บทที่ 12
สรีรวิทยาของระบบทางเดินอาหาร 1
(Gastrointestinal physiology I)

http://animals.pppst.com

บทนำ

หน้าที่หลักของระบบทางเดินอาหาร คือ การขนส่งสารอาหาร นำ และอิเล็กโทรไลต์จากอาหารเข้าสู่ร่างกายของสัตว์ เนื่องจากเซลล์ของสิ่งมีชีวิตต้องนำเอาสารอาหารไปใช้สำหรับกระบวนการเมแทบอลิซึม ซึ่งต้องอาศัยช่วงเวลา และความต้องการพลังงานในการย่อยอาหาร โดยอาหารที่สัตว์กินเข้าไปจะถูกนำไปเป็นแหล่งของพลังงาน หรือเชื่อเพลิงในรูปของเอทีพี เพื่อให้สามารถดำรงกิจกรรมต่าง ๆ ได้ ไม่ว่าจะเป็น กระบวนการลำเลียงแบบใช้พลังงาน (active transport) การหดตัวของกล้ามเนื้อ (contraction) การสังเคราะห์ (synthesis) และการหลั่งสาร (secretion) ต่าง ๆ

แหล่งพลังงานหลังที่มาจากอาหาร ได้แก่ แป้ง ไขมัน โปรตีน ที่จะถูกย่อยให้เล็กลง (simple sugar, fatty acids, and amino acids) จนกระทั่งถูกดูดซึมเข้าสู่ร่างกายได้ เซลล์สามารถนำไปใช้เป็นแหล่งพลังงาน หรือโครงสร้างร่างกาย (building blocks) เพื่อสร้างเป็นโครงสร้าง หรือสารโมเลกุลใหญ่

วิวัฒนาการของการย่อยสารอาหาร

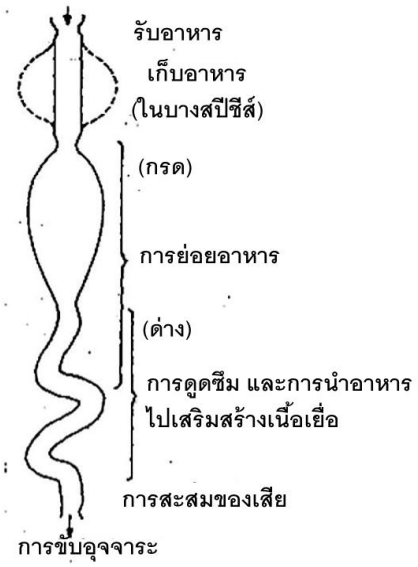
การย่อยสารอาหารเกิดขึ้นในร่างกายที่ระบบทางเดินอาหาร ไม่ได้เกิดภายในเซลล์ เนื่องจาก การย่อยอาหารในเซลล์มีข้อจำกัดตรงที่ สารอาหารที่จะเข้าไปในเซลล์ได้ต้องมีขนาดเล็กมาก ๆ จึงจะถูกเซลล์ย่อยต่อได้ ในขณะที่การย่อยอาหารนอกเซลล์จะช่วยให้สัตว์สะสม และแบ่งแยกสารอาหารหลาย ๆ ชนิดให้มีขนาดเล็กลงได้ ในระยะเริ่มต้น ระบบทางเดินอาหารน่าจะเกิดมาจากการทับตัวของชั้นผิวหนังกำพร้า (epidermis) ยื่นเข้าไปในร่างกายเป็นรูปถุง ดังที่พบในสัตว์กลุ่มไนดาเรีย (ปะการัง แมงกะพรุน ดาวทะเล) ทำให้สามาระจับอาหารได้มากขึ้น ต่อมาเมื่อถุงนั้นไปเชื่อมต่อกับปลายฝั่งตรงกันข้ามของร่างกาย เกิดเป็นท่อสมบูรณ์ คือ มีปากเป็นทางเข้า และทวารหนักเป็นทางออก เซลล์ที่บุผนังทางเดินอาหารก็มีการพัฒนาตัวไปเป็นเซลล์พิเศษ เช่น เป็นเซลล์ที่รับผิดชอบในการย่อยกรด ซึ่งจะต้องแยกออกจากส่วนย่อยอาหารที่เป็นด่าง บางส่วนของท่อ ทำหน้าที่พิเศษ อย่างรับและเก็บอาหาร และใช้กำจัดของเสีย อาหารที่ไม่ถูกย่อยจะอยู่ข้างนอกเซลล์ และจะไม่ถูกนำเข้ามาในเซลล์

ระบบทางเดินอาหารเป็นท่อกลวงที่มีทางเข้า และออก ทอดตัวไปตลอดร่างกายของสัตว์ ทำหน้าที่พิเศษในการแปรรูปอาหาร ในส่วนที่เป็นทางเข้า-ออกที่ติดต่อกับสิ่งแวดล้อมภายนอกได้โดยทางเทคนิค เมื่ออาหารได้ถูกดูดซึมข้ามผ่านท่อทางเดินอาหารแล้ว จึงจะจัดว่าเข้าสู่ร่างกายโดยแท้จริง โดยทั่วไป ทางเดินอาหารในสัตว์ต่าง ๆ โดยส่วนใหญ่จะแบ่งออกเป็น 3 ส่วน คือ ทางเดินอาหารส่วนหน้า (foregut) ทางเดินอาหารส่วนกลาง (midgut) และทางเดินอาหารส่วนท้าย (hindgut)

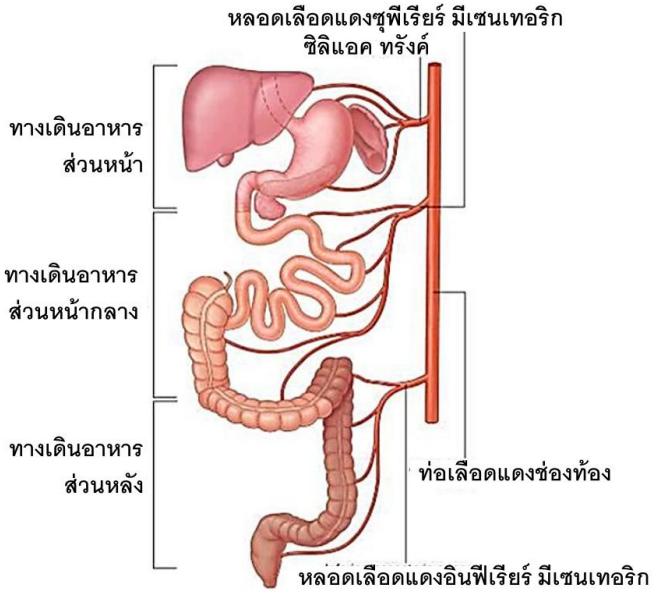
การจำแนกสัตว์ตามวิถีการกินอาหาร จากวิธีการกิน ทำให้เราสามารถแบ่งสัตว์ได้เป็น

1 สัตว์กินเนื้อ (carnivores) สัตว์เหล่านี้จะกินเหยื่อเป็นอาหาร อาหารที่กินเป็นอาหารที่ให้พลังงานสูง (high energy) โปรตีนสูง (high protein) เนื่องจากสัตว์มีเนื้อเยื่อที่เป็นกล้ามเนื้อ (meat) ในปริมาณสูง

2. สัตว์กินพืช (herbivore) แบ่งเป็นพวกกินสาหร่าย หรือกินส่วนต่าง ๆ ของพืชเป็นอาหาร เช่น กินใบ สาหร่าย ใบพืช ผล เมล็ด ซึ่งอาหารบางชนิดให้พลังงานน้อย และพวกกินพืชเองกินอาหารเหล่านี้ไปโดยอาศัย หรือให้ผล 2 ทาง



รูปที่ 12.1 ระบบทางเดินอาหารชนิดที่อาหารเข้าทางเดียว (ที่มา: ดัดแปลงจาก Narayan, 2014)

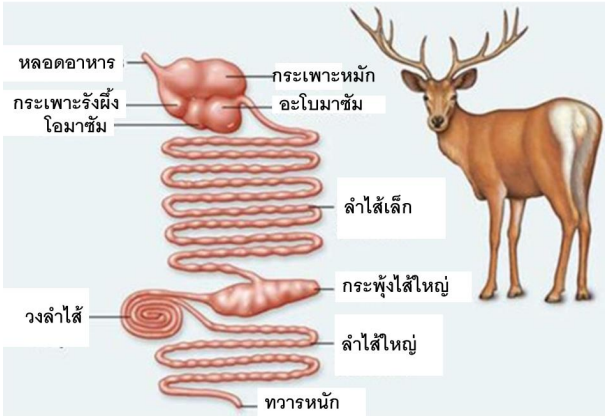


รูปที่ 12.2 ระบบทางเดินอาหารทั้ง 3 ส่วน (ที่มา: ดัดแปลงจาก Scott, 2016)

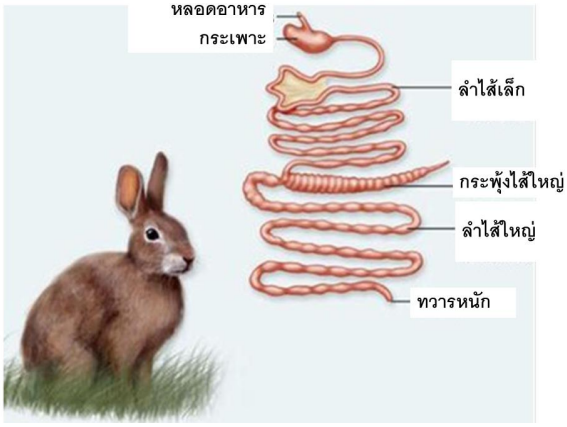
2.1 ในพวกโค และกวางซึ่งใช้ทางเดินอาหารส่วนหน้าในการหมัก (pre-gastric fermentation) ซึ่งเป็นกระบวนการปรับแต่งอาหารโดยใช้จุลินทรีย์ ทำให้พืชที่สัตว์กินเข้าไปเกิดการแตกย่อยออกเป็นหน่วงที่สามารถดูดซึมได้ (absorbable units) ในสัตว์เหล่านี้จะมีจุลินทรีย์อยู่ที่กระเพาะหมัก (rumen) ของทางเดินอาการส่วนหน้าโดยจุลินทรีย์สามารถเพิ่มจำนวนเพื่อใช้สำหรับหมักอาหาร

2.2 ในพวกม้า และกระต่ายมีกระเพาะแบบธรรมดา แต่มีส่วนของทางเดินอาหารส่วนท้าย (hindgut) คือ ส่วนของลำไส้ใหญ่ (colon) และกระพุ้งไส้ใหญ่ (caecum) ที่มีจุลินทรียืช่วยในการย่อยอาหาร

สัตว์กินพืชสามารถแบ่งออกได้เป็น พวกที่กินอาหารแบบไม่เลือด (nonselective) ที่สามารถกินพืชได้หลายแบบ กับพวกที่เลือกกินพืชเพียงชนิดเดียว (highly selective) เช่น แพนดาซึ่งกินเฉพาะใบไผ่ ส่วนปลากินพืชสามารถกินได้ทั้งส่วนผล เมล็ด ดอก และใบไม้ ในขณะที่บางชนิดกินเพียงสาหร่าย



รูปที่ 12.3 ทางเดินอาหารของสัตว์กินพืชที่มีกระเพาะหมัก (rumen) (ที่มา: ดัดแปลงจาก McPhie, 2013)



รูปที่ 12.4 ทางเดินอาหารของสัตว์กินพืชที่มีการหมักที่ทางเดินอาหารส่วนท้าย
(ที่มา: ดัดแปลงจาก McPhie, 2013)

3. สัตว์กินทั้งพืช และเนื้อ (omnivore) เช่นลิง มนุษย์ และสุกร ที่สามารถกินสิ่งมีชีวิตอื่น ทั้งสัตว์ พืช และเชื้อราเป็นอาหาร สัตว์เหล่านี้มีระบบทางเดินอาหารคล้ายกับพวกกินเนื้อ ตรงที่ทีเอนไซม์ช่วยย่อย (digestive enzymes) เมื่อฤดูกาลเปลี่ยนแปลง ปริมาณอาหารที่หาได้แตกต่างกัน กระเพาะจึงต้องมีการปรับให้สามารถย่อยอาหารที่มีคุณภาพต่ำได้ดีขึ้น โดยการเพิ่มความยาวของทางเดินอาหาร เช่นนกสตาร์ลิง ที่เป็นสัตว์กินเนื้อในช่วงฤดูร้อน ซึ่งเป็นช่วงที่แมลง และหนอนมีจำนวนมาก แต่เมื่อเข้าสู่ช่วงฤดูหนาว ที่ปริมาณอาหารเริ่มลด จะปรับตัวเป็นสัตว์กินพืช ที่สามารถกินอาหารคุณภาพต่ำ เช่น หน่อหญ้า โดยมีการเพิ่มความยาวของลำไส้ ขึ้นอย่างเห็นได้ชัด คือ 450%

รูปที่ 12.5 นกสตาร์ลิงซึ่งกินได้ทั้งพืช และสัตว์ (ที่มา www.dailymail.co.uk และ www.mofga.org)

ตารางที่ 12.1 เปรียบเทียบลักษณะของสัตว์กินพืช สัตว์กินเนื้อ และสัตว์กินทั้งพืชและเนื้อ

สัตว์กินเนื้อ	สัตว์กินพืช	สัตว์กินทั้งพืชและเนื้อ
มีกรงเล็บ	ไม่มีกรงเล็บ	ไม่มีกรงเล็บ
ไม่มีรูขุมขน ระบายความร้อนโดยลิ้น	มีรูขุมขนเป็นล้าน ๆ รู บนผิวหนัง	มีรูขุมขนเป็นล้าน ๆ รู บนผิวหนัง
ฟันหน้าแหลม ชี้ออกไปด้านนอก เพื่อฉีกเนื้อ	ฟันหน้าไม่แหลมคม	ฟันหน้าไม่แหลมคม
ไม่มีฟันกรามเรียบ ๆ เพื่อบดอาหาร	มีฟันกรามแบน เรียบด้านหลังเพื่อบดอาหาร	มีฟันกรามแบน เรียบด้านหลังเพื่อบดอาหาร
ต่อมน้ำลายในช่องปากขนาดเล็ก (ไม่จำเป็นต้องย่อยเมล็ดพืช และผลไม้ในช่องปาก)	ต่อมน้ำลายพัฒนาดี (จำเป็นต้องย่อยเมล็ดพืช และผลไม้ในช่องปาก)	ต่อมน้ำลายพัฒนาดี (จำเป็นต้องย่อยเมล็ดพืช และผลไม้ในช่องปาก)
น้ำลายเป็นกรด ไม่มีเอนไซม์ไทยาลินเพื่อเริ่มย่อยเมล็ดพืช	น้ำลายเป็นด่าง มีเอนไซม์ไทยาลินจำนวนมากเพื่อเริ่มย่อยเมล็ดพืช	น้ำลายเป็นด่าง มีเอนไซม์ไทยาลินจำนวนมากเพื่อเริ่มย่อยเมล็ดพืช
ในกระเพาะมีกรดเกลือแก่เพื่อย่อยสัตว์ตัวแข็ง กล้ามเนื้อ กระดูก ฯลฯ	กระเพาะมีกรดเกลืออ่อนกว่าในly สัตว์กินเนื้อ 20 เท่า	กระเพาะมีกรดเกลืออ่อนกว่าในly สัตว์กินเนื้อ 20 เท่า
ลำไส้มีความยาวมากกว่าความยาวลำตัวเพียง 3 เท่า เนื่องจากเนื้อมีการเน่าเสียอย่างรวดเร็ว จึงต้องออกจากร่างกายอย่างเร็ว	ลำไส้มีความยาวมากกว่าความยาวลำตัวหลายเท่า (พืชเน่าเสียช้า จึงอยู่ในทางเดินอาหารได้นาน)	ลำไส้มีความยาวมากกว่าความยาวลำตัวหลายเท่า

การกินอาหารในรูปแบบอื่น ๆ ที่พบได้ คือ:

4. สัตว์กินอาหารโดยการกรอง (filter feeders) เช่นพวกฟองน้ำ วาฬ (baleen whales) ซึ่งจับเอาสิ่งต่าง ๆ ที่อยู่ในน้ำ ทั้งมีชีวิต และไม่มีชีวิต ได้แก่ แบคทีเรีย สาหร่าย โปรโตซัว และสัตว์ขนาดเล็กเข้ามาในช่องปาก

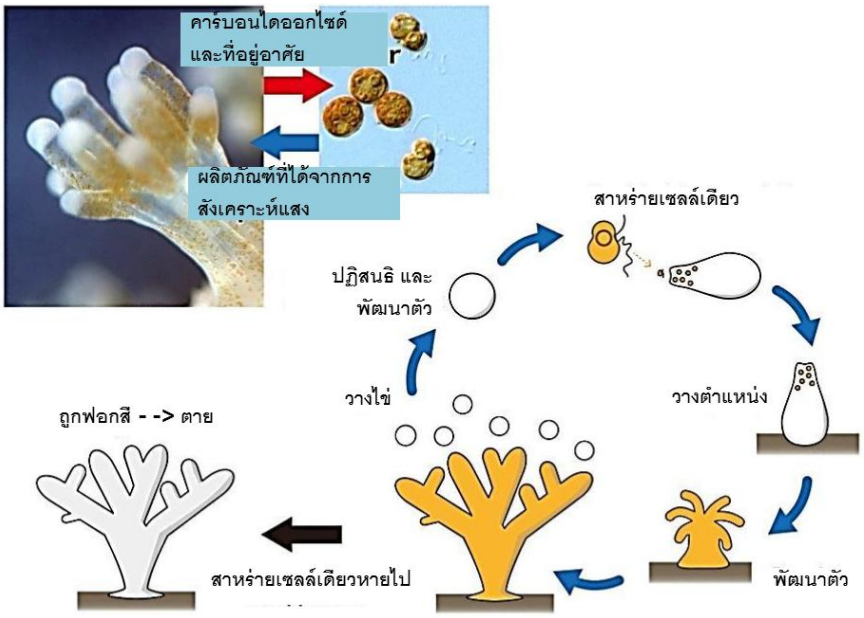
5. สัตว์กินซากอินทรีย์ (detritivores or deposit feeders) เช่น ไส้เดือนดิน ไร ที่กินสิ่งมีชีวิตที่ตาย และสะสมอยู่ในดินโคลนเป็นอาหาร

6. สัตว์กินสารน้ำ (fluid feeders) เช่น ยุง และค้างคาวแวมไพร์ ที่ดูดน้ำเลี้ยงสารน้ำจากสัตว์ที่มีขนาดใหญ่กว่าตัวมัน โดยไม่จำเป็นต้องกินสัตว์เข้าไปทั้งตัว สัตว์พวกนี้ บางชนิดถูกเรียกว่า ปรสิต (parasites) หากมันเกาะอยู่กับตัวให้อาศัย (host) เป็นเวลานานช่วงหนึ่ง เช่น พยาธิตัวตืด (tapeworms) ที่ไม่มีทางเดินอาหาร และอยู่ในลำไส้ของตัวให้อาศัย และรับสารอินทรีย์โมเลกุลเล็ก ๆ โดยการดูดซึมผ่านเข้าทางผนังเซลล์

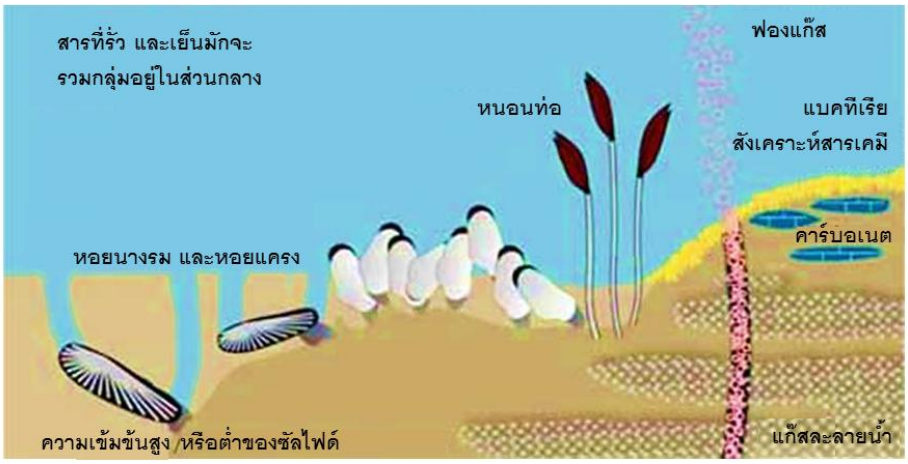
7. สัตว์ในมหาสมุทรต้องการพลังงานจากสารอินทรีย์จากภายนอกเพียงเล็กน้อย หรืออาจไม่ต้องใช้เลย เพราะมีสิ่งมีชีวิตที่อยู่ร่วมกัน ช่วยสร้างอาหาร เรียกว่า เป็นพวกพึ่งพิงซึ่งกันและกัน (symbiont-bearing) เช่น

7.1 ปะการังที่สามารถสร้างแนวปะการังได้ (reef-building coral) ในกลุ่มไนดาเรียที่อยู่ร่วมกันในภาวะพึ่งพิงซึ่งกันและกัน (symbiont) กับสาหร่ายเซลล์เดียวที่สังเคราะห์แสงได้ (photosynthesizing dinoflagellae) ทำให้ปะการังได้รับอาหาร และกินอาหารได้

7.2 หนอนท่อ (Vestimentiferan, tubeworm) อาศัยในบ่อน้ำพุร้อน (hydrothermal vent) ที่มีการรั่วของสารไฮโดรคาร์บอน (hydrocarbon seeps) เช่น น้ำมันปิโตรเลียม หรือแก๊สธรรมชาติ หนอนชนิดนี้จะไม่มีท่อทางเดินอาหาร แต่จะใช้โมเลกุลของอาหารที่สร้างมาจากแบคทีเรียที่สามารถสังเคราะห์สารเคมีได้ (chemosynthesizing bacteria)



รูปที่ 12.6 ความสัมพันธ์ระหว่างปะการัง และสาหร่ายเซลล์เดียว (ที่มา: ดัดแปลงจาก bioweb.uwlax.edu)



รูปที่ 12.7 การดำรงชีวิตของหนอนท่อในบ่อที่มีการรั่วของแก๊สธรรมชาติ
(ที่มา: ดัดแปลงจาก scienceinschool.org)

ในวงจรชีวิตของสัตว์บางชนิดจะมีการกินอาหารจำเพาะ หรือพิเศษ ขึ้นอยู่กับช่วงเวลาที่สัตว์กำลังมีพัฒนาการ ตัวอ่อนของแมลงโดยทั่วไป จะกินอาหาร และมีระบบทางเดินอาหารที่แตกต่างกันอย่างสิ้นเชิงกับตัวเต็มวัยของมัน เช่น ลูกออดของกบบางชนิด จะเป็นสัตว์กินพืช ซึ่งมีทางเดินอาหารยาว และซับซ้อนกว่าตอนที่เป็นตัวเต็มวัยซึ่งเป็นสัตว์กินเนื้อ หรือลูกอ่อนของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมที่เปลี่ยนจากกินนม มาเป็นอาหารอื่นเมื่อโตขึ้น

