

บทที่ 14  
ระบบ ขับถ่าย-สืบพันธุ์  
(URINOGENITAL SYSTEM)

หน้าที่ของไต (kidneys) นั้นแตกต่างจากของ gonads ท่อของอวัยวะทั้งสองนี้เกี่ยวข้องกับอย่างใกล้ชิดทั้งในด้านการเจริญและหน้าที่ จนไม่สามารถจะกล่าวถึงระบบขับถ่ายหรือระบบสืบพันธุ์อย่างหนึ่งอย่างใดโดยไม่อ้างถึงอีกระบบหนึ่งอยู่เสมอได้ ด้วยเหตุนี้จึงสะดวกที่จะกล่าวถึงระบบทั้งสองไว้ในบทเดียวกัน แม้ว่าคำว่า "urinogenital" ซึ่งเป็นคำที่เป็นทางการมากกว่า จะถูกใช้เป็นชื่อของบทนี้เพื่อบ่งถึงระบบรวมทั้งสองก็ตาม แต่คำว่า "urogenital" ซึ่งเป็นคำที่แพร่หลายมากกว่า ก็ได้ถูกใช้อยู่บ่อย ๆ ตลอดหนังสือเล่มนี้

ไตและท่อไตของสัตว์มีกระดูกสันหลัง (VERTEBRATE KIDNEYS AND

THEIR DUCTS) หลักฐานทางซากแข็ง (fossils) ได้ถูกแปลความที่แสดงว่าสัตว์มีกระดูกสันหลังแรกสุดนั้นไตอาศัยอยู่ในน้ำจืด และแสดงว่าระยะแรก ๆ ของวิวัฒนาการของปลาที่เกิดขึ้นในน้ำจืดนั้น สัตว์ที่อาศัยอยู่ในน้ำจืดนั้นย่อมต้องได้รับน้ำอย่างเหลือเฟือ โดยการดูดซึมผ่านทางผิวหนังหรือโดยการกลืนเข้าไปพร้อมกับอาหาร อย่างหลีกเลี่ยงไม่ได้ ดังนั้นกลไกสำหรับขจัดน้ำที่มากเกินไปจึงจำเป็น ในทางตรงข้าม กลไกนั้นมีอยู่น้อยในน้ำจืด และแหล่งที่จะให้เกลือก็มีอยู่อย่างเค็มคืออาหารเท่านั้น ดังนั้นสัตว์น้ำจืดจะต้องป้องกันการสูญเสียเกลือจากร่างกายในทางใด ๆ ก็ตาม

การขจัดน้ำออกและการเอาเกลือกลับมา อาจจะเป็นหน้าที่แรกสุดของไตของสัตว์มีกระดูกสันหลัง กระจุกเส้นเลือด (glomeruli) ไทกรองน้ำออกจากกระแสเลือดเข้าไปในช่องร่างกาย และท่อขด (convoluted tubules) ที่มีขนและเปิดเข้าไปใน coelom จะรวบรวมสิ่งกรองที่ได้จากกระจุกเลือด คุกเกลือกลับจากสิ่งกรอง และส่งสิ่งกรองสุดท้ายเข้าไปในท่อตามยาว (longitudinal duct) ซึ่งนำไปสู่ cloaca

เมื่อปลาบรรพบุรุษได้ปรับตัวไปอยู่ในน้ำเค็มในเวลาต่อมา มันจึงต้องเผชิญกับปัญหาหน้า-เกลือที่แตกต่างไปจากเค็ม แทนที่จะสะสมน้ำที่มากเกินไปในเนื้อเยื่อของมัน มันกลับอยู่ในอันตรายเพราะสะสมเกลือไว้มากเกินไป ปัญหาในการมีชีวิตอยู่จึงกลายเป็นการสงวนน้ำ-

และการขับถ่ายเกลือ การปรับในค่านโครงสร้างของไตช่วยแก้ปัญหา การปรับอย่างหนึ่งได้แก่การสั้นลงหรือการหายไปของส่วนปลาย (distal segments) ของท่อไต (kidney tubules) ซึ่งไตลคมบริเวณที่มีการดูดเกลือกลับและขับถ่ายน้ำออกไปส่วนหนึ่ง การปรับอย่างอื่นได้แก่การหายไปของกระจุกเส้นเลือดในปลาดกระดูกแข็งที่อยู่ในน้ำเค็มบางชนิด (toadfish, ม้าน้ำ, pipefish และอื่น ๆ) ส่วนในปลาอื่น ๆ อีกหลายชนิด กระจุกเส้นเลือดจะมีเลือดมาเลี้ยงน้อยมาก การสั้นลงของท่อไตและการหายไปของกระจุกเส้นเลือดทำให้มีการขับถ่ายเกลือและการเก็บรักษาน้ำเพิ่มขึ้นในปลาน้ำเค็ม

มีปลาดกระดูกแข็งน้ำจืด ๒-๓ ชนิดซึ่งไตของมันไม่มีกระจุกเส้นเลือดและมีท่อไตสั้นมาก การขับถ่ายน้ำในสปีชีส์เหล่านี้จะเป็นทางท่อไตเป็นสำคัญ ปลาเหล่านี้คงจะเป็นตัวแทนของสปีชีส์น้ำเค็ม เมื่อก่อนซึ่งได้ปรับมาอาศัยอยู่ในน้ำจืด

ความคิดที่ว่าสัตว์มีกระดูกสันหลังไตเกิดขึ้นในน้ำจืดนั้น ไม่ได้เป็นที่ยอมรับกันทั้งหมด มีบางคนคิดว่าสัตว์มีกระดูกสันหลังไตเกิดขึ้นในน้ำเค็ม และคิดว่าไตนั้นใช้เพื่อขจัดเกลืออนินทรีย์ออกจากสภาวะลายที่เป็นน้ำของสัตว์ซึ่งเลือดมีความเข้มข้นเท่ากับ (isotonic) น้ำทะเล และคิดว่า คอมาเมื่อต้องเผชิญกับน้ำจืด กลไกเดียวกันนี้ได้เป็นประโยชน์ในการขจัดน้ำที่มากเกินไป

เท่าที่กล่าวมานี้ ยังไม่ครอบคลุมถึงเกี่ยวกับการขับถ่ายของเสียที่มีไนโตรเจนเป็นองค์ประกอบ (nitrogenous wastes) ซึ่งเกิดจากการเมตาโบลิซึมเลย เพราะไม่มีปลาดชนิดใดที่ไตของมันจะมีความสำคัญในการขับถ่ายของเสียชนิดนี้เป็นอันดับแรก ของเสียเหล่านี้ถูกขจัดออกส่วนใหญ่โดยทางเหงือกของปลา ไตของสัตว์เลี้ยงลูกนรก และสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม ขับถ่ายของเสียชนิดนี้พอ ๆ กับขับถ่ายน้ำและเกลือ ในโคโรเจนถูกขับถ่ายออกมาเป็นแอมโมเนียเมื่อมีน้ำอยู่มากเช่น ในปลาดกระดูกแข็งน้ำจืด (ammonotelic animals) เป็นยูเรียเมื่อมีน้ำอยู่น้อยลงเช่น ในปลาทะเลและในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม (ureotelic) และเป็นกรดยูริกในปัสสาวะที่มีลักษณะกึ่งแข็ง (semisolid) เมื่อเกือบจะไม่มีน้ำอยู่เลยเช่นในสัตว์เลี้ยงลูกนรกที่อยู่นมกและในนก (uricotelic animals)

โครงสร้างของไตและ archinephros จากที่กล่าวมานี้จะเห็นว่าไตของสัตว์มีกระดูกสันหลัง (nephroi) ถูกสร้างขึ้นด้วยแบบฉบับพื้นฐานร่วมกับส่วนประกอบสามอย่างคือ (๑) glomeruli, (๒) tubules, และ (๓) longitudinal du-

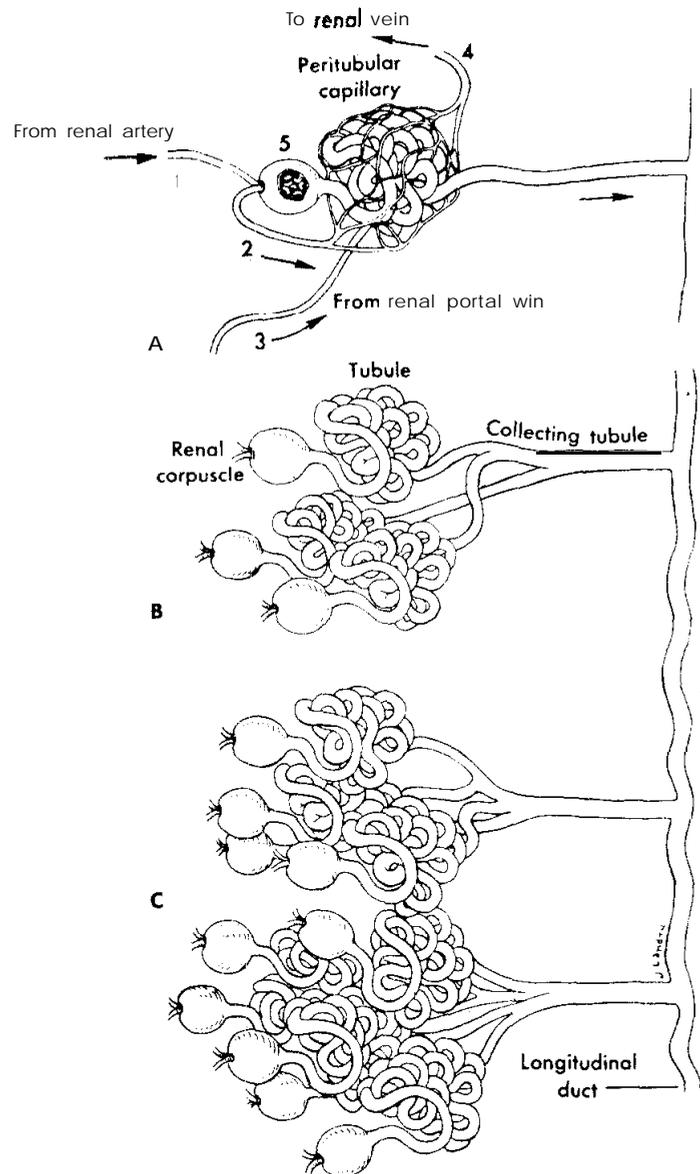


Fig. 14-1. Basic structure of vertebrate kidney, schematic. In A, an afferent glomerular arteriole, 1, penetrates a Bowman capsule, 5 (part of the wall removed), to form a glomerulus. The glomerulus plus the capsule constitute a renal corpuscle. Emerging from the capsule is an efferent glomerular arteriole, 2, that terminates in a peritubular capillary bed. Also contributing to the peritubular capillaries is a venule, 3, from the renal portal system. Emerging from the peritubular capillaries is a renal venule, 4. B, Replication of renal corpuscles in a single body segment. C, The increased number of tubules per segment disrupts the metamerism of the nephrogenic mesoderm.

cts (รูป ๑๔-๑) การเปลี่ยนแปลงในโครงสร้างของไตเริ่มวัยจากปลาถึงคนได้แก่ การผันแปรในคานจำนวน ความซับซ้อน และการจัดตัวของ glomeruli และ tubules

Glomeruli คือกระจุกของเส้นเลือดฝอย ซึ่งกรองน้ำและสารอื่น ๆ บางอย่างออกจากกระแสเลือด โดยอาศัยความดันเลือด ในบางสปีชีส์ glomeruli มีขนาดใหญ่พอที่จะเห็นได้ด้วยตาเปล่าหรือแว่นขยาย ในพวกอื่น ๆ ต้องส่องด้วยกล้องจุลทรรศน์ Glomeruli เกิดจากการเปลี่ยนแปลงเฉพาะแห่งของเส้นเลือดแดง ซึ่งสามารถจะติดตามมาจาก segmental branches ของ dorsal aorta เส้นเลือดที่มาเลี้ยง glomerulus คือ afferent glomerular arteriole และที่ออกจาก glomerulus คือ efferent glomerular arteriole เส้นหลังนี้จะไปเป็นคานายเส้นเลือดฝอย (capillary beds) ซึ่งล้อมรอบท่อไตไว้ จาก peritubular capillary beds มี venules ออกมาซึ่งวิ่งไปสู่ renal veins

Glomeruli ที่ต่ำสุดจะแขวนอยู่ในช่องร่างกาย (รูป ๑๔-๒, A) ซึ่งบางทีก็เรียกว่า "external" glomeruli เพื่อให้แตกต่างจาก "internal" glomeruli ซึ่งถูกหุ้มโดยท่อไต (รูป ๑๔-๒, B)

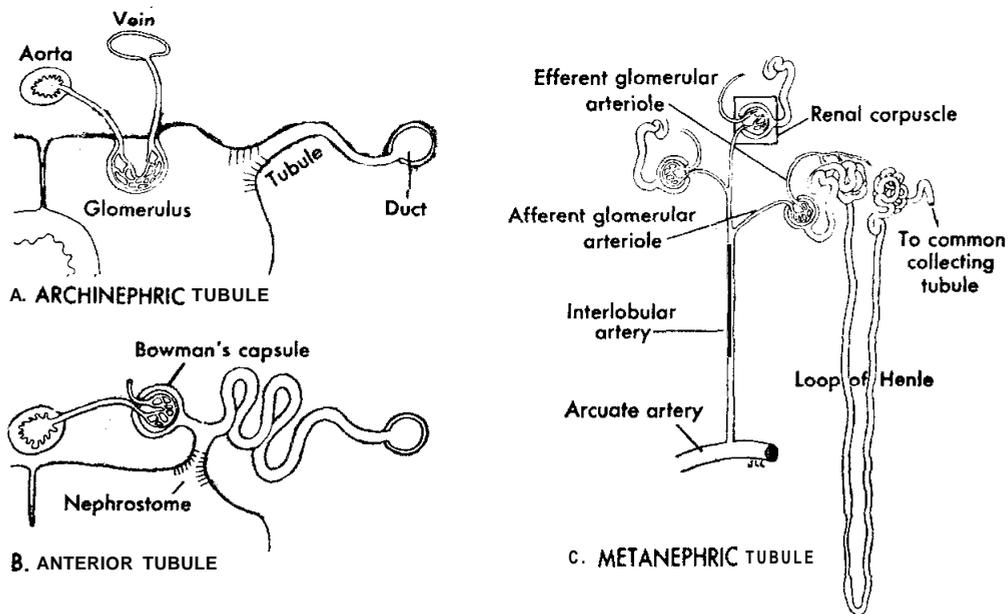


Fig. 14-2. increasingly specialized kidney tubules and associated glomeruli

ท่อไตเป็นท่อนำปัสสาวะขนาดเล็กและขด (convoluted urinary ductules) ที่ตั้งอยู่ด้วยกลองจุดที่คั่น ซึ่งรวบรวมสิ่งกรองของกระจุกเส้นเลือด (glomerular filtrate) และนำไปสู่ท่อตามยาว สารบางอย่างถูกดูดกลับจากสิ่งกรองในระหว่างที่ย่านไปตามท่อไต และสารอื่น ๆ ก็ถูกสร้างเข้าไปในสิ่งกรองด้วย ท่อไตที่สูงขึ้นจะเริ่มต้นจากการเป็น Bowman capsule (รูป ๑๔-๒, B) อันนี้คือปลายต้นของท่อไตที่ล้อมรอบกระจุกเส้นเลือดภายใน (internal glomerulus) และกับสิ่งกรอง Capsule รวมกับ

กระจุกเส้นเลือดที่ถูกหุ้มอยู่ข้างใน ประกอบเป็น renal corpuscle (รูป ๑๔-๑)

ท่อไตที่อยู่ทางส่วนหน้า ๆ อาจจะมี nephrostome ที่เป็นรูปกรวยและมีขน ซึ่งเป็นช่องเปิดเข้าไปใน coelom (รูป ๑๔-๒, B) Nephrostomes มักจะจำกัดอยู่ในไม่กี่ท่อนและท่อนั้น มี nephrostome ไม่หายไปด้วยกันแล้ว nephrostome อาจจะเปิดในระยะต่อมาของการเจริญ คิดกันว่า nephrostomes นั้นคือร่องรอยของไตชั้นต่ำที่สมมุติขึ้น (archinephros) ซึ่งกระจุกเส้นเลือดทั้งหมดเป็นแบบภายนอก

ท่อไตเกิดมาจาก intermediate mesoderm อันนี้คือแถบของ nephrogenic tissue ที่อยู่ทางข้างข้างของ mesodermal somites (รูป ๑๔-๔ และ ๑๔-๓) และขึ้นจากระดับของหัวใจไปจนถึง cloaca โดยไม่ขาดตอน เกือบตลอดทั้งแถบของ intermediate meso-

