัดแคลอรี	จีแอลพี-1อาร์	เวกส์ ก้านสมอง ต่อมใต้สมองส่วนล่าง	↑ ความอึด ↑ อึด ↑ มีผลต่อการหลั่งอินซูลิน เชื่อว่าพยาธิสภาพเป็นผลให้อ้วน
ออกซินโทโมคูลิน	ส่วนปลายกระเพาะ (เซลล์แอล)	↑ สารอาหารขนาดใหญ่	จีแอลพี-1อาร์	ต่อมใต้สมองส่วนล่าง	↑ ความอึด ↑ อึด ↑ การใช้พลังงาน
กริลิน	เยื่อเมือกกระเพาะ (เซลล์เอ็กซ์/เอ-ไลค์)	↑ นาฬิกาชีวิต ↑ นอนไม่พอ ↑ การจำกัดแคลอรี ↑ สารอาหารขนาดใหญ่ ↑ การผ่าตัดลดขนาดกระเพาะ	จีเอสเอส-อาร์1เอ	เวกส์ ก้านสมอง ต่อมใต้สมองส่วนล่าง วงจรรางวัล (เช่น ไอเอฟซี/อะมิกดาลา/ วีทีเอ/ อินซูลา)	↑ เริ่มกินอาหาร ↑ การควบคุมน้ำหนักกายระยะยาว ↑ การแบ่งพลังงานความร้อน เชื่อว่าพยาธิสภาพเป็นผลให้อ้วน
แอมิลิน	ไอส์เล็สต์ดับอ่อน (เซลล์บีตา)	↑ หลังออกมาในสัดส่วนระดับ ↑ โมลาร์คู่กับอินซูลิน	เอเอ็มไววาย1 (เอ) เอเอ็มไววาย2 (เอ) เอเอ็มไววาย3 (เอ)	ก้านสมอง ต่อมใต้สมองส่วนล่าง	↑ ความอึด ↑ อึด
คอเลซิสโตไคนิน	ส่วนต้นลำไส้เล็ก (เซลล์ไอ)	↑ กาแฟ ↑ ไคมีไขมันและโปรตีนปริมาณมาก ↑ กรดน้ำดี	ซีซีเค-1	เวกส์ ก้านสมอง ต่อมใต้สมองส่วนล่าง	↑ ความอึด เชื่อว่าพยาธิสภาพเป็นผลให้อ้วน

ซีซีเค, คอเลซิสโตไคนิน: จีเอสเอส-อาร์1เอ, ตัวรับฮอร์โมนโกรทที่หลั่งออกมา: จีแอลพี-1อาร์, ตัวรับเพปไทด์กลูคา곤ไลค์ 1: ไอเอฟซี, เป็ลลอกสมองฮอร์โมนที่ลดน้ำหนัก: พีวายวาย, เพปไทด์ไววาย: วีทีเอ, พื้นที่เทกเมนทัมส่วนล่าง. ความอึด หมายถึงหยุดกินอาหาร เมื่อความหิว หมายถึงต้องการจะกินอาหารเมื่อถัดไป ที่มา www.lookfordiagnosis.com

สรุป

ลำไส้เล็ก เป็นส่วนที่มีการย่อยสารอาหารจำพวกโปรตีน และคาร์โบไฮเดรตต่อจากทางเดินอาหารส่วนต้น และเป็นส่วนที่เริ่มมีการย่อยไขมันในสัดส่วนใหญ่ การย่อยเกิดจากเอนไซม์สำหรับย่อยสารอาหาร ซึ่งส่วนหนึ่งหลั่งมาจากลำไส้เล็กหลัง ส่วนน้ำย่อยอื่นมาจากตับอ่อน ส่วนในกรณีของไขมันจะต้องมีน้ำดีจากตับมาทำการแยกหยดไขมันให้มีขนาดเล็กก่อนจะถูกย่อยจากลิเพส ลำไส้เล็กมีการเพิ่มพื้นที่การย่อย และดูดซึมโดยวิลไล ลำไส้เล็กในสัดส่วนใหญ่มีลักษณะคล้าย ท่อขดไปมาอยู่ในช่องท้องแบ่งเป็น 3 ส่วน คือ 1) ลำไส้เล็กส่วนต้น มีต่อมสร้างน้ำย่อย และเป็นตำแหน่งที่ของเหลวจากตับอ่อน และน้ำดีจากตับมาเปิด นับเป็นตำแหน่งที่มีการย่อยเกิดขึ้นมากที่สุด 2) ลำไส้เล็กส่วนกลาง และ 3) ลำไส้เล็กส่วนปลายที่ต่ออยู่กับส่วนต้นของลำไส้ใหญ่