ระบบสืบพันธุ์เองก็มีความเกี่ยวข้องกับอาหารที่สัตว์กินเช่นกัน ในป่าฝน และสภาพแวดล้อมที่มีอุณหภูมิเหมาะกับการเจริญเติบโตของพืช ทำให้มีอาหารสำหรับพวกสัตว์กินพืชจำนวนมาก ส่วนในน้ำ ปริมาณอาหารจะลดลงเมื่อระดับของความลึกเพิ่มขึ้น นอกจากนี้ ยังเกี่ยวข้องกับสถานที่ และฤดูกาลด้วย โดยส่วนประกอบของพืชเองจะมีปริมาณผันแปรตามฤดูกาล โดยหญ้า และใบพืชอ่อน ๆ จะมีโปรตีน และโภชนะอื่น ๆ สูงกว่าเมื่อมันแก่ตัวแล้ว ในช่วงปลายฤดู นั่นคือ เมื่อมีการเปลี่ยนแปลงของฤดูกาล ทำให้พืชพรรณมีการเจริญเติบโตที่แตกต่างกัน ทำให้สัตว์มีวงจรการสืบพันธุ์ที่เหมาะสม เพื่อให้ลูกอ่อนเกิดมาในช่วงที่มีอาหารอุดมสมบูรณ์ที่สุด

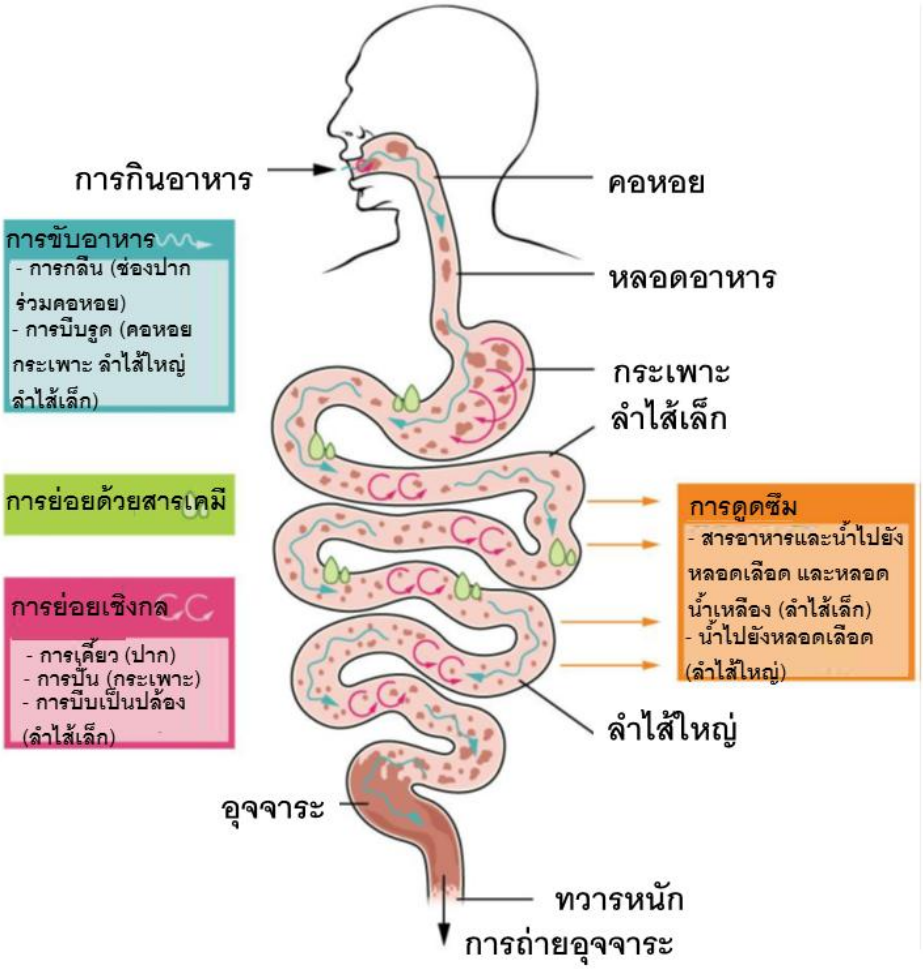
อาหารที่สัตว์กิน เป็นปัจจัยสำคัญในการอยู่รอดของสัตว์ ทำให้สัตว์กลายเป็นผู้ล่า ปรสิต ก่อโรค แข่งขัน หรืออยู่ร่วมกันอย่างพึ่งพาอาศัย (เช่น จุลินทรีย์ในทางเดินอาหารของพวกสัตว์เคี้ยวเอื้อง และการอาศัยอยู่ร่วมกัน

ของสาหร่าย กับปะการัง) เมื่อสัตว์ต้องอาศัยในแหล่งที่มีการเปลี่ยนแปลง จะทำให้มีการปรับตัว เพื่อให้อยู่รอดตามกระบวนการคัดเลือกตามธรรมชาติ

กระบวนการในการแปรรูปอาหาร

ระบบย่อยอาหารมีกระบวนการในการแปรรูปอาหารที่กินเข้าไปโดยผ่านกระบวนการตามลำดับ 4 ขั้น คือ

1. การเคลื่อนไหวเองเพื่อไล่อาหาร (motility)
2. การหลั่งสิ่งคัดหลั่ง (secretion)
3. การย่อยอาหาร (digestion)
4. การดูดซึม (absorption)



รูปที่ 12.8 กระบวนการหลักในการแปรรูปอาหารในระบบทางเดินอาหาร
(ที่มา: ดัดแปลงจาก Lumen Learning, 2013)

การเคลื่อนไหวเองเพื่อไล่อาหาร (motility)

เกิดจากการหดตัวของกล้ามเนื้อในท่อทางเดินอาหาร ทำให้เกิดการผสม และเคลื่อนที่ของอาหารไปยังส่วนถัดไป อย่างไรก็ตาม สัตว์ที่มีรูปร่างเหมือนหนอน (worm-shape animals) ที่มีการหดตัวของกล้ามเนื้อ ช่วยให้เกิดการเคลื่อนที่ของอาหารไปตามท่อทางเดินอาหารทางอ้อม กล้ามเนื้อเรียบที่อยู่ในผนังทางเดินอาหาร มีลักษณะเช้นเดียวกับกล้ามเนื้อเรียบที่ผนังของหลอดเลือด คือ จะมีการหดตัวด้วยระดับต่ำ ๆ เรียกว่า ความตึง (tone) มีความสำคัญในการรักษาความดันของสารที่อยู่ในทางเดินอาหารให้คงที่ และป้องกันไม่ให้ผนังของทางเดินอาหารเกิดการยืดตัวค้าง หลังจากมีการโป่งพองออกเนื่องจากการขยายตัวเมื่อมีอาหารสะสม การเคลื่อนที่ของทางเดินอาหารแบ่งตามกิจกรรมที่ทำให้เกิดจังหวะการหดตัวได้เป็น 2 ชนิดด้วยกัน คือ

1. การบีบอาหารไปข้างหน้า (propulsive movement) การส่ง หรือผลักอาหารที่อยู่ในทางเดินอาหาร มีความเร็วผันแปรกันไป แต่ละอัตราจะขึ้นอยู่กับ หน้าที่ของทางเดินอาหารส่วนนั้น ทำให้อาหารเคลื่อนที่เป็นปล้อง ๆ (segment) ด้วยอัตราเร็วที่พอเหมาะ เพื่อให้ส่วนของทางเดินอาหารสามารถทำหน้าที่ของมันให้เสร็จสิ้น หรือทำงานได้สูงที่สุด เช่น การส่งอาหารผ่านเข้าไปยังทางเดินอาหารส่วนหน้าของพวกไม่มีกระดูกสันหลัง และหลอดอาหาร (esophagus) ของพวกมีกระดูกสันหลัง จะเป็นไปด้วยความรวดเร็ว เนื่องจากโครงสร้างเหล่านี้ทำหน้าที่เป็นเพียงทางผ่านของอาหารจากปาก ไปยังส่วนของกระเพาะ หรือทางเดินอาหารส่วนกลางเท่านั้น เมื่อเปรียบเทียบกับเวลาที่อาหารอยู่ในลำไส้เล็ก ซึ่งเป็นจุดหลักที่มีการย่อย และดูดซึมสารอาหาร อาหารที่อยู่ในส่วนนี้จึงต้องมีเวลาที่นานพอที่จะเกิดการแยก ย่อย และดูดซึมอาหารให้หมด

2. การผสมอาหาร (mixing movement) ทำหน้าที่โดยอาศัยกลไก 2 อย่าง คือ 1) การผสมอาหารกับน้ำย่อยในทางเดินอาหาร การเคลื่อนที่รูปแบบนี้ จะช่วยทำให้เกิดกระบวนการ ย่อยอาหาร และ 2) ช่วยให้เกิดการดูดซึมได้ดียิ่งขึ้น เนื่องจากสารที่อยู่ในทางเดินอาหารสามารถสัมผัสกับทุกส่วนที่ทำหน้าที่ดูดซึมอาหารในระบบทางเดินอาหาร

การบีบตัวของกล้ามเนื้อเรียบภายในผนังของทางเดินอาหาร ทำให้อาหารทั้งหมดที่อยู่ในทางเดินอาหารเคลื่อนที่ผ่านทุกส่วนของทางเดินอาหาร ยกเว้นส่วนปลายของทางเดินอาหาร ส่วนปาก และหลอดอาหารส่วนต้น (หรือหลอดอาหารทั้งหมดในสัตว์เคี้ยวเอื้อง) ที่ส่วนต้นของทางเดินอาหาร และส่วนปลายของทางเดินอาหาร คือ กล้ามเนื้อหูรูดทวารหนักด้านนอก (external anal sphincter) มีการเคลื่อนที่โดยอาศัยการทำงานของกล้ามเนื้อลาย มากกว่ากล้ามเนื้อเรียบ นั่นคือ การเคี้ยว การกลืนอาหาร หรือการเคี้ยวเอื้อง (rumination) และการถ่ายอุจจาระ จะมีการควบคุมจากเปลือกสมองสั่งการ (motor cortex) ซึ่งเป็นการทำงานภายใต้อำนาจใจ ส่วนในทางตรงกันข้าม การเคลื่อนที่ของระบบทางเดินอาหารส่วนที่เหลือเกิดจากการหดตัวของกล้ามเนื้อเรียบภายใต้การควบคุมของระบบประสาทอิสระ (ทำงานนอกอำนาจใจ)

การหลั่งสิ่งคัดหลั่ง (secretion)

น้ำย่อย (digestive juices) มากมายถูกสร้างโดยต่อมมีท่อ และหลั่งเข้ามาในทางเดินอาหาร ต่อมแต่ละชนิดล้วนแต่หลั่งน้ำย่อยที่มีหน้าที่เฉพาะ น้ำย่อยแต่ละชนิด ประกอบด้วย น้ำ อิเล็กโทรไลต์ และสารอินทรีย์ที่มีความจำเพาะต่อกระบวนการย่อยอาหาร เช่นเอนไซม์ต่าง ๆ เกลือน้ำดี และเมือกต่าง ๆ ต่อมมีท่อจะทำหน้าที่หลั่งสารน้ำปริมาณมาก ส่วนวัตถุดิบที่จำเป็นต่อกระบวนการสร้างน้ำย่อยจะมาจากกระแสเลือด การหลั่งน้ำย่อยทุกชนิดต้องใช้พลังงานเพื่อการนำสารเข้ามายังเซลล์โดยวิธีการลำเลียงแบบใช้พลังงาน (แม้ว่า ส่วนอื่นจะแพร่เข้าเซลล์ได้) เพื่อการสังเคราะห์น้ำย่อยในร่างแหเอนโดพลาซึม เมื่อมีการกระตุ้นจากระบบประสาท หรือฮอร์โมนที่ควบคุมการหลั่งน้ำย่อย เซลล์จะหลั่งน้ำย่อยเข้าสู่โพรงทางเดินอาหาร โดยทั่วไป น้ำย่อยในทางเดินอาหาร จะถูกดูดกลับเข้าสู่กระแสเลือด ในรูปแบบอื่นหลังการทำงาน ความผิดพลาดที่จะดูดกลับเอนไซม์ (การอาเจียน และท้องเสีย) จะทำให้สูญเสียของเหลวที่อยู่ในเซลล์เหล่านี้ออกไปจากร่างกาย

การย่อยอาหาร (digestion)

การย่อยอาหารเป็นกระบวนการที่อาหารที่มีขนาดใหญ่ โครงสร้างซับซ้อน ถูกแตกให้มีขนาดเล็กลงจนสามารถถูกดูดซึมได้โดยอาศัยเอนไซม์ที่สร้าง และหลั่งโดยอวัยวะในระบบทางเดินอาหารเอง การย่อยอาหารเริ่มจากทางเดินอาหารส่วนหน้า (anterior regions) และย่อยได้ทั้งหมดด้วยกระบวนการสลายด้วยน้ำ หรือการแตกตัวด้วยน้ำ (hydrolysis, breakdown by water) เอนไซม์ที่ย่อยอาหารทั้งหมดเป็นพวกเอนไซม์ไฮโดรไลซ์ (hydrolytic enzymes) และเมื่อตรวจสอบแล้ว พบว่า เอนไซม์ในสัตว์ต่าง ๆ มีลักษณะเดียวกัน นั่นแสดงว่า มีกระบวนการวิวัฒนาการร่วมกัน เมื่อมีการแทรกตัวของโมเลกุลน้ำตรงส่วนพันธะของสารอาหารที่เชื่อมต่อหน่วยที่เล็กที่สุดของสารอาหารเอาไว้ ทำให้พันธะที่เชื่อมกันสลายตัว หน่วยย่อยของสารอาหารจึงถูกแยกออกจากกันเป็นอิสระ เนื่องจากหน่วยย่อยเหล่านี้เชื่อมกันดึงเอาโมเลกุลของน้ำออกแล้วเชื่อมต่อกัน ดังนั้น การที่น้ำเข้ามาแทรกที่พันธะนั้น เป็นการทดแทนน้ำที่หายไป ทำให้หน่วยย่อยแยกเป็นอิสระ

เมื่ออาหารเคลื่อนที่เข้ามาในทางเดินอาหาร อาหารเหล่านี้จะเป็นเป้าหมายของเอนไซม์ต่าง ๆ เอนไซม์แต่ละชนิดจะเข้าไปสลายโมเลกุลของอาหารให้มีขนาดเล็กลง ทำให้อาหารที่ยังมีโมเลกุลขนาดใหญ่ ให้กลายเป็นหน่วยย่อยที่สามารถถูกดูดซึมเข้าไปในร่างกายได้ ในขณะที่อาหารเคลื่อนตัวไปยังส่วนอื่นของทางเดินอาหาร

ตารางที่ 12.2 กระบวนการย่อยอาหาร (process of digestion)

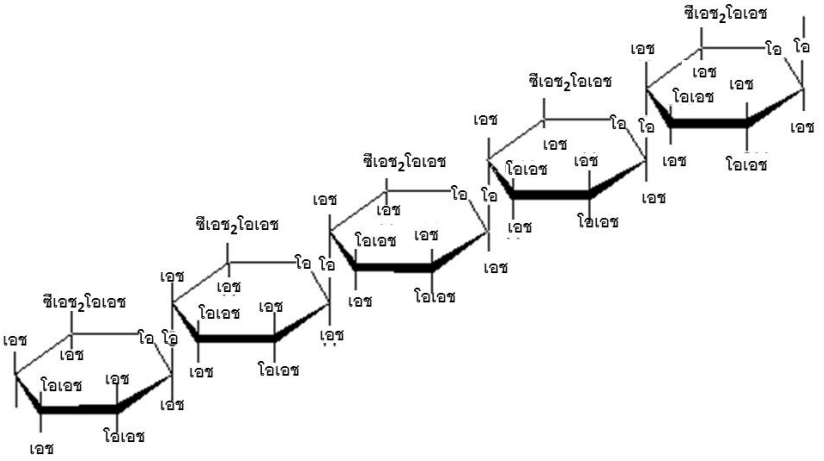
ตำแหน่ง	การทำงาน	เอนไซม์	สารตั้งต้น	ผลิตภัณฑ์
ต่อมน้ำลาย	ปาก	แอมีเลส	แป้ง	มอลโทส
เซลล์กระเพาะ	กระเพาะ	โปรทีเอส	โปรตีน	กรดอะมิโน
ตับ	ลำไส้เล็ก	เกลือน้ำดี	ไขมัน	หยดไขมัน
ตับอ่อน	ลำไส้เล็ก	แอมีเลส โปรทีเอส ลิเพส	แป้ง โปรตีน ไขมัน	มอลโทส กรดอะมิโน กลีเซอรอล และกรดไขมัน
ลำไส้เล็ก	ลำไส้เล็ก	มอลเทส โปรทีเอส	มอลโทส โปรตีน	กลูโคส กรดอะมิโน

ที่มา: ดัดแปลงจาก slideshare.net, 2013

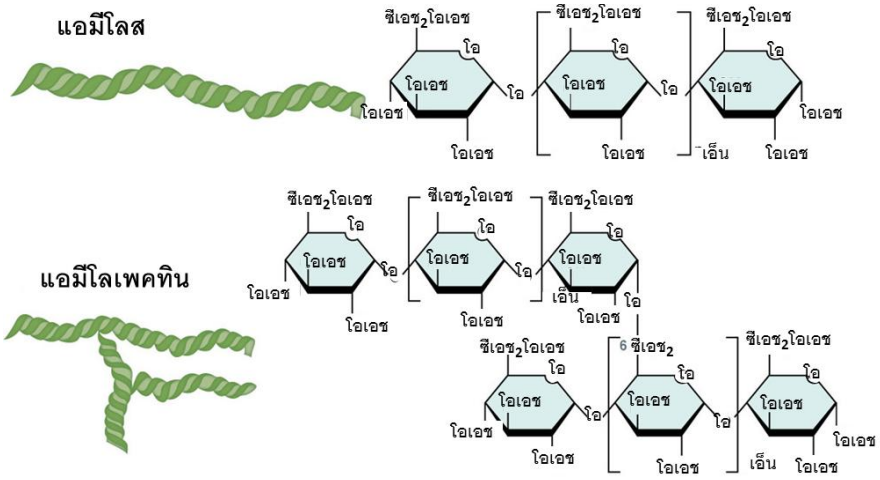
คาร์โบไฮเดรต ไขมัน และโปรตีนเป็นสารโมเลกุลใหญ่ ไม่สามารถนำเข้าสู่ร่างกายผ่านเยื่อหุ้มเซลล์ได้ ดังนั้น เพื่อให้เกิดการดูดซึมจากภายในทางเดินอาหาร เข้าไปในกระแสเลือด และน้ำเหลืองได้ จะต้องถูกทำให้มีขนาดเล็กลงก่อน (แม้ว่าบางเซลล์จะสามารถนำอาหารเข้าไปในเซลล์ได้โดยวิธีเอนโดไซโทซิส (endocytosis) เช่น การนำโปรตีนเข้าสู่ร่างกายของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมช่วงแรกเกิด)

1. หน่วยย่อยที่เล็กที่สุดของคาร์โบไฮเดรตเรียกว่า น้ำตาลสามัญ (simple sugar) หรือมอโนแซ็กคาไรด์ (monosaccharides) เช่น กลูโคส (glucose) ฟรุกโทส (fructose) หรือกาแลกโทส (galactose) เมื่อกินคาร์โบไฮเดรตเข้าไปในครั้งแรก จะอยู่ในรูปของพอลิแซ็กคาไรด์ ที่เกิดจากการเชื่อมน้ำตาลโมเลกุลเดี่ยวจำนวนมากมาต่อกัน โดยพอลิแซ็กคาไรด์ที่พบเป็นสามัญ คือ แป้ง (starch) ที่เชื่อมมอโนแซ็กคาไรด์ด้วยพันธะแอลฟา (alpha-bonds) และเซลลูโลส (celluloses) ที่เชื่อมกันด้วยพันธะบีตา (beta-bonds) ซึ่งพบในพืช ทั้งนี้เซลลูโลสเป็นโมเลกุลสารอินทรีย์ที่มีมากที่สุดในโลก พบได้ในพืช โดยเป็นส่วนประกอบครึ่งหนึ่งของผนังเซลล์ แต่สัตว์ส่วนใหญ่ไม่สามารถใช้เซลลูโลสได้ เนื่องจากพันธะบีตายากต่อการสลายตัวด้วยน้ำนั่นเอง สำหรับสัตว์ที่ใช้เซลลูโลสเป็นแหล่งพลังงานได้นั้น เกิดจากการทำงานของจุลินทรีย์ในทางเดินอาหาร ที่สามารถผลิตเอนไซม์เซลลูเลส (cellulose) เอนไซม์ที่ทำหน้าที่ย่อยแป้งที่ใช้มากที่สุด ที่สามารถตัดพันธะบีตาในเซลลูโลสได้ จุลินทรีย์เหล่านี้อยู่ในส่วนที่เฉพาะให้กับทางเดินอาหาร เช่น ปลวก (termites) และแมลงกินไม้ (wood-boring beetle) ต่าง ๆ ซึ่งบางครั้ง สิ่งมีชีวิตเหล่านี้จะมีเชื้อราที่สามารถสร้างเซลลูเลสได้อีกต่อหนึ่ง

ไคทิน (chitin) เป็นส่วนประกอบหลักของโครงสร้างภายนอกของปีกแมลง มีความคล้ายคลึงกับเซลลูโลส ตรงที่สัตว์มีกระดูกสันหลังส่วนใหญ่ไม่สามารถย่อยไปใช้ประโยชน์ได้



รูปที่ 12.9 โครงสร้างของเซลลูโลส (ที่มา: ดัดแปลงจาก Fike, 2005)



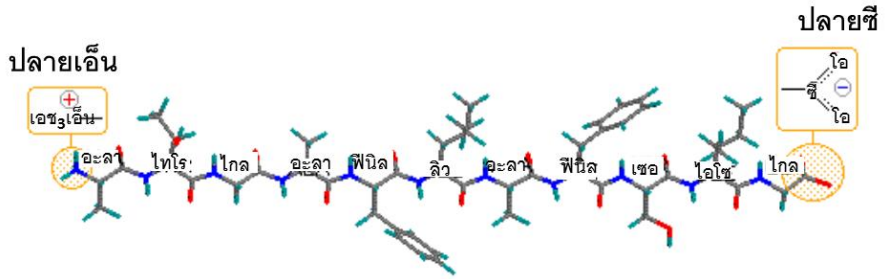
รูปที่ 12.10 โครงสร้างของแอมีโลส และแอมีโลเพคทิน (ที่มา: ดัดแปลงจาก Wah, 2014)

ไกลโคเจน (glycogen) เป็นแป้งสะสมในร่างกาย สร้างจากกลูโคส พบเฉพาะในสัตว์ จึงเรียกว่า แป้งสัตว์ สะสมในตับและกล้ามเนื้อ ในพืชมีเพียง Cecropia sp. ซึ่งเป็นพวกไผ่ (bamboolike tree) ที่สามารถสร้างไกลโคเจนได้ โดยต้นไม้นี้ได้รับการปกป้องจากมดที่ดุร้ายชนิดหนึ่ง คือ Azteca sp. ซึ่งกินไกลโคเจนของต้นไม้เป็นอาหาร

2. แหล่งของคาร์บอนอีกแหล่ง คือ น้ำตาลไดแซ็กคาไรด์ (disaccharides) เช่น ซูโครส (sucrose) ซึ่งประกอบด้วย กลูโคส และฟรุกโทส หรือทรีฮาโลส (trehalose) เป็นน้ำตาลที่สำคัญในแมลงที่บินได้ ประกอบด้วยกลูโคสเชื่อมต่อกัน 2 โมเลกุล หรือ มอลโทส (maltose) ที่ประกอบด้วยกลูโคสต่อกัน 2 โมเลกุล และแลกโทส (lactose) ที่ประกอบด้วยกลูโคส และกาแลกโทส

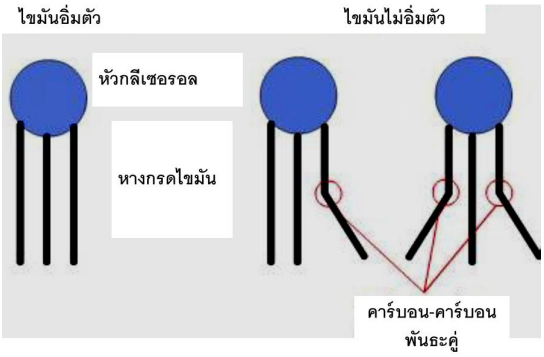
3. แป้ง เซลลูโลส ไคทิน ไกลโคเจน และไดแซ็กคาไรด์จะถูกเปลี่ยนโดยกระบวนการย่อยอาหารให้เป็นน้ำตาลโมเลกุลเดียว ที่เป็นเพียงหน่วยเดียวที่ถูกดูดซึมได้

