

التنفس: هو تحرير الطاقة من قبل الخلايا عن طريق أكسدة جزيئات حاوية على كربون وتكوين ثاني أكسيد الكربون ولا يمكن أن تبقى الخلايا حية إلا عندما تتوفر لها مؤونة كافية من الأوكسجين وتستطيع أن تطرح ثاني أكسيد الكربون .

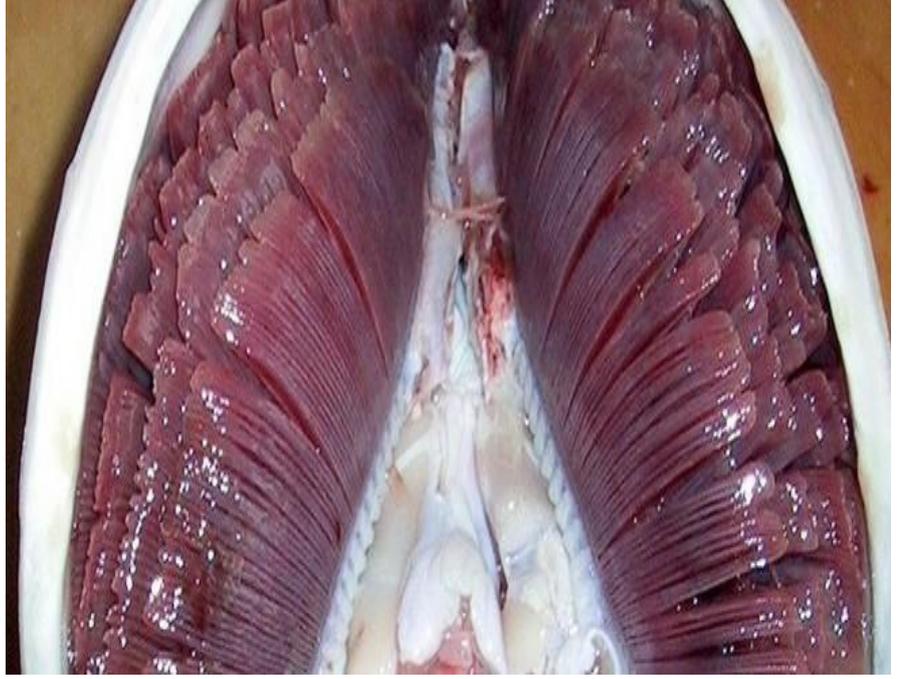
يكون التنفس أما خارجياً External respiration عندما يعنى بالتبادل بين الدم والمحيط الخارجي، أو داخلياً Internal respiration عندما يحدث بين الدم في الشعيرات والأنسجة. يوجد في الفقريات نوعان من الأعضاء التنفسية الخياشيم , الغلاصم gills والرئآت lungs وهذه هي تدابير تهوية الدم ومن ملحقات جهاز الدوران وقد تكون رئآت الأسماك أعضاء أقدم من رئآت رباعية الأقدام وعند الانتقال من أنواع الحياة المائية إلى أنواع الحياة اليابسة حلت الرئآت محل الخياشيم وقد حدث هذا الانفصال بشكل تدريجي جداً، وقد اكتسبت الأسماك أعضاء شبيهة بالرئآت حتى قبل تركها للماء فالأسماك داخلية المنخر الموجودة حالياً والبوليبترس Polypterus رئآت جيدة التكوين كرئآت البرمائيات.

لكثير من البرمائيات ميكانيكات تنفسية فريدة فجلد أغلب البرمائيات هو عضو تنفسي مهم وليس للسلمندرات عديمة الرئآت وسائل تنفسية أخرى. للضفدعة الأفريقية المشعرة بروزات أشبه بالشعر تخرج من جلد الأطراف الخلفية وظيفه تنفسية. وتبتلع الأسماك الهواء وتتم عملية التنفس في المعدة والأمعاء . وهناك أسماك في بعض مناطق الهند تستطيع أن تظهر فوق سطح الماء ولعدة ساعات مادامت تحتفظ بذنبها التنفسي الغزير بالأوعية مغموراً تحت الماء وللسلاحف رذب مجمعي يستخدم أيضاً كعضو تنفسي مساعد.