ลำไส้ใหญ่ เป็นอวัยวะที่ต่อกับลำไส้เล็กส่วนปลาย ส่วนใหญ่แบ่งออกเป็น 3 ส่วน คือ 1) กระพุ้งลำไส้ใหญ่ เป็นลำไส้ใหญ่ส่วนแรก ต่อจากลำไส้เล็กส่วนปลาย ทำหน้าที่รับกากอาหารจากลำไส้เล็ก กระพุ้งลำไส้ใหญ่มีส่วนของไส้ตั้งยื่นออกมา 2) ลำไส้ใหญ่ มีหน้าที่ดูดซึมน้ำ และพวกวิตามินบี12 ที่แบคทีเรียในลำไส้ใหญ่สร้างขึ้น กากอาหารจะถูกขับเข้าสู่ลำไส้ใหญ่ส่วนต่อไป คือ 3) ไส้ตรง โดยกากอาหารที่เข้าสู่ไส้ตรงจะทำให้เกิดความรู้สึกอยากถ่ายขึ้น เพราะความดัน

ในไส้ตรงเพิ่มขึ้นเป็นผลทำให้กล้ามเนื้อหูรูดที่ทวารหนักชั้นใน ซึ่งทำงานนอกอำนาจใจเปิดออก แต่กล้ามเนื้อหูรูดที่ทวารหนักชั้นนอกจะเปิดออกเมื่อร่างกายต้องการ ซึ่งจะทำให้เกิดการถ่ายอุจจาระออกทางทวารหนัก

การย่อยอาหารของสัตว์เคี้ยวเอื้อง คือ เมื่อสัตว์กินอาหารได้แก่ หญ้า แล้วจะมีการคาย ขย้อนออกมาเคี้ยวซ้ำอีกครั้งอย่างช้า ๆ เพื่อให้อาหารนั้นถูกนำไปใช้เป็นประโยชน์ต่อร่างกาย กระเพาะของสัตว์เคี้ยวเอื้องประกอบไปด้วยส่วนของกระเพาะ 4 ส่วน คือ รูเมน เรติคิวลัม โอมาซัม และส่วนของกระเพาะแท้ หรืออะโบมาซัม โดยหญ้าที่โคกินจะเข้าไปอยู่ในเรติคิวลัม จากนั้นเรติคิวลัมจะมีการหดตัวเพื่อส่งอาหารเข้าสู่ส่วนรูเมนจนเต็ม แล้วก็ขย้อนอาหารที่อยู่ในรูเมนออกมาเคี้ยวใหม่เรียกว่า เคี้ยวเอื้อง จากนั้นอาหารจะถูกกลืนกลับเข้าไปใหม่ และหมักอยู่ในรูเมนเป็นเวลาหลายชั่วโมง ภายในรูเมนจะมีแบคทีเรีย และสัตว์เซลล์เดียวช่วยย่อยเซลลูโลสให้เป็นกรดไขมันระเหยได้ซึ่งจะถูกดูดซึมเข้าสู่ระบบไหลเวียนเลือด จากนั้นอาหาร และจุลินทรีย์ที่อยู่ในรูเมนจะถูกส่งกลับไปยังเรติคิวลัม และส่งต่อไปยังโอมาซัมเพื่อบดผสมอาหาร และบีบน้ำออก เพื่อให้อาหารเป็นก้อนและแห้ง จากนั้นอาหารจะเข้าสู่กระเพาะอะโบมาซัม เพื่อทำการย่อยตามปกติ โดยมีเอนไซม์ช่วยในการย่อย ก่อนจะถูกส่งเข้าสู่ลำไส้เล็กส่วนต้นเพื่อการย่อย และดูดซึมต่อไป

ฮอร์โมนที่เกี่ยวข้องกับระบบทางเดินอาหารมาจากทั้งต่อมใต้สมอง กระเพาะอาหาร ลำไส้เล็ก ซึ่งส่งผลทั้งกระตุ้นให้เกิดการกิน การย่อย การดูดซึม กระทั่งการขับถ่าย และเมแทบอลิซึมสารอาหารที่ร่างกายดูดซึมเข้าไปได้

คำถามทบทวน

1. โครงสร้าง หน้าที่ของลำไส้เล็กส่วนต่าง ๆ
2. อธิบายหลักการย่อย ผลผลิตสุดท้ายที่ได้ และดูดซึมสารอาหารต่อไปในลำไส้เล็ก
 - 2.1 โปรตีน
 - 2.2 คาร์โบไฮเดรต
 - 2.3 ไขมัน
3. อธิบายความแตกต่างกันของการหมัก ย่อย และดูดซึมหญ้าของสัตว์เคี้ยวเอื้อง และม้า
4. อธิบายโครงสร้าง หน้าที่ของลำไส้ใหญ่ส่วนต่าง ๆ
5. อธิบายฮอร์โมนที่เกี่ยวข้องกับระบบทางเดินอาหาร