4. อาหารอีกชนิดหนึ่งที่สัตว์กินเข้าไป คือ โปรตีน ประกอบด้วย โครงสร้างพื้นฐาน คือ กรดอะมิโนที่ต่อกันด้วยพันธะเพปไทด์ (peptide bonds) เมื่อถูกย่อย โปรตีนจะเปลี่ยนเป็นหน่วยที่เล็กลง คือ สายพอลิเพปไทด์เล็ก ๆ (polypeptides) ที่มีกรดอะมิโนเรียงต่อกันหลายโมเลกุล ก่อนที่จะถูกย่อยจนเหลือเป็นหน่วยที่เล็กที่สุด คือ กรดอะมิโนที่สามารถดูดซึมได้



รูปที่ 12.11 โครงสร้างของพอลิเพปไทด์ (ที่มา: ดัดแปลงจาก Reusch, 2013)

5. ไขมันเป็นสารอาหารกลุ่มที่ 3 ที่สัตว์กินเข้าไป ในสัตว์ที่อาศัยบนพื้นดิน อาหารกลุ่มไขมันที่สัตว์กินเข้าไปจะอยู่ในรูปของไทรกลีเซอไรด์ (triglycerides) เป็นไขมันที่มีสมบัติเป็นกลาง (neutral fats) มีโครงสร้างประกอบด้วย กลีเซอรอล และกรดไขมัน 3 โมเลกุล ระหว่างที่เกิดขบวนการย่อยกรดไขมัน 2 โมเลกุลจะหลุดออก เหลือเพียงมอโนกลีเซอไรด์ (monoglycerides) ที่มีกลีเซอรอลจับอยู่กับกรดไขมันเพียง 1 โมเลกุล นั่นคือ เมื่อสิ้นสุดการย่อย จะเหลือเพียงมอโนกลีเซอไรด์ และกรดไขมันอิสระ (free fatty acids) ซึ่งเป็นหน่วยย่อยที่สามารถถูกดูดซึมเข้าสู่เซลล์ได้ ในห่วงโซ่อาหารของสัตว์ที่อาศัยในทะเลไขมัน ที่พบได้สามัญที่สุด คือ ไข (waxes) ซึ่งเป็นแอลกอฮอล์อิสระเชื่อมกับกรดไขมัน ไขจะถูกแยกโมเลกุลด้วยกระบวนการแตกตัวด้วยน้ำโดยเอนไซม์เอสเทอเรส (esterase) ที่สร้างจุลินทรีย์ในทางเดินอาหาร

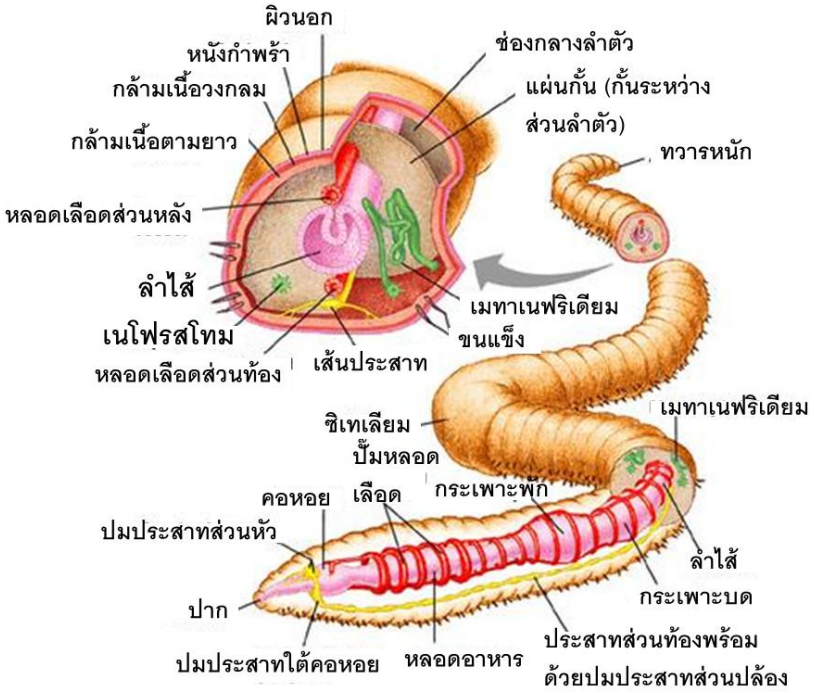


รูปที่ 12.12 ไขมันอิ่มตัว และไม่อิ่มตัว (ที่มา a100000, 2014)

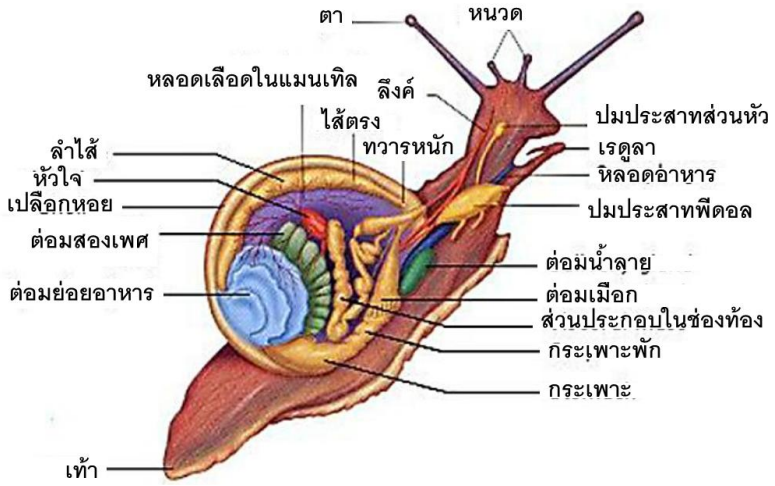
กรดพันธุกรรมเป็นแหล่งของไนโตรเจนที่สำคัญที่ถูกย่อยโดยเอนไซม์ที่สร้างจากตับอ่อน (pancreatic nuclease) คือ อาร์เอ็นเอส (RNase) และดีเอ็นเอส (DNase) จะแตกกรดพันธุกรรมออกเป็นหน่วยย่อย ที่ประกอบขึ้นเป็นนิวคลีโอไทด์ ส่วนลำไส้เล็กส่วนต้น (duodenum) ของสัตว์เคี้ยวเอื้องจะมีความสามารถในการย่อยกรดพันธุกรรม เนื่องจากการทำงานของจุลินทรีย์ในกระเพาะหมัก (rumen) และดูดซึม โดยจะมีไนโตรเจนประมาณ 20% ผ่านเข้าสู่กระเพาะแท้ (abomasum) ซึ่งเป็นส่วนที่หลั่งกรด

การดูดซึม (absorption)

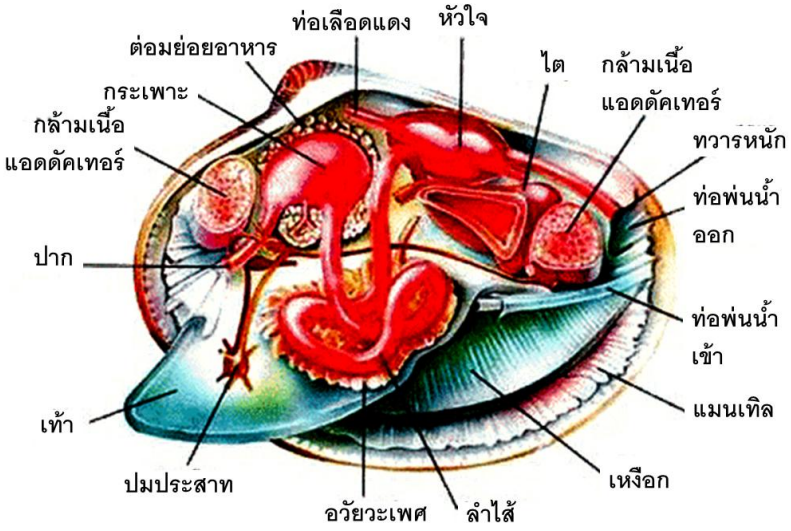
หลังสิ้นสุดกระบวนการย่อยอาหาร จะเป็นขั้นตอนการดูดซึมอาหาร ตรงส่วนกลาง และท้ายของส่วนที่มีปริมาณมากที่สุดของระบบทางเดินอาหาร (ในสัตว์มีกระดูกสันหลัง คือ ส่วนของลำไส้เล็ก) ที่ส่วนนี้ อาหารจะอยู่ในรูปหน่วยย่อยที่เล็กที่สุดที่สามารถถูกดูดซึมได้ หลังจากถูกย่อยแล้ว จะถูกดูดซึมจากส่วนของท่อทางเดินอาหารเข้าไปในกระแสเลือด หรือน้ำเหลืองพร้อมกับ น้ำ วิตามิน และอิเล็กโทรไลต์ต่าง ๆ ตัวขนส่งพิเศษที่ผิวของเซลล์เยื่อบุทางเดินอาหารจะนำโมเลกุลที่ชอบน้ำ (hydrophilic units) ผ่านเข้าไปภายในเซลล์ เพื่อให้กระบวนการแพร่นี้เกิดขึ้นอย่างมีประสิทธิภาพยิ่งขึ้น ตามกฎของฟิกส์ พื้นที่ผิวของเซลล์จะเพิ่มขึ้นโดยการสร้างแขนยื่นยาวออกมา เช่น พวกหนอนพยาธิ (annelids) อย่างไส้เดือนดิน และหอยจะมีการยื่นของเนื้อเยื่อออกมา เรียกว่า (typhlosoles) ตรงส่วนของท่อทางเดินอาหาร



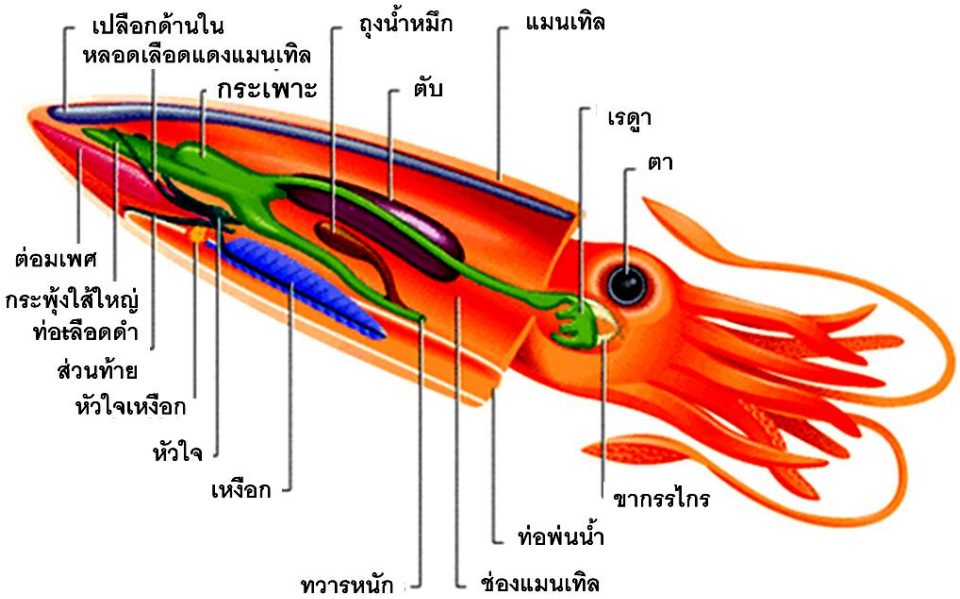
รูปที่ 12.13 ไทโฟลโซลของไส้เดือนดิน (ที่มา: ดัดแปลงจาก Knoll, 2010)



รูปที่ 12.14 ระบบทางเดินอาหารของหอยฝาเดียว (ที่มา: ดัดแปลงจาก DeMaria, 2014)



รูปที่ 12.15 ระบบทางเดินอาหารของหอยสองฝา (ที่มา: ดัดแปลงจาก DeMaria, 2014)

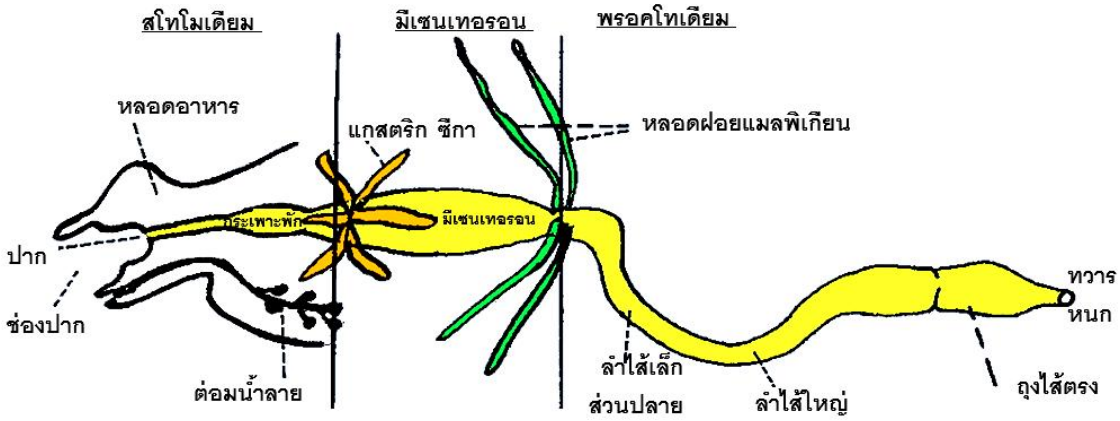


รูปที่ 12.16 ระบบทางเดินอาหารของหมึกกล้วย (ที่มา: ดัดแปลงจาก DeMaria, 2014)

สัตว์ทะเลบางสปีชีส์สามารถดูดซึมอาหารผ่านทางเหงือก (เช่น ในพวกหอย Mytilus) หรือผ่านทางชั้นผิวหนัง (สัตว์ทะเลไม่มีกระดูกสันหลัง เช่น พวกหนอนพยาธิ และพวกสัตว์พวกผิวหนาม, echinoderm) ในมหาสมุทร มีสารอินทรีย์ต่าง ๆ ละลาย (dissolved organic matter, DOM) อยู่เป็นจำนวนมาก รวมทั้งน้ำตาลและกรดอะมิโน และ/หรือกลูโคส ขึ้นอยู่กับปริมาณของไอออนโซเดียม

ระบบย่อยอาหาร (digestive system) ของสัตว์ประกอบด้วย ทางเดินอาหาร (digestive/gastrointestinal tract) ร่วมกับอวัยวะช่วยย่อยอาหาร (accessory digestive organs) นอกจากหน้าที่หลัก คือ การย่อยอาหารแล้ว ระบบย่อยอาหารยังทำหน้าที่อื่น ๆ ได้แก่ ควบคุมความดันออสโมซิส (osmoregulation) หลั่งฮอร์โมน (endocrine secretions) หน้าที่ทางภูมิคุ้มกัน (immune function) และกำจัดสารพิษ (elimination of toxin)

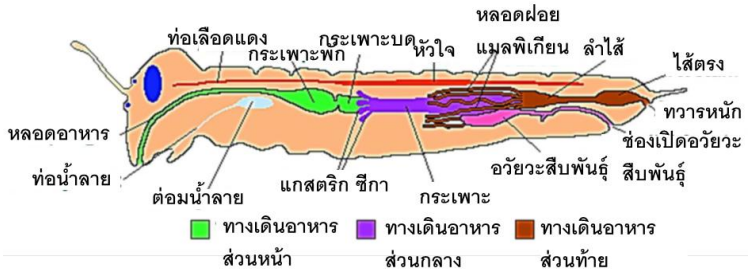
ทางเดินอาหารส่วนหน้า (foregut) ในพวกหนอนทะเล และแมลงเรียกว่า สโทโมเดียม (stomodaeum) ส่วนของทางเดินอาหารส่วนกลาง (midgut) เรียกว่า มีเซนเทอรอน (mesenteron) และทางเดินอาหารส่วนท้าย (hindgut) เรียกว่า พรอคโทเดียม (proctodaeum) ในแมลง ส่วนของสโทมาเดีย และพรอคโทเดียทอดตัวอยู่ภายในลำตัวและถูกปกคลุมโดยเยื่อผิวนอก (cuticle) บาง ๆ ที่เรียกว่าผนังชั้นใน (intima) ที่ถูกหลั่งออกมาด้านนอกของโครงสร้างร่างกายระหว่างที่มีการลอกคราบ



รูปที่ 12.17 ระบบทางเดินอาหาร 3 ส่วนของแมลง (ที่มา: ดัดแปลงจาก Legner, 2012)

ส่วนของสโทโมเดียมเป็นส่วนพิเศษที่ใช้รับอาหาร ประกอบด้วย คอหอย (pharynx) หลอดอาหาร (esophageal) กระเพาะพัก (crop) กระเพาะแท้ (proventriculus) ลิ้นสโทโมเดียล (stomodeal valve) ทำหน้าที่ควบคุมการผ่านของอาหารจากทางเดินอาหารส่วนหน้าไปยังทางเดินอาหารส่วนกลาง ทางเดินอาหารส่วนกลางเป็นท่อยาว และโดยทั่วไปจะแบ่งออกเป็น 2 ส่วน หรือมากกว่า

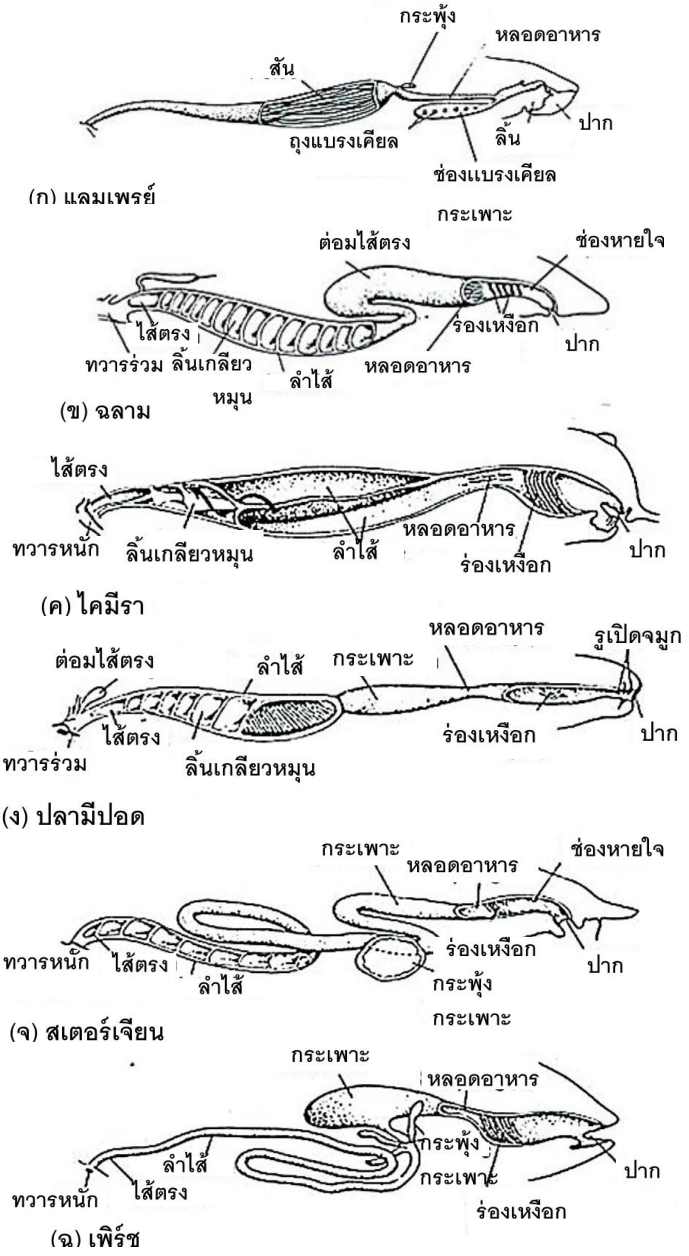
ในแมลงส่วนใหญ่ ทางเดินอาหารส่วนกลางจะมีส่วนที่เป็นกระพุ้ง (diverticula) ที่แยกออกมาจากทางเดินอาหารหลัก และมีส่วนที่เป็นกระเพาะต่อลำไส้ใหญ่เรียกว่า แกสตริก ซีกา (gastric caecae) ใกล้กับส่วนปลายทางเดินอาหารส่วนหน้า (anterior end)



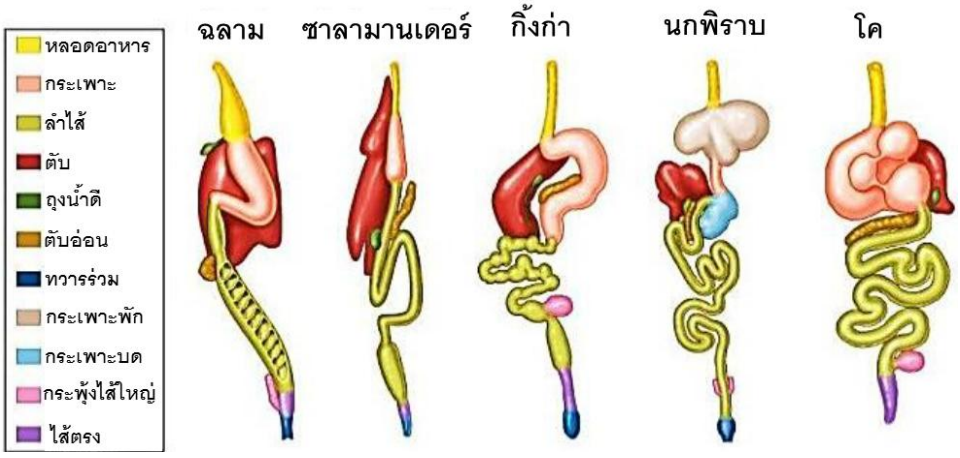
รูปที่ 12.18 ระบบทางเดินอาหารของแมลง (ที่มา: ดัดแปลงจาก Ramel, 1999)

ทางเดินอาหารส่วนกลางทำหน้าที่พิเศษ คือ เก็บสะสม และย่อยอาหาร จากนั้นทางเดินอาหารส่วนกลางจะทำหน้าที่ดูดซึมอาหาร ในบางกรณี ยังมีเซลล์พิเศษ คือ เซลล์ที่ทำหน้าที่หลั่งสาร และดูดซึมสารอาหาร ส่วนทางเดินอาหารส่วนท้ายที่อยู่ต่อจากลิ้นกระเพาะส่วนปลาย (pyloric valve) ที่แยกทางเดินอาหารส่วนกลาง กับทางเดินอาหารส่วนท้าย ซึ่งสิ้นสุดส่วนนี้ตรงส่วนของทวารหนัก (anus) ทางเดินอาหารส่วนท้าย แบ่งออกเป็น 2 ส่วนด้วยกัน คือ 1) ลำไส้ด้านหน้า (anterior intestine) และ 2) ไส้ตรงด้านหลัง (posterior rectum) ส่วนของหลอดฝอยแมลพิเกียน (malpighian tubules) เป็นอวัยวะที่หลั่งสาร (excretory organs) ที่จะปล่อยสารเข้ามาที่ทางเดินอาหารส่วนหลัง ใกล้ ๆ กับส่วนปลายทางเดินอาหารส่วนหน้า