الخياشيم: هي تراكيب شبيهة بالريش تتألف من لفات شعرية شريانية مغطاة بطبقة رقيقة جداً من نسيج طلائي وقد صممت بحيث تهين أكبر سطح ممكن لتبادل الغازات. يجلب الشريان الوارد الدم الوريدي من القلب إلى الخياشيم ويمر عبر الشعيرات الشريانية حيث يتأكسد ومن ثم يصرف عن طريق الشريان الصادر.

قد تكون الخياشيم خارجية كما في يرقات الأسماك والبرمائيات أو داخلية كما في الأسماك البالغة، وتتألف الخياشيم الداخلية من خيوط الخياشيم Gill filaments التي تبرز من جانبي الحاجز بين الخيشومي كما تترتب الأسلات في نصل الريشة .

يتكون الهيكل الساند للخيشوم من قضيب خيشومي gill bars وأشعة خيشومية gill rays . توجد الخياشيم الخارجية فقط في الأسماك العظمية ويرقات البرمائيات ثم تُفقد أثناء التحول, تفقد اغلب البرمائيات خياشيمها ولكن بعض السلمندرات المائية دائمية الخياشيم Permenibranchiates تحتفظ بخياشيم كبيرة خارجية حتى في أواخر البلوغ . تكون خياشيم الدعاميص الصغيرة كبيرة عندما يكون الماء الذي تعيش فيه فقيراً للأوكسجين وتكون أثرية عندما يكون مشبعاً به .



للأسماك العظمية مئانة عوم تقع في الجهة الظهرية وهي كيس يتصل بالجزء الأمامي من القناة الهضمية, وللأسماك الكانويدية مئانة عوم تتصل بالقناة الهضمية عبر قناة مفتوحة ولكن أغلب الأسماك طرفية التعظم تكون مسدودة القنوات. تملأ الأسماك الكانويدية مئانتها بابتلاعها الهواء في الأسماك ذات القنوات المسدودة وتكون مئانة العوم ردهة أمامية غنية جداً بظفيرة شعرية دموية تدعى الغدة الحمراء Red gland أو الجسم الأحمر Red body أو الشبكة العجيبة Rete mirale وتفرز هذه الظفيرة الأوكسجين وكميات متباينة من النتروجين وثاني أوكسيد الكربون وتوجد شبكة شعرية أخرى في الجزء الخلفي من الردهة تمتص هذه الغازات التي تطرح بعد ذلك من الخياشيم .

تقوم مئانة العوم في أغلب الأسماك العظمية بوظيفة توازن مائي بينما تكون تلك التي في الأسماك الكانويدية والرئوية عضواً تنفسياً. للبوليبترص الذي هو من أكثر الأسماك الكانويدية بداءة مئانة عوم مقسمة إلى فصين بطنيين جانبيين يمتدان خلفياً على جانبي المريء وتفتح القناة المشتركة لهذين الكيسين

في المريء, ويحوي جدار مثانة العوم في الأسماك الرئوية طيات تزيد من سطحه لدرجة كبيرة وهذه الأعضاء (الطيات) أسفنجية وهي أعضاء تنفسية أوجد تكويناً في الواقع من رئات كثير من البرمائيات. وتعد مثانة العوم في أغلب الأسماك العظمية الراقية عضو توازن مائي ولو سُحب منها الهواء لانقلبت السمكة وبطنها إلى الأعلى.