หนังสืออ้างอิง

- Amazonaws. 2013. Absorption of fatty acids in small intestine,best belly fat burning exercises at home,lean muscle workout plan with pictures - You Shoud Know. เข้าถึงได้จาก <http://s3.amazonaws.com/quickfatout/absorption-of-fatty-acids-in-small-intestine.html>: September 19, 2015.
- Amazonaws. 2013. Where are fats absorbed,weight loss aids that actually work,cylaris recall,weight loss shakes review - How to DIY. เข้าถึงได้จาก เข้าถึงได้จาก <http://s3.amazonaws.com/quickfatout/absorption-of-fatty-acids-in-small-intestine.html>: September 19, 2015.: September 19, 2015.
- Rawlings, A. 2014. How does the Bursa of Fabricius generate a B cell? <https://www.quora.com/How-does-the-Bursa-of-Fabricius-generate-a-B-cell>: September 19, 2015.:
- Azad, A.K. 2015. LARGE INTESTINE. เข้าถึงได้จาก เข้าถึงได้จาก <http://zoologybox.blogspot.com/2015/10/large-intestine.html>: September 19, 2015.
- Bloom, W., and Fawcett, D.W: 1986. A textbook of histology. W.B. Saunders, Philadelphia. 1033 p.
- Boron, W.F., and Boulpaep, E.L: 2012. Medical physiology. 2nd ed. W.B. Saunders, Philadelphia. 1352 p.
- Cameron, M.H. 1999. Physical agents in rehabilitation:from research to practice. W.B. Saunders, Philadelphia. 455 p.
- Carr, S.M. 2005. Ruminant digestion in Bos Taurus. เข้าถึงได้จาก https://www.mun.ca/biology/scarr/Ruminant_Digestion.html: September 19, 2015.

- Chatha, W.A. 2015. Appendix: Between the Older Concepts and New Frontiers. *Int. J. Clin. Dev. Anat.* 1(4), 85-88.
- Chhabra, N. 2012. Solved subjective questions- digestion and absorption of carbohydrates. เข้าถึงได้จาก <http://www.namrata.co/solved-subjective-questions-digestion-and-absorption-of-carbohydrates/>: September 19, 2015.
- Chen, P. 2009. Small intestine. เข้าถึงได้จาก http://bio1152.nicerweb.com/Locked/media/ch41/small_intestine.html: September 19, 2015.
- Cunningham, J.G. and Klein, B.G. 2012. *Cunningham's Textbook of Veterinary Physiology*. 5th Edition. Elsevier - Health Sciences Division, Melbourne. 624 p.
- Droual, R. 2013. Chapter 20 - The Digestive System. เข้าถึงได้จาก http://droualb.faculty.mjc.edu/Course%20Materials/Physiology%20101/Chapter%20Notes/Fall%202007/chapter_20%20Fall%202007%20Phy%20101.htm: March 20, 2015.
- Gillaspy, R. 2011. Small Intestine Facts: Lesson for Kids. เข้าถึงได้จาก <https://study.com/academy/lesson/small-intestine-facts-lesson-for-kids.html>: September 19, 2015.
- Greeksun, 2015. List the enzymes involved in chemical digestion; name the foodstuffs on which they act. เข้าถึงได้จาก https://www.easynotecards.com/notecard_set/38837: September 19, 2015.
- Guyton, A.C. and Hall, J.E. 2006. *Textbook of medical physiology*. 11st ed. W.B. Saunders, Philadelphia. 1120 p.
- Heron, J. 2014. 5 Essential Tips before Buying fish feed. เข้าถึงได้จาก <http://www.heronfood.com/5-essential-tips-before-buying-fish-feed/>: September 19, 2015.
- Hill, M.A. 2014. Embryology BGDB Gastrointestinal - Abnormalities. เข้าถึงได้จาก https://embryology.med.unsw.edu.au/embryology/index.php/BGDB_Gastrointestinal_-_Abnormalities: September 19, 2015.
- Holoyda, K., and Grikscheit, T.C. 2015. Tissue-engineered Small Intestine: A Proposed Future Treatment for Short Bowel Syndrome. *LifelineLet*. เข้าถึงได้จาก <http://oley.org/page/tissueengineeredinte/Tissue-engineered-Small-Intestine.htm>: September 19, 2015.
- Jade, A. 2015. Rectum. เข้าถึงได้จาก <https://healthjade.com/rectum/>: September 19, 2015.
- Khanage, G. 2015. What is an explanation for the following statement: the plasma membrane of each of the epithelial cells lining the villi forms cytoplasmic extension called microvilli (the side facing the lumen)? เข้าถึงได้จาก <https://www.quora.com/What-is-an-explanation-for-the-following-statement-the-plasma-membrane-of-each-of-the-epithelial-cells-lining-the-villi-forms-cytoplasmic-extension-called-microvilli-the-side-facing-the-lumen>: September 19, 2015.
- Levy, M.N., Koeppen, B.M., and Stanton, B.A. 2005. *Berne & Levy Principles of Physiology*, 4th edition. Mosby – Year Book, Missouri. 836 p.
- Koeppen, B.M., and Stanton, B.A. 2009. *Berne & Levy Principles of Physiology*, 6th edition. Mosby – Year Book, Missouri. 836 p.
- Lewis, J. 2014. Organizing cell renewal in the intestine: stem cells, signals and combinatorial control. เข้าถึงได้จาก