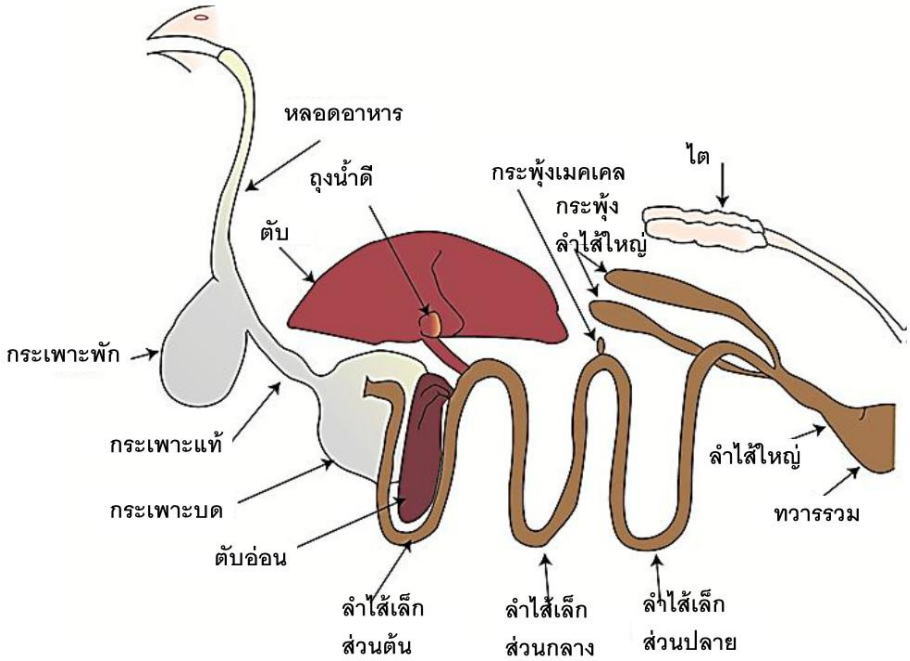
ท่อทางเดินอาหารในสัตว์มีกระดูกสันหลังส่วนใหญ่ จะประกอบไปด้วย ส่วนต่าง ๆ ดังต่อไปนี้ ปาก (mouth) คอหอย/ลำคอ (pharynx/ throat) หลอดอาหาร กระเพาะ/รูเมน หรือกระเพาะผ้าขี้ริ้ว (stomach/ rumen) หรือกลุ่มรวมกระเพาะแท้กึ๋น (proventriculus-gizzard complex) ในสัตว์ปีก ลำไส้เล็ก (small intestine) ลำไส้ใหญ่ (large intestine) และทวารหนัก จะเห็นได้ว่า แต่ละส่วนจะทอดตัวต่อเนื่องกันไป โดยมีการแยกแต่ละส่วนออกจากกันโดยการพัฒนาตัวไปเป็นส่วนนั้น ๆ ทำให้แตกต่างจากส่วนที่อยู่ข้าง ๆ กัน เพื่อให้สามารถทำงานได้อย่างจำเพาะในแต่ละส่วน



รูปที่ 12.19 ระบบทางเดินอาหารของปลาบางชนิด (ที่มา: ดัดแปลงจาก Wasito, 2013)

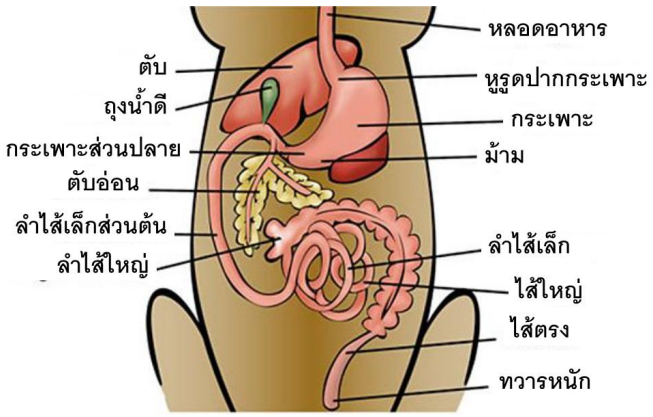


รูปที่ 12.20 วิวัฒนาการของระบบทางเดินอาหารในสัตว์มีกระดูกสันหลังบางชนิด (ที่มา: ดัดแปลงจาก Tumblr, 2013)

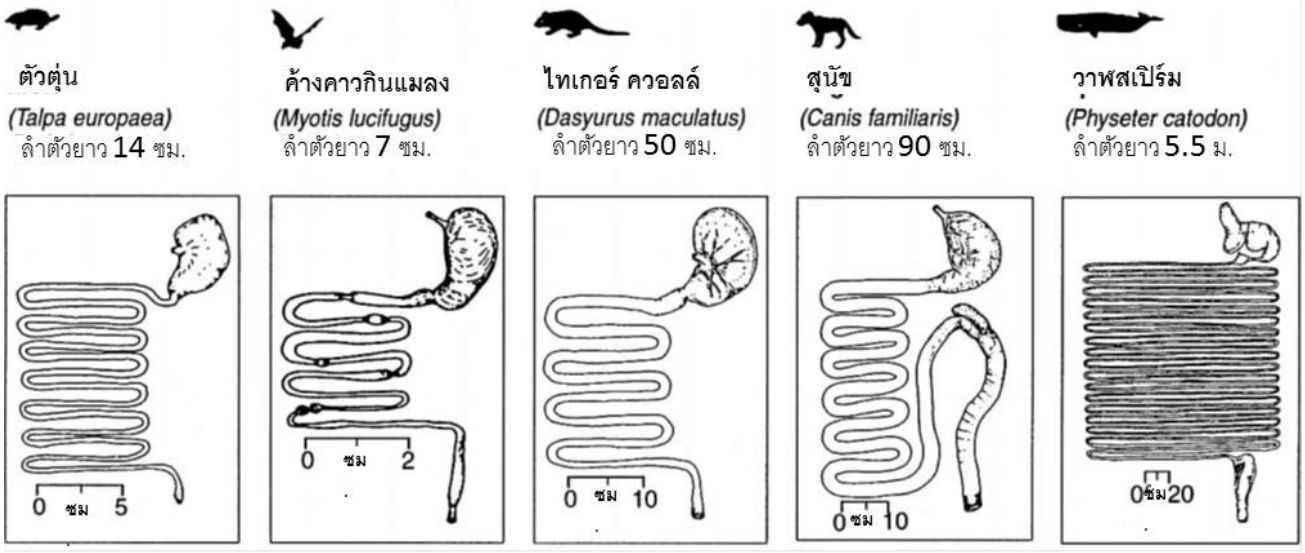


รูปที่ 12.21 ระบบทางเดินอาหารของสัตว์ปีก (ที่มา: ดัดแปลงจาก Poultry Hub, 2013)

รูปที่ 12.22 เปรียบเทียบระบบทางเดินอาหารของสัตว์ปีก (ที่มา: ดัดแปลงจาก Poultry Hub, 2013)



รูปที่ 12.23 ระบบทางเดินอาหารของสุนัข (ที่มา: ดัดแปลงจาก heorganicdog.wordpress.com)



รูปที่ 12.24 เปรียบเทียบระบบทางเดินอาหารของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม (ที่มา: ดัดแปลงจาก ThoughtCo, 2011)

นอกจากท่อทางเดินอาหารพิเศษในสัตว์หลาย ๆ ไฟลัมแล้วยังต้องมีอวัยวะช่วยย่อยอาหาร โดยอวัยวะช่วยย่อยอาหารในสัตว์มีกระดูกสันหลังส่วนใหญ่ ประกอบด้วย ต่อมน้ำลาย (salivary glands) ตับอ่อน (pancreas) ซึ่งทำหน้าที่หลั่งน้ำย่อย (exocrine pancreas) และระบบน้ำดี (biliary system) ที่ประกอบด้วย ตับ (liver) และถุงน้ำดี (gallbladder) ส่วนใหญ่ สัตว์ที่มีวิวัฒนาการจากตัวอ่อน และมีเนื้อเยื่อ 3 ชั้น (metazoan) จะมีต่อมน้ำลาย

อวัยวะหลั่งน้ำย่อย (exocrine organs) เหล่านี้ตั้งอยู่นอกทางเดินอาหาร และหลั่งสารที่สร้างผ่านท่อลำเลียงไปยังช่องเปิดในระบบทางเดินอาหาร

การเคลื่อนไหวของทางเดินอาหาร และการหลั่งสารเข้าสู่ท่อทางเดินอาหารจะถูกควบคุมอย่างเคร่งครัด เพื่อให้เกิดการย่อย และการดูดซึมอาหารที่สัตว์กินเข้ามาให้มากที่สุด

การทำงานอิสระของกล้ามเนื้อเรียบ (autonomous smooth-muscle function)

กล้ามเนื้อเรียบในทางเดินอาหารบางส่วนมีความสามารถเหมือนกับเซลล์กล้ามเนื้อหัวใจ คือ สามารถกระตุ้นการหดตัวได้เอง (self-excitable cardiac muscle) นั่นคือ เซลล์ตัวคุมจังหวะ หรือตัวกำหนดจังหวะศักย์ไฟฟ้า (pacemaker/ pacesetter cells) ทำให้มีความต่างศักย์ขณะพักไม่สม่ำเสมอ แต่เกิดเป็นจังหวะ ทำให้เกิดคลื่นความต่างศักย์ระดับต่ำ (slow-wave potentials) ทำให้เกิดการขึ้นลงของค่าศักย์ในทางเดินอาหาร (basic electrical rhythm/ BER) หรือตัวกำหนดจังหวะศักย์ไฟฟ้า (pacesetter potentials) ในสัตว์มีกระดูกสันหลัง จะมีโครงสร้างที่เหมือนกล้ามเนื้อ แต่ไม่สามารถหดตัวได้ เรียกว่า เซลล์แทรก (interstitial cell) ที่เกิดจากเซลล์คาจาล (Cajal cell) หรือเซลล์แทรกของคาจาล (interstitial cell of Cajal) ที่จัดเป็น ตัวกำหนดจังหวะศักย์ไฟฟ้า หรือตัว

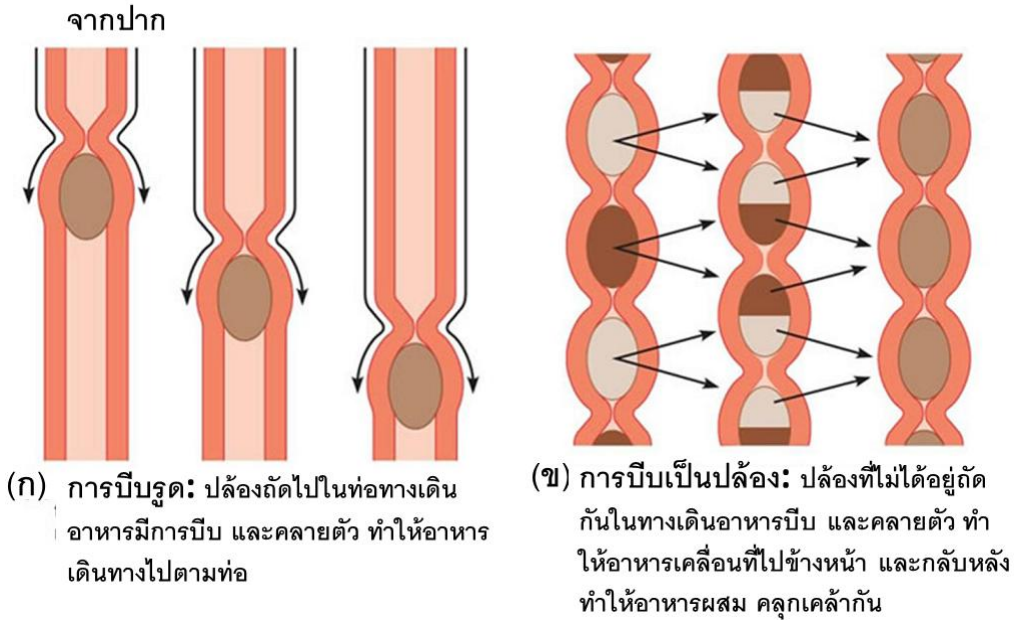
คุมจังหวะศักย์ไฟฟ้า จะอยู่ที่ส่วนนอกของชั้นกล้ามเนื้อ ศักย์ไฟฟ้าที่ขึ้น จะเคลื่อนที่ไปยังเซลล์กล้ามเนื้อเรียบที่อยู่ข้างเคียงทำให้เกิดการหดตัวของกล้ามเนื้อ

คลื่นความต่างศักย์ระดับต่ำที่เกิดขึ้นไม่ใช่ศักยะงานระหว่างเซลล์ และไม่ได้มีผลในการเหนี่ยวนำให้เกิดการหดตัวของกล้ามเนื้อเรียบโดยตรง แต่การส่งกระแสไฟฟ้าให้กับเยื่อหุ้มเซลล์อย่างเป็นจังหวะของมันมีลักษณะเป็นคลื่นขึ้นลง (rhythmic, wavelike fluctuations) ที่จะทำให้เกิดความต่างศักย์ใกล้เคียงกับ หรือห่างออกจากค่าระดับกั้นของเยื่อหุ้มเซลล์ เชื่อว่าการขึ้นลงของคลื่นไฟฟ้าจะทำให้เกิดการปล่อยไอออนแคลเซียมจากร่างแหเอนโดพลาซึม และถูกนำเข้าไปในไมโทคอนเดรียของเซลล์ตัวคุมจังหวะ เมื่อความต่างศักย์ของคลื่นไฟฟ้านี้แตะระดับกั้น ที่ทำให้ศักย์เยื่อหุ้มเซลล์เกิดการลดความต่างศักย์ จะทำให้ความต่างศักย์สูงขึ้นในแต่ละจุดยอด (peak) ของคลื่นกล้ามเนื้อเรียบจึงเกิดการหดตัวซ้ำ ๆ เป็นรอบ ๆ

การถึงระดับกั้นไม่ว่าจะเกิดจากหลายปัจจัยใด ๆ ตั้งแต่ปัจจัยเชิงกล ระบบประสาท และฮอร์โมนที่จะส่งผลต่อศักย์เยื่อหุ้มเซลล์ระหว่างช่วงพัก หรือจุดเริ่มต้นของการเกิดคลื่นสั่นสะเทือน เป็นจังหวะ หรือคลื่นต่ำ ๆ ขึ้นลง (slow-wave rhythmic oscillates) ได้ และถ้าหากจุดเริ่มต้นนี้ใกล้เคียงกับระดับกั้น เมื่อมีการปรากฏขึ้นของอาหารภายในทางเดินอาหาร จุดยอดคลื่นของศักยะงานลูกต่ำ ๆ ที่เกิดจากการลดความต่างศักย์ (depolarizing slow-wave peak) จะมีความสูงใกล้เคียงกับระดับกั้น เป็นการเพิ่มความถี่ของศักยะงานให้ถี่ขึ้น และตามมาด้วยการหดตัวของกล้ามเนื้อ ในทางตรงกันข้าม ถ้าจุดเริ่มต้นดังกล่าวห่างจากระดับกั้น เช่น ช่วงที่สัตว์เกิดความหิว หรือกำลังอดอาหาร จะทำให้เกิดการเข้าใกล้ระดับกั้นน้อยลง ทำให้ความถี่ของศักยะงานลดลง การหดตัวของกล้ามเนื้อลดลง

เซลล์ตัวคุมจังหวะกับกล้ามเนื้อหัวใจเองมีความเหมือนกันตรงที่ปลอกใยกล้ามเนื้อจะเชื่อมต่อกันด้วยรอยต่อระหว่างเซลล์ (gap junctions) ที่ไอออนสามารถวิ่งผ่านเข้าออกได้ ทำให้กระแสไฟฟ้าที่เซลล์ตัวคุมจังหวะสร้างขึ้นสามารถวิ่งแพร่ไปยังเซลล์กล้ามเนื้อเรียบที่อยู่ข้างเคียง ถ้ากระแสไฟฟ้าที่ส่งไปใกล้เคียงกับระดับกั้นของกล้ามเนื้อเรียบ ทำให้เกิดการส่งศักยะงานขึ้น กล้ามเนื้อที่อยู่ในใยกล้ามเนื้อนั้นจะถูกกระตุ้น และถูกเหนี่ยวนำให้เกิดการหดตัวพร้อมกัน เหมือนเป็นหน่วยเดียวกัน (functional syncytium)

อัตรา หรือความถี่ของจังหวะการหดตัวในทางเดินอาหาร (rhythmic digestive contractile activities) เช่น การบีบรูด (peristalsis) ในกระเพาะ และกระเพาะหมัก การบีบเป็นปล้อง (segmentation) ของลำไส้เล็ก และ การบีบเป็นกระเปาะ (haustral contraction) ของลำไส้ใหญ่ขึ้นอยู่กับอัตราการเกิดศักย์ไฟฟ้าที่มาจากเซลล์ตัวคุมจังหวะ



(ก) **การบีบรูด:** ปล้องถัดไปในท่อทางเดินอาหารมีการบีบ และคลายตัว ทำให้อาหารเดินทางไปตามท่อ

(ข) **การบีบเป็นปล้อง:** ปล้องที่ไม่ได้อยู่ถัดกันในทางเดินอาหารบีบ และคลายตัว ทำให้อาหารเคลื่อนที่ไปข้างหน้า และกลับหลัง ทำให้อาหารผสม คลุกเคล้ากัน

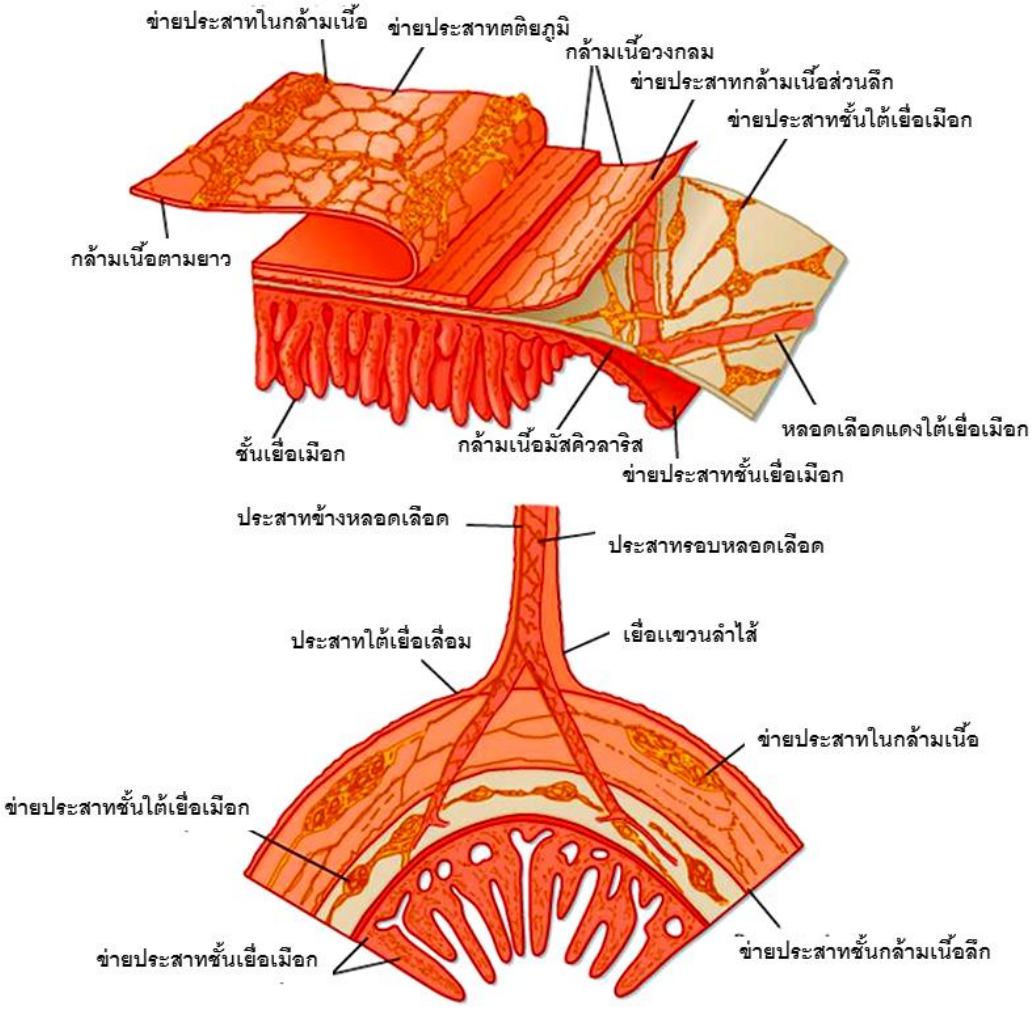
รูปที่ 12.25 การบีบตัวเพื่อไล่อาหารในลำไส้ (ที่มา: ดัดแปลงจาก Tenderness.co, 2016)

ความเข้ม (intensity) ของการหดตัวของกล้ามเนื้อขึ้นอยู่กับจำนวนของศักยะงานที่เกิดเนื่องจากคลื่นความต่างศักย์ระดับต่ำแตะระดับกั้น หรือขึ้นกับความนานที่กระตุ้นระดับกั้น ที่ระดับกั้น ประตูไอออนแคลเซียมชนิดศักย์ไฟฟ้ากระตุ้น (voltage-gated Ca^{2+} channels) จะถูกกระตุ้น ทำให้ไอออนแคลเซียมเคลื่อนที่เข้าไปในเซลล์กล้ามเนื้อเรียบ ยิ่งจำนวนศักย์เยื่อหุ้มเซลล์สูงขึ้น ยิ่งความเข้มข้นของไอออนแคลเซียมในน้ำในเซลล์สูงขึ้น จะมีการเคลื่อนที่ของไอออนสูงขึ้น การหดตัวของกล้ามเนื้อจะยิ่งแรงขึ้น

นอกจากนี้ ความแรงของการหดตัวยังขึ้นกับจำนวนของเส้นใยกล้ามเนื้อในอวัยวะ สัตว์แต่ละสปีชีส์มีมวลกล้ามเนื้อที่ผนังทางเดินอาหารในปริมาณต่างกัน เช่น คู่กล้ามเนื้อหนา-บางของกึ๋น หรือกระเพาะพักของนกกลุ่มไก่ฟ้า (ruffed grouse) ที่สามารถบดฉีกเมล็ดผลไม้ได้ ในขณะที่คู่กล้ามเนื้อนั้นหายไปในนกที่กินเนื้อเป็นอาหาร ซึ่งกระเพาะมีความใกล้เคียงกับสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม

ข่ายประสาทภายใน (intrinsic nerve plexus)

ในสัตว์มีกระดูกสันหลังข่ายประสาทที่มาเลี้ยงภายในผนังทางเดินอาหารทั้งหมดเรียกว่า ข่ายประสาทภายใน แบ่งออกได้เป็น 2 ส่วน คือ 1) ข่ายประสาทในกล้ามเนื้อ (myenteric plexus) หรือข่ายประสาทเออร์บัค (Auerbach's plexus) และ 2) ข่ายประสาทใต้เยื่อเมือก (submucous plexus) ซึ่งวิ่งเลี้ยงตลอดความยาวของระบบทางเดินอาหาร โดยข่ายประสาทเป็นการจัดเรียงตัวของร่างแหประสาท (nerve net) นั่นทำให้ระบบทางเดินอาหารมีความแตกต่างจากระบบร่างกายอื่น ๆ ตรงที่มีระบบประสาทอยู่ในผนังท่อทางเดินอาหาร (intramural nervous system) ที่บรรจุเซลล์ประสาทต่าง ๆ จำนวนมากไว้ภายในพอ ๆ กับที่ไขสันหลัง และทำให้เกิดการควบคุมการทำงาน โดยระบบทางเดินอาหารเอง ในสัตว์มีกระดูกสันหลัง กลุ่มของเส้นประสาททั้ง 2 ชุด จะอยู่ร่วมกัน จึงเรียกรวมกันว่าเป็น ระบบประสาทลำไส้ (enteric nervous system)