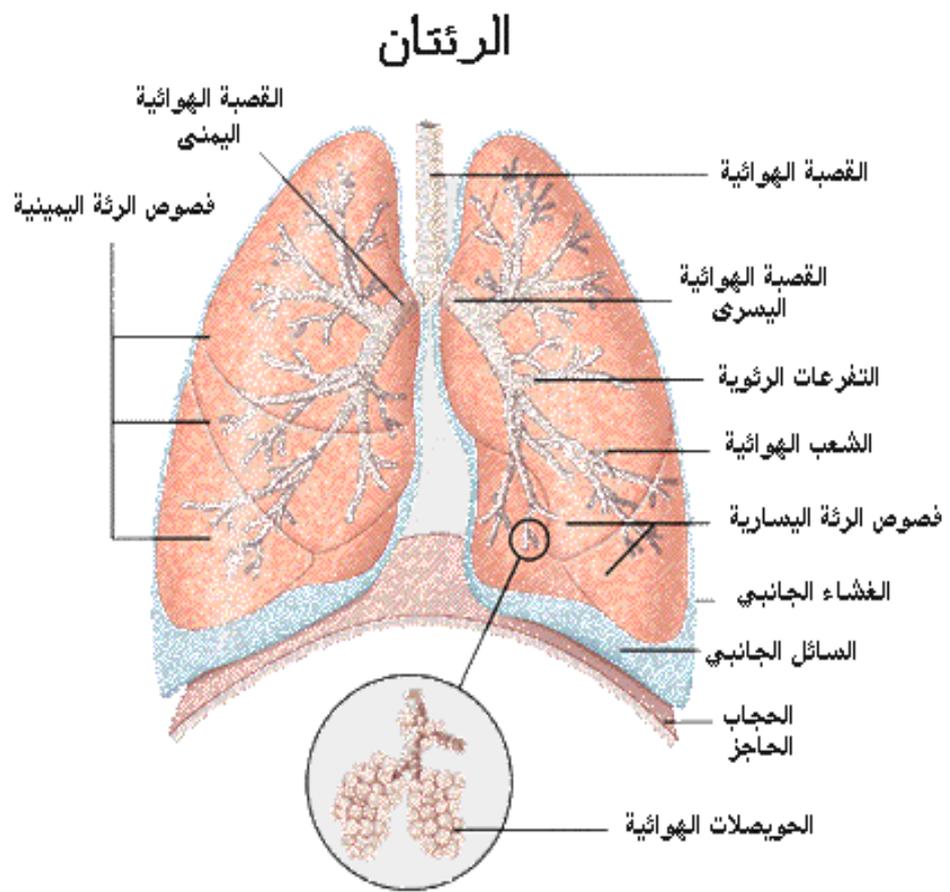
تستطيع الفقريات ذات الرئات التي تستنشق الهواء عبر المناخر التي ترتبط بسقف الفم وليس لمناخر أغلب الأسماك ارتباط بالبلعوم. في صفيحية الخياشيم يمتد أهدودان خارجيان من زاويتي الفم إلى الكيسين الأنفيين المنفصلين ويوجد في الأسماك داخلية المنخر ممر هوائي مفتوح بين المنخرين والبلعوم وتعد الفتحتان الداخليتان لهذين الممرين هما المنخران الداخليان. يكون الممران الأنفيان للبرمائيات قصيرين ومشابهين لنظيريهما في الأسماك التي تستنشق الهواء ويمكن تنظيم فتحتي المنخرين الخارجيين في البرمائيات بفعل عضلي. بتكوين الحنك الكاذب في الزواحف يستطيل الممر الهوائي وبذلك يقع المنخران الداخليان بعيداً إلى الوراء في البلعوم، وتكون الممرات الأنفية في أغلب الطيور قصيرة لأن المنخرين الخارجيين يقعان عند قاعدة الفك. للجزء الخارجي من القناة الأنفية في الطيور عظامان مفتولان أو ثلاثة يغطي الخلفي منها بنسيج طلائي شمّي يحوي خلايا مستقبلة للرائحة .

يكون الممران الأنفيان في اللبائن كبيرين وطويلين وتوجد داخل المنخرين الخارجيين تماماً منطقة دهليزية Vestibular region مبطنة بنسيج طلائي يشبه ذلك الذي في الجلد، ويفتح الدهليز بشبكة من عظام مفتولة وتغطي بنسيج طلائي مهدب يحوي خلايا عديدة فارزة للمخاط بينما تحوي تلك التي توجد في المنطقة الشمية خلايا حسية شبيهة. يهيئ الممران الأنفيان الملتويان والطويلان وسيلة لتدفئة الهواء قبل وصوله إلى البلعوم ولاقتناص دقائق الغبار ولالتقاط الإحساسات الشمية .

للجزء الخلفي من البلعوم في رباعية الأقدام فتحتان أمامية هي المزمارة glottis والثانية إلى الخلف هي المريء. وينتصب بروز أمام المزمارة هو لسان المزمارة Epiglottis وأثناء عملية الابتلاع ترفع الحنجرة تلقائياً ويمنع لسان المزمارة وجذر اللسان دقائق الطعام والسائل من الدخول خلال المزمارة.