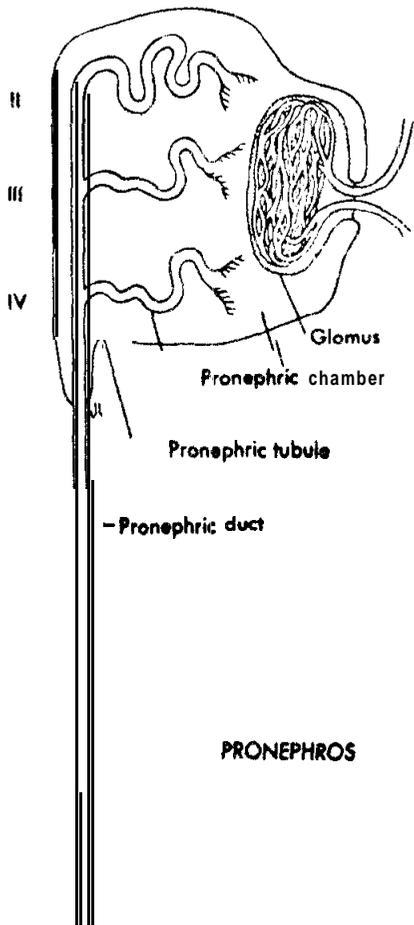


Fig. 14-3. Encapsulated pronephric kidney of the 15 mm. larval frog, schematic. II, III, and IV, levels of the second, third, and fourth somites. The next tubule to form will be a mesonephric tubule at the level of somite VII. The glomus represents three fused glomeruli

derm จะสร้างท่อไต เริ่มต้นที่ปลายด้านหน้า ท่อไตอันใหม่ ๆ จะเพิ่มมากขึ้น ๆ ไปทางหาง ขณะที่การเปลี่ยนแปลงดำเนินไป ท่อทั้งหลายที่อยู่หน้าสุดจะเป็นระยะ ๆ เสมอ เพราะท่อไต  
 • ท่อเกิดขึ้นที่ระดับของแต่ละ mesodermal somite ไกลไปข้างหลังจะมีท่อไตจำนวนมากเกิดขึ้นในแต่ละ segment และการเป็นระยะ ๆ จะหายไป ท่อไตที่เป็นระยะ ๆ มักจะหายไปในระยะต่อมาของการเจริญ ทำให้ไตเต็มวัยไม่ยื่นไกลไปข้างหน้าเหมือนไตในคัพภะ และยังไม่แสดงหลักฐานว่าเคยเป็นระยะ ๆ มาก่อนเลย อย่างไรก็ตาม เลือดที่มาเลี้ยงไตนั้นมาจากเส้นเลือดแดงที่เป็นระยะ ๆ (segmental arteries)

ท่อตามยาว (longitudinal ducts) เริ่มเจริญขึ้นที่ปลายด้านหน้าของ nephrogenic mesoderm โดยเป็นส่วนยื่นที่ต่อกับท่อไตอันแรกตรงไปทางหาง (รูป ๑๔-๓) ท่อตามยาวแต่ละท่อเจริญไปทางหางจนกระทั่งเป็นช่องเปิดเข้าไปใน cloaca ท่อนี้มีส่วนในการชักนำให้เกิดท่อไตเพิ่มขึ้นไปทางหางมากเข้า ๆ ท่อไตที่เกิดขึ้นในตอนหลังจะเปิดเข้าไปในท่อตามยาว นอกจากจะมีท่ออื่นมารับช่วงไป

ARCHINEPHROS (รูป ๑๔-๔) การศึกษากายวิภาคศาสตร์และคัพภวิทยาเปรียบเทียบ เสนอว่าไตของสัตว์มีกระดูกสันหลังแรกสุดนั้น โคยีนตลอดความยาวของ coelom เสนอว่าท่อไตทั้งหมดไต่ทางตัวเป็นระยะ ๆ และเสนอว่าท่อไตแต่ละท่อไตเปิดโดยทาง nephrostome. Glomerulus อันหนึ่ง ๆ ซึ่งแขวนอยู่ในช่องว่างภายในจะยึดครองท่อไตแต่ละท่อ จากนั้นไตก็ควรจะระบายของเหลวในช่องว่างภายในออกไปเหมือนกับระบบขับถ่ายของพวกใส้เดือนดินและแอมฟิออกซัส จาก archinephros (holonephros) ที่สมมติขึ้นเช่นนี้ อาจจะให้กำเนิดแก่ไตของสัตว์มีกระดูกสันหลังต่อมาได้ ความสัมพันธ์อย่างใกล้ชิดของ glomerulus และ Bowman capsule นั้น อาจจะเป็นการเจริญในระยะต่อมา

Pronephros ท่อไตของคัพภะในระยะแรกของสัตว์มีกระดูกสันหลังทั้งหมดเกิดมาจากปลายด้านหน้าของ nephrogenic mesoderm เนื่องจากท่อเหล่านี้เกิดขึ้นก่อนและอยู่ทางด้านหน้า จึงถูกเรียกว่า pronephric tubules (รูป ๑๔-๓) ท่อไตชุดแรกนี้จัดตัวเป็นระยะ ๆ และท่อหนึ่ง ๆ อยู่ตรงข้ามกับ mesodermal somites อันหน้า ๆ

ท่อไตชุดแรกแต่ละท่อเกิดขึ้นใน intermediate mesoderm โดยเป็นส่วนยื่นที่ตัน (solid bud) ของกลุ่มเซลล์ซึ่งต่อมาจะเกิดรู (lumen) ขึ้น และดำเนินพวก an-

amniotes ก็จะมี nephrostome เกิดขึ้นด้วย (รูป ๔-๔) ที่สัมพันธ์อยู่กับท่อไตแต่ละท่อ โดยทั่วไปคือ glomerulus จำนวนของท่อไตชุดแรกจะไม่มากเลย เช่น มีสามท่อในกบ (รูป ๔๔-๓) เจ็ดท่อในคัททะของคนตรงระดับ somites ที่ VII ถึง XIII และประมาณยี่สิบท่อในไก่ โดยเริ่มจาก somite V ท่อไตจะยาวออกและชก บริเวณของ nephrogenic mesoderm ที่มีท่อไตจัดตัวเป็นระยะ ๆ เหล่านี้เรียกว่า pronephros ท่อตามยาวของไตชุดแรกคือ pronephric duct

ไตชุดแรก (pronephros) ในสัตว์มีกระดูกสันหลังส่วนใหญ่ได้เลือนหายไป ไตชุดแรกจะทำหน้าที่ไปจนกระทั่งถึงเวลาที่ท่อไตข้างหลังจะสามารถรับช่วงต่อไปได้เท่านั้น เวลาดังกล่าวคือตอนที่สิ้นสุดระยะตัวอ่อนในสัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบก หรือตอนที่เปรียบเทียบกันไคของระยะการเจริญในปลา แม้ว่าไตชุดแรกจะเกิดขึ้นในฐานะเป็นขั้นตอนที่จำเป็นในการสร้างไตของ

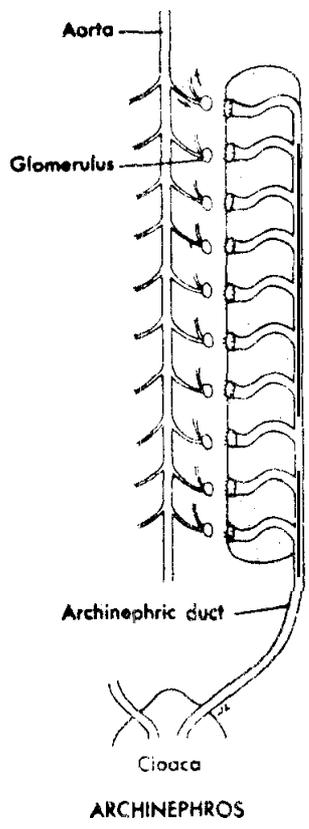


Fig. 1 4 4 . Hypothetical primitive kidney, also called holonephros, with external glomeruli.

amniotes ก็ตาม แต่ก็เป็นที่น่าสงสัยว่ามันจะเคยทำหน้าที่เป็นอวัยวะที่ถ่ายในสัตว์มีกระดูกสันหลังชั้นสูงเหล่านี้หรือไม่

เป็นบางครั้ง ในตัวอ่อน ที่ glomeruli หลายกระจุกมารวมกันเป็น glomus อันเดียว (รูป ๔๔-๓) Glomus และท่อไตชุดแรก โดยทั่วไปจะถูกล้อมรอบอยู่ใน pronephric chamber ที่เกิดจากเยื่อของช่องรอบหัวใจหรือของ pleuroperitoneal cavity

ในระยะเริ่มต้นของ glomeruli ของบริเวณไตชุดแรกจะขาดการติดต่อกับเส้นเลือดกับ dorsal aorta และท่อไตที่เป็นระยะ ๆ จะเริ่มเชื่อมต่อกับท่อไตจะเลื่อมมากกว่า glomeruli และร่องรอยบางอันของท่อไตอาจจะยังเหลืออยู่ในปลา เต็มวัย

อย่างไรก็ดี pronephric duct ยังคงเหลืออยู่

เฉพาะในปลาปากกลมเต็มวัยและปลากระดูกแข็ง ๒-๓ ชนิดเท่านั้นที่ pronephros ยังคงเหลืออยู่ตลอดชีวิต แต่มีนัยสำคัญที่นั่นที่ เป็นไตและเสื่อมสลายไปเป็นเนื้อเยื่อน้ำเหลือง (รูป ๑๓-๔, teleost) เนื่องจาก pronephros อยู่ถัดจากหัวอย่างใกล้ชิด จึงมักถูกเรียกว่า "head kidney"

Mesonephros ภายใต้การกระตุ้นบางส่วน ของ pronephric duct ซึ่งทำหน้าที่เป็นตัวชักนำ ทำให้ท่อไตเจริญเพิ่มขึ้นเป็นลำดับใน nephrogenic mesoderm ที่ถัดจากบริเวณไตชุดแรกไป ท่อไตใหม่เหล่านี้จะติดต่อกับ pronephric duct ที่มีอยู่แล้ว ท่อไตเหล่านี้ก็จัดตัวเป็นระยะ ๆ ในหลาย segments คายเช่นกัน การซดก็เหมือนกับท่อไตที่อยู่ข้างหน้าของมัน และมักจะมี nephrostomes ที่เปิดค้าย ความจริงแล้วเป็นการยากที่จะชี้ออกมาว่าจุดไหนเป็นเขตแบ่งระหว่างไตชุดแรกของคัพภะกับไตส่วนที่เหลือ ได้อย่างแน่ชัด มักจะมีการเปลี่ยนแปลงที่ค่อย ๆ เกิดขึ้น จากท่อไตซึ่งเป็นลักษณะของบริเวณไตชุดแรก ไปสู่ท่อไตที่อยู่ข้างหน้า

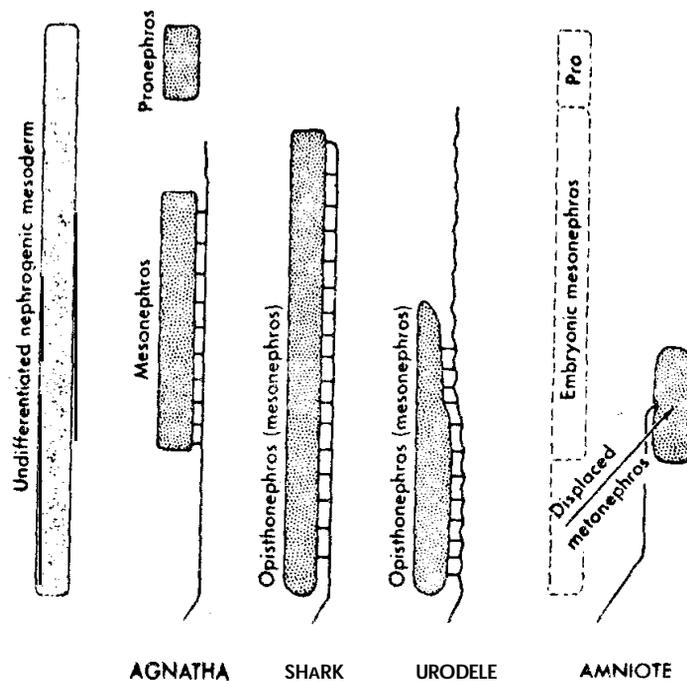


Fig. 14-5. Fate of the nephrogenic mesoderm in representative vertebrates

ในบริเวณหัวเลี้ยวหัวต่อ จะมี secondary และ tertiary tubules เกิดขึ้นในแต่ละ segment (รูป ๑๔-๑, B) ในขณะที่ท่อไตที่เกิดเพิ่มขึ้นเหล่านี้ขยายใหญ่ขึ้นและสว่างล้ำซึ่งกันและกันนั้น การเป็นระยะ ๆ ของไตที่กำลังเจริญจะเลื่อนลงขึ้นก่อนและต่อมา ก็จะหายไปหมด ลักษณะหัวเลี้ยวหัวต่ออย่างอื่นในสปีชีส์ส่วนใหญ่คือ การเจริญของ internal glomeruli และท่อไตที่ไม่มี nephrostomes อย่างไรก็ดี ศัพทของปลาและสัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบกมี nephrostomes เกิดขึ้นเป็นระยะทางยาวไปข้างหลัง และปลาบางชนิดยังคงมี nephrostomes เหลืออยู่บางอันในตัวเต็มวัย Nephrostomes นั้นเกินใน ศัพทของสัตว์เลื้อยคลาน แต่ในนกและสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนม ท่อไตที่อยู่ทางด้านหัวเพียง ๒-๓ ท่อเท่านั้นที่เคยมี nephrostomes นอกจากในปลาปากกลมแล้ว ส่วนของไตที่อยู่ถัดจาก บริเวณไตชุดแรกจะไม่เป็นระยะ ๆ ท่อไตมีส่วนขดที่ยาวกว่า และความสัมพันธ์ระหว่าง glomerulus และ tubule นั้นมีมากกว่าในพวกที่อยู่ข้างหน้า

จากการหายไปของบริเวณไตชุดแรก ท่อตามยาวของไตชุดแรกที่อยู่จากนั้นมาเรียกว่า mesonephric duct และบริเวณไตใหม่ที่หน้านี้เรียกคือ mesonephros (ขอเรียกว่าไตชุดกลาง) ไตชุดกลางคือไตเต็มวัยที่ทำหน้าที่ของปลาและสัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบก (รูป ๑๔-๕ ถึง ๑๔-๗) (ไตชุดกลางนี้บางทีก็เรียกว่า opisthonephros ในตัวเต็มวัยเหล่านี้) ไตชุดกลางยังเป็นไตของศัพทที่ทำหน้าที่ในสัตว์เลื้อยคลาน นก และสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนม (รูป ๑๔-๘)

ไตชุดกลางของปลา hagfish Myxine นั้นเป็นชั้นต่ำมาก มันอยู่ในส่วนของ nephrogenic mesoderm เป็นระยะ ๑๐ ซม. โดยเริ่มตรงที่ถัดจากร่องรอยของไตชุดแรกไปหน่อย และไปสิ้นสุดตรงที่ก่อนจะถึง cloaca หน่อย ส่วนนี้ประกอบด้วย renal corpuscles ขนาดใหญ่ที่มีเส้นผ่าศูนย์กลาง ๑.๕ มม. จำนวน ๓๐-๓๕ อัน จัดตัวเป็นระยะ ๆ และติดต่อกับท่อตามยาวของไตชุดกลางด้วยท่อไตที่สั้นมาก ท่อไตเหล่านี้สั้นเสียจนไม่อาจจะ มีบทบาทในการเปลี่ยนส่วนประกอบของสิ่งกรองจากกระจุกเส้นเลือดโดยการเพิ่มหรือการดูดกลับ (อย่างไรก็ดี น่าจะเป็นไปได้ว่าท่อตามยาวของไตชุดกลาง ได้มารับหน้าที่บางอย่างแทนส่วนที่หายไปของท่อไตเสียเอง) Glomerulus ที่สัมพันธ์อยู่กับแต่ละ corpuscle นั้นถูกเลี้ยง โดย afferent glomerular arteriole จาก dorsal aorta และระบายออก

โดยเส้นเลือดที่ไหลเข้าไปใน postcardinal vein โดยตรง ไม่มีคาซายเส้นเลือดฝอยอยู่รอบ ๆ ท่อไต อันนี้จะเป็นสภาพขั้นต่ำหรือไม่ ยังไม่ทราบ แต่สันนิษฐานกันว่ามันเป็นสภาพขั้นต่ำ และสันนิษฐานว่าเส้นเลือดฝอยที่อยู่รอบท่อไตนั้นมาจาก renal portal system อย่างเดียวเท่านั้น เมื่อโตวิวัฒนาการขึ้นครั้งแรก

ระหว่างไตที่ทำหน้าที่และไตชุดแรกที่เป็นร่องรอยของ Myxine จะมีจำนวนที่ไม่แน่นอนของ corpuscles ที่ไม่มี glomeruli หรือที่ขาดการคักคอกับท่อความยาว

ทางคานทางของไตที่ทำหน้าที่ ยังมี corpuscles ที่ไม่มีกระจุกเส้นเลือดเพิ่มขึ้นอีก จำนวนของ corpuscles ทั้งหมดใน Myxine ทั้งที่เป็นแบบฉบับและไม่เป็นแบบฉบับ จะมีประมาณ ๗๐ อันและจัดตัวเป็นระยะ ๆ อย่างเข้มงวด การมี corpuscles ที่จัดตัวเป็นระยะ ๆ ทั้งข้างหน้าและข้างหลังของ uriniferous mass นั้น เป็นการสนับสนุนหลักการของ archinephros ที่สัมพันธ์กับ