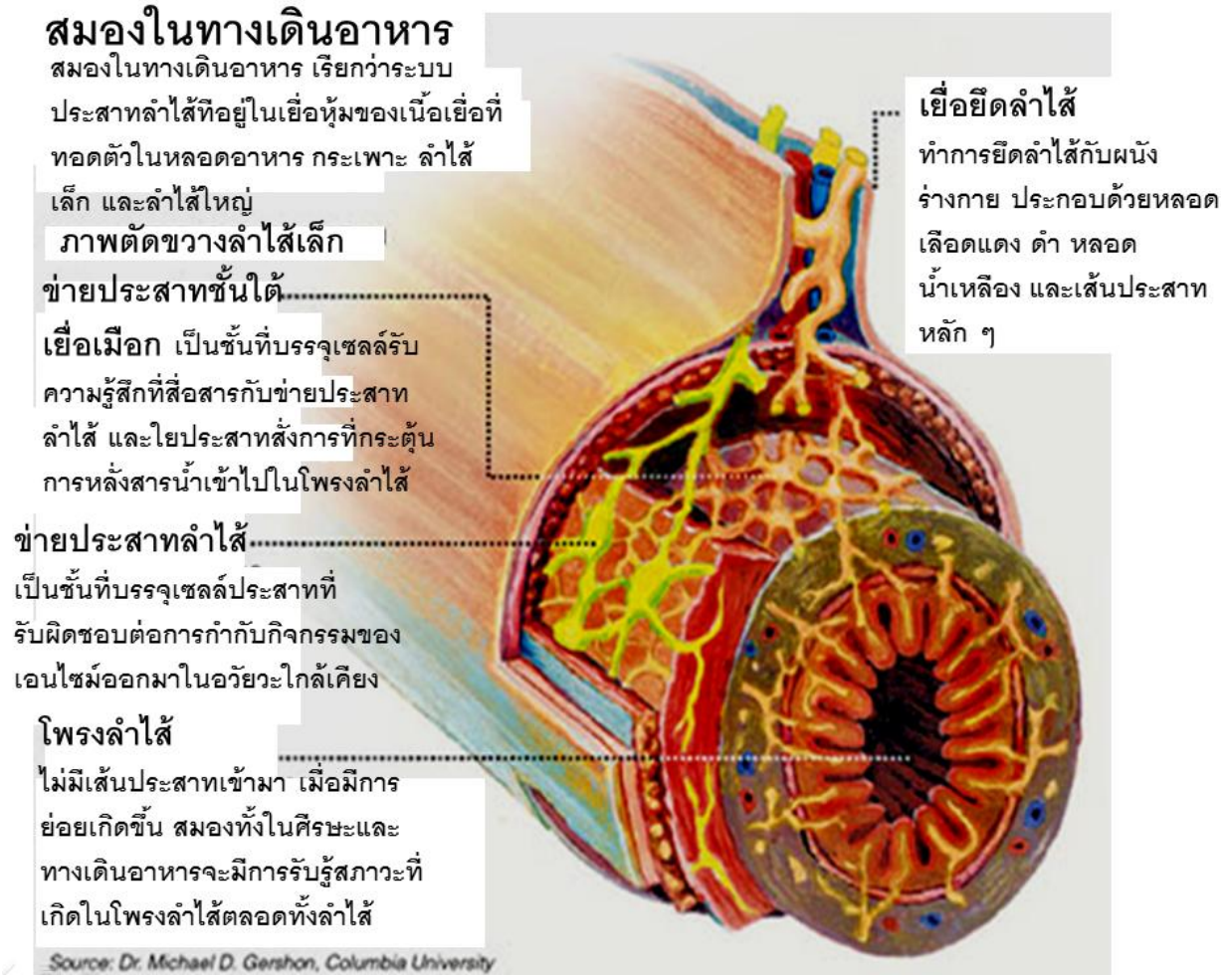


รูปที่ 12.26 ข่ายประสาทภายใน (Intrinsic nerve plexus) (ที่มา: ดัดแปลงจาก Berne และ Levy, 2008)

แมลงเองก็มีระบบประสาทควบคุมการทำงานของทางเดินอาหาร เช่นเดียวกับสัตว์มีกระดูกสันหลัง เรียกว่า ระบบประสาทสโทมาโทแกสทริก (stomatogastric nervous system) ซึ่งเป็นร่าแหของปมประสาทส่วนปลาย (peripheral ganglia) ตลอดความยาวของทางเดินอาหาร (gut)

ข่ายประสาทภายในมีผลต่อการทำงานทั้งหมดของระบบทางเดินอาหาร เซลล์ประสาทในข่ายประสาทภายในมีอยู่ด้วยกันหลายชนิด บางชนิดเป็นประสาทรับความรู้สึก มีตัวรับที่ตอบสนองต่อการกระตุ้นที่จำเพาะตรงตำแหน่งที่มันตั้งอยู่ ส่วนเซลล์ประสาทอื่นทำหน้าที่กระตุ้นเซลล์กล้ามเนื้อเรียบ และเซลล์ต่อมมีท่อ (exocrine cells) และเซลล์ต่อมไร้ท่อ (endocrine cells) ของระบบทางเดินอาหารที่มีผลต่อการเคลื่อนที่ การหลั่งน้ำย่อย และการหลั่งฮอร์โมนของระบบทางเดินอาหาร การรับ และส่งกระแสประสาทของระบบประสาทลำไส้เชื่อมต่อกับระบบประสาทส่วนกลางด้วยเซลล์ประสาทเชื่อมกลาง

เซลล์ประสาทนำคำสั่งออก (output neuron) มีทั้งที่เป็น เซลล์ประสาทกระตุ้น (excitatory neuron) และเซลล์ประสาทยับยั้ง (inhibitory neuron) เช่นใน เซลล์ประสาทลำไส้สัตว์มีกระดูกสันหลัง (vertebrate enteric neurons) จะหลั่งอะเซติลโคลีน ที่ทำหน้าที่กระตุ้นการบีบตัวของกล้ามเนื้อเรียบในระบบทางเดินอาหาร ในขณะที่สารสื่อประสาทตัวกลาง (neuromodulators) คือไนตริกออกไซด์ และเพปไทด์ที่ทำหน้าที่ในการขยายหลอดเลือดในลำไส้ (vasoactive intestinal peptide) ทำหน้าที่ร่วมกันเพื่อให้เกิดการคลายตัวของกล้ามเนื้อร่างแหประสาทภายใน (intrinsic nerve network) ทำงานตอบสนองกิจกรรมต่าง ๆ ของท่อทางเดินอาหาร เช่น เมื่ออาหารอยู่ในหลอดอาหารจะมีการบีบตัวของกล้ามเนื้อหลอดอาหาร เพื่อให้เกิดการผลักอาหารให้เคลื่อนผ่านไปยังส่วนถัดเข้าไป โดยการทำงานควบคุมของข่ายประสาทภายใน โดยเส้นประสาทภายนอก (extrinsic nerve) จะทำหน้าที่กระทบกับการทำงานของเส้นประสาทภายใน (intrinsic nerve)



รูปที่ 12.27 ระบบประสาทลำไส้ (enteric nervous system) (ที่มา: ดัดแปลงจาก Micarelli, 2015)

เส้นประสาทภายนอก (extrinsic nerve)

ในสัตว์มีกระดูกสันหลังจะมีเส้นใยประสาทจากทั้ง 2 สาขาของระบบประสาทอิสระที่มีจุดเริ่มต้นอยู่ภายนอกทางเดินอาหาร และเลี้ยงอวัยวะในระบบทางเดินอาหารหลายชนิด ประสาทอิสระมีผลต่อทางเดินอาหารทั้งในแง่การเคลื่อนที่ และการหลั่งสารต่าง ๆ โดยไปเพิ่มการทำงานของข่ายประสาทภายใน ไปเปลี่ยนแปลงระดับการหลั่งของฮอร์โมนที่สร้างในทางเดินอาหาร หรือในบางครั้ง ไปมีผลควบคุมการทำงานของกล้ามเนื้อ และต่อมต่าง ๆ โดยตรง

โดยทั่วไป ทั้งเส้นประสาทซิมพาเทติก และพาราซิมพาเทติกจะไปเลี้ยงเนื้อเยื่อ เพื่อทำหน้าที่ตรงดันข้ามกัน นั่นคือ ระบบประสาทซิมพาเทติกสู้หรือถอย (fight-or-flight sympathetic nervous system) จะทำหน้าที่ยับยั้ง หรือลดการไหลเวียนเลือดที่เข้ามาทางเดินอาหาร และลดการเคลื่อนที่ของทางเดินอาหาร ในขณะที่ระบบประสาทพาราซิมพาเทติกพักผ่อนและย่อยอาหาร (rest-and-digest parasympathetic nervous system) จะทำหน้าที่ตรงกันข้าม นั่นคือ ทำให้เกิดความเงียบ และทำให้สถานการณ์ผ่อนคลาย เมื่อการย่อยอาหารเกิดได้อย่างเหมาะสมแล้ว ทั้งนี้ เส้นประสาทพาราซิมพาเทติกที่มาเลี้ยงทางเดินอาหาร เป็นสาขาของเส้นประสาทเวกัส มีผลต่อการเพิ่มการบีบตัวของกล้ามเนื้อเรียบ เพื่อให้ทางเดินอาหารมีการเคลื่อนไหว กระตุ้นการหลั่งน้ำย่อย และฮอร์โมนในทางเดินอาหาร ส่วนที่เป็นเส้นใยประสาทหลังปมประสาทพาราซิมพาเทติกจะกลายเป็นส่วนหนึ่งของข่ายเส้นประสาทภายใน (intrinsic nerve plexuses) โดยเซลล์ประสาทส่งออกภายในข่ายประสาทจะหลั่งอะเซติลโคลีน (acetylcholine-secreting output neurons) ทำให้เกิดรีเฟล็กซ์เฉพาะที่ (local reflexes) โดยการทำงานประสานกับข่ายประสาทภายใน และการกระตุ้นจากเส้นประสาทเวกัสที่ทำหน้าที่ผ่านข่ายประสาทภายในด้วย

ระหว่างการทำงานของระบบประสาทซิมพาเทติก และพาราซิมพาเทติก ระบบประสาทอิสระจะช่วยให้เกิดการทำงาน ย่อยและดูดซึมอาหาร เพื่อประสานการทำงานของทางเดินอาหารในแต่ละส่วนให้สอดคล้องกัน เช่น เมื่อเกิดรีเฟล็กซ์ของการเคี้ยวอาหารเพิ่มขึ้น จะไม่มีเพียงน้ำลายเท่านั้นที่หลั่ง แต่ยังมีการหลั่งของสารจากกระเพาะตับอ่อน และตับ ผ่านรีเฟล็กซ์เวกัสที่เป็นการเตรียมพร้อมเมื่ออาหารผ่านเข้ามายังส่วนถัดมา ส่วนหน้าที่อื่นจะเกี่ยวข้องกับการมองเห็น และสิ่งอื่น ๆ ที่อยู่นอกเหนือจากระบบทางเดินอาหาร เช่นประสาทเวกัสจะเพิ่มการหลั่งน้ำย่อยในทางเดินอาหารทันทีที่สัตว์เกี่ยวข้องกับอาหาร แม้ว่าจะเป็นเพียงช่วงที่สัตว์มองเห็น หรือได้กลิ่นอาหาร

ที่ผนังของทางเดินอาหารจะมีตัวรับความรู้สึก (sensory receptors) ที่ตอบสนองต่อการเปลี่ยนแปลง ทั้งที่เป็นสารเคมี และเชิงกลอยู่ด้วยกัน 3 ชนิด คือ

1. ตัวรับสัญญาณเคมี (chemoreceptors) ที่มีความไวต่อส่วนประกอบทางเคมีภายในท่อทางเดินอาหาร
2. ตัวรับเชิงกล (mechanoreceptors) หรือตัวรับแรงกด (pressure receptors) ที่ไวต่อการยืด หรือขยายตัวของผนังทางเดินอาหาร
3. ตัวรับความดันออสโมซิส (osmoreceptors) ไวต่อออสโมลาริตี (osmolarity) ในสารน้ำที่เปลี่ยนแปลงไป ของสารที่อยู่ในท่อท่งเดินอาหาร

เมื่อตัวรับถูกกระตุ้น จะทำให้เกิดรีเฟล็กซ์ประสาท (neural reflexes) หรือการหลั่งของฮอร์โมน หรือทั้ง 2 อย่าง ที่ทำให้เกิดการทำงานของเซลล์แสดงดอก (effector cells) ในระดับต่าง ๆ ซึ่งเซลล์แสดงผลเหล่านี้ประกอบด้วยเซลล์กล้ามเนื้อเรียบ (ที่เกี่ยวข้องกับการเคลื่อนที่ของทางเดินอาหาร) เซลล์ต่อมมีท่อต่าง ๆ (เกี่ยวข้องกับการหลั่งน้ำย่อยในทางเดินอาหาร) และเซลล์ของต่อมไร้ท่อ (ตอบสนองต่อการหลั่งฮอร์โมนในทางเดินอาหาร)

อวัยวะในระบบทางเดินอาหาร

จากที่กล่าวมาทั้งหมด ทำให้เราทราบว่าการควบคุมการทำงานของทางเดินอาหารเป็นงานที่ซับซ้อน มีการทำงานจากส่วนต่าง ๆ สอดประสานร่วมกันเป็นจังหวะ เพื่อให้เกิดการย่อย และดูดซึมอาหารอย่างมีประสิทธิภาพ โดยไม่มีระบบอื่นใดที่มีการทำงานอย่างสอดประสานคาบเกี่ยวเท่า จากนี้จะเป็นรายละเอียดของอวัยวะในระบบทางเดินอาหาร เริ่มตั้งแต่ส่วนต้น คือ ปาก ไปจนกระทั่งส่วนท้าย คือ ทวารหนัก โดยเน้นที่สัตว์มีกระดูกสันหลัง และแมลง

ปาก (mouth)

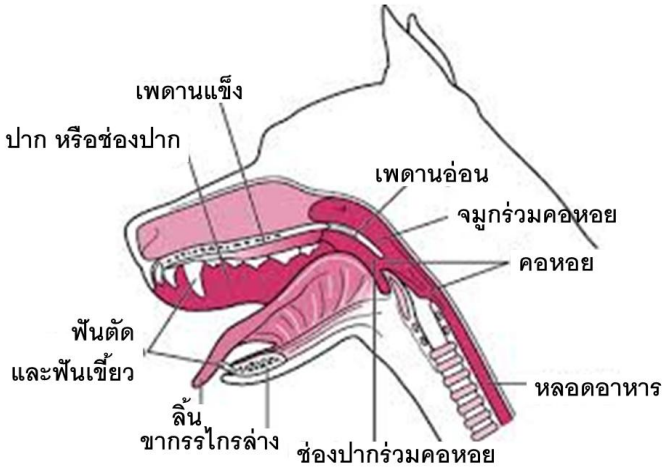
เนื่องจากสัตว์กินอาหารหลากหลายชนิด จึงมีความหลากหลายในการได้มาซึ่งอาหาร สัตว์ทำการฉีก และตัดอาหารโดยใช้อุปกรณ์อย่างฟัน หรือส่วนพิเศษ (specialized appendages) อื่น ๆ ในการฉีกอาหารที่มีขนาดใหญ่ให้เป็นชิ้นเล็กลง ก่อนที่จะเข้าสู่ขบวนการกินในลำดับต่อไป ในแมลงเช่น พวกตั๊กแตนตำข้าว (locust) จะมี

ขากรรไกรล่าง (mandible) ที่พัฒนาขึ้นมาเพื่อใช้ในกาตัด และบดอาหาร อวัยวะพิเศษอื่น ๆ ที่ช่วยในการลดขนาดของอาหาร ได้แก่ ท่อดูด (suckling tubes) ฟันที่ยื่นเหมือนสิ่วหน้าแบน (chisels) หรือฟันที่สร้างจากไคทิน (chitinous teeth) พวกปรสิตภายนอกจะสร้างส่วนพิเศษของช่องปาก เพื่อให้สามารถดูดเลือด หรือของเหลวอื่น ๆ จากร่างกายของสัตว์ที่มันเกาะ ตัวอย่างคือ ยุงที่เกาะบนผิวหนังของเหยื่อ แล้วยื่นส่วนของปากที่แหลมคล้ายเข็มซึ่งมีอยู่ถึง 6 หน่วย โดยท่อเมื่อเจาะผ่านเข้าไปในผิวหนังของสัตว์แล้ว จะมีอยู่ 1 หน่วย ที่จะปล่อยสารกันเลือดเป็นลิ่มออกมา ทำให้สัตว์เกิดอาการคันเมื่อถูกยุงกัด และโดยเส้นทางนี้ ยุงยังสามารถส่งต่อเชื้อแปลกปลอม เช่น มาเลเรีย ไข้สมองอักเสบ และไข้เหลืองเข้าไปในร่างกายสัตว์ โดยมีเฉพาะยุงตัวเมียเท่านั้นที่ก่อให้เกิดความรำคาญ เนื่องจากยุงตัวเมียต้องการโปรตีนมากเป็นพิเศษเพื่อการวางไข่ ส่วนยุงตัวผู้กินน้ำหวาน

ปาก และช่องปาก (mouth and oral cavity) เป็นส่วนแรกที่ทำหน้าที่รับอาหารเพื่อที่จะส่งผ่านไปยังส่วนอื่นของทางเดินอาหาร ซึ่งอาจจะมีความพิเศษ เช่นช่องปากของงูที่ต้องกินอาหารที่มีน้ำหนักมากกว่าน้ำหนักของมันเองถึง 1.5 เท่า ทำให้ขากรรไกรของงูสามารถเปิดกว้างได้มากกว่า 130^{o} เมื่อเปรียบเทียบกับขากรรไกรของมนุษย์ ที่สามารถเปิดอ้าได้เพียง 30^{o} โดยงูจะมีขากรรไกรที่เปิดพับได้ (hinged jaws) ตรงกันข้ามกับสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม ที่มีกระดูกขากรรไกรท่อนเดียว นอกจากนั้น งูยังมีฟันที่โค้งงอ ชี้ไปด้านหลัง ทำหน้าที่ฝังตัวเข้าไปในเหยื่อ และขากรรไกรล่างยังสามารถแยกออกเป็น 2 ส่วนได้ โดยทั้ง 2 ส่วนเชื่อมต่อกัน ด้วยเส้นใยอีลาสติกทำให้ส่วนหัวของงูสามารถขยายได้รอบตัวเหยื่อของมัน รวมถึงกล้ามเนื้อของแก้ม และคอที่สามารถจะผลักให้หัวของเหยื่อผ่านเข้าไปยังส่วนของหลอดอาหารต่อไป

แม้ว่านกจะไม่มีฟัน แต่จะงอยปากของนกก็สามารถโอบคลุมอาหารได้ จะงอยปากของนกมีลักษณะยืดหยุ่นได้ และมีวิวัฒนาการมาอย่างยาวนาน จนกระทั่งเหมาะสมกับพฤติกรรมการกินของนก เช่นพวกนกที่กินพืชเป็นอาหาร จะงอยปากจะมีขนาดใหญ่ เหมือนปากคีบขนาดใหญ่ ในขณะที่นกกินเนื้อเป็นอาหาร จะงอยปากจะแหลม เพื่อใช้เป็นส่วนที่ฉีกเนื้อสัตว์ จะงอยปากของสัตว์ปีกบางชนิด เช่นในเป็ด และห่าน มีเส้นประสาทมาเลี้ยงจำนวนมาก ทำให้รับความรู้สึกได้ดี โดยความหนาแน่นของตัวรับรู้เชิงกลที่ส่วนปลายจะงอยปากจะมีมากกว่าเส้นประสาทที่มาเลี้ยงที่ปลายนิ้วชี้ของมนุษย์

ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม ปากจะถูกล้อมรอบเป็นวงแหวนโดยกล้ามเนื้อริมฝีปาก เพื่อช่วยในการนำอาหารเข้าปาก การกัด และการขนส่งอาหารเข้าไปในปาก เช่น ม้าที่ดึงเอาอาหารโดยริมฝีปากจะช่วยในการเคลื่อนของอาหารเข้าไปในริมฝีปาก ทำหน้าที่ที่ไม่เกี่ยวข้องกับการย่อยอาหาร แต่สำคัญในแง่การสื่อสาร เช่นการแสดงออกทางสีหน้าและการออกเสียง



รูปที่ 12.28 ส่วนประกอบของปากและช่องปากในสุนัข (ที่มา: ดัดแปลงจาก Michael Havens, 2014)

เพดาน (palate) เป็นส่วนโค้งด้านบนของช่องปาก เป็นส่วนที่แยกช่องปากกับทางเดินอากาศในช่องจมูก ทำให้สัตว์สามารถหายใจ และเคี้ยวอาหาร หรือดูดอาหารได้พร้อมกัน ในส่วนหน้าของช่องปาก เพดานจะมีลักษณะแข็ง เนื่องจากมีโครงสร้างเป็นกระดูก จึงเรียกว่า เพดานแข็ง (hard palate) ส่วนที่ไม่มีกระดูกอยู่ส่วนท้ายของช่อง

ปาก เรียกว่า เพดานอ่อน (soft palate) ในสัตว์ปีกส่วนใหญ่จะไม่มีเพดานอ่อน และเพดานแข็งจะแยกออกเป็นช่องที่ใช้ตดต่อกับโพรงจมูก ในนก ส่วนล่างของช่องปากจะเป็นเยื่อ (membranous) และในบางสปีชีส์ เช่นนกกระทุง (pelicans) จะมีส่วนที่ใช้สะสม (storage cavity) ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมจะมีส่วนที่ยื่นลงมาจากเพดานอ่อนส่วนท้ายของลำคอ (dangling projection) ห้อยแกว่งไปมาได้ เรียกว่า ลิ้นไก่ (uvula) มีบทบาทสำคัญ คือ ใช้ในการปิดส่วนของทางขึ้นช่องจมูกเมื่อมีการกลืนอาหาร

คอหอย หรือลำคอ (pharynx/throat) เป็นช่องที่อยู่ส่วนท้ายของช่องปาก ในสัตว์มีกระดูกสันหลังทำหน้าที่เป็นทางผ่านของอาหารจากปากไปยังหลอดอาหาร และทางผ่านของอากาศ (เป็นช่องทางให้น้ำผ่านเข้าไปยังเหงือกของปลา และนำอากาศเคลื่อนที่จากช่องจมูกไปยังหลอดลม) ในแมลงบางชนิด จะมีปั๊มคอหอย (pharyngeal pump) และปั๊มซิบาเรียล (cibarial pump) ที่ช่วยในการดูดอาหาร และช่วยให้เกิดการเคลื่อนผ่านเข้าไปในหลอดอาหารได้

การเคี้ยว (mastication)