يؤدي المزمارة إلى فجوة واسعة تدعى الحنجرة أو (صندوق الصوت) وتكون هذه أفضل نمواً في اللبائن. تتألف الحنجرة من سلسلة من الغضاريف مرتبطة بأحكام مع الجهاز اللامي وتتألف الحزم الممتدة على الجدران الجانبية للحنجرة الحبال الصوتية Vocal cords إذ يسبب الهواء الخارج من الممرين

التنفسيين اهتزاز الحبال الصوتية وتوليد الصوت. تفتح الحنجرة في قصبة أنبوبية ذات هيكل مؤلف من حلقات غضروفية تمنع انسدادها وفي أغلب اللبائن تكون هذه الحلقات في الجهة الظهرية حيث تكون القصبة بتماس مع المريء. يتفاوت طول القصبة ويتناسب عادةً مع طول العنق وتتشعب القصبة عند طرفها البعيد الى شعبتين Bronchi اليمنى ويسرى تدخلان الرئتان اللتان تعدان عضوا التنفس الرئيسان في رباعية الأقدام . تتألف الرئتان من ممرات ناقلة للهواء وفسح هوائية هي الحويصلات الهوائية التي يتم فيها تبادل الغازات . تكون رئات بعض البرمائيات عبارة عن أكياس بسيطة ذات جدار وعائي ولكنها في فقريات أخرى راقية تصبح معقدة .



النمو :

يرتبط نشوء الجهاز التنفسي ارتباطاً وثيقاً بالبلعوم والأقواس والجيوب البلعومية ويمثل البلعوم الجزء المتسع من القناة الهضمية أو المعي الأمامي وهو مبطن كلياً بالأديم الباطن الذي تشتق منه جميع التراكيب التي تنشأ منه وهناك سلسلة من الجيوب البلعومية تبرز من جانبي البلعوم .

تتألف كتلة الخيشوم من أوعية دموية تنشأ من الأقواس الأبهريّة وإطار هيكلية وكلاهما ينشآن من الأديم المتوسط، أما الغطاء الداخلي للشقوق الخيشومية فهو من الأديم الباطن الذي يبطن جيوب الخيشوم الأصلي بينما يمثل الغطاء الخارجي الأديم الظاهر الذي هو امتداد للأديم الظاهر للجلد .

تبطن ممرات الشقوق الخيشومية غالباً بالأديم الباطن وبعض الأديم الظاهر والاثنتان غير متميزين. ينمو في الأجنة المبكرة رذب مفرد من وسط قاع البلعوم خلف الزوج الأخير من الشقوق البلعومية تماماً ويعطي هذا الرذب من الأديم الباطن مئانة العوم في الأسماك والقصبّة والرئتين في رباعية الأقدام. تزاح مئانة العوم في أغلب الأسماك إلى الجهة الظهرية ولكنها في البوليبيترص تبقى بطنية وتنقسم إلى فصين يستقر كل منهما في أحد جهتي المريء.

يسمى الرذب البلعومي في رباعية الأقدام ببرعم الرئة Primary bronchus وهو ينمو ويستطيل إلى الجهة الخلفية وينقسم إلى نصفين في طرفه الظهرية إذ يمثل كل جزء شعبة أولية. تنقسم كل شعبة أولية عدة مرات حتى تتكون الشجرة الشعيبية والعناصر التنفسية للرئتين كلها. إن بطانة النسيج الطلائي للحنجرة والقصبّة، الأشجار الشعيبية والحوصلات الهوائية للرئتين مشتقة جميعاً من الأديم الباطن. يتألف قوام نسيج الرئة من أوعية دموية ونسيج رابط مشتقين من الأديم المتوسط .

التشريح المقارن للجهاز التنفسي :

• دائرية الفم :

تنشأ في الأموسيت ثمانية أزواج من الشقوق الخيشومية على جانبي البلعوم ولكن الزوج الأول يُفقد، وأثناء عملية التحول يصبح البلعوم منفصلاً عن المريء وبلعوم الجلبي البالغ هو كيس مفتوح من طرف واحد يقع تحت المريء . يتصل البلعوم والمريء أماماً بمدخل البلعوم Gullet القصير عند قاع الممص الفمي. تؤدي سبعة شقوق خيشومية على كل من جانبي البلعوم إلى سبعة جيوب خيشومية مستديرة، وينفتح كل جيب إلى الخارج عبر شق خيشومي خارجي منفصل. أن تيار الماء إلى الخياشيم يمكن أن يأتي إما عبر القمع الفمي أو عبر الشقوق الخيشومية الخارجية مباشرة. يرتبط بلعوم الأسماك الرخوة بالمريء ولا تفتح جيوبها الخيشومية إلى الخارج مباشرة، ويمتد أنبوب من كل جيب نحو الخلف ثم تجتمع كل الأنابيب معاً وتفتح كقناة مفردة .