ปลาที่มีซากกรไกรและสัตว์ครึ่ง

น้ำครึ่งบก ไตเต็มวัยของปลาและสัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบก เริ่มต้นจากที่ไตหนึ่งซึ่งอยู่ติดกับบริเวณไตชุดแรกไป ส่วนการที่จะอยู่ติดไปไกลแค่ไหนนั้นขึ้นอยู่กับจำนวนท่อไตของคัพภะที่หายไป ในบริเวณหัวแล้วหัวต่อระหว่างไตชุดแรกกับไตชุดกลาง ยกตัวอย่างเช่น ในปลาฉลามและงูคิน ไตเต็มวัยจะเริ่มต้นไกลไปข้างหน้าและยื่นไปตลอดความยาวของ coelom โดยแนบอยู่กับผนังร่างกายคานบนนอก peritoneum (รูป ๑๔-๕, ฉลาม, และ ๑๔-๖)

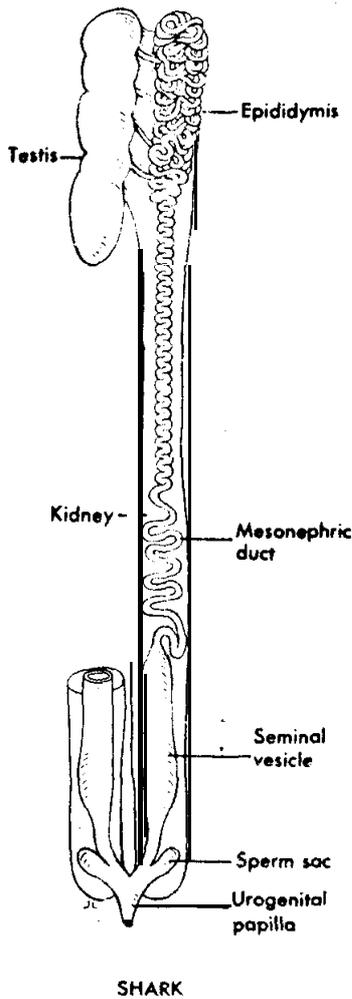


Fig 14-6. Urogenital system of a male shark. Accessory urinary ducts, not shown, are illustrated in Fig 14-19, B

ในปลาอื่น ๆ อีกมากและในสัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบกส่วนใหญ่ ท่อไตหัวเดียวหัวต่อจะหายไปเป็นช่วงที่ยาวกว่า (รูป ๑๔-๕, urodele)

ในเพศผู้ ท่อไตที่อยู่ส่วนหน้าสุดบางท่อของไตชุกกลาง ไม่ติดต่อกับ glomeruli และให้นำสเปิร์มไปสู่ท่อตามยาวของไตชุกกลางอย่างเดียวกัน ส่วนนี้ของไตชุกกลางคือ epididymal kidney หรือ sexual kidney และส่วนที่ขมมากของ mesonephric duct ซึ่งระบายท่อนี้คือ epididymis (รูป ๑๔-๖ และ ๑๔-๗) ส่วนที่ตรงกันของไตชุกกลางของเพศเมีย อาจจะมีหรืออาจจะไม่เสื่อมสลายไปได้

ไม่ว่าจะขึ้นไปตลอดความยาวของ coelom หรือจะจำกัดอยู่เฉพาะบริเวณทางหางก็ตาม และไม่คำนึงถึงรูปร่าง บริเวณสร้างปัสสาวะ (uriniferous regions) ของไตของปลาและสัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบกเต็มวัย จะเหมือนกันในคำณพื้นฐานคือ ประกอบด้วย renal

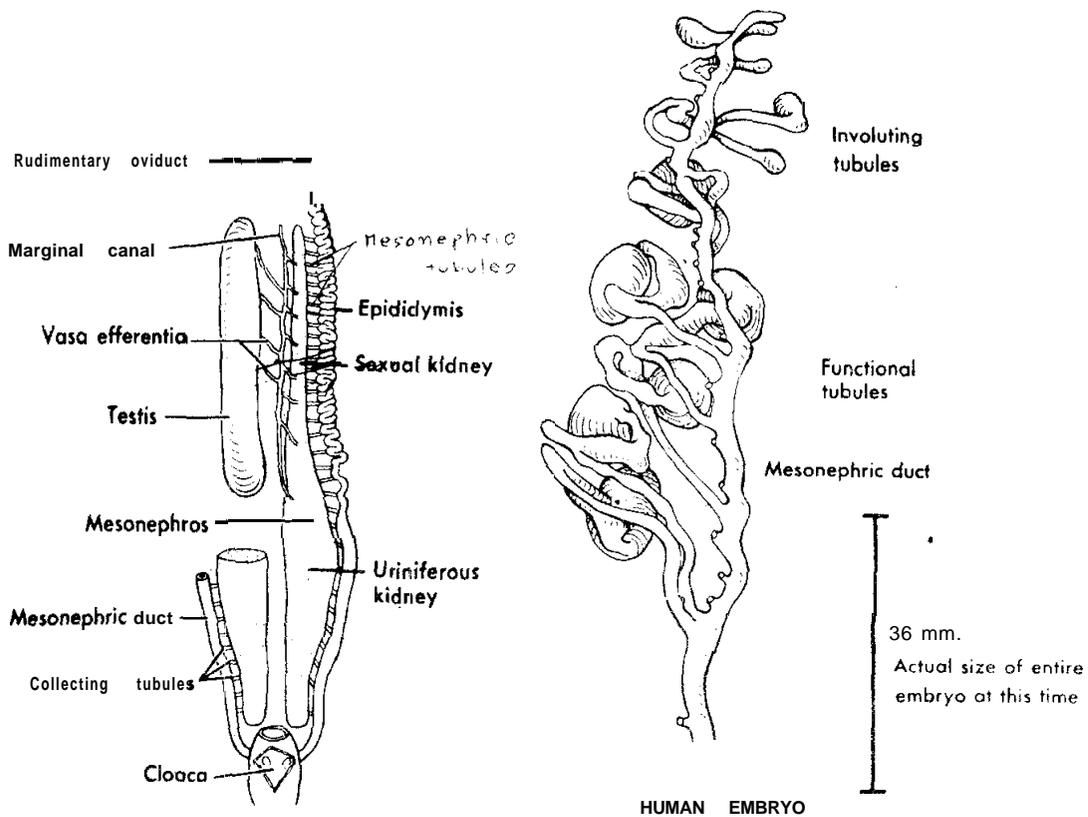


Fig. 14-7. Urogenital system of male *Necturus*. The narrow sexual segment of the mesonephros serves solely for sperm transport

Fig. 14-8. Right functional mesonephros of a 36 mm. human embryo. (Redrawn from Altschule.<sup>107</sup>)

corpuscles และท่อไตที่ขดซึ่งบางทีก็มี nephrostomes ในปลา และเปิดเข้าไปในท่อตามยาว (mesonephric หรือ opisthonephric duct) (รูป ๑๔-๗, ๑๔-๘, และ ๑๔-๙, A และ D ถึง F) อาจจะมีท่อนำปัสสาวะเสริม (accessory urinary ducts) อยู่ด้วย (รูป ๑๔-๑๔, B)

Mesonephric duct อาจจะแนบไปตามขอบค้ำข้างของไต (รูป ๑๔-๗) หรือที่นิวค้ำล่าง (รูป ๑๔-๖) หรือฝังอยู่ภายในไต ปลายทางหางของ mesonephric ducts อาจจะขยายออกหรือยื่นออกมาเป็น seminal vesicles (รูป ๑๔-๖) เพื่อเก็บสเปิร์มชั่วคราว หรือเป็นกระเพาะปัสสาวะ (รูป ๑๔-๑๓) ในปลาบางชนิด (ปลาปากกลม ปลาสามหนุ และอื่น ๆ) mesonephric ducts ทั้งสองจะไปเปิดทางหางเข้าไปใน urinary หรือ urogenital papilla (รูป ๑๔-๖) เมื่อท่อนำปัสสาวะเสริมมีเป็นจำนวนมากในตัวยู ท่อตามยาวของไตศูนย์กลางอาจจะใช้เพื่อนำสเปิร์มเป็นส่วนใหญ่หรือทั้งหมด (รูป ๑๔-๑๔, B)

ลักษณะของ amniote ไตศูนย์กลางในลักษณะของ amniote มีโครงสร้างที่สำคัญเหมือนกับไตเค็มวัยของปลาและสัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบก นอกจากว่า nephrostomes นั้นเป็นร่องรอยในนกส่วนใหญ่ และไม่คอยพบในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนม ในลักษณะของไก่ ไตศูนย์กลางจะถึงจุดสุดท้ายของการเจริญในวันที่สิบเอ็ดของการฟัก ซึ่งเป็นวันกึ่งกลางของชีวิตลักษณะ ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนม ไตศูนย์กลางจะถึงจุดสุดท้ายเร็วกว่า เช่นในคนเรา เมื่อถึงครรภ์ได้เก้าสัปดาห์ ซึ่งเท่ากับ  $\frac{2}{3}$  ของระยะตลอดการตั้งครรภ์

ท่อไตศูนย์กลางแรกสุดในทารกของคนจะปรากฏขึ้นภายหลัง ๔ สัปดาห์ของชีวิตลักษณะ (ระยะ ๒๐ somites) คลื่นของการเปลี่ยนแปลงจะกวาดไปตาม nephrogenic mesoderm และก่อนที่ท่อไตศูนย์กลางอันสุดท้ายที่ปลายทางหางของซุกจะเกิดขึ้น ท่อแรกสุดที่ปลายค้ำหน้าก็ได้เชื่อมไปเรียบร้อยแล้ว (รูป ๑๔-๔) ผลก็คือว่า เมื่อถึงการเจริญขั้นสุดท้ายของไตศูนย์กลางของคน จะมี renal corpuscles ที่ทำหน้าที่อยู่ประมาณ ๓๐ อัน แม้ว่าจะมีมากถึง ๔๐ อันในขณะนั้นก็ตาม อันที่อยู่ทางหางสุดเป็นอันที่เกิดขึ้นล่าสุด อันที่อยู่ค้ำหน้าสุดเป็นอันที่เกิดก่อนสุด ในคนเรา ท่อไตศูนย์กลางทั้งหมดได้เชื่อมสลายไปในขณะที่ครรภ์มีความยาวได้ ๔๐ มม. ไตศูนย์กลางของสัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบกของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนม จะแตกต่างกันใน

คำนวณจำนวนของท่อไตซุกกลางที่เกิดขึ้น

แม้ว่าไตซุกกลางจะเป็นไตพื้นฐานของคัพภะใน amniotes ก็ตาม แต่มันก็ทำหน้าที่เป็นเวลายันสั้นภายหลังการพักหรือการเกิดในสัตว์เลื้อยคลาน คู่ปากเป็ด และสัตว์ที่มีถุงหน้าท้อง หรือจนถึงการจำศีลครั้งแรกใน lizards บางชนิด และการลอกคราบครั้งแรกในงูบางชนิด

ในระหว่างเวลาที่ไตซุกกลางกำลังทำหน้าที่อยู่นั้น ไตซุกใหม่ที่จะถูกใช้โดย amniote ตลอดชีวิตที่เหลืออยู่คือ metanephros (ขอเรียกว่าไตซุกหลัง) ก็อยู่ในขบวนการเจริญ เมื่อไตซุกหลังเริ่มทำหน้าที่ ไตซุกกลางจะเสื่อมสลายไป ในไม่ช้าก็จะเหลืออยู่แต่เพียงร่องรอยเท่านั้น

ส่วนที่เหลืออยู่ (REMNANTS) ของไตซุกกลางใน AMNIOTES เต็มวัย ส่วน

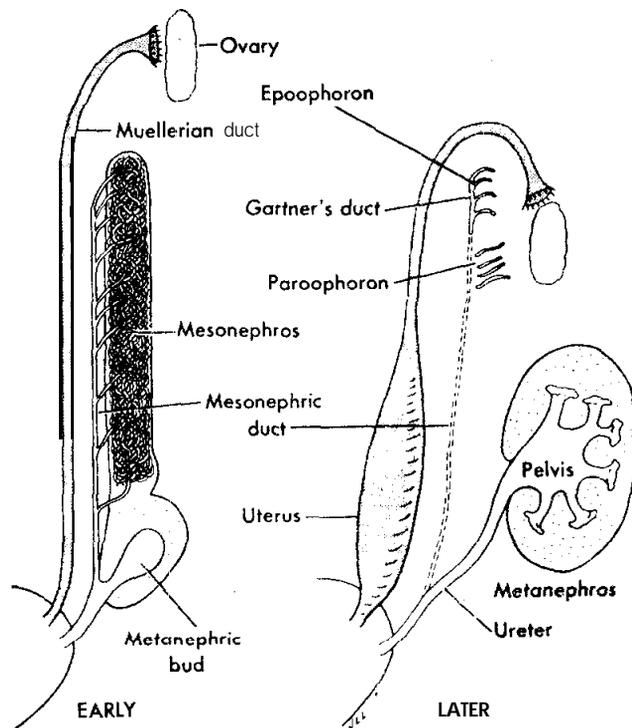


Fig. 14-9. Developmental changes in the urogenital system of a female amniote. In the early stage (left) the mesonephric kidney and duct are present, and the metanephric bud has formed. The undifferentiated muellerian duct is present. In the later stage the mesonephric kidney and duct have regressed, except for remnants, and the muellerian duct has differentiated to form a female reproductive tract.

ที่เหลืออยู่ (เคน) ของไทรุคกลางพบอยู่ใน amniotes เต็มวัยของทั้งสองเพศ ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม เคนประกอบด้วยกลุ่มของท่อไตที่สั้นเรียกว่า paradidymis (รูป ๑๔-๒๐) และ appendix of the epididymis ซึ่งอยู่ใกล้กับ epididymis ทั้งคู่ และเรียกว่า epoophoron และ paroophoron ซึ่งอยู่ใกล้กับรังไข่ทั้งคู่ (รูป ๑๔-๕) ท่อคามยาวของไทรุคกลางจะเหลืออยู่เป็น sperm ducts ใน amniotes ตัวผู้ (รูป ๑๔-๒๐) แต่ท่อนี้จะเชื่อมไปในตัวเมียและเหลือเป็นเพียง Gartner's ducts สั้น ๆ และสั้น ฝังอยู่ใน mesentery ของท่อนำไข่ (รูป ๑๔-๕)

Metanephros ไทรุคหลัง หรือไทรุคของ amniote เต็มวัย เกิดจากปลายทางหางของ nephrogenic mesoderm ซึ่งจะถูกแทนที่ไปทางคานหน้าและออกทางคานข้างในระหว่างการเจริญ (รูป ๑๔-๕) อันนี้ก็คือนephrogenic mesoderm เดียวกันที่เกิดเป็นส่วนหางของไทรุคกลางของปลาและสัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบก จำนวนของท่อไตที่เกิดจากส่วนทางหางใน amniotes นี้จะมากมายมหาศาล ถึงประมาณ ๔.๕ ล้าน และท่อไทรุคหลังนั้นชุกมาก (รูป ๑๔-๒, C) ส่วนที่ถูกแทนที่จะมีท่อคามยาวของมันเองคือ metanephric duct หรือ ureter คราวใดที่ mesonephros ยังทำหน้าที่อยู่ metanephric duct ก็จะเป็นเพียงท่อนำปัสสาวะเสริมเท่านั้น เมื่อไทรุคกลางเชื่อมไป ท่อคามยาวของไทรุคหลังจะกลายเป็นท่อนำปัสสาวะโคยลำพัง

ท่อคามยาวของไทรุคหลังเกิดจากการเป็นปุ่มไทรุคหลัง (metanephric bud) ที่ยื่นไปทางคานหน้า ออกจากปลายทางหางของ mesonephric duct ของคัพภะ (รูป ๑๔-๕) ที่ล้อมรอบส่วนปลายของปุ่มก็คือ nephrogenic mesoderm ที่ยังไม่เปลี่ยนแปลง ซึ่งเป็นส่วนที่จะเกิดท่อไทรุคหลังขึ้น ปุ่มไทรุคหลังจะเจริญไปทางหัวโดยนำเอา metanephric blastema ติดไปด้วย ทั้งนี้ปลายทางหางของ nephrogenic mesoderm จึงถูกแทนที่ไปทางคานหัวจากตำแหน่งเดิม ส่วนต้นของปุ่มไทรุคหลัง จะกลายเป็น ureter ส่วนปลายของปุ่มที่ขยายใหญ่ขึ้นจะกลายเป็นกรวย (pelvis) ของไต มีส่วนยื่นของกรวยที่คล้ายนิ้วมือหลายอันรุกเข้าไปใน nephrogenic blastema เพื่อกลายเป็นท่อรวบรวม (collecting tubules) ในขณะที่เดียวกัน nephrogenic blastema ก็กำลังสร้างท่อไทรุคหลังซึ่งเป็นรูปตัว S ในตอนแรกขึ้น ปลายหนึ่งของท่อไตแต่ละท่อจะเจริญเข้า

หาท่อรวบรวมและเปิดเข้าไปในนั้นในที่ลึก อีกปลายหนึ่งจะเจริญเข้าหา glomerulus ที่อยู่ใกล้ ๆ และไปหุ้มมันเอาไว้ เพื่อกลายเป็น Bowman capsule

ท่อไต (tubules) ของไตของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมมีซับซ้อนกว่าของสัตว์มีกระดูกสันหลังชั้นต่ำกว่า มี loop of Henle ซึ่งเป็นท่อเล็ก ยาว รูปตัว U (รูป ๑๔-๒) แทรกอยู่ระหว่างส่วนซีกด้านต้นและด้านปลายของท่อไต ในขณะที่โค้งของเฮนเลียมยาวอยู่นั้น มันจะเจริญทางออกไปจากผิวของไตเข้าหา renal pelvis ดังนั้นไตจึงมี cortex ซึ่งมี renal corpuscles และ medulla ซึ่งประกอบด้วยโค้งของเฮนเลียมหลายแสนท่อ และท่อรวบรวมรวม (common collecting tubules) (รูป ๑๔-๓๐ และ ๑๔-๓๑) โค้งของเฮนเลียมทำหน้าที่สร้างและดูดกลับ น้ำ โซเดียมไอออน และสารอื่น ๆ อีกบางชนิด