การเคี้ยวอาหารเป็นขั้นตอนแรกในการย่อยอาหาร เป็นการเคลื่อนไหวของช่องปากที่มีผลให้อาหารถูกหั่น ฉีก บด และผสมกันโดยส่วนประกอบพิเศษในช่องปาก เช่นฟันของปลา สัตว์ครึ่งบกครึ่งน้ำ และสัตว์เลื้อยคลาน จะมีลักษณะพิเศษที่สามารถยึด และฉีกอาหารได้ ส่วนฟันตัด (incisors) ของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม ทำหน้าที่ในการยึดและคาบอาหารไว้ ส่วนฟันตัดของพวกสัตว์ฟันแทะจะงอกเพิ่มได้ตลอดชีวิต ในสัตว์กินเนื้อเป็นอาหาร ฟันเขี้ยว (canine teeth) จะถูกออกแบบมาเพื่อการฉวย ฉีก ขบเหยื่อ ส่วนพวกเคี้ยวเอื้องจะมีฟันที่เฉพาะ โดยจะไม่มีฟันตัดและเขี้ยวด้านบน ฟันตัดด้านล่างของพวกเคี้ยวเอื้องจะกัดอาหารกระทบกับเหงือกที่แข็งแรง หรือแผ่นเหงือกแข็ง (dental pad) ของขากรรไกรด้านบน นอกจากนี้ ยังทำการนำอาหารเข้าไปในช่องปากโดยอาศัยลิ้น และริมฝีปาก จากนั้นจึงจะมีการตัด หรือฉีกอาหารด้วยฟันตัดด้านล่าง และแผ่นเหงือกแข็งด้านบน พวกสัตว์กินพืชจะมีช่องว่างหรือช่องฟันห่าง (diastema) ยาว คือ ยืดขยายไปตั้งแต่ฟันหน้า ฟันที่ส่วนแก้ม (cheek teeth) ได้แก่ ฟันกรามน้อย (premolar) และฟันกราม (molar) บนแต่ละข้างของขากรรไกร ฟันกรามทำหน้าที่บดอาหารให้มีขนาดเล็กลง แม้ว่าจะมีความยาว แต่ก็มีความผันแปรกันไปในแต่ละสปีชีส์ และความเหมาะสมกับชนิดอาหารที่สัตว์กิน การเคลื่อนที่ง่าย ๆ โดยการขยับขึ้นลงของฟันกรามในสัตว์กินเนื้อ และในสัตว์ที่กินทั้งเนื้อและพืช ไม่เพียงพอที่จะบดอาหารที่มีความแข็ง หรืออาหารหยาบ ทำให้สัตว์กินพืชมีการเคลื่อนที่ของฟันโดยการเลื่อนไปทางด้านข้างด้วย กรามบนจะมีขนาดใหญ่ และกว้างกว่ากรามล่างเล็กน้อย และเมื่อมีการเคี้ยวอาหาร จะเกิดทีละข้างของแก้ม เนื่องจากมีการเคลื่อนที่ของขากรรไกรไปทางด้านข้าง และฟันส่วนที่อยู่ข้างแก้มมีขอบ และความคมอยู่ ซึ่งสามารถทำให้เกิดการบาดเจ็บแก่ลิ้น และกระพุ้งแก้มได้

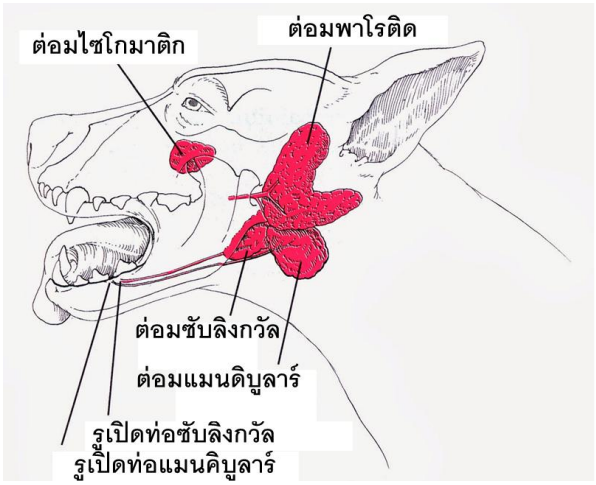
วาฬบาลีน (Baleen whales, Mysticeti) มีแผ่นบาลีนที่เกิดจากการเชื่อมกันของแผ่นเคอราทินที่ห้อยลงมาจากขากรรไกรเข้าไปในฟัน ทำหน้าที่ในการกรองอาหาร สัตว์ทะเลเล็ก ๆ เช่น เคย (krill) และปลาต่าง ๆ สำหรับสัตว์ที่เป็นพวกกินอาหารโดยการกรอง (filter feeding)

การเคี้ยวนอกจากจะช่วยลดขนาดของอาหารที่สัตว์กินเข้าไป ยังทำให้เกิดการผสมผสานของอาหารกับน้ำลาย และยังช่วยกระตุ้นต่อมรับรสซึ่งจะไปมีผลในการกระตุ้นให้เกิดการหลั่งน้ำลาย น้ำย่อยจากกระเพาะ น้ำดี เพื่อให้เกิดการเตรียมพร้อมเมื่ออาหารผ่านเข้ามายังส่วนนั้น ๆ สัตว์กินเนื้อจะไม่เคี้ยวอาหาร และผสมอาหารกับน้ำลาย แต่จะกลืนอาหารเข้าสู่หลอดอาหารเลย ส่วนพวกสัตว์เคี้ยวเอื้องเอง ก็เคี้ยวอาหารเพียงเล็กน้อยก่อนจะกลืน เพื่อที่จะให้มีการบดย่อยอาหารให้มีขนาดเล็กลง เพื่อให้สามารถเกิดเป็นก้อนอาหาร (bolus) มีเพียงสัตว์เคี้ยวเอื้องที่สามารถจะขย้อนอาหารที่มีลักษณะเป็นก้อนอาหารกลับมาจากกระเพาะ เข้ามายังปากอีกครั้ง เพื่อให้เกิดการเคี้ยวอาหารอีกครั้ง ในทางตรงกันข้าม ม้าจะเคี้ยวอาหารอย่างทั่วถึง ก่อนที่จะกลืนอาหารเข้าไปในหลอดอาหาร

การเคี้ยวอาหารถูกควบคุมโดยศูนย์ควบคุมการเคี้ยว (chewing center) ในก้านสมองส่วนท้าย (medulla oblongata) หลังจากมีอาหารปรากฏในช่องปาก จะไปกระตุ้นตัวรับเชิงกลผ่านวิถีประสาทนำเข้าไปยังก้านสมองส่วนท้าย ทำให้เกิดการกระตุ้นเซลล์ประสาทสั่งการให้เกิดการเปิดของช่องปาก และยับยั้งเซลล์ประสาทสั่งการที่เกี่ยวข้องกับการปิดของช่องปาก

น้ำลาย (saliva) หลั่งออกมาในช่องปากโดยต่อมน้ำลายที่ตั้งอยู่นอกช่องปาก และหลั่งน้ำย่อยออกมาผ่านท่อน้ำลายสั้น ๆ ในแมลงจะพบท่อน้ำลายที่มาจากต่อมน้ำลาย เป็นคู่แล้วมารวมกันเป็นท่อเดี่ยว (common duct) ที่มีช่องเปิดใกล้ ๆ กับกลีบล่าง (labium) หรือบริเวณคอหอยส่วนกล่องเสียง (hypopharynx mouthpart)

เซลล์ในต่อมน้ำลายของสัตว์มีกระดูกสันหลัง จะแบ่งออกเป็น 2 ชนิดด้วยกัน คือ 1) ชนิดที่สร้างน้ำลายใส (serous product) ที่มีเอนไซม์ช่วยในการย่อยอาหารอยู่เป็นจำนวนมาก และ 2) ชนิดที่สร้างน้ำลายเหนียว (mucous product) ที่มีความเข้มข้น และลื่น ในไก่ ไม่มีเซลล์หลั่งน้ำใส (serous cells) ทำให้การผลิตน้ำลายในแต่ละวัน มีเพียงเล็กน้อย ทำหน้าที่หล่อลื่นอาหารที่ไก่กินเข้าไปเพื่อให้สะดวกต่อการกลืน ความชุ่มชื้นในอาหารจะเกิดขึ้นเมื่ออาหารผ่านเข้าไปยังกระเพาะพักแล้ว ต่อมน้ำลายของพวกนกแอ่น (swifts) และนกนางแอ่น (swallows) จะขยายขนาดขึ้นเมื่อเข้าสู่ฤดูสร้างรัง (nest-building season) ตัวอย่างเช่น ต่อมน้ำลายของนกนางแอ่นสร้างรัง (edible-nest swiftlet) ที่มีขนาดใหญ่ขึ้น 50 เท่า ในช่วงที่นกทำรัง เนื่องจากต้องใช้น้ำลายเป็นตัวเชื่อมวัสดุทำรัง (cemented saliva) ที่พบเป็นส่วนประกอบหลักในซุปรังนก



รูปที่ 12.29 ต่อมน้ำลายในสุนัข (ที่มา: ดัดแปลงจาก Birchard, 2013)

น้ำลายของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมประกอบด้วย น้ำ 99.5% ส่วนที่เหลือ 0.5% จะเป็นอิเล็กโทรไลต์ และโปรตีน ส่วนออสโมลาริตี (osmolarity) ของน้ำลายเมื่อเทียบกับพลาสมาจะแตกต่างกันไปในสัตว์แต่ละชนิด หรือสปีชีส์ นั่นคือ พบตั้งแต่น้ำลายมีความดันออสโมซิสต่ำกว่าเลือด (hypotonic) จนกระทั่งน้ำลายมีความดันออสโมซิสสูงกว่าเลือด (hypertonic) แต่โดยส่วนใหญ่น้ำลายของสัตว์เคี้ยวเอื้องจะมีความดันออสโมซิสเสมอเลือด (isotonic) ส่วนในสุนัข และแมวนั้น น้ำลายจะมีความดันออสโมซิสต่ำกว่าเลือด เมื่อเทียบกับพลาสมา หน้าที่ของน้ำลายโดยทั่วไป มีดังนี้

1. ช่วยในการกลืน โดยทำให้อาหารมีความชุ่มชื้น ทำให้อาหารจับตัวกันเป็นก้อน และช่วยในการหล่อลื่น (พบในสัตว์มีกระดูกสันหลัง แต่ไม่พบในแมลง) โดยการสร้างน้ำลายชนิดเหนียว

2. ในสัตว์ส่วนใหญ่ (ยกเว้นพวกเคี้ยวเอื้อง) น้ำลายจะเริ่มทำหน้าที่ย่อยอาหาร ตั้งแต่อาหารยังอยู่ในช่องปาก โดยการทำงานของแอมีเลสในน้ำลาย (salivary amylase) หรือเอนไซม์ย่อยแป้งให้ได้เป็นน้ำตาลไดแซ็กคาไรด์ คือ มอลโทส ที่ประกอบด้วยกลูโคส 2 โมเลกุล ส่วนในแมลง ต่อมน้ำลายทั้งจากเซลล์ของต่อมน้ำลาย และทางเดินอาหารส่วนกลางสามารถสร้างแอมีเลสได้ ในผึ้งบางสายพันธุ์ต่อมน้ำลายจะสร้างอินเวอร์เทส (invertase) ที่ทำหน้าที่ย่อยซูโครสที่ผึ้งกินได้จากน้ำหวานต่าง ๆ น้ำลายของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมบางชนิดจะสร้างเอนไซม์ที่ย่อยไขมันเรียกว่า ลิเพสในน้ำลาย (lingual lipase)

3. น้ำลายทำหน้าที่เป็นสารฆ่าเชื้อแบคทีเรีย (antibacterial action) โดยใช้การทำงาน 2 ประการ คือ 1) ไลโซไซม์ (lysozyme) ทำหน้าที่ทำลายแบคทีเรีย โดยการทำลายผนังเซลล์ของแบคทีเรีย และ 2) ทำการชะล้าง (rinse) เอาอาหารของแบคทีเรียออกไปจากช่องปาก

4. น้ำลายทำหน้าที่เป็นสารละลายโมเลกุล ที่กระตุ้นต่อมรับรส ที่จะมีเฉพาะโมเลกุลที่อยู่ในรูปสารละลายเท่านั้นที่สามารถทำปฏิกิริยากับตัวรับที่ต่อมรับรสได้ สามารถพิสูจน์ได้โดยการปล่อยให้ลิ้นแห้งแล้วทำการหยดน้ำตาลลงไปบนลิ้น ลิ้นจะไม่รับรู้รสหวานจนกว่าน้ำตาลจะเริ่มมีการละลาย

5. น้ำลายทำหน้าที่รักษาความชุ่มชื้นของช่องปาก และช่วยในการออกเสียง โดยช่วยในการเคลื่อนที่ของริมฝีปาก และลิ้น

6. น้ำลายเต็มไปด้วยไบคาร์บอเนตบัฟเฟอร์ (bicarbonate buffer) ที่ช่วยปรับกรดในช่องปาก ที่เกิดจากอาหาร และการทำงานของแบคทีเรียในช่องปาก ให้กลับมาอยู่ในสภาวะปรกติ ในสัตว์เคี้ยวเอื้องไบคาร์บอเนตในน้ำลาย (salivary bicarbonate) ทำหน้าที่ในการปรับสมดุลเมื่อของเหลวในกระเพาะหมักมีค่าพีเอชที่สูงขึ้น ทำหน้าที่ควบคุมสมดุลกรด-ด่างให้เหมาะสมต่ออาหารที่อยู่ในกระเพาะหมัก

7. น้ำลายช่วยในการควบคุมอุณหภูมิกายในสัตว์ที่ไม่มีต่อมเหงื่อ โดยทั่วไป สัตว์ปีก และสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมจะไม่มีต่อมเหงื่อ และมีการลดอุณหภูมิกายโดยการหอบเพื่อระบายความร้อนออกโดยการระเหย เช่นในจิงโจ้ ที่จะพ่นน้ำลายไปทั่วตัวเมื่ออุณหภูมิภายนอกสูงกว่าที่จะดำรงชีวิตได้อย่างปรกติ

8. สัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังส่วนใหญ่ ใช้น้ำลายในจุดประสงค์ที่สำคัญอื่น ๆ รวมถึงการสร้างสารพิษเพื่อให้เหยื่อเป็นอัมพาต หรือฆ่าเหยื่อให้ตาย การสร้างสารกันเลือดเป็นลิ่ม (anticoagulant) ในยุง และปลิง การสร้างไหมในสัตว์กลุ่ม Lepidoptera, Hymenoptera และ Trichoptera จะมีต่อมสำหรับสร้างเส้นใยโปรตีน เพื่อใช้ในการสร้างเปลือกหุ้มอาหาร (cocoons) และรัง (shelters) ส่วนแมลงหนอนปลอกน้ำชักใย (net-spinning caddisflies) ใช้ไหมในการจับเหยื่อเป็นอาหาร

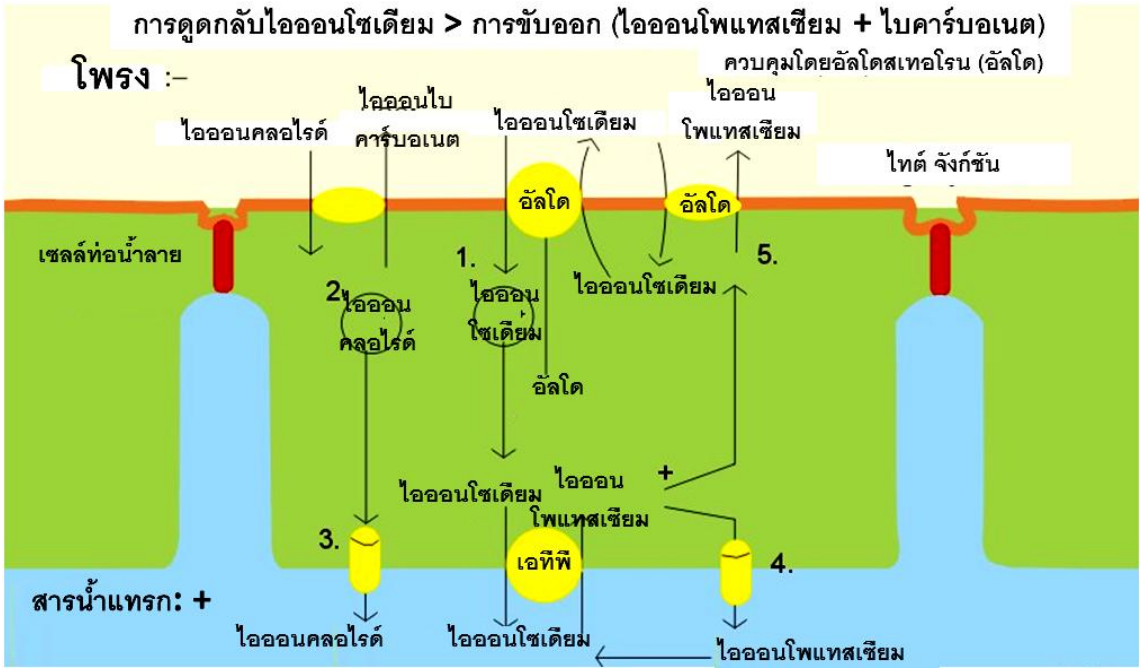
ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมกระเพาะเดี่ยว (nonruminant mamals) น้ำลายไม่มีความสำคัญต่อการย่อย และดูดซึมอาหาร เนื่องจากเอนไซม์ที่มีความสำคัญต่อการย่อยอาหารมาจากตับอ่อน และลำไส้เล็ก ซึ่งสามารถย่อยอาหารได้ แม้จะไม่มีเอนไซม์จากต่อมน้ำลาย และกระเพาะ ส่วนต่อมน้ำลายของสัตว์เคี้ยวเอื้องจะสร้างน้ำลายที่มีฤทธิ์เป็นด่าง เมื่อมีการกลืนเข้าไปในกระเพาะ จะช่วยให้เกิดการย่อยเซลลูโลสโดยแบคทีเรียในทางเดินอาหาร น้ำลายที่มีฤทธิ์เป็นไบคาร์บอเนต และฟอสเฟตจะทำหน้าที่ปรับพีเอช (buffer) ความเป็นกรดที่เกิดขึ้นระหว่างที่มีกระบวนการหมัก และทำหน้าที่รักษาพีเอช ในกระเพาะส่วนรูเมนเรติคิวลัม (ruminoreticulum) ของสัตว์เคี้ยวเอื้อง เนื่องจากช่วงความเป็นกรด-ด่างแคบ ๆ นี้ ทำให้แบคทีเรียในทางเดินอาหารสามารถนำยูเรียมาสังเคราะห์เป็นโปรตีนได้ด้วย

รูปที่ 12.30 กระบวนการสร้างน้ำลาย (ที่มา: ดัดแปลงจาก Paulev และ Zubieta-Calleja, 2004)

การหลั่งน้ำลายของสัตว์มีกระดูกสันหลังจะอยู่ภายใต้การควบคุมของระบบประสาท ยกเว้นในสัตว์เคี้ยวเอื้องที่ต่อมน้ำลายหน้าหู หรือต่อมพาโรติด (parotid gland) จะหลั่งน้ำลายโดยไม่จำเป็นต้องมีการกระตุ้นจาก

ระบบประสาท แต่นอกจากนั้น จะเกิดการหลั่งน้ำลายเนื่องจากรีเฟล็กซ์ระบบประสาท (nervous system reflex) และอิทธิพลของฮอร์โมนที่ควบคุมการย่อยอาหารตลอดทั้งทางเดินอาหาร

การหลั่งน้ำลายในสัตว์มีกระดูกสันหลังจะเกิดขึ้นอย่างต่อเนื่อง แม้จะไม่พบการกระตุ้นจากภายนอก ทั้งนี้เนื่องจากยังคงมีการกระตุ้นในระดับต่ำ ๆ จากส่วนปลายเส้นประสารทพาราซิมพาเทติกที่วิ่งมาสิ้นสุดที่ต่อมน้ำลาย การหลั่งเป็นปรกตินี้ มีความสำคัญในการรักษาความชุ่มชื้นของช่องปาก และคออยู่ตลอดเวลา ค่าการหลั่งน้ำลายพื้นฐาน (basal salivary secretion) ในมนุษย์อยู่ที่ 5 มล.ต่อนาที และสามารถเพิ่มขึ้นมาเป็น 5 มล.ต่อนาทีได้ เมื่อมีการกระตุ้นให้เกิดการหลั่ง เช่นการกินอาหารที่มีรสเปรี้ยว เช่นมะนาว การหลั่งน้ำลายในพวกสัตว์เคี้ยวเอื้องซึ่งมีปริมาณมาก จนถือว่าเป็นระบบไหลเวียนของเหลว และอิเล็กโทรไลต์ลำดับที่ 2 ของร่างกาย (second circulation system) ในโค กระบือมีการหลั่งน้ำลาย 140 ลิตรต่อวัน ส่วนแกะ และม้าจะหลั่งน้ำลายประมาณ 10 ลิตรต่อวัน พบว่ามากกว่า 50% ของไอออนโซเดียมภายนอกเซลล์ในสัตว์จะอยู่ในส่วนประกอบที่อยู่ในกระเพาะหมัก (รูเมน) ในสัตว์เคี้ยวเอื้องอยู่ตลอดเวลา ในขณะที่น้ำในร่างกายจำนวนครึ่งหนึ่งจะผ่านจากต่อมน้ำลายไปยังกระเพาะหมักในแต่ละวัน

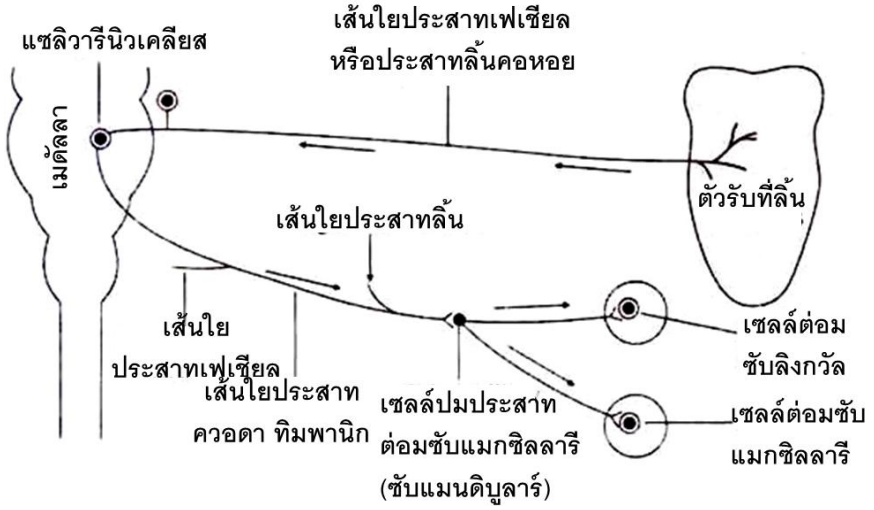


รูปที่ 12.31 กระบวนการหลั่งน้ำลาย (ที่มา: ดัดแปลงจาก Paulev และ Zubieta-Calleja, 2004)

เพื่อให้เกิดการหลั่งน้ำลายในระดับต่ำตลอดเวลา การหลั่งลายจะถูกควบคุมโดยรีเฟล็กซ์การหลั่งน้ำลาย (salivary reflexes) 2 ชนิด คือ

1. รีเฟล็กซ์การหลั่งน้ำลายอย่างง่าย หรือแบบไม่มีเงื่อนไข (Simple/ unconditioned salivary reflex)
2. รีเฟล็กซ์การหลั่งน้ำลายที่เกิดภายหลัง หรือแบบมีเงื่อนไข (Acquired/ conditioned salivary reflex)

รีเฟล็กซ์การหลั่งน้ำลายอย่างง่าย หรือแบบไม่มีเงื่อนไข (simple/ unconditioned salivary reflex) เกิดเมื่อตัวรับสัญญาณเคมี และตัวรับแรงกดภายในช่องปาก ตอบสนองต่อการปรากฏของอาหาร เมื่อถูกกระตุ้น ตัวรับจะส่งกระแสประสาทผ่านเส้นใยประสาทนำเข้าไปยังศูนย์ควบคุมการหลั่งน้ำลาย (salivary center) ที่ก้านสมองส่วนท้าย (medulla) จากนั้น ศูนย์น้ำลายจะส่งกระแสประสาทผ่านเส้นประสาทอิสระภายนอก (extrinsic autonomic nerve) ไปยังต่อมน้ำลาย เพื่อเพิ่มการหลั่งน้ำลาย ฟันเองก็มีส่วนในการกระตุ้นการหลั่งน้ำลายในช่วงที่ไม่มีอาหาร เนื่องจากไปมีผลต่อตัวรับแรงกดที่รับรู้แรงดันในช่องปาก