• الأسماك :

البلعوم ممر طويل واسع نسبياً، يتخصر في الجهة الخلفية إلى فتحة المريء القصير. يفتح البلعوم من الجانبين إلى الخارج بشقوق خيشومية يطرد الماء إلى الفم من خلالها. يرتبط فتح الفم وغلقه في الأسماك بالتنفس فعندما يفتح الفم وتغلق الشقوق الخيشومية يتسع البلعوم ويُسحب الماء إلى الداخل. عندما يغلق وتفتح الشقوق الخيشومية يتخصر البلعوم لطرد الماء الذي يكون قد أتم تبادل الغازات مع الخياشيم. لصفيحية الخياشيم وللأسماك العظمية خمسة شقوق خيشومية أما الأسماك الرئوية فلها أقل عدد من الخياشيم عند مقارنتها بالأسماك الأخرى، ويختزل الشق الخيشومي الأول في صفيحية الخياشيم ويدعى المتنفس Spiracle ويكون هذا صغيراً أو معدوماً في الأنواع سريعة السباحة وكبير في الأسماك المتجولة في القاع كالشعاع واللحمة. يكون الخيشوم داخل فتحة المتنفس أصغر من الخياشيم الأخرى ويتميز بشريانه الوارد من الخيشوم الذي يليه وليس من القوس الأبهري ولهذا السبب خيشوم المتنفس بالخيشوم الكاذب Pseudobranch .

تتميز الأسماك العظمية بأحتوائها على مئانة عوم وليس للأسماك الغضروفية مئانة عوم، كما ليس للأنواع المتجولة في القاع مئانة عوم إذ تُفقد أثناء التكيف . أن مئانة العوم في الأسماك داخلية المنخر وأغلب الأسماك الكانويدية مفتوحة الكيس Physostomous إذ توصل قناة هوائية Pneumatic duct المئانة بالمعي. تكون مئانة العوم في الأسماك طرفية التعظم الأكثر بداءة مفتوحة أيضاً ولكنها تكون في الأنواع الأخرى مغلقة Physoclistous . تحوي بطانة مئانة العوم للأسماك الكانويدية طيات شبيهة بتلك الموجودة في رئات رباعية الأقدام، إذ تُعد مئانة العوم في بعض الحالات عضو تنفسي مساعد، إذ تستطيع الأسماك الرئوية أن تعيش داخل الطين الجاف لعدة أشهر خلال فترات الجفاف مستخدمة رئتها فقط للتنفس، كما ولمئانة العوم وظيفة التوازن المائي .

البرمائيات :

بلعوم البرمائيات عريض جداً وليس فيه فتحات خيشومية عند البلوغ عدا في القليل من الذنبيات. يكون المزمار في الذنبيات بمظهره الأكثر بداءة شقاً ضيقاً محاطاً بزوج من الغضاريف وفي البرمائيات الأكثر رقياً توجد الحنجرة وهي مؤلفة من زوج من الغضاريف الطرجهالية Arytenoid cartilages

حول المزمار, وغضروف حلقي واحد تحتها إذ تولّف هذه الغضاريف إطار الحنجرة البسيطة. للضفادع والعلاجيم حبال صوتية أثرية ، كما توجد جيوب صوتية مساعدة في ذكور القافزات وعندما تمتلئ هذه الجيوب بالهواء تتبعث الأصوات وتعطي رنيناً كبيراً.

ليس للقافزات تقريباً قسبة هوائية ويفتح المزمار في الرئتين مباشرةً. القسبة الهوائية في الذنبيات الكبيرة أطول وهي مدعمة بحلقات غضروفية غير تامة وتنقسم إلى شعبتين عند نهايتها الخلفية وتفتح كل شعبة برئة شبيهة بالكيس. لرئات الذنبيات جدران ملساء بينما لرئات القافزات جدار مقسم إلى حواجز. رئات العلاجيم إسفنجية وتحتوي على حواجز وردها تنفسية تدعى الحويصلات وكلما كانت البرمائيات أكثر تكيفاً للحياة على اليابسة عظم السطح التنفسي لرئاتها، وهذا يعوض عن نقص عملية التنفس بواسطة الجلد في القافزات التي تعيش على اليابسة كالعلاجيم . ليس لبعض السلمندرات البالغة خياشيم ولا رئات ويجب أن تتم عملية التنفس بواسطة الجلد الرطب إلى حدٍ كبير .