โค้งและท่อรวบรวม ทำให้ renal medulla มีลักษณะเป็นลายในคาน frontal section ท่อเหล่านี้จะรวมกลุ่มเข้าไปสู่พีรามิด (pyramids) รูปกรวยจำนวน ๑ หรือหลายอัน (รูป ๑๔-๓๐) แล้วแต่สปีชีส์ พีรามิดจะเรียวเล็กไปสู่ปลายมน (renal papilla) ซึ่งยื่นเข้าไปใน pelvis ท่อรวบรวมแต่ละท่อ มีท่อไตซุกหลังมาเปิดเข้าจำนวนน้อย แล้วจึงเปิดเข้าไปใน pelvis โดยทาง renal papilla

ท่อไตซุกหลังของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมไม่มีโค้งของเฮนเล และของนกก็มีแค่เฉพาะส่วนที่เทียบกันไคซึ่งสั้นมาก Glomeruli ก็มีโค้งเส้นเลือดเพียงสองหรือสามเส้นเท่านั้นซึ่งลดการสูญเสีย

ไตซุกหลังจำนวนมาก มีลักษณะเป็นพู ๆ (สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม นก ช้าง ปลา วาฬ สัตว์กินเนื้อบางชนิด และอื่น ๆ ) ซึ่งแต่ละพูประกอบด้วยกลุ่มของท่อไตมากมาย (รูป ๑๔-๓๒) การเป็นพูนี้ยังเกิดขึ้นในทารกของคนด้วย แต่ต่อมาจะหายไป ในงูและ lizards ที่ไม่มีขา ไตจะยาวเหมือนกับรูปร่าง ไตของนกนั้นแบนติดอยู่กับกระดูก sacrum และ ilium และอิงแอบอยู่อย่างพอเหมาะกับความขมขื่นของกระดูกนี้ ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมเต็มวัยส่วนใหญ่ ไตจะเรียบและมีรูปร่างโดยคร่าว ๆ คล้ายฉิว Renal artery, renal vein, เส้นประสาท และ ureter เข้าไปในหรือออกมาจากไตตรงแฉ่งที่เรียกว่า hilum

เนื่องจากจุดกำเนิดของ mesonephric ducts ในคัพภะนั้นเป็นปุ่มยื่นออกไป ดังนั้น ureter จึงมาสิ้นสุดในที่นั้นในตอนแรก แต่ผลของการเจริญและเปลี่ยนแปลงต่อไป

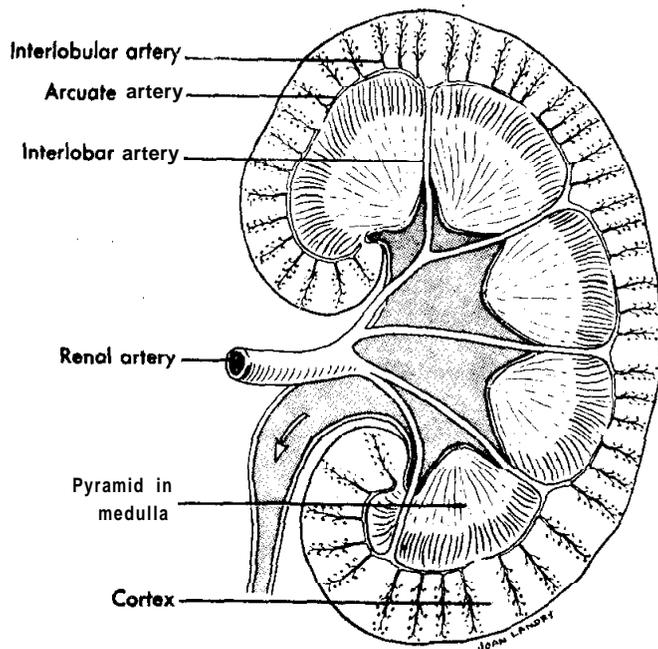


Fig. 14-10. Representative mammalian kidney, frontal section. The renal vein has been removed. Gray area is pelvis and ureter. Glomeruli are confined to the cortex. Loops of Henle and common collecting tubules comprise the medulla. The kidneys of cats and rabbits have only one pyramid.

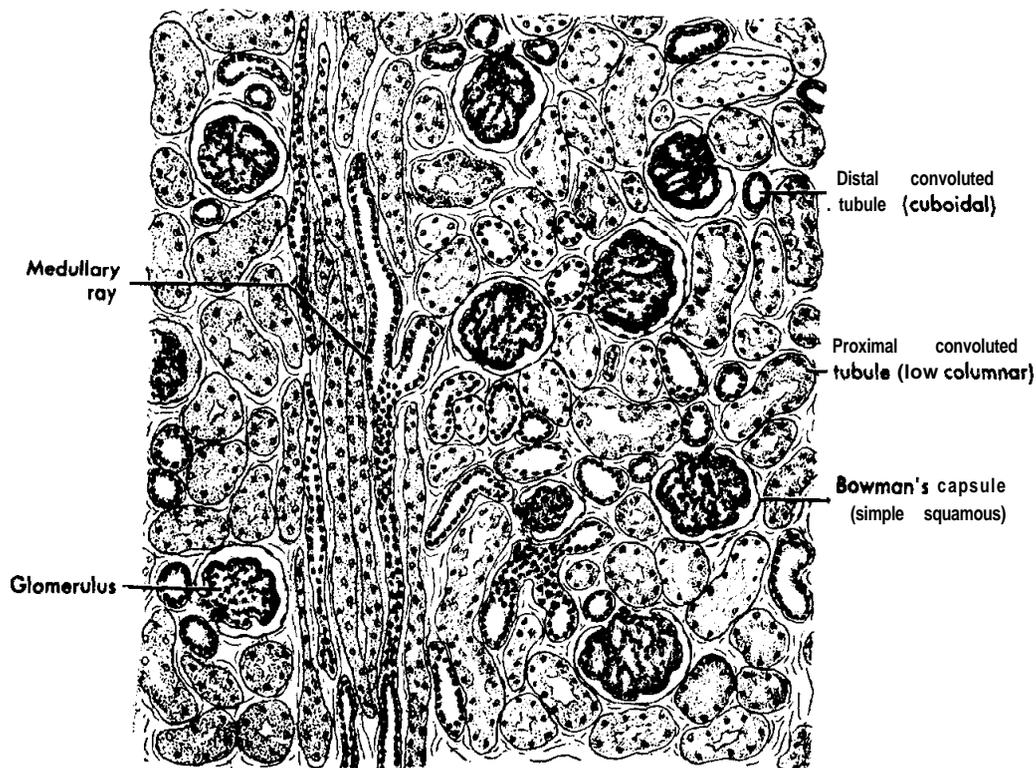


Fig. 14-11. Frontal section of a small area of the cortex of a mammalian kidney. Collecting tubules and loops of Henle extend into the medulla as medullary rays. (From Bevelander: *Essentials of histology*, ed. 6, St. Louis, 1970, The C. V. Mosby Co.)

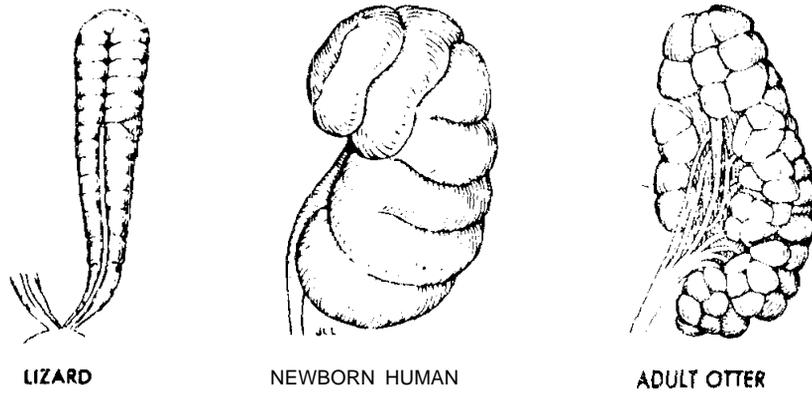


Fig. 14-12. Several lobulated metanephric kidneys

ureters จะเปิดเข้าไปใน cloaca โดยตรงในที่ลึก (สัตว์เลื้อยคลาน นก และตุ่นปากเป็ด รูป ๑๔-๒๓ และ ๑๔-๒๕) หรือเข้าไปในกระเพาะปัสสาวะ (สัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนมที่มีรก รูป ๑๔-๒๔) อย่างไรก็ดี ในสัตว์เลื้อยคลานตัวผู้ ๒-๓ ชนิด ureters ยังคงเปิดเข้าไปใน mesonephric ducts ซึ่งนำสเปิร์มใน amniotes (รูป ๑๔-๒๒)

เลือดที่มาจากไตซดหลังในสัตว์เลื้อยคลานและนกนั้นโดยทาง renal arteries สองหรือมากกว่าสองเส้นที่มีจุดกำเนิดเป็นระยะ ๆ ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนม มักจะมี renal artery เพียงเส้นเดียว แต่มักจะแยกออกเป็นสองเส้นก่อนถึงไต ในการเข้าไปในไตของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำมนั้น renal artery จะแยกออกเป็นแขนงมากมาย ซึ่งจะผ่านไปในแนวรัศมีเข้าหา cortex เรียกว่า interlobar arteries (รูป ๑๔-๑๐) ที่ฐานของคอร์เท็กซ์ interlobar arteries แยกออกเป็น arcuate arteries ซึ่งจะโค้งไปตามฐานของ cortex หนาแน่นกับผิวของไตไม่มากนัก จาก arcuate arteries จะมี interlobular arteries ขนาดจิ๋วเกิดขึ้น ซึ่งแยกต่อไปเป็น afferent glomerular arterioles ที่ไปสิ้นสุดใน glomeruli ที่ออกมาจาก glomerulus แต่ละอันก็คือ efferent glomerular arteriole ซึ่งนำตรงไปสู่ capillary bed ที่ล้อมรอบท่อไตอยู่ ไตซดหลังระบายเลือดออกจาก renal veins หนึ่งหรือหลายเส้น

ไตของสัตว์เลื้อยคลานกับของนกและตุ่นปากเป็ด จะมีเลือดเสียเข้ามาโดยทาง

renal portal system เส้นเลือด portal จะไปสิ้นสุดใน peritubular capillary beds

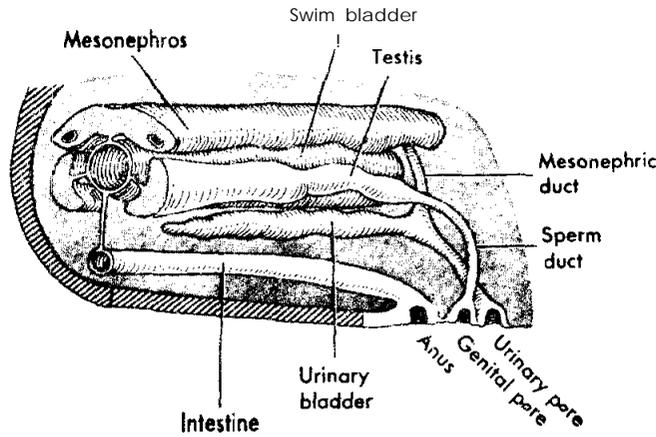
การขับถ่ายเกลือภายนอกไตในสัตว์มีกระดูกสันหลัง ปลาทะเลมีโครงสร้างภายนอกไตสำหรับขับถ่ายเกลือเกิดขึ้น ปลากระดูกแข็งทะเลจะขับเกลือเป็นปริมาณมากโดยทางต่อมสร้างคลอไรด์บนผิวของเหงือก ในปลากระดูกกบ rectal gland จะทำหน้าที่นี้. Rectal glands ของ bullsharks (Carcharhinus leucas) ที่จับได้ในน้ำจืดนั้น เล็กกว่าต่อมของปลาชนิดเดียวกันที่จับได้ในน้ำเค็ม และแสดงถึงการเปลี่ยนที่เสื่อมลง เนื่องจากการขับถ่ายเกลือภายนอกไต และเนื่องจากการเปลี่ยนแปลงของท่อไตและกระดูกเส้นเลือด ซึ่งมีผลในการสงวนน้ำ ดังนั้นจึงมีปัสสาวะน้อย

สัตว์สี่เท้าก็เช่นเดียวกัน คือได้วิวัฒนาการอวัยวะสำหรับขับถ่ายเกลือขึ้นโดยไม่ขึ้นกับไต อันนี้เป็นจริง โดยเฉพาะอย่างยิ่งสปีชีส์ที่ค้ำน้ำเค็ม เช่นสัตว์เลื้อยคลานที่อยู่ในทะเลบางชนิด หรือนกทะเล นอกจากนั้นยังเป็นจริงใน lizards และงูที่อยู่บนบกซึ่งจะต้องสงวนน้ำไว้เพราะที่อยู่อาศัยมันแห้งแล้ง ต่อมจมูกที่เด่นและขับถ่ายเกลือเป็นผู้ทำหน้าที่

ต่อมจมูก (nasal gland) ของนกทะเล เป็นต่อมคู่ ขนาดใหญ่ อยู่ในร่องกระดูกเหนือเบ้าตา ต่อมนี้ถูกระบายโดยท่อยาวที่ไปเปิดร่วมกับรูจมูก มีร่องยื่นจากช่องเปิดไปสู่ปลายของจงอย ภายใน ๑๕ นาทีหรือมากกว่านั้น หลังจากที่นกเหล่านี้ได้ค้ำน้ำที่มีโซเดียมคลอไรด์และโปแตสเซียมเข้าไป จะมีหยดเล็ก ๆ ของของเหลวที่มีเกลือเหล่านี้ไหลรินลงมาตามร่อง แล้วก็หยดหรือถูกสลัดออกไปจากปลายของจงอย

ใน lizards ที่อยู่บนบก ต่อมจมูกที่สร้างเกลือนั้นอยู่ข้างนอกกล่องจมูก และเปิดเข้าไปในท่อจมูกโดยทางท่อเล็ก ๆ การเกิดสะเก็ดสีขาวของโซเดียมคลอไรด์และโปแตสเซียม สามารถมองเห็นได้ในท่อจมูกหรือที่รูจมูก ในเต่าทะเล ต่อมจะสร้างโซเดียมเป็นส่วนใหญ่

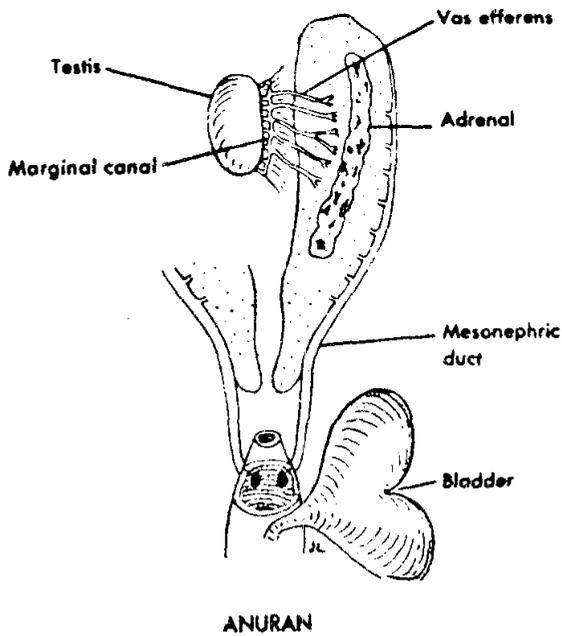
การคัดแปลงอื่น ๆ เพื่อรักษาความเข้มข้นของ electrolytes ในของเหลวของร่างกายนั้นก็ได้อาศัยการขับ Lizards และงูที่อาศัยอยู่ในที่แห้งแล้งจะมี glomeruli ที่เสื่อมโทรม ต่อมเหงื่อทำหน้าที่ขับเกลือและน้ำในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม แต่การเสียเกลือโดยทางนี้อาจจะเกิดขึ้นเนื่องจากการสร้างน้ำเพื่อระเหยให้ร่างกายเย็น ไม่ใช่ปรับตัว



TELEOST

Fig. 14-13. Caudal end of urogenital system of a male teleost (pike), left lateral view. The unpaired urinary bladder arises as a bud off the united bases of the two mesonephric ducts. Note absence of cloaca. (Redrawn from Goodrich<sup>2</sup>)

การขับถ่ายของ electrolytes ถูกควบคุมโดยฮอร์โมนเป็นส่วนใหญ่ โดยเฉพาะอย่างยิ่งฮอร์โมนของต่อม pituitary และต่อม adrenal การคัดแปลงทางสรีระของสัตว์มีกระดูกสันหลัง คือ สิ่งแวดล้อมที่มีความเค็มและส่วนประกอบของน้ำต่าง ๆ กันนั้น จะหาอ่านได้ในตำราสรีรวิทยาเปรียบเทียบ ที่น่าสนใจมาก



ANURAN

Fig. 14-14. Urogenital system and adrenal of a male frog, ventral view.