- https://www.researchgate.net/publication/7161294_Organizing_cell_renewal_in_the_intestine_stem_cells_signals_and_combinatorial_control: September 19, 2015.
- Madhumalika, C. 2013. Layer of Digestive Tract Wall. เข้าถึงได้จาก <https://sites.google.com/site/gastrointestinalgi/layer-of-digestive>: September 19, 2015.
- Mandok. 2008. Note that the base of the appendix starts where the three taeniae coli meet (will meet them soon). เข้าถึงได้จาก <https://www.coursehero.com/file/p231e8u/Note-that-the-base-of-the-appendix-starts-where-the-three-taeniae-coli-meet/>: September 19, 2015.
- Martini, F.H., and Bartholomew, E.F. 1999. Structure and Function of the Human Body. Prentice Hall, New Jersey. 406 p.
- Murphy, K.G., and Bloom, S.R. 2006. Gut hormones and the regulation of energy homeostasis. *Nature* 444, 854–859.
- Nenni, M. 1996. Diagram of the Llama's Stomach. เข้าถึงได้จาก <http://www.shagbarkridge.com/info/stomach.html>: September 19, 2015.
- Oiler, A., and Crean, J. 2014. Hide & Go Ceca. เข้าถึงได้จาก http://www.xy-zoo.com/hide_go_ceca.html: September 19, 2015.
- Oren, T.F. 2015. Cows 101: A Quick Bovine Anatomy Lesson. เข้าถึงได้จาก <http://www.wideopenpets.com/cows-101-a-quick-anatomy-lesson/>: September 19, 2015.
- Place, L. 2015. Vitamin B12 Absorption. เข้าถึงได้จาก <http://www.active-b12.com/vitamin-b12-absorption/>: September 19, 2015.
- Scott, A.S. and Fong, E. 1998. Body Structures and Functions. 9th ed. Delmar Publishing, New York. 160 p.
- Shaikhani, M.A.M. 2010. Gastrointestinal physiology Transport & mixing of food. เข้าถึงได้จาก <https://www.slideshare.net/shaikhani/physio-git-5-6>: September 19, 2015.
- Sherwood, L., Klandorf, H. and Yancey, P. 2012 Animal Physiology: From Genes to Organisms. Brooks Cole, Delaware. 896 p.
- Srigot55. 2013. GI tract wall structure. เข้าถึงได้จาก https://www.easynotecards.com/notecard_set/21780: September 19, 2015.
- STEMCELL Technologies Inc. 2014. Intestinal Organoids. เข้าถึงได้จาก <https://www.stemcell.com/technical-resources/area-of-interest/organoid-research/intestinal-research/overview.html>: September 19, 2015.
- Tanika, M. 2014. Stomach in Mammals–Discussed! Phylum Chordata. เข้าถึงได้จาก <http://www.biologydiscussion.com/zoology/mammals/stomach-in-mammals-discussed-phylum-chordata/41536>: September 19, 2015.
- Thevetgroup. 2015. Calf starters. เข้าถึงได้จาก <http://thevetgroup.com.au/farm-services-dairy-news-newsletters/recent-news/Calf-starters/>: September 19, 2015.
- Velkey, M. 2009. Tubular GI tract. เข้าถึงได้จาก <https://open.umich.edu/sites/default/files/downloads/01.07.09-hist-velkey-esophstom.pdf>: September 19, 2015.
- Wanapat, M., Kang, S., and Phesatcha, K. 2013. Enhancing Buffalo Production Efficiency through Rumen Manipulation and Nutrition. *Buffalo Bulletin* 32(1):258-275.
- Zahid, O. 2014. Animal Nutrition, A Review. เข้าถึงได้จาก <https://www.slideshare.net/PakRose1/animal-nutrition-a-review>: September 19, 2015.