تقع رئات البرمائيات في التجويف البريتوني الجنبى المشترك والذي يكون بتماس مع الأحشاء الأخرى . تتبلع الذنبيات ذات الرئات رديئة التكوين الهواء وتدفعه إلى الرئتين بفتح المزمار وغلق المنخرين ثم رفع قاع الفم .

الزواحف :

قد تعتبر الطية النسيجية الصغيرة الواقعة أمام المزمار لسان مزمار أثري ويحاط المزمار بزوج من الغضاريف الطرجهالية . تتألف الحنجرة البدائية من غضروف حلقي وغضروفين طرجهاليين وهي مدعمة بالجهاز اللامي ولبعض السحالي (العظايا) والتماسيح وهي الوحيدة التي تخرج أصواتاً حبال صوتية صغيرة أما الزواحف الأخرى فتكون بكماء. تكون القسبة الهوائية في السحالي قصيرة لكنها طويلة في السلاحف والتماسيح وتكون مدعمة بحلقات غضروفية غير كاملة وتتفرع القسبة إلى شعبتين عدا بعض الحيات التي تمتلك رئة واحدة فقط . تمتلك رئة أو رئتا الحيات نسيجاً طلائياً تنفسياً عند القاعدة فقط وتولّف بقية الرئة كيساً بسيطاً. تكون رئات السحالي والسلاحف أسفنجية القوام بينما تشابه رئات التماسيح رئات اللبائن. توجد في رئات الحرباء أكياس ضيقة تبرز من السطح الخلفي تتغلغل بين الأحشاء وقد تعتبر هذه التراكيب الغريبة أسلافاً للأكياس الهوائية الموجودة في الطيور. تقع رئات الزواحف إلى الأمام من التجويف البريتوني الجنبى ويوجد في بعض الأنواع طيه في جدار الجسم تفصل جزئياً التجويف إلى

ردهة أمامية تضم رئتین وردهة خلفية تضم الأحشاء. تسبب حركات قاع الحلقوم فعلاً شبيهاً بفعل المنفاخ وتستحدث التنفس كما أن رفع الأضلاع وخفضها بالفعل العضلي يتم العمل نفسه، ويحصل التنفس في السلاحف نتيجة لتقلص وانبساط حزم عضلات خاصة على طول الأحشاء .

الطيور :

يُفتح البلعوم العريض الضحل إلى مزمار شبيه بالشق مدعم بغضروفين طرجهاليين. كما تدعم الحنجرة الضحلة الصغيرة بغضروفين حلقيين وليس للحنجرة حبال صوتية فهي ليست وسيلة لإخراج الصوت في بعض الحالات. تكون القصبة أطول من العنق بدرجة ملحوظة ، في الإوز العراقي تكون القصبة الهوائية ضمن لفات تحت الجلد أو بين العضلات ، وفي الكركي تكون ضمن لفة طويلة مطورة في عظم القص. تتفرع القصبة إلى شعبتين مدعمتين بحلقات عظمية أو غضروفية كاملة ويتحور موقع القصبة إلى شعبتين أحدهما حنجرة سفلى (مصفار Syrinx) تنتج الصوت وهي موجودة في الطيور فقط . أن وسائل اخراج الصوت هي أغشية مهتزة Vibrated membranes يوجد البعض منها عند جوانب الشعبتين ولكن الرئيس منها هو الغشاء الهلالي Semilunar membrane الذي يمر عبر العنصر الهيكلية الوسطي المسمى بولاس Pessulus. تدخل الشعبتان الرئتين الصغيرتين الصلدتين وتمتدان إلى الطرف البعيد حيث تفقدان تدريجياً الحلقات الغضروفية الساندة ويدعى الجزء داخل الرئوي من الشعبة بالشعبة المتوسطة Mesobronchus وهي تعطي شعباً ثانوية جانبية وتتفرع هذه إلى جنب الشعب Parabronchi وتلتف الأخيرة حول الرئة ثم تتجه إلى شعب ثانوية أخرى .