กระเพาะปัสสาวะ (URINARY BLADDERS) สัตว์มีกระดูกสันหลังส่วนใหญ่มีกระเพาะปัสสาวะ ที่ยกเว้นได้แก่ปลาปากกลม ปลากระดูกงู จู จระเข้ lizards บางชนิด และนกนอกจากนกกกระโหลกเทศ กระเพาะปัสสาวะของปลาส่วนใหญ่คือส่วนที่ขยายออกหรือส่วนยื่นของ mesonephric ducts ที่เรียกว่า tubal blad-

ders (รูป ๑๔-๑๓) ภาวะปัสสาวะของสัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบกจนถึงสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม คือส่วนที่ยื่นออกของผนังค้ำกลางของ cloaca (รูป ๑๔-๑๔)

ในคัพภะของ amniote ส่วนอื่นที่จะเป็นภาวะปัสสาวะนั้น จะยาวเลยผนัง-  
ร่างกายค้ำกลางเป็นเยื่อหุ้มนอกคัพภะคือ allantois (รูป ๔-๑๐ และ ๑๓-๒๔) เฉพาะ  
ฐานของ allantois (ส่วนที่อยู่ติดกับ cloaca) เท่านั้นที่จะไปเป็นภาวะปัสสาวะเต็มวัย  
ภายหลังคลอด ส่วนปลายของ allantois ภายในร่างกายยังคงเหลืออยู่ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วย-  
นมเป็น middle umbilical ligament (urachus) ซึ่งเชื่อมปลายของภาวะ-  
ปัสสาวะกับสะดือ (umbilicus) Urachus อยู่ในขอบค้ำหน้าของ ventral  
mesentery ของภาวะปัสสาวะร่วมกับ umbilical arteries ที่สลายไป

เต่าและ lizards ส่วนใหญ่ มีภาวะปัสสาวะขนาดใหญ่ และเต่าอาจจะมิ

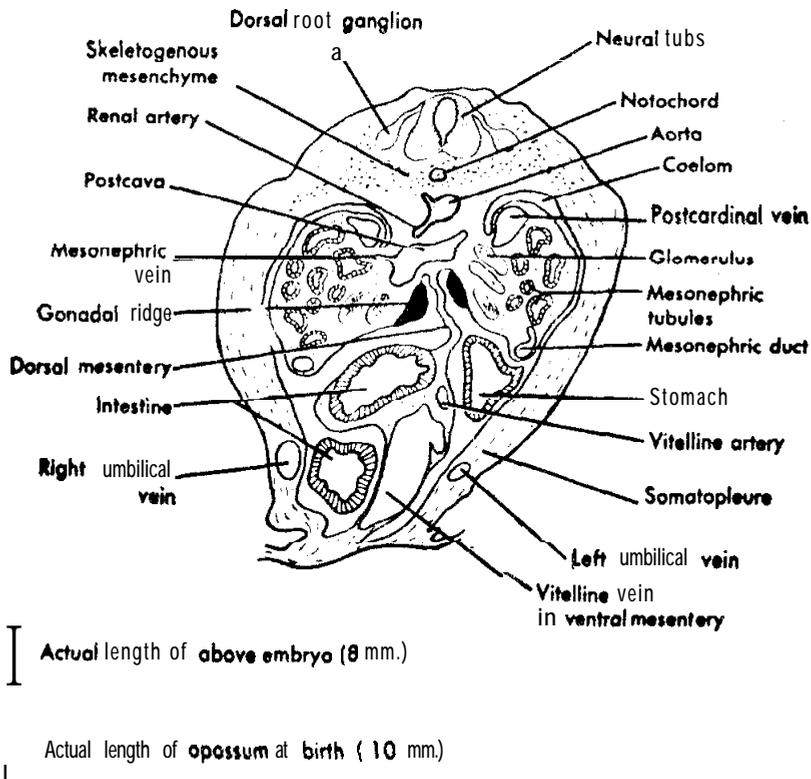


Fig. 14-15. Opossum embryo (*Didelphis*) 6% days after cleavage, cross section. The gonadal primordia are shown in black.

กระเพาะปัสสาวะเสริม (accessory bladders) อีกสองอัน (รูป ๑๔-๓๒) กระเพาะปัสสาวะเสริมนี้ถูกใช้โดยตัวเมีย เพื่อนำน้ำไปทำให้กินเปียกชื้นเมื่อสร้างรังสำหรับเก็บไข่ ถ้ากระเพาะปัสสาวะนี้มีหน้าที่อื่น ๆ ก็ยังไม่เป็นที่ทราบ ในสัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบกและสัตว์เลื้อยคลาน น้ำปัสสาวะจะกลับไปสู่กระเพาะปัสสาวะจาก cloaca ในสัตว์เลื้อยคลานค้ำยน้ำนม ท่อน้ำปัสสาวะของไตจะเปิดเข้าไปในกระเพาะปัสสาวะโดยตรง และกระเพาะปัสสาวะถูกระบายออกโดยทาง urethra

คุณค่าแห่งการกักแปลงของกระเพาะปัสสาวะในสัตว์สี่เท้า ดูเหมือนว่าจะเป็นความสามารถในการสงวนน้ำ มีฉะนั้นแล้วน้ำจะถูกขจัดออกจากร่างกาย ในระหว่างที่อากาศแห้งแล้ง จะมี antidiuretic hormone (ADH) จากต่อม pituitary ของสัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบก ไปทำให้มีการกักน้ำกลับจากกระเพาะปัสสาวะอย่างรวดเร็ว และสัตว์จะหยุดถ่ายปัสสาวะ การปล่อย ADH ออกมานั้นถูกกระตุ้นโดยการสูญเสียน้ำ กระเพาะปัสสาวะมีประโยชน์เป็นอย่างยิ่งต่อสัตว์สี่เท้าที่อาศัยอยู่ในที่แห้งแล้ง ซึ่งเป็นแหล่งที่การสงวนน้ำมีค่าต่อการอยู่รอด

อวัยวะสร้างเซลล์เพศ (GONADS) Gonads ของคัพภะเกิดจากสัน (gonadal หรือ genital ridges) ที่สูงขึ้นมาจากหนึ่ง สันคู่นี้คือเยื่อผนังของ coelom ที่นำตัวขึ้นมาทางด้านในของไตคู่กลาง (รูป ๑๔-๓๔) สันคู่นี้จะยาวกว่า gonad เค็มวัยที่เจริญมาจากมัน ซึ่งแสดงว่าครึ่งหนึ่ง gonads อาจจะเป็นคลอตกความยาวของ pleuroperitoneal cavity ซึ่งเป็นสภาพที่ยังคงมีอยู่ในปลา hagfish แม้ว่าสันของ gonad เป็นคู่ก็ตาม แต่ก็มีสัตว์มีกระดูกสันหลังเค็มวัยอยู่ ๒-๓ ชนิดที่มีอวัยวะหรือรังไข่เพียงอันเดียว ภาวะการรวมกันของสันทั้งสองผ่านแนวกลางตัว (ปลาปากกลม ปลากระดูกแข็ง ๒-๓ ชนิด) อเพราะอันใดอันหนึ่งของ gonads ไม่มีการเปลี่ยนแปลง (ปลา hagfish ปลากระดูก-ที่ออกลูกเป็นตัวบางชนิด จระเข้ตัวเมียบางชนิด lizards บางชนิด และนกตัวเมียส่วนใหญ่) สัตว์เลื้อยคลานค้ำยน้ำนม ๒-๓ ชนิด มีรังไข่เพียงอันเดียว ในขณะที่ gonads อยู่ถึงชั้นสืบพันธุ์ได้ มักจะขยายใหญ่ขึ้นและถูกยึดไว้โดย dorsal mesentery ที่เรียกว่า orchium ในตัวผู้ และ mesovarium ในตัวเมีย

รังไข่ในปลากระดูกแข็งนั้นกตวงและเป็นถุง (รูป ๑๔-๓๐) สภาพที่เกิดขึ้นใน

ปลากระกุกซึ่งบางชนิดโดยการโอบเอาส่วนหนึ่งของช่องลำตัวไว้ภายในรังไข่ (รูป ๑๔-๑๖) ของในรังไข่ (ovarian cavity) ที่ถาวรในสปีชีส์เหล่านี้ถูกบุด้วย germinal epithelium ในปลากระกุกซึ่งอื่น ๆ ของภายในรังไข่เกิดจากการกลวงครั้งที่สอง (ครั้งแรก) ออกมาจากภายในของรังไข่ ในการตกไข่แต่ละครั้ง นอกจากในปลากระกุกซึ่งที่ออกลูกเป็นตัวซึ่งตัวอ่อนเจริญอยู่ใน ovarian follicles แล้ว ไข่จะถูกปล่อยเข้าไปในช่องรังไข่ซึ่งติดต่อกับรู (lumen) ของท่อนำไข่ (รูป ๑๔-๓๐) รังไข่ของปลาส่วนใหญ่ที่นอกจากปลากระกุกซึ่งจะตัน ภายหลังการตกไข่ รังไข่ซึ่งได้ปล่อยไข่ที่ลูกออกจนหมดแล้ว ก็กลับคืนสู่สภาพวัยรุ่นใหม่

รังไข่ของสัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบกเป็นถุงกลาง และช่องของถุงก็ไม่มีทางออกมาสู่ coelom ผิวของถุงมี germinal epithelium ซึ่งจะปล่อยไข่ที่สุกแล้วออกมาเป็นระลอก ๆ เข้าไปในcoelom ภายหลังการสืบพันธุ์แต่ละครั้ง รังไข่จะสลายไปสู่ระยะพักที่คล้ายสภาพวัยรุ่น

รังไข่ของสัตว์เลื้อยคลาน นก และตุ่นปากเป็ด จะมีช่อง (lacunas) ที่เต็มไปด้วยของเหลว รูปร่างไม่แน่นอน เกิดขึ้นเป็นจำนวนมากโดยการจกตัวใหม่ของเนื้อเยื่อภายในรังไข่เช่นนี้เรียกว่าเป็น "lacunate" รังไข่ของสัตว์เลื้อยลูกค้ำยน้ำนมเป็นเนื้อแน่นที่ไม่มีช่องเป็นถุงหรือ lacunas

ในสัตว์เลื้อยลูกค้ำยน้ำนมจำนวนมาก ถุงเยื่อของ peritoneum ที่เรียกว่า ovarian bursa จะโอบส่วนของ coelom ไว้เป็นห้องเล็ก ๆ พร้อมด้วยรังไข่และช่องเปิดของท่อนำไข่ Bursa อาจจะทำกว้างเข้าสู่ coelom ใหญ่ เช่นในแมวและกระต่าย

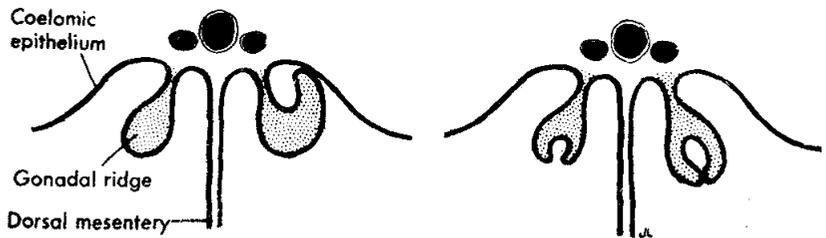


Fig. 14-16. Two methods of entrapment of coelom to form a hollow ovary in teleosts. The gonadal ridges are shown in cross section.

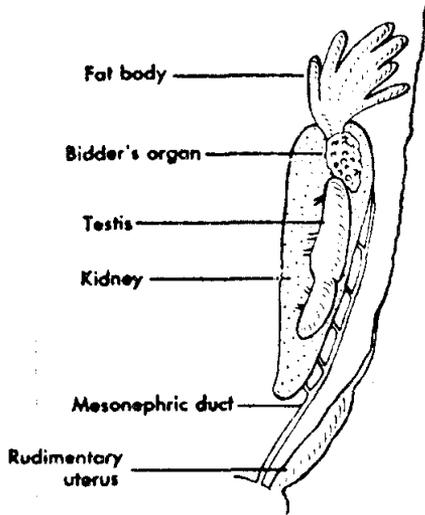
bursa อาจจะติดต่อกับ coelom โดยเป็นเพียงช่องว่างเล็ก ๆ เช่นในหนู หรืออาจจะบิ-  
 สนิทเช่นใน shrews. Bursa ช่วยให้ไข่ที่ตกทั้งหมดมีโอกาสเข้าไปในท่อนำไข่ได้มากขึ้น

อวัยวะเต็มวัยมักจะเล็กกว่ารังไข่ เพราะสเปิร์มซึ่งแม้จะมีจำนวนมากกว่าไข่มากก็  
 ความ มีขนาดเล็กกว่าไข่มากโดยเฉพาะอย่างยิ่งไข่ที่มีไข่แดง อวัยวะของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำ-  
 นมจะตรงกันข้าม คือมีขนาดใหญ่กว่ารังไข่ เพราะไข่ของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนม (นอกจากคุน-  
 ปากเปิด) ไม่มีไข่แดง และไข่ก็สุกเพียง ๒-๓ ฟองต่อหนึ่งครั้ง

อวัยวะในคัพภะของ anurans ถูกแบ่งย่อยออกเป็นส่วนหน้า (Bidder's or-  
 gan) ซึ่งมักจะหายไปจนถึงชั้นสืบพันธุ์ได้ และส่วนที่อยู่ไปทางหางมากกว่าซึ่งจะกลายเป็นอวัยวะ  
 เต็มวัย Bidder's organ ยังคงมีอยู่ในคางคกตัวผู้เต็มวัย (รูป ๑๔-๑๗) เป็นก้อน  
 ขนาดเล็กอยู่ที่ขั้วหางหัวของอวัยวะ และมีเซลล์ขนาดใหญ่ที่ยังไม่เปลี่ยนแปลงซึ่งคล้ายกับไข่ที่ยังไม่  
 สุก ถ้าอวัยวะถูกตัดออกโดยการทดลอง Bidder's organs จะเจริญไปเป็นรังไข่ซึ่งทำ  
 หน้าที่ได้ และระบบท่อเพศเมียที่เหลือเป็นร่องรอยนั้นจะขยายใหญ่ขึ้น ภายใต้อิทธิพลของฮอร์โมน  
 เพศเมียที่เพิ่มขึ้นจากรังไข่อันใหม่

ตัวอย่างของการแปลงเพศมีเกิดขึ้นในธรรมชาติของสัตว์มีกระดูกสันหลังที่ต่ำกว่า-  
 สัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนม เป็นที่ทราบกันดีว่าแม่ไก่ มีการหยุดวางไข่ มีการชัน และมีการเจริญ  
 ลักษณะอื่น ๆ ที่คล้ายไก่ตัวผู้ สภาพเช่นนี้เกิดขึ้นเมื่อรังไข่ข้างซ้าย (มีอยู่ข้างเดียว) เสื่อมไป  
 และ gonad ข้างขวาที่เป็นร่องรอยได้เจริญไปเป็นอวัยวะที่สร้างฮอร์โมนเพศผู้ แม้ว่าอวัยวะนี้  
 จะไม่สามารถสร้างสเปิร์มได้ก็ตาม

ในระหว่างการเจริญระยะแรก ๆ gonads จะไม่แตกต่างกันทั้งสองเพศ และ  
 ส่วนยื่นที่จะไปเป็นท่อเพศผู้และท่อเพศเมียมักจะปรากฏขึ้นในคัพภะทุก ๆ ตัวไม่ว่าจะไปเป็นเพศใด  
 ก็ตาม ภายใต้อิทธิพลของโครโมโซมเพศและฮอร์โมน จะทำให้ gonads ที่ไม่แตกต่างกัน  
 นั้นเจริญไปเป็นอวัยวะหรือรังไข่ และท่อที่สอดคล้อง (เพศผู้หรือเพศเมีย) ก็จะขยายใหญ่ขึ้น ใน-  
 ขณะที่ซุกอื่นที่เหลือเป็นเพียงร่องรอยหรือหายไปเลย การเป็นกะเทยที่แท้จริง (มีการสร้างไข่  
 และสเปิร์มโดยสัตว์ตัวเดียวกัน) นั้น พบได้ทั่วไปในปลาปากกลม และพบเป็นบางครั้งในปลากระดูก  
 แข็ง แต่จะพบบ้างในสัตว์มีกระดูกสันหลังชั้นต่ำอื่น ๆ และไม่พบเลยในสัตว์มีกระดูกสันหลังชั้น-  
 สูง (higher vertebrates)

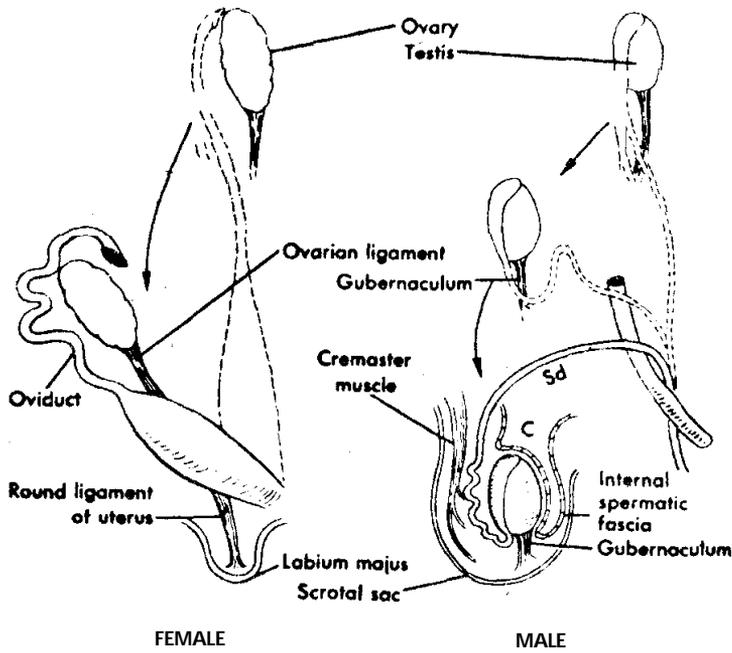


MALE TOAD

Fig. 14-17. Bidder's organ and the rudimentary female reproductive tract in a mole *Bufo*, ventral view. Only the left organs are illustrated

TRANSLOCATION ของรังไข่

ไข่และอวัยวะในสัตว์เลื้อยคลานน้ำนม ข้างทางหางของรังไข่และอวัยวะแต่ละข้างของคัพภะจะมีเอ็นเส้นใยออกไปยึดกับ labioscrotal pouch ซึ่งเป็นกระพุ้งขึ้น ๆ อยู่ที่พื้น coelom ของอวัยวะเพศภายนอกแต่ละข้างของคัพภะ ในเพศเมีย ส่วนหางหัวของเอ็นชื่อว่า ovarian ligament และส่วนหางหัวชื่อว่า round ligament of the uterus (รูป ๑๘-๑๘, เพศเมีย) ในเพศผู้ เอ็นดังกล่าวคือ gubernaculum กระพุ้งที่เอ็นของตัวเมียไปสิ้นสุดนั้นยังคงตั้งอยู่



FEMALE

MALE

Fig. 14-18. Caudal displacement of mammalian gonads. The ovarian ligament and the round ligament of the uterus collectively are homologous with the male gubernaculum. Arrows indicate the route of translocation of the right gonads, ventral view. C, Scrotal recess of coelom; Sd, spermatic duct arching over the ureter.