รูปที่ 12.32 การควบคุมการหลั่งน้ำลายโดยอาศัยรีเฟล็กซ์การหลั่งน้ำลาย (ที่มา: ดัดแปลงจาก Rakshita, 2013)

รีเฟล็กซ์การหลั่งน้ำลายที่เกิดภายหลัง หรือแบบมีเงื่อนไข (acquired/ conditioned salivary reflex) การหลั่งของน้ำลายโดยไม่ต้องอาศัยการกระตุ้นภายในช่องปาก เช่นสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมในสวนสัตว์จะเกิดการหลั่งน้ำลายเมื่อได้ยินเสียงรถเข็นอาหาร สุนัขน้ำลายไหลเมื่อเห็นเจ้าของเตรียมอาหารโดยผ่านรีเฟล็กซ์นี้ เราเองก็มีประสบการณ์น้ำลายไหล (mouthwatering) เช่นกัน เมื่อได้เห็นอาหารที่มีรสชาติอร่อย รีเฟล็กซ์นี้เกิดขึ้นจากประสบการณ์การเรียนรู้ที่มีมาในอดีต การกระตุ้นเกิดขึ้นในช่องปาก และเกี่ยวข้องกับจิตใจ และความจำได้เกี่ยวกับการกิน ที่กระแสประสาทจะวิ่งเข้าไปยังส่วนของเปลือกสมองใหญ่เพื่อไปกระตุ้นส่วนของศูนย์ควบคุมการหลั่งน้ำลายที่ก้านสมองส่วนท้าย (medullary salivary center)

ศูนย์น้ำลายที่ก้านสมองส่วนท้าย ทำหน้าที่ควบคุมปริมาณน้ำลาย โดยใช้ระบบประสาทอิสระที่วิ่งไปควบคุมต่อมน้ำลาย ระบบประสาททั้งซิมพาเทติก และพาราซิมพาเทติกที่มาเลี้ยงต่อมน้ำลายจะมีความแตกต่างจากระบบประสาทอิสระที่ควบคุมระบบอื่น ๆ ของร่างกาย ตรงที่ระบบประสาททั้ง 2 ชนิด ไม่ได้ทำงานตรงกันข้ามกัน (antagonist) ในทางตรงกันข้าม ทั้ง 2 ระบบจะช่วยในการหลั่งน้ำลาย แต่หลั่งในปริมาณ และความบ่อยที่แตกต่างกันไป ขึ้นอยู่กับความต้องการของสัตว์ในขณะนั้น ทั้งปริมาณ และลักษณะของน้ำลายที่หลั่ง จะเกิดขึ้นตามการรับความรู้สึกของตัวรับ เช่น ชนิด หรือความแห้งของอาหาร โดยพาราซิมพาเทติกจะทำหน้าที่ในส่วนของการเพิ่มปริมาณของน้ำลายที่หลั่งออกมาด้วยการเพิ่มการไหลเวียนเลือดไปยังต่อมน้ำลายให้มากขึ้น ส่งผลให้เกิดการหลั่งน้ำลายชนิดใส (watery saliva) ที่มีเอนไซม์อยู่เป็นจำนวนมากออกมาในปริมาณสูง ในทางตรงกันข้าม ประสาทส่วนซิมพาเทติกจะลดการไหลเวียนของเลือดที่ผ่านไปยังต่อมน้ำลายทำให้การสร้างต่อมน้ำลายอยู่ในปริมาณที่ต่ำกว่าและมีปริมาณของเมือกสูง ทำให้ช่องปากแห้งกว่าปรกติ เช่น ในช่วงที่เกิดความเครียด ระบบประสาทซิมพาเทติกทำหน้าที่เด่นกว่า จะทำให้เรารู้สึกว่าลำคอแห้ง พูดจาลำบากขึ้น เหตุการณ์เกิดตรงกันข้าม ในแมวซึ่งเมื่อเกิดความเครียด การทำงานของซิมพาเทติกจะเด่น ทำให้แมวมีน้ำลายไหลมากขึ้น

แม้ว่าในช่องปากจะมีการย่อยอาหารบางส่วนแล้ว แต่ไม่มีการดูดซึมสารอาหารภายในช่องปาก เนื่องจากในสัตว์ทั้งมีกระดูกสันหลัง และไม่มีกระดูกสันหลัง และไม่มีกระดูกสันหลัง จะมีความสามารถในการย่อยอาหารในปากได้อย่างจำกัด คือ ย่อยได้เพียงแป้งที่เป็นพอลิแซ็กคาไรด์ ได้เป็นไดแซ็กคาไรด์เท่านั้น และการย่อยจะเสร็จสิ้นหลังจากที่อาหาร และน้ำลายเคลื่อนที่ผ่านช่องปากต่อไปยังส่วนล่างของระบบทางเดินอาหาร กรดในกระเพาะจะทำให้แอมีเลสไม่สามารถทำงานได้ แต่ภายในแกนกลางของก้อนอาหารที่กรดเข้าไปไม่ถึง แอมีเลสยังคงสามารถทำงานย่อยแป้งได้เป็นเวลานานหลายชั่วโมง ส่วนลิเพสในน้ำลายจะถูกกระตุ้นด้วยความเป็นกรดในกระเพาะ

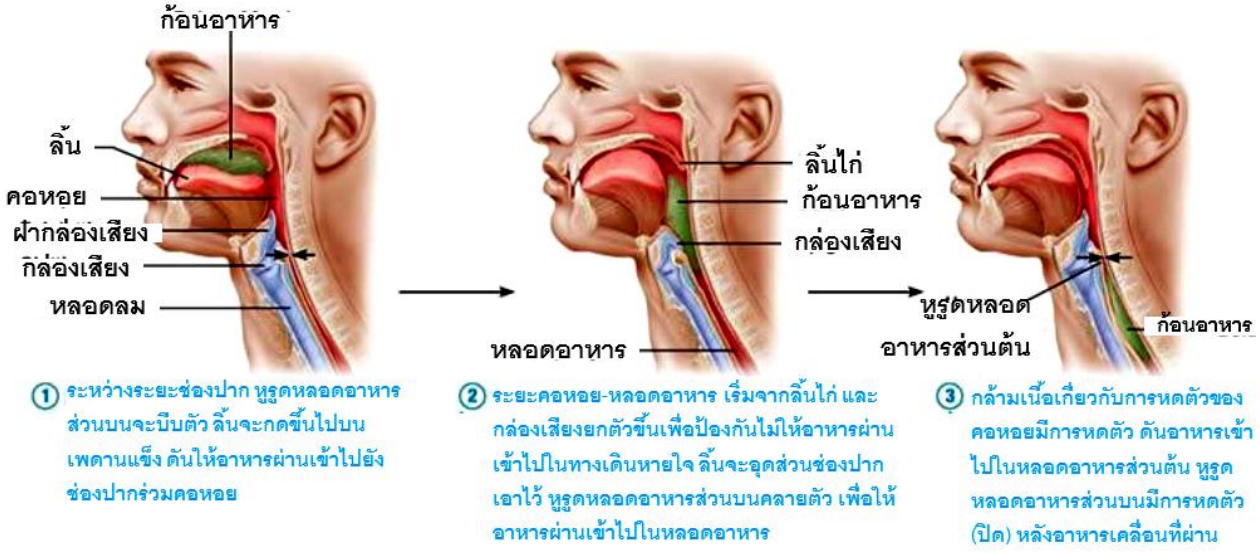
แมวมีความสามารถในการย่อยไทรกลีเซอไรด์ (triglyceride) หรือน้ำมันมะพร้าวสกัดเย็น (hydrogenated coconut oil) ขนาดกลางได้ตั้งแต่อาหารอยู่ในช่องปาก เชื่อว่าเป็นผลมาจากลิเพสในน้ำลายที่ย่อยไทรกลีเซอไรด์ให้ได้เป็นกรดไขมัน แล้วไปกระตุ้นตัวรับชนิดพิเศษของต่อมรับรส ทำให้เกิดการตอบสนองแบบเลือดกิน หรือกินอาหารยาก (finicky response)

คอหอย หลอดอาหาร และกระเพาะพัก (pharynx, esophagus, and crop)

การเคลื่อนที่ของอาหารที่เกิดจากการทำงานร่วมกันของคอหอย และหลอดอาหาร เรียกว่า การกลืน (swallowing/deglutition) โดยส่วนใหญ่ เราจะเข้าใจว่า การกลืน คือ การทำให้อาหารผ่านจากช่องปากไปยังส่วนของคอหอย และหลอดอาหาร แต่ในความเป็นจริงแล้ว การกลืนเป็นกระบวนการขับให้อาหารเคลื่อนที่จากช่องปากผ่านหลอดอาหารไปยังส่วนของกระเพาะ

การกลืนอาหารในสัตว์มีกระดูกสันหลังจัดเป็นรีเฟล็กซ์ชนิดออลออร์นอน (all or none reflex) เริ่มขึ้นตั้งแต่ก้อนอาหาร (bolus/ ball of foods) ถูกกดให้เคลื่อนที่ผ่านเข้าไปยังส่วนหลังของช่องปากโดยลิ้น แล้วถูกดันต่อไปยังคอหอย แรงกดของก้อนอาหารตรงส่วนของคอหอยจะไปกระตุ้นตัวรับแรงกดที่คอหอย (pharyngeal pressure receptors) ที่ส่งกระแสประสาทนำเข้าไปยังศูนย์การกลืนอาหาร (swallowing center) ที่ก้านสมองส่วนท้าย จากนั้นศูนย์การกลืนอาหารจะกระตุ้นรีเฟล็กซ์โดยทำให้เกิดผลต่อกล้ามเนื้อที่เกี่ยวข้องกับการกลืน การกลืนจัดเป็นรีเฟล็กชนิดต่อเนื่องออลออร์นอน (sequentially programmed all-or-none reflex) ที่เกิดขึ้นต่อเนื่องโดยการควบคุมด้วยรูปแบบที่สม่ำเสมอ ต่อเนื่องในช่วงเวลาหนึ่ง ๆ เพื่อให้กระบวนการกลืนสิ้นสุด เมื่อเกิดการกลืนแล้วจะไม่สามารถหยุดกระบวนการได้

การกลืน แบ่งออกเป็น 2 ระยะ คือ 1) ระยะที่อาหารอยู่ในช่องปากร่วมคอหอย (oropharyngeal stage) และ 2) ระยะที่อาหารอยู่ในหลอดอาหาร (esopharyngeal stage) ในระยะที่ก้อนอาหารผ่านช่องปากเข้ามายังส่วนของคอหอย จะมีการขับอาหารจากช่องปากผ่านคอหอย ไปยังหลอดอาหาร เมื่อก้อนอาหารผ่านเข้าสู่คอหอยในระหว่างที่มีการกลืนอาหารนั้น จะมีการควบคุมให้ก้อนอาหารผ่านไปยังส่วนของหลอดอาหารโดยไม่มีการผ่านไปยังช่องเปิดอื่น ๆ ที่เชื่อมต่อกับคอหอย ในทางตรงกันข้าม จะต้องมีการป้องกันไม่ให้อาหารถูกส่งกลับเข้ามาในช่องปาก ไม่ให้เข้าไปสู่ช่องโพรงจมูก และต้องไม่ให้เข้าไปในหลอดลมด้วย (ถ้าเข้าหลอดลมจะทำให้เกิดการสำลัก (choking))



รูปที่ 12.33 ต้นแบบกระบวนการกลืนในระยะต่าง ๆ (ที่มา: ดัดแปลงจาก miss stellates, 2016)

เพื่อไม่ให้เกิดเหตุการณ์ที่กล่าวมาข้างต้น ต้องมีกระบวนการที่เกิดจากการประสานงานของร่างกายดังต่อไปนี้

1. ลิ้นยกขึ้นไปยังส่วนเพดานแข็งเพื่อป้องกันไม่ให้อาหารย้อนกลับมายังส่วนของช่องปาก ขณะที่มีการกลืน

2. ลิ้นไก่ยกตัวขึ้น และวางทอดตัวไปยังด้านหลังตรงส่วนลำคอ เพื่อปิดแยกช่องจมูกออกจากคอหอย ดังนั้น อาหารจะไม่เข้าไปในโพรงจมูก

3. อาหารจะถูกป้องกันไม่ให้เข้าไปในหลอดลม โดยการยกตัวขึ้นของกล่องเสียง (larynx/vocal box) และการปิดตัวแน่นของเส้นเสียง (vocal folds) ที่พาดอยู่บนชุดสายเสียง (laryngeal opening/glottis) ทั้งนี้ กล่องเสียงจัดเป็นส่วนแรกสุดของหลอดลม มีส่วนของเส้นเสียงพาดอยู่ตรงส่วนหน้า เมื่อมีการกลืน เส้นเสียงจะทำหน้าที่ที่ไม่เกี่ยวข้องกับการกำเนิดเสียง การหดตัวของกล้ามเนื้อกล่องเสียง (laryngeal muscle) ที่เป็นเส้นเสียง จะขึงแน่น

จนปิดทางเข้ากล่องเสียงอย่างสนิท การที่ก้อนอาหารจะไปกระทบกับส่วนของช่องเปิดที่สร้างจากกระดูกอ่อนของฝากล่องเสียง (epiglottis) จะยิ่งทำให้ฝากล่องเสียงยิ่งเคลื่อนที่ไปด้านหลัง และกดชุดสายเสียงให้ปิดสนิทขึ้นอีก ทำให้อาหารไม่สามารถเคลื่อนที่ผ่านเข้าไปในหลอดลมได้ ในสัตว์บางชนิดเช่น ม้า จมูกและท่อหลอดลมจะทอดตัวในแนวพิเศษที่ทำให้ม้าสามารถกินน้ำ และหายใจได้ในเวลาเดียวกัน เนื่องจากน้ำจะเคลื่อนที่ไปทางด้านซ้าย และขวาของรอยเชื่อมของทางเดินหายใจ (respiratory connection)

4. เนื่องจากทางเดินหายใจจะต้องมีการปิดชั่วคราวในช่วงการกลืนอาหาร การหายใจจะถูกระงับระยะหนึ่ง

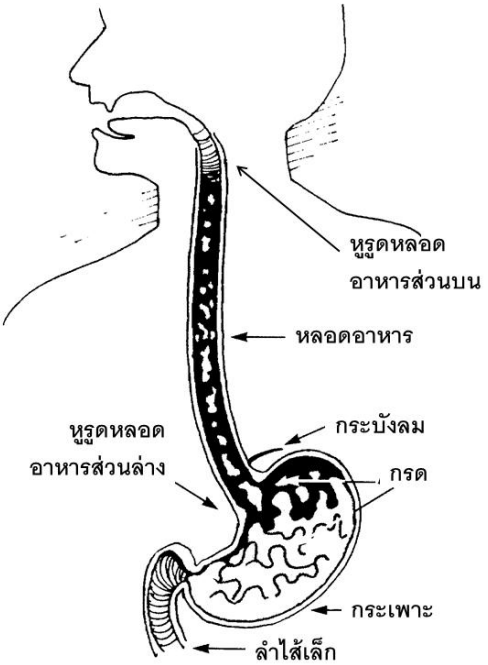
5. เมื่อกล่องเสียง และหลอดลมปิด กล้ามเนื้อคอหอยจะหดตัวเพื่อบีบให้ก้อนอาหารเคลื่อนที่ไปยังหลอดอาหาร

เมื่อช่องผ่านของอากาศ และอาหารมีความเกี่ยวข้องกัน การหายใจของสัตว์มีกระดูกสันหลังจำเป็นต้องมีกลไกป้องกันการสำลักซึ่งเกิดขึ้นโดยอุบัติเหตุ (evolutionary accident) การหายใจรับอากาศเข้าไปในร่างกาย (air breathing) พบในสัตว์ระดับปลา ที่ปอดด้านล่าง (ventral lungs) มีการสร้าง และพัฒนามาตั้งแต่ระยะเอ็มบริโอแยกตัวออกมาจากระบบทางเดินอาหาร ดังนั้น ท่อด้านบน (dorsal tube) จะสร้างทางเดินร่วมกับจมูก ที่พัฒนาแยกตัวออกมา แต่ยังคงมีการคาบเกี่ยวกัน (crossover)

หลอดอาหาร (esophagus)

หลอดอาหารเป็นท่อที่ค่อนข้างตรง มีหูรูดทั้ง 2 ด้าน เป็นโครงสร้างกล้ามเนื้อที่ยืดขยายอยู่ระหว่างส่วนของคอหอย และกระเพาะ ในสัตว์เคี้ยวเอื้อง และสุนัขกล้ามเนื้อของหลอดอาหารทั้งหมดจะเป็นกล้ามเนื้อลาย ในขณะที่นก และมนุษย์กล้ามเนื้อทั้งหมดจะเป็นกล้ามเนื้อเรียบ ในม้า และแมวหลอดอาหารด้านท้าย1/3 ส่วนจะเป็นกล้ามเนื้อเรียบ มีการทอดตัวยาว และส่วนใหญ่จะอยู่ในช่องอก วิ่งแทรกกระบังลมแล้วไปเชื่อมต่อกับส่วนของกระเพาะในช่องท้อง ซึ่งอยู่ด้านหลังของกระบังลมลงไปไม่กี่เซนติเมตร

หลอดอาหารถูกปิดด้วยหูรูด (sphincters) ทั้งส่วนหน้า และท้าย หูรูดส่วนบน หรือหูรูดเชื่อมคอหอยและหลอดอาหาร (pharyngoesophageal sphincter) และหูรูดส่วนล่าง หรือหูรูดเชื่อมหลอดอาหาร และกระเพาะ (gastroesophageal sphincter หรือ cardiac sphincter)



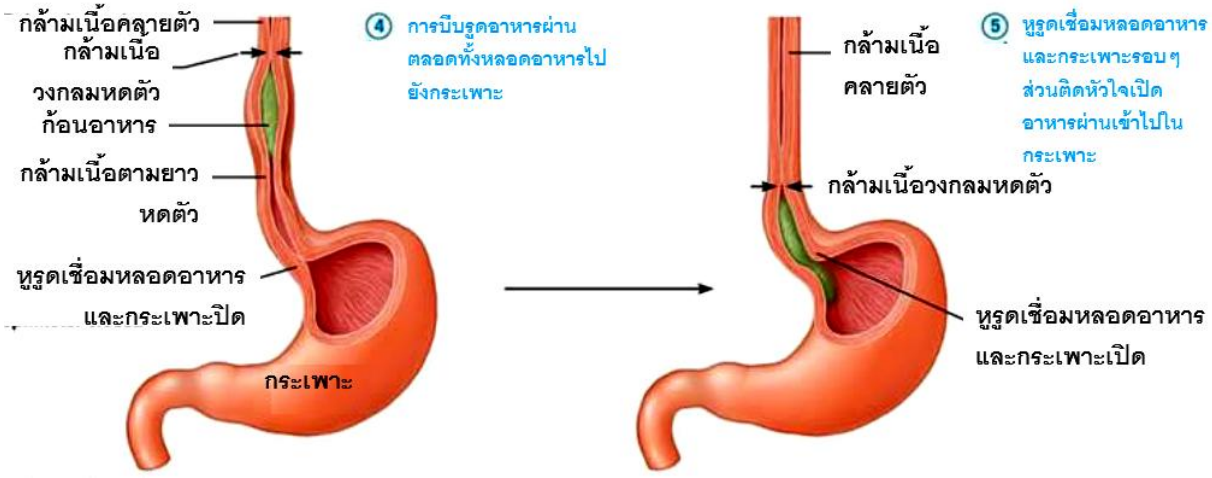
รูปที่ 12.34 หูรูดทั้ง 2 ตำแหน่งของหลอดอาหาร (ที่มา: ดัดแปลงจาก Erwina, 2011)

เนื่องจากหลอดอาหารของสัตว์มีกระดูกสันหลังที่หายใจด้วยปอดส่วนใหญ่จะได้รับความดันที่น้อยกว่าชั้นบรรยากาศ (subatmospheric intrapleural pressure) ที่เป็นผลมาจากกระบวนการหายใจ ทำให้เกิดความลาดเอียงของความดันระหว่างบรรยากาศภายนอก และหลอดอาหาร นั่นคือ หากหลอดอาหารไม่ปิด อากาศจะเคลื่อนที่

ผ่านเข้ามาในหลอดอาหารได้เช่นเดียวกับหลอดลม เมื่อมีการหายใจเข้าแต่ละครั้ง ดังนั้น หูรูดส่วนบนซึ่งเป็นทางเปิดเข้าสู่หลอดอาหารจะปิดเสมอ ยกเว้นเมื่อมีการกลืนอาหาร เพื่อป้องกันไม่ให้อากาศเคลื่อนที่เข้าสู่กระเพาะในช่วงที่สัตว์หายใจเข้า อากาศจึงเคลื่อนที่ผ่านเข้าไปในระบบทางเดินหายใจเท่านั้น ทำให้ไม่เกิดการเรอ (eructation/ belching) การทำงานของหูรูดส่วนบนจะแตกต่างจากหูรูดส่วนอื่น ๆ ตรงที่มีความตึงยืดหยุ่นแบบไม่ใช้พลังงาน (passive elastic tension) ในผนังของหูรูด จะทำให้หลอดอาหารปิดตัวลงเมื่อหูรูดนี้เกิดการคลายตัว ระหว่างที่มีการกลืนอาหาร หูรูดนี้จะเปิดออกโดยรีเฟล็กซ์ และปล่อยให้ก้อนอาหารผ่านเข้าสู่หลอดอาหาร เมื่ออาหารผ่านเข้าสู่หลอดอาหารแล้วหูรูดจะปิด และเกิดการหายใจ ถือว่าสิ้นสุดการกลืนในระยะที่อาหารอยู่ที่ช่องปากร่วมคอหอย (oropharyngeal stage)

ทางเดินอาหารของสัตว์เคี้ยวเอื้องมีลิ้น (valves) อื่นนอกเหนือจากหูรูด เนื่องจากในรูเมนจะมีแก๊สต่าง ๆ คือ คาร์บอนไดออกไซด์ 65% มีเทน 27% ไนโตรเจน 7% ออกซิเจน 0.5% และไฮโดรเจน 0.2% ส่วนที่เหลือเล็กน้อยเป็นไฮโดรเจนซัลไฟด์ โดยแก๊สส่วนใหญ่จะมีการเคลื่อนที่จากรูเมน ไปยังหลอดลม โดยการปิดตัวของหูรูดส่วนช่องจมูกต่อคอหอย (nasopharyngeal sphincter) ที่เป็นส่วนต่อระหว่างช่องจมูก และลำคอ ดังนั้น แก๊สส่วนใหญ่จึงถูกกำจัดออกโดยกระบวนการหายใจปรกติ ในขณะที่แก๊สส่วนน้อยจะถูกส่งเข้าไปยังหลอดเลือดที่บุในถุงลม (alveolus) สารประกอบที่มีกลิ่น (aromatic compound) ที่สร้างขึ้นในรูเมนแล้วถูกดูดซึมเข้าไปในกระแสเลือดจะเข้าไปยังส่วนของต่อมน้ำนม และส่งผลต่อรสชาติของน้ำนม เช่นการย่อยของหอม กระเทียม และกุยช่ายในรูเมนจะทำให้น้ำนมมีกลิ่นของพืชนี้ไปด้วย