تستمر الشعبتان المتوسطتان وبعض الشعب الثانوية إلى الخلف مجتازة حدود الرئة إذ تتغلغل بين الأحشاء وتخرق العظام وتمتد إلى مواضع متميزة من جسم الطير لتكون الأكياس الهوائية . إن أهم وظيفة للأكياس الهوائية هي تقليل الوزن النوعي للجسم وهي مشابهة لكيس العوم في الأسماك.

توجد الأكياس الأفضل تكويناً في الطيور الأفضل قدرة على الطيران وتتميز الطيور مسطحة القص بأكياس هوائية ضعيفة . تلتصق الرئات الصغيرة الحجم بإحكام بالأضلاع وتقع الرئتان بالتجويفين الجنبين وتصل عن بقية الجوف بغشاء رقيق يدعى بالحاجز المائل Oblique septum ، وتسبب العضلات المرتبطة بهذا الغشاء والأضلاع تمدد الرئتين وتقلصهما إلى الشهيق Inspiration والزفير Expiration . يؤدي انضغاط الأكياس الهوائية وانبساطها أثناء الطيران إلى دوران الهواء .

اللِّبَائِنُ :

يوجد لسان المزمار Epiglottis الشبيه بالغطاء والذي يحرس المزمار في اللبائن فقط كما أن حنجرة اللبائن فقط تكون جيدة التكوين . تتألف الحنجرة من غضروفين طرجهاليين على السطح الخلفي غضروف حلقي خلفهما وتغطي هذه الغضاريف من الجهة البطنية بالغضروف الدرقي Thyroid cartilage - الشبيه بالدرع .

تتمفصل الحنجرة مع الجهاز اللامي وتمتد طيات بين الغضروف الدرقي والغضروفين الطرجهاليين لتشكل الحبال الصوتية. تغير العضلات الحنجرية الداخلية والخارجية المنشأ شكل وحجم الحنجرة وتسحب وترخي الحبال الصوتية لتحدث ارتفاعاً وانخفاضاً في الأصوات وتكون القصبة الهوائية إما طويلة أو قصيرة اعتماداً على طول العنق وهي مدعمة بحلقات غضروفية غير كاملة في الجهة الظهرية المواجهة للمريء. تكون الحلقات في اللبائن الغاطسة كاملة أو مرتبة بشكل حلزون. تتفرع القصبة إلى شعبتين رئيسيتين تحوي جدرانها حلقات غضروفية، وللخزير شعبة واحدة تذهب إلى الرئة اليسرى وشعبتان إلى الرئة اليمنى وتتفرع داخل الرئة عدة مرات وفي كل مرة يضيق تجويفها وتتقسم الشعب الصغيرة إلى شعبيات تفتقد جدرانها إلى الغضاريف الساندة أن القنوات النهائية للهواء هي الشعبيات التنفسية التي تنشأ منها القنوات الحويصلية وتجمعات الحويصلات. الحويصلات، هي آليات مبطنة بنسيج طلائي رقيق جداً وملاصق بإحكام لبطانة الأوعية الشعرية لدرجة أن التمييز بينها يكون متعذراً حتى بالفحص المجهرى الدقيق.

إن الرئتان هما عضوان أسفنجيان ذوا مظهر خارجي وردي أو رمادي وتكون كل رئة مفصصة وعدد فصوص الرئة اليمنى أكبر من عدد فصوص الرئة اليسرى، فللقطة أربعة فصوص في الجهة اليمنى وثلاثة في الجهة اليسرى ويتناسب عدد الفصوص مع الانقسام الثاني للشعبة التنفسية. في لبائن قليلة كالكسلان وإنسان الغاب (الأورانكتان) رئتان لا تظهران في دور البلوغ أي تفصص كبير. تقع الرئتان بكاملهما في التجويفين الجنبين أو أنهما تبرزان ضمن التجويف الجنبى إذ تُعْطَيَان بالجنب ألحشوي الذي يستمر مع الجنب ألداري المبطن للتجويف. وعلى الخط الوسطي البطني تحت عظم القص يلتقي الجنبان الجداريان للتجويفين الجنبين معاً ليكونا حاجزاً يدعى المنصف Mediastinum ، ويمتد هذا من جدار الجسم الظهرى إلى عظم القص ويتصل بالحجاب الحاجز. يُحيط المنصف بالمريء والأبهر والأجوف الخلفي والتجويف التاموري برمته .