และกลายเป็นแคมใหญ่ (labium majus) (พหูพจน์, labia majora) ของช่องเปิดของช่องคลอด (vulva) ในเพศผู้ กระพุงใหญ่กว่าและกลายเป็นถุงอัณฑะ (scrotal sacs) ที่บุด้วย internal spermatic fascia ซึ่งเป็นส่วนยื่นของ parietal peritoneum ของ coelom ใหญ่ ผลจากการสั่นลงของเอ็นประการหนึ่ง เนื่องจาก-

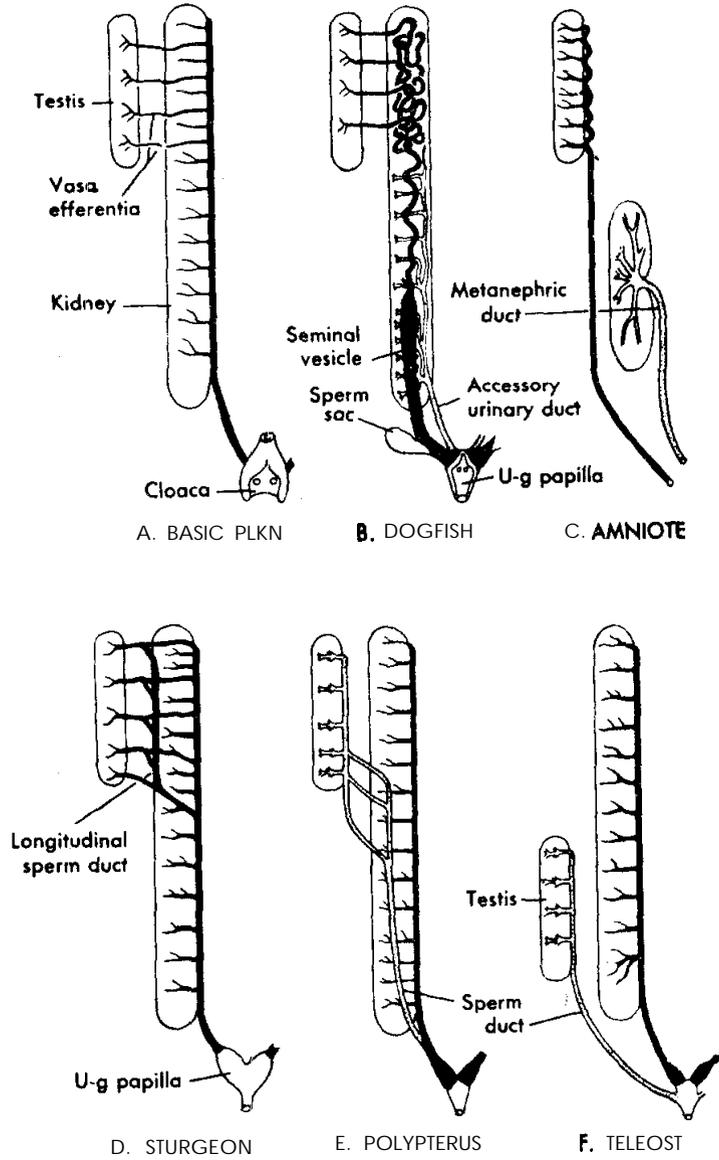


Fig. 14-19. The mesonephric duct (block) as a carrier of sperm and urine. A, Basic plan, carrying both sperm and urine. B, Carrying little urine, chiefly a spermatic duct. C, Carrying sperm only. D to F, Increasing tendency toward a separate sperm duct, the mesonephric duct carrying urine. U-g papilla, Urogenital papilla.

การยาวของเอ็นไม่ไค่ส่วนกับการยาวของลำตัวประการหนึ่ง และเหตุผลอื่น ๆ ที่ไม่ทราบอีกประการหนึ่ง ทำให้รังไข่และอวัยวะเคลื่อนที่ไปทางหางเข้าหาแคมใหญ่และถุงอัณฑะ รังไข่เคลื่อนที่ไปไม่ไกลเท่ากับอัณฑะ

อัณฑะนั้นอยู่หลัง peritoneum และเคลื่อนลงมาอยู่ในถุงอัณฑะอย่างดาวรในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนมส่วนใหญ่ ในพวกอื่น ๆ อัณฑะจะเลื่อนต่ำเข้ามาในถุงและหดรัดได้ตามต้องการ (rodents กระต่าย ค้างคาว เป็นต้น) ทางผ่านระหว่างช่องท้องและช่องถุงอัณฑะคือ inguinal canal ช่องเปิดของท่อเข้าไปในช่องท้องถูกล้อมรอบโดย inguinal ring ที่เป็นเส้นใย (มักจะเป็นแหล่งของไส้เลื่อน) ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมอัณฑะกลับได้ ท่อ

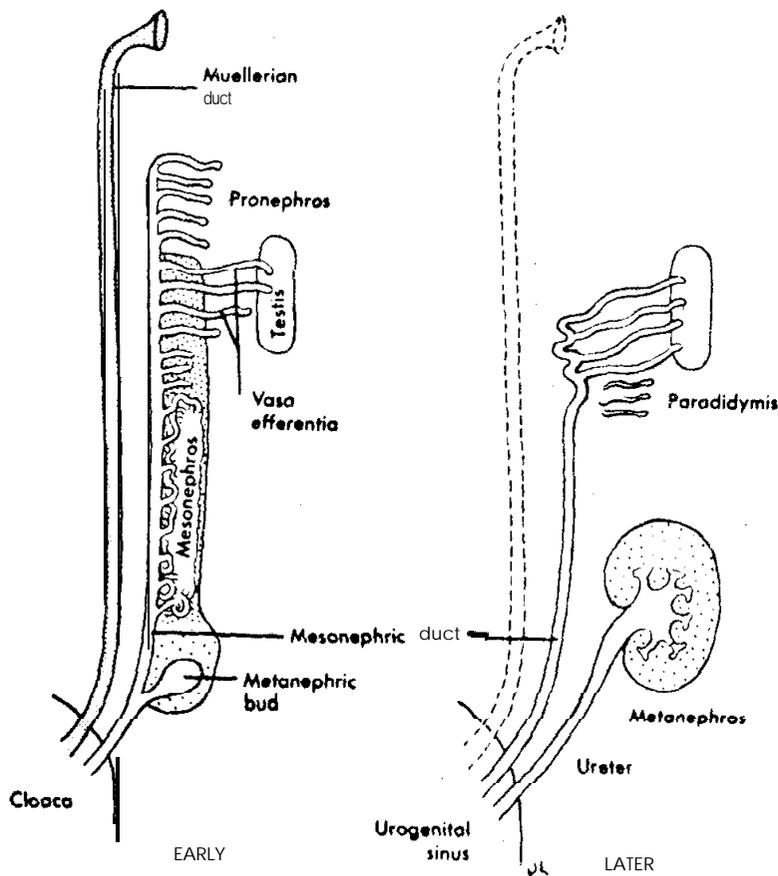


Fig. 14-20. Urogenital system of developing mole amniote. In the earlier stage (left) some of the kidney tubules have invaded the testis to become vasa efferentia. In the later stage (right) the mesonephros has regressed except for remnants (paradidymis), and the muellerian duct has regressed (broken lines at right). The mesonephric duct remains to carry sperm.

จะเปิดกว้างไว้ ในสปีชีส์ที่อวัยวะจากัดอยู่ในถุงอัณฑะอย่างถาวร inguinal canal จะกว้างเพียงพอให้เหมาะกับ spermatic cord เท่านั้น Spermatic cord ประกอบด้วย ท่อนำสเปิร์ม เส้นเลือดแดง เส้นเลือดดำ เส้นน้ำเหลือง และเส้นประสาท ทั้งหมดนี้ถูกหุ้มอยู่ในเยื่อชั้นเดียวคือ internal spermatic fascia และทั้งหมดจะถูกดึงเข้าไปในถุงอัณฑะพร้อมกับอวัยวะ อัณฑะไม่เจริญในต้นปากเปิด สัตว์กินแมลงบางชนิด ช้าง ปลา-วาฬ และสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมอื่น ๆ อีกบางชนิด ในสัตว์เหล่านี้อวัยวะจะอยู่ในท้องตลอดไป

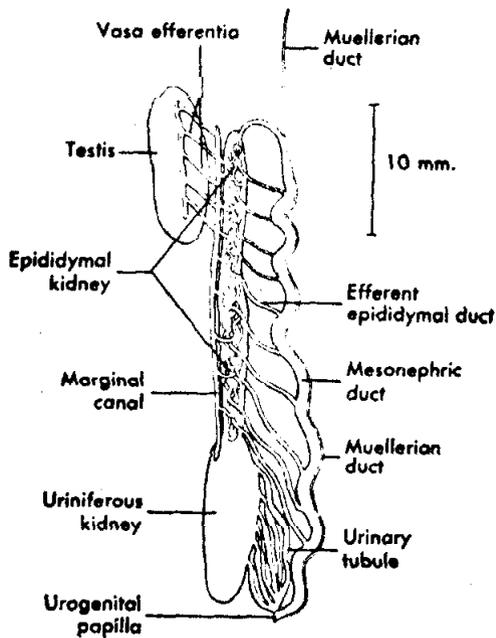
### ท่อน้ำอสุจิเพศผู้ (MALE GENITAL DUCTS)

ปลาและสัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบก ในแบบพื้นฐาน mesonephric duct ของเพศผู้ทำหน้าที่นำสเปิร์มพอ ๆ กับนำปัสสาวะ (รูป ๑๔-๑๘, แบบพื้นฐาน) แบบนี้เป็นสภาพในปลาบางชนิด (รูป ๑๔-๑๘, D) ในกบ (รูป ๑๔-๑๘) และในคางคก (รูป ๑๔-๑๙) การคิดต่อถึงกันระหว่างไตศูนย์กลางและอวัยวะนั้นเกิดขึ้นในระยะแรกของชีวิตคัพภะ (รูป ๑๔-๒๐) ท่อไตศูนย์กลางทางคานหน้าบางท่อ คือตั้งแต่ ๒-๓ ท่อถึง ๒๔ ท่อหรือมากกว่านั้นแล้วแคสปีซีส จะเจริญมา mesorchium ไปเชื่อมกับท่อเล็ก ๆ (rete testis) ภายในอัณฑะ ท่อไตศูนย์กลางที่เปลี่ยนไปเหล่านี้จะกลายเป็น vasa efferentia ซึ่งนำสเปิร์มจากอัณฑะไปสู่ mesonephric duct ในการเปลี่ยนแปลงของแบบพื้นฐานนั้น mesonephric duct อาจจะถูกกำหนดให้นำสเปิร์มหรือปัสสาวะอย่างใดอย่างหนึ่งเท่านั้นแล้วแคสปีซีส และอาจจะมีท่อตามยาวอันใหม่เจริญขึ้นเพื่อนำอีกอย่างหนึ่ง

ในปลาจำนวนมากจำนวนมาก mesonephric duct จะกลายเป็นท่อของอัณฑะในที่สุด และไตนำสเปิร์มเป็นส่วนใหญ่หรือโดยลำพัง (รูป ๑๔-๑๘, B) ในปลากระดูกแข็ง mesonephric duct ยังคงระบายปัสสาวะอยู่ และมีท่อนำสเปิร์มเกิดขึ้นต่างหาก (รูป ๑๔-๑๘, F) ท่อนำสเปิร์มและท่อนำปัสสาวะ เมื่อแยกกัน อาจจะไปสิ้นสุดใน urogenital sinus หรือแยกกันเปิดออกสู่ภายนอก (รูป ๑๔-๑๙)

การเปลี่ยนแปลงต่อไปได้แก่ ใน urodeles ค่ายู ซึ่ง mesonephric duct อาจจะทำหน้าที่นำสเปิร์มและปัสสาวะนั้น อาจแสดงให้เห็นได้โดยการเปรียบเทียบระหว่าง Necturus และ Ambystoma. ใน Necturus (รูป ๑๔-๒๐) มี vasa efferentia

๔ เส้นซึ่งเชื่อมอวัยวะกับ marginal canal และท่อหลังนี้จะส่งท่อเล็ก ๆ (ductules) เข้าไปใน sexual kidney ใต้วงนี้ประกอบด้วยแฉกหนึ่งของท่อไตศูนย์กลางที่เปลี่ยนแปลงไปจำนวน ๒๖ ท่อ ซึ่งมีขนเพื่อนำสเปิร์ม และกล่าวกันว่าไม่มีหน้าที่ค้ำปัสสาวะ ท่อไตเหล่านี้ระบายเข้าไปใน mesonephric duct ซึ่งยังไปรวบรวมปัสสาวะจากท่อไตบางส่วนหลังอีกด้วย ใน Ambystoma (รูป ๑๔-๒๑) mesonephric duct จะระบายเฉพาะ sexual kidney และไม่ไ้รวบรวมปัสสาวะ แต่ urinary tubules ขนาดเล็กจำนวน ๑๒ ถึง ๑๔ แล้วแคสปีริส จะระบายปัสสาวะจาก uriniferous kidney และเปิดเข้าไปใน cloaca โดยทาง urogenital papilla เกี้ยวหรือคู ห่อตามยาวที่นำเฉพาะสเปิร์มเท่านั้นคือ vas deferens นอกจากนั้น mesonephric duct ยังไม่นำปัสสาวะในซาลาแมนเดอร์และ plethodonts แท้ก็คล้าย



AMBYSTOMA

Fig. 14-21. Urogenital system of a male urodele, ventral view. The testis is reflected to the observer's left and the urinary tubules to the right. (Redrawn from Baker and Taylor. 1901)

AMNIOTES แม้ว่าใน am-

niotes ไตศูนย์กลางของคัพภะจะหายไปในช่วงการเจริญระยะแรก ๆ ก็ตาม แต่ mesonephric ducts ของเพศผู้ยังคงทำหน้าที่เป็น spermatic ducts อยู่ ท่อนำสเปิร์มนี้จะเปิดเข้าไปใน cloaca ในสัตว์เลื้อยคานและนก (รูป ๑๔-๒๒, ๑๔-๒๓, และ ๑๔-๒๖) และเปิดเข้าไปใน derivative ของ cloaca ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม (mammals)

ความสัมพันธ์ทางกายวิภาคของ spermatic ducts ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมจะขึ้นอยู่กับ (๑) การที่ cloaca ของคัพภะถูกแยกออกเป็น urogenital sinus และ rectum อย่างสมบูรณ์ (รูป ๑๔-๓๔, E) และ (๒) การที่อวัยวะเคลื่อนที่ไป

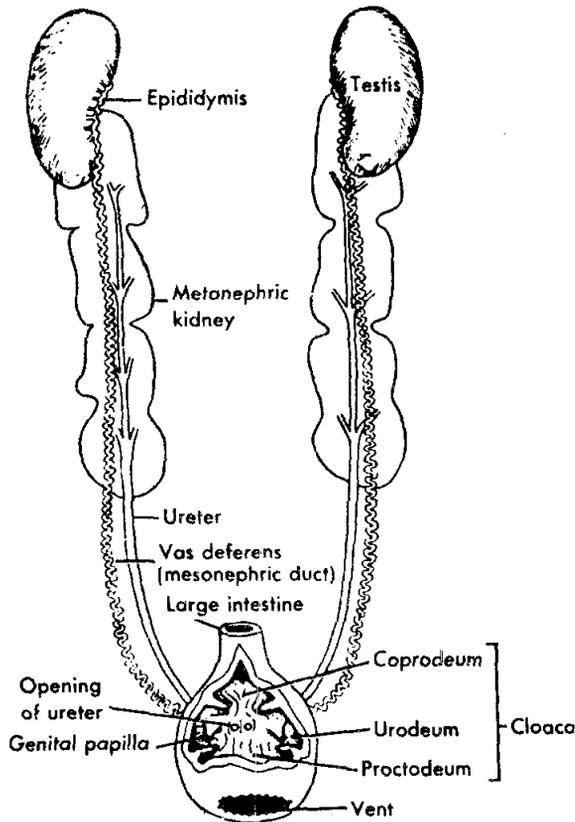


Fig. 14-23. Urogenital system of a rooster.