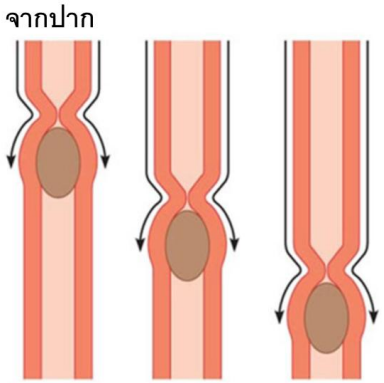
ระยะที่อาหารอยู่ในหลอดอาหาร (esopharyngeal/ esophageal stage) ของการกลืนอาหาร เริ่มต้นเมื่อก้อนอาหารสัมผัสกับเยื่อเมือกบุคอหอย (pharyngeal mucosa) ทำให้ศูนย์การกลืนเริ่มสร้างการบีบรูดเป็นคลื่น (primary peristaltic wave) ตั้งแต่ส่วนเริ่มต้น จนถึงส่วนปลายสุด ของหลอดอาหาร ส่งผลให้ก้อนอาหารเคลื่อนที่ผ่าน ไปยังส่วนของกระเพาะ คำว่า การบีบรูด (peristalsis) บ่งบอกว่ามีการหดตัวของกล้ามเนื้อเรียบรูปวงแหวน ทำให้เกิดการเคลื่อนที่ข้างหน้าของอาหารในรูปแบบที่เคลื่อนที่ต่อไปเรื่อย ๆ แม้ว่าส่วนหัวของสัตว์จะอยู่ต่ำกว่าลำตัว ระยะเวลาของการบีบรูดเป็นคลื่น (peristaltic wave) ขึ้นอยู่กับความยาวของหลอดอาหาร ในมนุษย์ใช้เวลาประมาณ 5-9 วินาที เพื่อให้อาหารเคลื่อนที่ไปยังส่วนท้ายของหลอดอาหาร การบีบตัวของคลื่นอยู่ภายใต้การควบคุมของศูนย์การกลืนที่เลี้ยงโดยเส้นประสาทเวกัส



รูปที่ 12.35 กระบวนการกลืนในระยะที่ผ่านหลอดอาหาร (ที่มา miss stellates, 2016)

หากอาหารที่กินเข้าไปมีความหนืด หรือก้อนอาหารมีขนาดใหญ่ จนไม่สามารถถูกส่งเข้าไปในกระเพาะโดยอาศัยการบีบรูดเป็นคลื่นเพียงรอบเดียว ก้อนอาหารที่มีขนาดใหญ่นั้นจะทำให้หลอดอาหารขยายตัว กระตุ้นตัวรับแรงกดภายในผนังของหลอดอาหาร ทำให้เกิดการบีบรูดเป็นคลื่นครั้งที่ 2 (second peristaltic wave) ที่มีความแรงของการบีบตัวมากกว่าเดิม ภายใต้การควบคุมของข่ายประสาทภายในตามระดับของการขยายตัวของหลอดอาหาร โดยไม่มีผลต่อศูนย์การกลืน การขยายตัวของหลอดอาหารยังมีผลต่อการหลั่งน้ำลายโดยรีเฟล็กซ์ทำให้ก้อน

อาหารมีความลื่นมากขึ้น อาหารจึงสามารถเคลื่อนที่ไปข้างหน้าได้โดยอาศัยแรงบีบตัวจากการบีบรูดเป็นคลื่นครั้งที่ 2 ที่แรงขึ้น และน้ำลายที่มีปริมาณเพิ่มขึ้น



รูปที่ 12.36 การบีบไล่อาหารในช่วงที่ผ่านหลอดอาหารโดยการบีบรูดเป็นคลื่น (ที่มา miss stellates, 2016)

หูรูดส่วนล่างของหลอดอาหาร หรือหูรูดเชื่อมหลอดอาหาร และกระเพาะจะหดตัว และปิดเมื่อไม่มีการกลืนอาหาร จัดเป็นส่วนป้องกันระหว่างหลอดอาหาร และกระเพาะ เป็นการลดการไหลย้อนของกรดที่สร้างจากกระเพาะ เข้ามายังหลอดอาหาร หากกรดในกระเพาะเกิดการไหลกลับมายังหลอดอาหาร จะทำให้เกิดการระคายเคืองของหลอดอาหาร เกิดความอึดอัดภายในหลอดอาหาร ในมนุษย์เรียกว่าเกิด อาการแสบร้อนกลางอก (heartburn) แม้ว่าหัวใจจะไม่ได้รับผลกระทบจากปรากฏการณ์นี้แม้แต่น้อย การคลายตัวของหูรูดเชื่อมหลอดอาหาร และกระเพาะเป็นรีเฟล็กซ์เมื่อการบีบรูดเป็นคลื่นเคลื่อนที่ผ่านลงมาเรื่อย ๆ จนกระทั่งมาถึงส่วนล่างของหลอดอาหาร ที่ก้อนอาหารจะเคลื่อนเข้ามายังกระเพาะ เมื่ออาหารผ่านเข้ามาในกระเพาะเรียบร้อยแล้ว หูรูดเชื่อมหลอดอาหาร และกระเพาะจะหดตัวกลับมาปิดอีกครั้ง

ภาวะหูรูดไม่คลาย (achalasia) คือภาวะที่พบเป็นปรกติในสุนัข และมนุษย์ที่หูรูดส่วนล่างของหลอดอาหารไม่สามารถคลายตัวได้โดยรีเฟล็กซ์ ในช่วงที่มีการกลืนอาหาร ในทางตรงกันข้าม ยิ่งมีการหดตัวมากขึ้น ยิ่งการสะสมของอาหารในหลอดอาหาร ทำให้หลอดอาหารเกิดการขยายตัว ระยะเวลาที่อาหารจะผ่านเข้าไปในกระเพาะเพิ่มขึ้น เนื่องจากข่ายประสาทในกล้ามเนื้อที่ส่วนหูรูดส่วนล่างของหลอดอาหารถูกทำลาย

ตลอดทั้งความยาวของทางเดินอาหารของสัตว์มีกระดูกสันหลังส่วนใหญ่ จะมีการหลั่งเมือกเพื่อให้เกิดการหล่อลื่นให้กับอาหารที่กินเข้าไป รวมถึงเยื่อเมือกของหลอดอาหาร ซึ่งมีผลในการลดอันตรายที่เกิดจากการทิ่มแทงของอาหารที่มีความคม และช่วยป้องกันผนังหลอดอาหารจากกรด และเอนไซม์ที่มาจากน้ำย่อยในกระเพาะเมื่อมีการไหลย้อน (reflux) เข้ามา

กระเพาะพัก (crop)

กระเพาะพัก คือ ส่วนของหลอดอาหารที่มีการพัฒนาให้สร้างสารคัดหลั่ง หน้าที่หลัก คือ การพัก และสะสมอาหาร จึงทำให้มีลักษณะรูปร่างเป็นถุงขยาย (saclike outpouching) ใหญ่ พบได้ในสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังหลายชนิด รวมทั้งแมลง พวกหนอนโอลิโกคีต (oligochaete) ในขณะที่สัตว์มีกระดูกสันหลังเอง จะพบในสัตว์ปีกบางชนิด กระเพาะพักทำหน้าที่เป็นส่วนพักอาหาร ซึ่งมีความสำคัญในแมลงที่กินของเหลวเป็นอาหาร (fluid-feeding insects) ที่มีกระเพาะพักค่อนข้างใหญ่ สำหรับเก็บเลือดหรือน้ำหวาน ในแมลงบางชนิด กระเพาะพักจะเป็นทางเดินอาหารด้านหน้าที่มีการขยายตัวขึ้น ในยุงและพวกผีเสื้อ (Lepidoptera) ทางเดินอาหารจะเกิดการขยายตัวออกทางด้านข้าง (lateral diverticulum) กระเพาะพักของสัตว์ปีกที่เลี้ยงโดยมนุษย์ (domestic fowls) มีความเหมือนกับหลอดอาหาร ยกเว้นการหลั่งสารคัดหลั่ง ต่อมสร้างเมือกในส่วนกระเพาะพักส่วนล่างจะมีน้อย เนื่องจากการเคลื่อนที่ของก้อนอาหารเกิดจากการสร้างความชุ่มน้ำจากส่วนของกระเพาะพัก สำหรับสัตว์กินเมล็ดพืช (granivorous) และพวกนกกินปลา (fish-eating birds) จะมีกระเพาะพักค่อนข้างใหญ่ เพื่อใช้ในการเก็บสะสมอาหาร ส่วนพวกกินเนื้อ (carnivorous) และนกกินแมลง (insectivorous birds) จะมีขนาดของกระเพาะพักจำกัด ทำให้กระเพาะพักมีขนาดเล็ก หรือบางชนิด ไม่มีกระเพาะพักในที่สุด

ก้อนอาหารที่เคลื่อนที่ผ่านหลอดอาหารในสัตว์ที่มีกระเพาะพัก มีแนวโน้มที่จะเกิด 1 ใน 2 เหตุการณ์ คือ

1. อาหารมีการเคลื่อนที่ผ่านไปยังส่วนกระเพาะแท้-กึ๋น (proventriculus-gizzard organs) พบในพวกหนอนโอลิโกคีต แมงจำนวนมาก และสัตว์ปีกส่วนใหญ่ หรือ

2. อาหารสามารถอยู่ในกระเพาะพัก เพื่อสะสมอาหารเป็นการชั่วคราว อาหารที่สะสมอยู่จะมีความชื้นมากขึ้น เมื่อสัตว์กินน้ำเข้าไป แต่ไม่มีการย่อยเกิดขึ้นในอวัยวะนี้ ส่วนของกระเพาะแท้ (proventriculus) ทำหน้าที่ในการย่อยอาหาร อาหารที่อยู่ในทางเดินอาหารจะเดินทางผ่านกระเพาะพัก ไปยังกระเพาะแท้ได้โดยตรง เมื่อมีอาหาร กระเพาะพักจะหดตัว 1 ครั้งต่อนาที หากมีอาหารในกระเพาะแท้ การหดตัวนี้จะถูกยับยั้งโดยสิ้นเชิง และถูกยับยั้งตลอดเวลาที่มีอาหารปรากฏอยู่ การเคลื่อนที่ของกระเพาะพักถูกควบคุมโดยกระแสประสาทจากเวกัส (vagal impulses) การควบคุมการหดตัว และการปล่อยอาหารออกจะเกี่ยวข้องกับอัตราการขับอาหาร (emptying rate) จากกระเพาะแท้ไปยังกระเพาะบด ถ้าอาหารที่เข้าไปในกระเพาะบดมีขนาดใหญ่เกินไป จะมีการหดตัวเพื่อให้อาหารส่วนเกินย้อนกลับมายังส่วนของกระเพาะพักก่อน

ในนกบางชนิด รวมถึงนกพิราบ และนกนางนวลจะมีเยื่อบุผิวกระเพาะพักที่ไวต่อฮอร์โมนโพรแลกทิน (prolactin) ซึ่งเป็นฮอร์โมนที่เกี่ยวข้องกับการสร้างน้ำนมในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม ในช่วงที่นกทั้งตัวผู้ และเมียกำลังฟักไข่ จะมีการหลั่งโพรแลกทินมากขึ้น เป็นผลให้เกิดการเพิ่มจำนวนของเซลล์เนื้อเยื่อกระเพาะพัก โดยเซลล์เยื่อบุกระเพาะพักจะทำหน้าที่เก็บสะสมสารจำพวกไขมัน เมื่อนกฟักออกมาจากไข่ เซลล์เหล่านี้จะเกิดการหลุดลอกออกมา และผสมกับอาหารที่อยู่ในกระเพาะพักของพ่อแม่นก สารที่มีโภชนะสูงนี้ ถูกเรียกว่า น้ำนมจากกระเพาะพัก (crop milk) ที่จะถูกขย้อนออกมาจากทางเดินอาหารใส่เข้าไปในหลอดอาหารของลูกนก ในนกสปีชีส์อื่นเช่น ไก่ป่า (hoatzin) กระเพาะพักและหลอดอาหารจะทำหน้าที่คล้ายกระเพาะรูเมน (modified rumen) เนื่องจากมีการสะสมของแบคทีเรียที่สามารถย่อยเซลลูโลส และลดความเป็นพิษของสารแอลคาลอยด์ที่นกได้รับจากพืช (plant alkaloids) ใบพืชจะถูกหมักในกระเพาะพักที่มีขนาดใหญ่เป็น 2 เท่า สร้างเป็นกรดไขมันระเหย (volatile fatty acids) ที่ทำให้เกิดเป็นกลิ่นหอม (musky odor) ขึ้น เมื่อสัตว์มีส่วนที่ใช้ในการหมักย่อยอาหารขนาดใหญ่ บริเวณกระดูกอกด้านหน้า (anterior sternum) จะมีการลดขนาดลงอย่างชัดเจน ทำให้ส่วนที่เป็นที่ยึดเกาะกล้ามเนื้อสำหรับการบินลดลง ทั้งนี้ ลูกอ่อนของนกเองก็สามารถกินอาหารเหล่านี้ได้ด้วย การพัฒนาของระบบทางเดินอาหารของไก่ป่าน่าจะเกิดจากการคัดเลือกทางวิวัฒนาการ เป็นการแลกเปลี่ยน (trade off) เพื่อให้เกิดประโยชน์กับการดำรงชีวิต ระหว่างการลดความเป็นพิษของพืชที่ไก่ป่ากินเข้าไปเป็นอาหาร และช่วยในการย่อยผนังเซลล์ของพืชส่วนที่เป็นเซลลูโลสเพื่อเพิ่มแหล่งอาหารให้มากขึ้น นอกจากนี้ยังพบว่า ผึ้งสามารถจะขย้อนอาหารออกมาจากกระเพาะพักของมัน และเช่นเดียวกับที่พบในนก กระเพาะแท้ทำหน้าที่ควบคุมการเคลื่อนที่ของอาหารจากกระเพาะพัก และนอกจากนี้ยังสามารถเลือกเอาเกสรที่ปนมากับน้ำหวานออกไปจากกระเพาะพักได้ โดยส่วนที่เป็นริมฝีปาก (lips) ของกระเพาะแท้สามารถที่จะคัดเอาส่วนที่เป็นเกสรไปทำการย่อย แต่กักเอาน้ำหวานให้อยู่ในกระเพาะพักสำหรับขย้อนออกมาสร้างเป็นน้ำผึ้งได้

สรุป

ระบบอาหารเป็นระบบที่มีความพิเศษ มีลักษณะเป็นท่อยาวยืดจากปากจนถึงทวารหนัก หน้าที่หลักคือการส่งสารอาหาร และน้ำที่ระบบทางเดินอาหารดูดซึมอาหารเข้าสู่ร่างกาย การที่ระบบทางเดินอาหารสามารถทำหน้าที่นี้ได้ จะต้องมีการผสมอาหารกับสารคัดหลั่งต่าง ๆ ที่มาจากทั้งระบบทางเดินอาหาร และอวัยวะเสริมอื่น ๆ ได้แก่ ตับอ่อน ถุงน้ำดี และต่อมน้ำลาย ในทางเดินอาหารมีการเคลื่อนที่และทำงานที่จำเพาะ ควบคุมโดยระบบประสาททั้งจากภายในทางเดินอาหารเอง และจากระบบประสาทอิสระ มีการบีบตัวเคลื่อนที่ในรูปการบีบรูดเป็นคลื่น เพื่อไล่อาหารไปยังส่วนท้ายของระบบทางเดินอาหาร ช่องปากเป็นส่วนแรกที่อาหารผ่านเข้าสู่ร่างกาย ในสัตว์บางชนิดมีการย่อยเชิงกลโดยอาศัยฟันชนิดต่าง ๆ ในขณะที่บางชนิดเริ่มมีการย่อยสารอาหาร เช่นคาร์โบไฮเดรต และไขมันแล้ว เมื่ออาหารผ่านจากช่องปาก เข้าสู่คอหอย หลอดอาหาร จัดว่าเป็นกระบวนการกลืน เพื่อส่งอาหารโดยการบีบรูดเป็นคลื่นต่อเนื่องจนอาหารเดินทางเข้าสู่ส่วนของกระเพาะได้ในที่สุด กระบวนการกลืนนี้ใช้เวลาไม่ถึง 10 วินาทีในมนุษย์

คำถามทบทวน

1. ระบุหน้าที่หลักและรองของระบบทางเดินอาหารมาโดยสังเขป

2. สัตว์เมื่อจำแนกชนิด โดยอาศัยกระบวนการได้มาซึ่งสารอาหาร แบ่งออกได้เป็นกี่ชนิด อะไรบ้าง

3. ระบบย่อยอาหารมีขบวนการในการแปรรูปอาหารที่กินเข้าไปโดยผ่านกระบวนการ 4 ขั้นตอน คือ

4. ระบบประสาทที่มาเลี้ยงทางเดินอาหาร มี 2 ระบบใหญ่ ๆ ได้แก่ระบบประสาทใดบ้าง และให้ระบุตัวรับ 3 ชนิด ที่รับรู้การมีอาหาร และไม่มีอาหารในระบบทางเดินอาหาร และกลไกการรับรู้ของตัวรับนั้น ๆ

5. อธิบายโครงสร้างของช่องปากสัตว์ชนิดต่าง ๆ ตามชนิดของอาหารที่สัตว์กินเข้าไป

6. อธิบายกระบวนการกลืน และสิ่งที่ควบคุมกระบวนการกลืน

7. อธิบายชนิด และลักษณะความผิดปรกติของช่องปาก คอหอย หลอดอาหาร และกระเพาะพักที่สามารถพบได้ในสัตว์

หนังสืออ้างอิง

a100000. 2014. brown fat. เข้าถึงได้จาก https://biochemknowledge.wordpress.com/tag/brown-fat/: September 19, 2015.

Birchard, S.J. 2013. Salivary Mucoceles in Dogs: Cervical, Oral (rannula), and 1 type that causes airway obstruction. เข้าถึงได้จาก http://drstephenbirchard.blogspot.com/2013/12/salivary-mucoceles-in-dogs-cervical.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.

Cunningham, J.G. and Klein, B.G. 2012. Cunningham's Textbook of Veterinary Physiology. 5th Edition. Elsevier - Health Sciences Division, Melbourne. 624 p.

DeMaria, M. 2014. THE DIGESTIVE SYSTEM OF MOLLUSKS. เข้าถึงได้จาก https://dsip.weebly.com/mollusca-mollusks.html: September 19, 2015.

dscweb.daltonstate.edu. 2014. An outline of Entomology. เข้าถึงได้จาก https://dscweb.daltonstate.edu/faculty-staff/jadams/Biol%201224/Images%20for%20lecture/digestive%20system.html: September 19, 2015.

Erwina. D.R. 2011. Esophagus. เข้าถึงได้จาก http://erwinadr.blogspot.com/2011/03/esophagus.html#!/tcmbck: September 19, 2015.

Fike, G. 2005. What is it about cellulose that can soak up water? Whats happening at a mol. เข้าถึงได้จาก http://www.madsci.org/posts/archives/2005-06/1120022354.Ch.r.html: September 19, 2015.

Gaudel, R. 2013. Digestive system of Frog, Zoology : Biology. เข้าถึงได้จาก http://hseballnotes.blogspot.com/2013/06/digestive-system-of-frog-zoology-biology.html: September 19, 2015.

Georgia Highlands College. 2013. Digestive System. เข้าถึงได้จาก http://www2.highlands.edu/academics/divisions/scipe/biology/faculty/harnden/2122/notes/digest.htm: March 20, 2015.

Guyton, A.C. and Hall, J.E. 2006. Textbook of medical physiology. 11st ed. W.B. Saunders, Philadelphia. 1120 p.

Havens, M. 2014. The Digestive System Oral Cavity. เข้าถึงได้จาก https://courses.lumenlearning.com/suny-contemporaryhealthissues/chapter/oral-cavity/: September 19, 2015.

Koeppen, B.M., and Stanton, B.A. 2008. Berne & Levy Physiology, 6th ed. Saundrrs/Elsrvirr, Philadelphia. 867 p.
Knoll, R. 2010. Anatomy of the Red Worm (Eisenia fetida). เข้าถึงได้จาก http://soilpharm.com/anatomy-of-the-red-worm-eisenia-fetida/: September 19, 2015.
Legner, E.F. 2012. An Introduction To Entomology. เข้าถึงได้จาก http://www.faculty.ucr.edu/~legneref/entomol/internalanatomy.htm : September 19, 2015.
Lumen Learning. 2013. Digestive System Processes and Regulation. เข้าถึงได้จาก https://courses.lumenlearning.com/ap2/chapter/digestive-system-processes-and-regulation/: September 19, 2015.
Martini, F.H., and Bartholomew, E.F. 1999. Structure and Function of the Human Body. Prentice Hall, New Jersy. 406 p.
McPhie, H. 2013. Comparison Of Mammal's Digestive Systems. เข้าถึงได้จาก http://wordpress.as.edu.au/hmcphie/2013/05/22/comparison-of-mammals-digestive-systems/: September 19, 2015.
Micarelli, P. 2015. The Brain in Our Belly. เข้าถึงได้จาก http://monkeybuddha.blogspot.com/2015/10/the-brain-in-our-belly.html: September 19, 2015.
miss stellates. 2016. Digestive System Health Care. เข้าถึงได้จาก http://heartourgastrointestinaltract.blogspot.com/: December 29, 2016.
Narayan, R. 2014. Meet the gastrointestinal tract! เข้าถึงได้จาก https://www.khanacademy.org/science/high-school-biology/hs-human-body-systems/hs-the-digestive-and-excretory-systems/v/meet-the-gastrointestinal-tract: September 19, 2015.
Okinawa Institute of Science and Technology Graduate University. 2013. A coral symbiont genome decoded for first time. เข้าถึงได้จาก https://phys.org/news/2013-07-coral-symbiont-genome-decoded.html: September 19, 2015.
Paulev, P.E., and Zubieta-Calleja, G. 2004. Textbook in Medical Physiology and Pathophysiology Essentials and clinical problems. เข้าถึงได้จาก http://www.zuniv.net/physiology/book/content.html: September 19, 2015.
Poultry Hub. 2013. Digestive system. เข้าถึงได้จาก http://www.poultryhub.org/physiology/body-systems/digestive-system/: September 19, 2015.
Ramel, G. 1999. The Insect Abdomen. เข้าถึงได้จาก https://www.earthlife.net/insects/anat-abdomen.html: September 19, 2015.
Reusch, W. 2013. Peptides & Proteins. เข้าถึงได้จาก https://www2.chemistry.msu.edu/faculty/reusch/virttxtjml/protein2.htm: September 19, 2015.
Scott, A.S. and Fong, E. 1998. Body Structures and Functions. 9th ed. Delmar Publishing, New York. 160 p.
Scott, N. 2016. Lab: Gi Anatomy Ii. เข้าถึงได้จาก http://www.cram.com/flashcards/gi-anatomy-ii-7928357: November 19, 2016.
Sherwood, L., Klandorf, H. and Yancey, P. 2012 Animal Physiology: From Genes to Organisms. Brooks Cole, Delaware. 896 p.

Tenderness.co. 2016. Mechanical Digestion. เข้าถึงได้จาก http://tenderness.co/mechanical-digestion/: November 19, 2016.
ThoughtCo. 2011. Little Brown Bat Digestive System. เข้าถึงได้จาก http://en.allexperts.com/q/Wild-Animals-705/2011/7/bat-digestive-system.htm: September 19, 2015.
Tumblr. 2013. the evolution of guts. เข้าถึงได้จาก http://on-the-origin-of-species.tumblr.com/post/51818118246/the-evolution-of-guts: September 19, 2015.
Wah, C.S. 2014. THE FRACTION OF SOLUBLE STARCH THAT CONTRIBUTE TO STALING: AMYLOSE OR AMYLOPECTIN? เข้าถึงได้จาก https://futurefoodchemist.weebly.com/amylose-or-amylopectin.html: September 19, 2015.
Wasito, D.R. 2013. Anatomy of Pisces Digestive System. เข้าถึงได้จาก https://faystory.wordpress.com/2013/06/16/anatomy-of-pisces-digestive-system/: September 19, 2015.
Yelland, T. 2013. The Digestive Tract with Course Notes – Online Vet Nurse CPD. เข้าถึงได้จาก http://ecpd-vetnurse.com/2013/01/08/the-digestive-tract-with-course-notes-online-vet-nurse-cpd/: September 19, 2015.