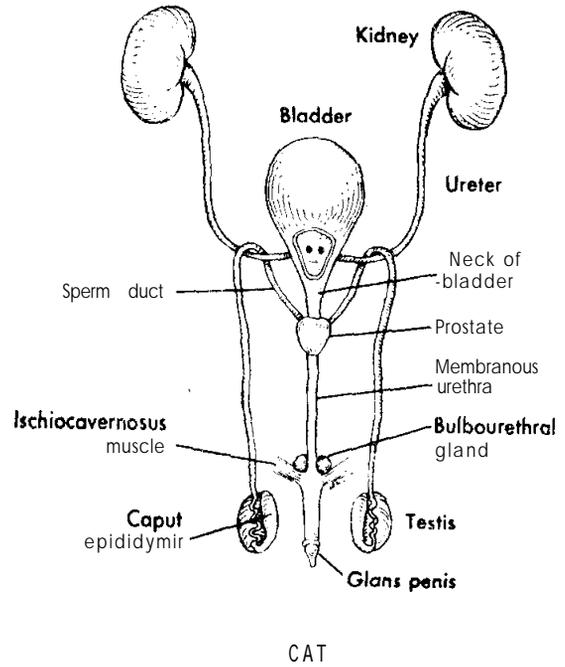


Fig. 14-24. Urogenital system of a male cat, ventral view.

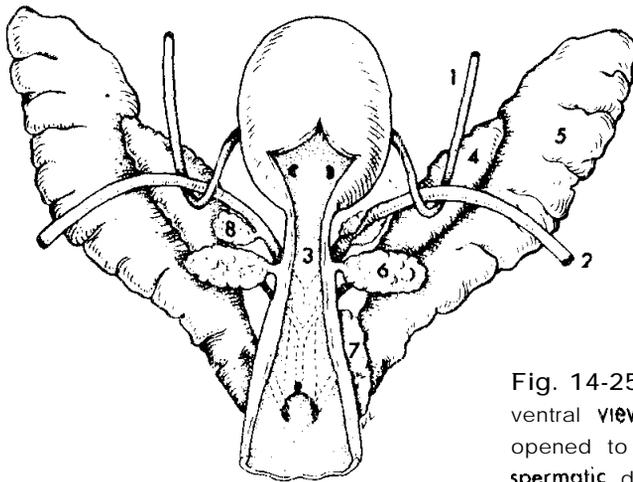


Fig. 14-25. Accessory sex organs of a mole hamster, ventral view. The bladder and urethra have been opened to show entrances of ducts. 1, Ureter; 2, spermatic duct; 3, urethra; 4, coagulating gland; 5, seminal vesicle; 6, cranial prostate; 7, caudal prostate; 8, ampullary gland. A bulbourethral gland enters the urethra farther caudad.

ทางหาง. ผลจากการแบ่งส่วนของ cloaca ทำให้ spermatic ducts เปิดเข้าไปใน urogenital sinus ซึ่งเป็น urethra เพศผู้ (รูป ๑๔-๒๔) ในที่สุด ผลจากการที่อวัยวะเคลื่อนที่ไปทางหาง ทำให้ spermatic ducts ถูก "เกี่ยว" หรือ "แขวน" อยู่บน ureters โดยที่ท่อหน้าสเปิร์มจะต้องคล่องผ่านบน ureters ขณะวิ่งไปสู่ urethra (รูป ๑๔-๑๘ และ ๑๔-๒๔) ทรงจุกรวมของท่อหน้าสเปิร์มและ urethra ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนมจะมีต่อมเพศเสริม (accessory sex glands) หนึ่งหรือหลายต่อม ซึ่งสร้างองค์ประกอบบางอย่างของน้ำอสุจิ (semen) (รูป ๑๔-๒๕)

Urethra ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนมเพศผู้มักจะถูกเรียกว่า prostatic urethra ตรงที่ต่อม prostate มาเปิดเข้า, เรียกว่า membranous urethra จากบริเวณ prostate ไปจนถึง penis, และเรียกว่า spongy urethra ภายใน penis ของเพศ (GENITAL PORES) ปลาปากกลมไม่มีท่อเพศ (genital ducts) สเปิร์มและไข่ถูกปล่อยเข้าไปใน coelom และย้ายไปทางหางโดยการเคลื่อนไหวของร่างกายและ cilia จากนั้นก็เข้าไปในช่องเพศรูปกรวยในผนังท้องทางหาง • ช่องเพศนี้เปิดเข้าไปใน median papilla (genital ใน hagfish และ urogenital ในปลาปากกลม) ซึ่งเปิดออกสู่ภายนอกถัดจาก anus ไปข้างหลัง

มีช่องเช่นเดียวกันนี้ทะลุจาก coelom ออกมาสู่ภายนอกใกล้ ๆ กับ cloaca ในปลากระดูกกรวยบางชนิด และปลากระดูกแข็งจำนวนหนึ่งโดยเฉพาะปลาทะเล ช่องดังกล่าวยังได้พบถึงในพวกเต่าและจระเข้ด้วย อย่างไรก็ตาม ช่องนี้ไม่ได้มีเซลล์สืบพันธุ์ในสัตว์เหล่านี้ เพราะมี genital ducts อยู่ การที่ช่องนี้จะ homologous กับช่องเพศของ agnathans หรือไม่ยังไม่ทราบ แต่เจ้าคำรับบางท่านบอกว่าไม่น่าจะใช่ ภัยเหตุนี้จึงควรเรียกช่องดังกล่าวของพวกมีขากรรไกรว่า abdominal pores จะดีกว่า Abdominal pores อาจจะมีบทบาทอย่างไรในสัตว์มีกระดูกสันหลังที่มีท่อเพศนั้นยังไม่กระจ่าง ในปลากระดูกแข็งทะเลบางชนิด ช่องจะเปิดเฉพาะระหว่างฤดูผสมพันธุ์เท่านั้น ดังนั้นช่องของปลาเหล่านี้จึงอาจมีบทบาทในการผสมพันธุ์เป็นอย่างดีที่เราไม่ทราบ ในทางตรงข้าม ช่องนี้อาจจะเป็นร่องรอยที่ไม่มีหน้าที่อะไร ซึ่งสนองตอบ (เปิด) ต่อฮอร์โมนสืบพันธุ์ (reproductive hormones) หนึ่งหรือมากกว่าหนึ่งชนิด

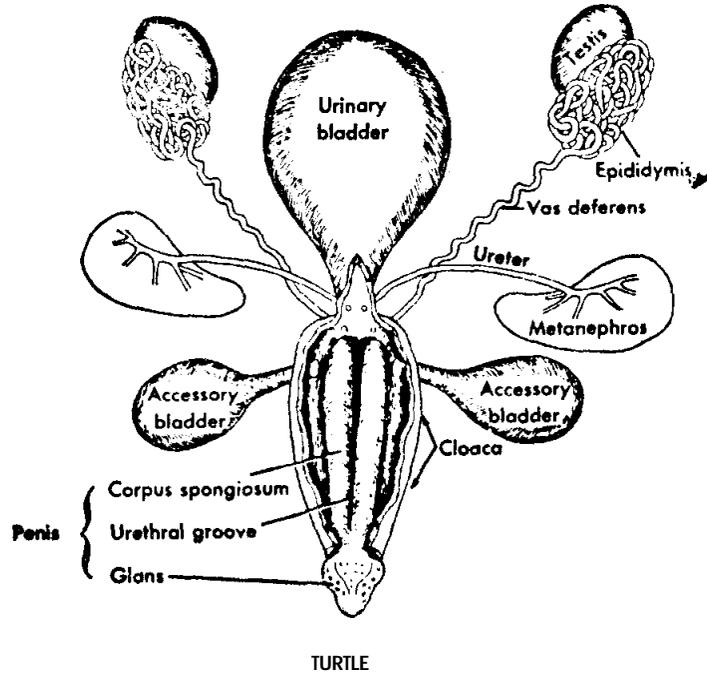
อวัยวะสังวาส (INTROMITTENT ORGANS) เมื่อการปฏิสนธิเป็นแบบ-

ภายใน อวัยวะสังวาส (intromittent หรือ copulatory organs) มักจะเจริญขึ้นในตัวผู้ เพื่อส่งสเปิร์มเข้าไปในท่อสืบพันธุ์ของตัวเมีย อวัยวะสังวาสเป็นลักษณะของสัตว์เลื้อยคลานและสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนม นอกจากนั้นยังมีอยู่ในปลา ๒-๓ ชนิด ใน apodans ใน anuran ๑ ชนิด (Ascaphus) และนก ๒-๓ ชนิด

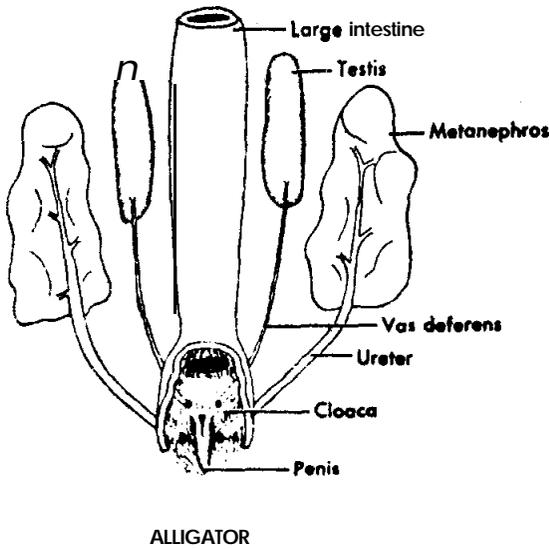
อวัยวะสังวาสของปลากระดูกกลม คือ กระจ่างรูปนิ้วมือ เป็นร่อง ของครีบสะโพกที่เรียกว่า claspers (รูป ๔-๖) ซึ่งจะสอดเข้าไปในมดลูกของตัวเมียและฉีดสเปิร์มเข้าไปในมดลูกโดยตรง ใน basking sharks คลาสเปอร์จะส่ง spermatophore ซึ่งในบางสปีชีส์เป็นถุงกลมของ hyalin ที่เต็มไปด้วยสเปิร์มและมีเส้นผ่าศูนย์กลางได้ถึง ๓ ซม. ฉลามบางชนิดมี siphon sac ที่เป็นกล้ามเนื้อฝังอยู่ในครีบตรงฐานของ clasper เพื่อส่ง mucopolysaccharide ที่มีพลังงานสูงเป็นปริมาณมากให้แก่ seminal fluid ในปลากระดูกแข็งจำนวนมาก ครีบทวารได้เปลี่ยนไปเพื่อนำสเปิร์มและเรียกว่า gonopodium ใน Ascaphus อวัยวะสังวาสเป็นท่อยื่นถาวรของ cloaca คล้ายหาง

อวัยวะสังวาสของ amniotes มีสองชนิดคือ hemipenes ที่เป็นคู่และ penis และ lizards ตัวผู้มี hemipenes หนึ่งคู่ ซึ่งเป็นส่วนยื่นคล้ายกระเปาะของผนังทางหางของ cloaca ซึ่งยื่นอยู่ที่โคนหางตรงฐานของหาง แต่ละอันถูกยึดไว้กับที่โดยกล้ามเนื้อ retractor ในระหว่างการสังวาส กล้ามเนื้อจะคลายตัวและกระเปาะจะปลิ้นค้ำในออกและยื่นผ่าน vent ออกมาในสภาพตั้งตรง (รูป ๑๔-๒๒) สเปิร์มผ่านไปตามร่องเกลียว (spiral grooves) บนผนังของอวัยวะสังวาส อวัยวะนี้ก็มีอยู่ในตัวเมียแต่เล็กกว่ามาก เมื่อ hemipenes ของผู้ยื่นออกมา ได้มีการเข้าใจผิดกันว่าเป็นขาของมัน

เต่าตัวผู้ จระเข้ตัวผู้ นกตัวผู้ไม่กี่ชนิด (หงส์ เป็ด นกกระจอกเทศ และนกอื่น ๆ อีก ๒-๓ ชนิด) และสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนมเพศผู้ มี penis เคียวที่แข็งตัวได้ Penis แบบคำสูก (รูป ๑๔-๒๖ และ ๑๔-๒๗, สัตว์เลื้อยคลาน) คือส่วนที่หนาขึ้นมาของพื้นของ cloaca ซึ่งส่วนใหญ่ประกอบด้วยก้อนของเนื้อเยื่อหยุ่น ๆ ที่แข็งตัวได้ เรียกว่า corpus spongiosum ที่มีเส้นเลือด เมื่อเส้นเลือดขยายตัวด้วยเลือด penis จะพองขึ้นและแข็งตัว. Corpus spongiosum ของสัตว์เลื้อยคลาน มีร่องเพื่อการผ่านของสเปิร์มและปัสสาวะ และ-



**Fig. 14-26.** Urogenital system and cloaca of a male turtle, dorsal view. The roof of the cloaca has been cut away, and the penis is in an extended position. The rectum, which enters the cloaca dorsal to the urinary bladder, has been removed. The vas deferens is the old mesonephric duct.



**Fig. 14-27.** Urogenital system of a sexually immature male alligator.

ปลายทางข้างขึ้นออกมาเป็นปุ่มเพศ (genital prominence) อยู่ในพื้น cloaca มี penis ที่เป็นร่องรอยคือ clitoris เจริญอยู่ในตัวเมีย

ในสัตว์เลื้อยคลานตัวน้ำนม ร่องใน penis ของคัพภะจะถูกหมกกลายเป็นท่อพร้อมทั้งมีท่อนเนื้อที่แข็งตัวได้เพิ่มขึ้นอีกสองอันคือ corpora cavernosa ส่วนของ urethra ที่อยู่ภายใน penis คือ spongy urethra ในคูนปากเปิด penis เป็นแบบสัตว์เลื้อยคลานและยื่นออกมาไม่ได้

ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมชั้นสูง cloaca จะถูกแบ่งในระหว่างการเจริญ และ penis อยู่ภายนอก ปลายที่เป็นทอม (glans penis) เติบโตด้วยปลายกับความรู้สึกซึ่งช่วยกระตุ้นในการหลั่งอสุจิโดยอัตโนมัติ และถูกปิดด้วยหนังหุ้ม (prepuce) นอกจากในระหว่างการตั้งตัว

ลักษณะทั้งเพศผู้และเพศเมียแต่ละตัวของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม จะมี genital tubercle เจริญขึ้นระหว่างส่วนยื่นขององคธะหรือแคมใหญ่ทั้งสองข้าง Tubercle ในเพศผู้จะกลายเป็นร่อง แล้วเป็นท่อ และยาวขึ้นเพื่อเป็น penis ในเพศเมีย tubercle มักจะไม่เจริญเป็นท่อ และจะกลายเป็น clitoris ซึ่งฝังอยู่ในพื้นของ urogenital sinus หรือ vagina ใน hyena และสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมเพศเมียอื่น ๆ อีก ๒-๓ ชนิด urethral canal จะถูกล้อมรอบอยู่ใน clitoris เช่นเดียวกับในเพศผู้ ในตัวเมียทั้งหมด clitoris ตั้งตัวได้เหมือน penis คำว่า os penis และ os clitoris นั้น ได้กล่าวไว้แล้วในบทที่ ๖

ทอสืบพันธุ์เพศเมีย (FEMALE GENITAL DUCTS) ทอสืบพันธุ์เพศเมียที่เป็นแบบฉบับนั้นประกอบด้วยทอกลามเนื้อ (gonoducts) หนึ่งคู่ ที่เกิดจากช่องเปิดคล้ายกรวยทางคานพนา (ostia) ไปจนถึง cloaca (รูป ๑๘-๒๘) ทอเหล่านี้เกิดขึ้นในระหว่างชีวิตคัพภะจาก muellerian ducts ที่ยังคงยาวอยู่หนึ่ง Muellerian ducts เจริญขึ้นในเพศผู้เช่นเดียวกับในเพศเมีย และจะเหลือเป็นร่องรอยหรือหายไปในตัวผู้ ไช่ถูกนำไปในท่อเต็มวัย และบริเวณเฉพาะแห่งจะทำหน้าที่พิเศษ เช่นสร้างสิ่งหุ้มเพื่อป้องกันและให้อาหารแก่ไข่ ในสัตว์ที่ออกลูกเป็นตัว ส่วนหนึ่งของทอจะกลายเป็นมดลูก (uteri) ซึ่งให้ที่อยู่อาศัย และ (ใน euviviparity) สารที่จำเป็นทั้งหมด แก่ลูกที่กำลังเจริญก่อนคลอด ส่วนปลายของทออาจจะเปลี่ยนแปลงเพื่อรับช่วยวางไข่ของตัวผู้ เมื่อการปฏิสนธิเป็นแบบภายใน สเปิร์มจะเจาะเข้าไปในไข่ในสวนบนของทอ ไช่ถูกขับไปตามทอโดย cilia หรือกลามเนื้อเกลี้ยง (smooth muscle)

ในปลากระดูกกรูมและสัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบก ostia เกิดจากการรวมกันของ pronephric nephrostomes หนึ่งถึงสามอัน ส่วน muellerian ducts เกิดจากการ

แยกออกตามยาวของ pronephric ducts ในสัตว์มีกระดูกสันหลังส่วนใหญ่ muelle-  
rian duct แต่ละท่อเกิดจากการเป็นร่องตามยาวในเยื่อผนังของ coelom ซึ่งขนานกับ  
pronephric duct ร่องนี้จะปิด (ยกเว้นที่ ostium) ไปโดยลำดับเพื่อกลายเป็นท่อ  
ไปเปิดเข้าใน cloaca ท่อทั้งสองจะมี dorsal mesentery เจริญขึ้นในที่สุด  
แม้ว่า muelle-rian ducts จะไม่เจริญเปลี่ยนแปลงอย่างเต็มที่ในสัตว์มี-

กระดูกสันหลัง เพศผู้ก็ตาม แต่บางทีก็เหลืออยู่  
เป็นโครงสร้างที่เด่น สัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบก  
ตัวผู้บางชนิดมีท่อเพศเมียเจริญขึ้นอย่างครบครัน  
แต่เป็นเพียงร่องรอย (รูป ๑๔-๑๗) หลัง

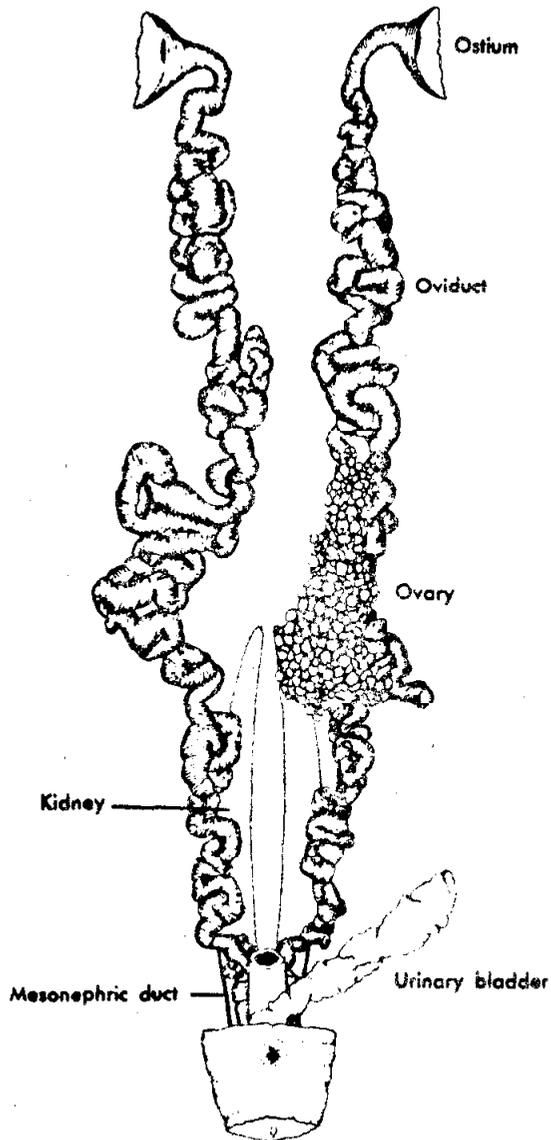


Fig. 14-28. Urogenital system of female necturus, ventrol view.

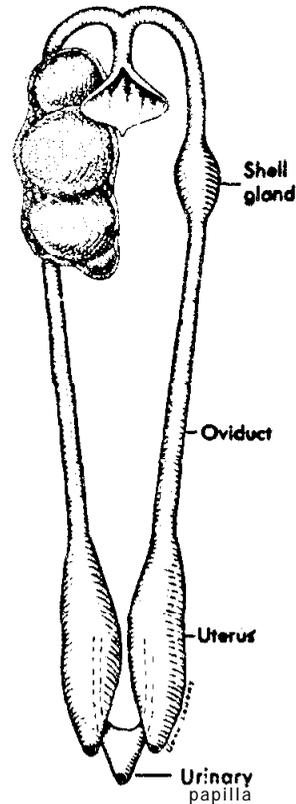


Fig. 14-29. Reproductive system of female Squalus, ventral view. The left ovary has been removed.

จากเอาสโตรโมนของอันทะออกโดยการคอน (orchidectomy) แล้ว ท่อที่เป็นร่องรอยจะเจริญไปเป็นท่อเพศเมียที่ทำหน้าที่ได้ ซึ่งประกอบด้วย oviduct และ uterus ถุงสเปิร์ม (sperm sac) ที่ฐานของ mesonephric duct แต่ละท่อของปลาเหล่านั้น กล่าวกันว่า เป็นส่วนที่เหลือของปลายทางหางของ muellerian duct และร่องรอยที่เห็นได้อย่างชัดเจนในปลาส่วนใหญ่ คือที่ล้อมรอบปลายด้านหน้าของอวัยวะและไปสิ้นสุดใน falciform ligament ในสัตว์เลื้อยคลานน้ำจืด ส่วนที่เหลืออยู่ที่โคนก appendix testis ซึ่งเป็นส่วนที่เหลืออยู่ของส่วนหน้าของ muellerian duct และ prostatic sinus (คำพ้องคือ vagina masculina) ซึ่งเป็นถุงเคี้ยวอยู่ตรงที่ spermatic ducts มารวมกัน ที่แทนปลายทางหางของ muellerian ducts ที่มารวมกัน

ปลา ในปลากระดูกกลมตัวเมีย muellerian ducts จะเจริญเป็น oviducts กับ shell (nidimental) glands และมดลูกหนึ่งซึ่งไปเปิดที่ cloaca (รูป ๑๔-๒๕) ครีงทางหัวของ shell gland สร้างไข่ขาว (albumen) ครีง-

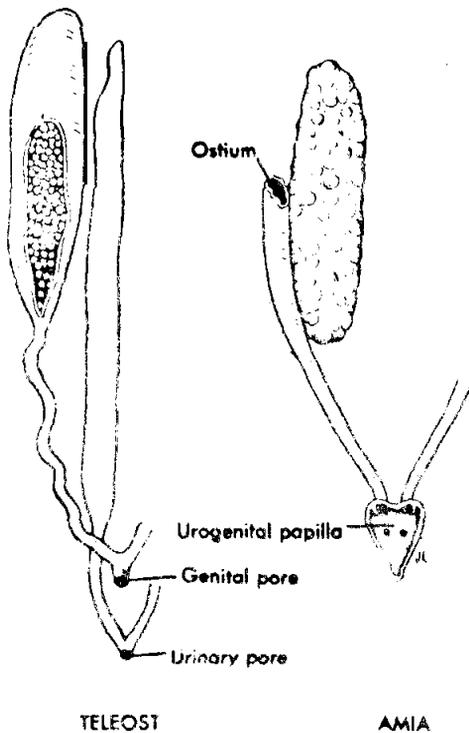


Fig 14-30. Female reproductive systems of two bony fish. In the teleost, ova are shed into the ovarian cavity.

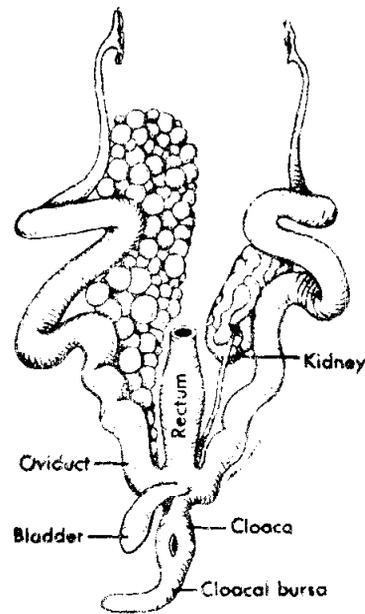


Fig. 14-31. Urogenital system of female aquatic turtle, *Trionyx euphraticus*, ventral view. The left ovary has been removed.

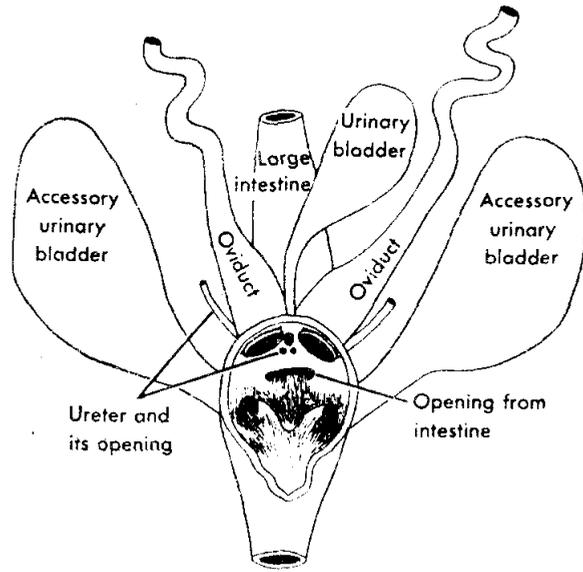


Fig. 14-32. Cloaca of a female terrestrial turtle, ventral view

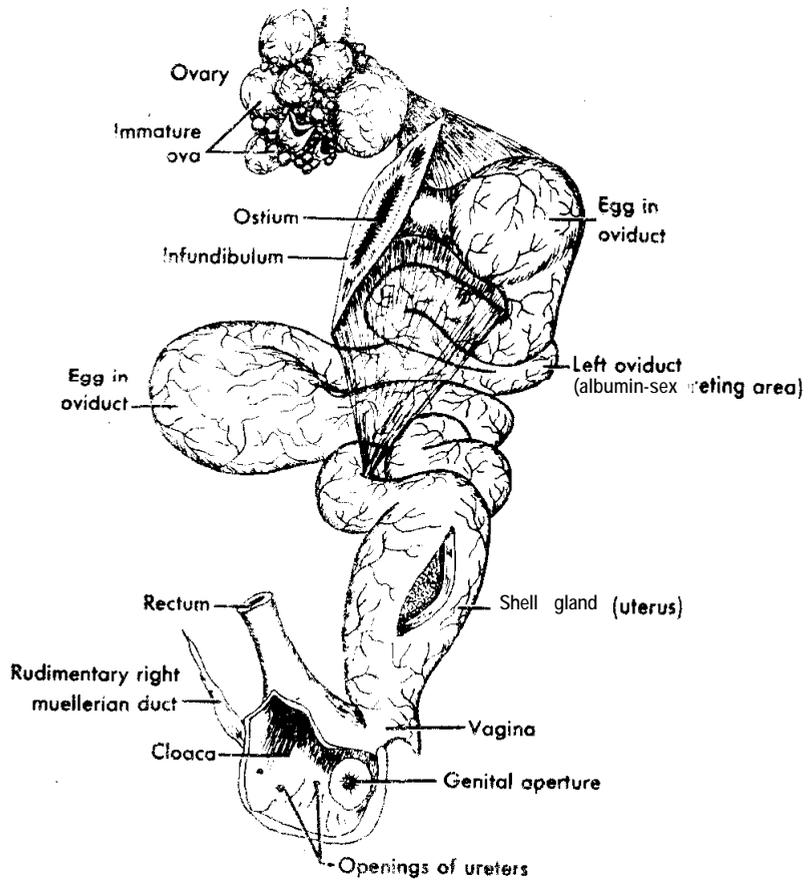


Fig. 14-33. Reproductive tract of a hen. Two eggs in the oviduct is an unusual condition

ทางทางสร้างเปลือก(shell) Ostia ทั้งสองของคัพภะรวมกันเป็น ostium เค็มวัย ของเคียวอยู่ใน falciform ligament ซึ่งเป็นสภาพที่มีไชแบบฉบับของสัตว์มีกระดูกสันหลัง Gonoducts ของปลากระดูกแข็งส่วนใหญ่คล้ายกับของ urodeles แต่ทอสัมพันธ์ของปลากาเร และปลากระดูกแข็ง (teleosts) เป็นขอยกเว้นเพราะว่าทอมักจะต่อเนื่องกับช่องของรังไข่ (รูป ๑๔-๓๐) Gonoducts ของปลากระดูกแข็ง (teleost) จะเป็น muellerian ducts ที่เปลี่ยนแปลงไปหรือไม่ ยังไม่ทราบ Gonoducts ทั้งสองของปลากระดูกแข็ง (bony fish) มักจะเปิดเข้าไปใน ovipositor ที่คล้าย papilla ปลา ๒-๓ ชนิด gonoduct ทอเคียว ออกไปจากรังไข่อันเคียว Agnathans ไม่มี muellerian ducts เจริญขึ้น

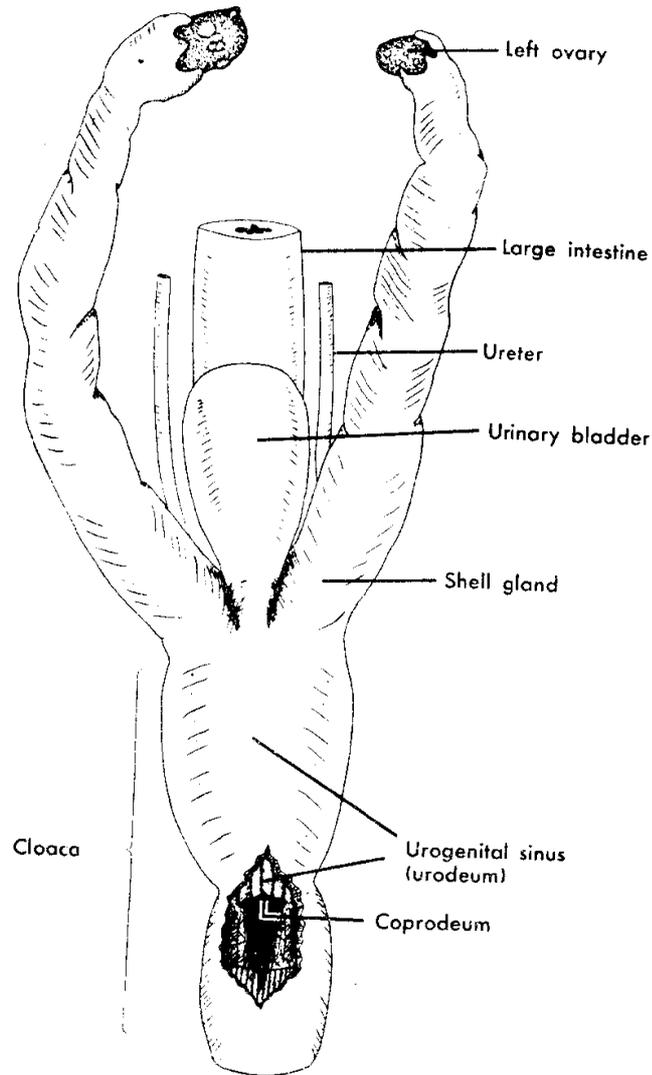
สัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบก Muellerian ducts ในสัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบกจะเจริญเป็น oviducts ซึ่งยาวและซอก (รูป ๑๔-๒๔) ส่วนทางทางอาจขยายออกเป็น ovisacs ซึ่งเป็นถุงสะสมไข่ก่อนการวางไข่ ใน urodeles ที่เป็น ovoviviparous ๒-๓ ชนิด ถุงสะสมไข่จะกลายเป็นมดลูก เยื่อหุ้มทอไข่ในสัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบกมีทอมอยู่มากมายซึ่งสร้างเยื่อหุ้มที่เป็นวุ้นหลายชั้นล้อมรอบไข่แต่ละใบขณะเคลื่อนที่ลงมาตามทอ Ostia ที่เป็นคู่นี้อยู่ไกลไปข้างหน้า

สัตว์เลื้อยคลานและนก จะเห็น lizards บางชนิด และนกเกือบทั้งหมดมี gonoduct เค็มวัยทอเคียว เนื่องจาก muellerian duct อีกทอหนึ่งนั้นเหลือเป็นเพียงร่องรอย ท่อนำไข่นั้นซอก (รูป ๑๔-๓๑ และ ๑๔-๓๒) และถูกบดด้วยทอม ซึ่ง(ยกเว้นในงูและ lizards) สร้างไข่ขาวล้อมรอบไข่ ทางคานทาง muellerian ducts ของนกจะกลายเป็น shell glands ผนังหนา ซึ่งบางทีก็เรียกกันอย่างไม่เหมาะสมว่า uteri (รูป ๑๔-๓๓) ส่วนปลายที่เป็นกล้ามเนื้อสั้น ๆ (vagina) ของทอนกตัวเมียจะเปิดเข้าไปใน cloaca. Vagina ในนกสร้างเมือก(mucus) เพื่อปิดรูของเปลือกไข่ และจากนั้นก็กินไข่ไป ทอพิเศษเล็ก ๆ ของ vagina (spermatheca) เก็บรักษาสเปิร์มไว้ตลอดฤดูหนาวในงูและ lizards บางชนิด

สัตว์เลื้อยคลานด้วยน้ำนม Muellerian ducts ของสัตว์เลื้อยคลานด้วยน้ำนม จะเจริญเป็น oviducts, uteri และ vaginas. Muellerian ducts ของ-

คัพภะจะเชื่อมกันที่ปลายทางหาง (เกือบ) เสมอ ผลจากการเชื่อมกันนี้มักทำให้มดลูกเป็นคู่ทาง  
 ด้านหน้าและไม่เป็นคู่ทางด้านหลัง และมี vagina เดียว ท่อนำไข่หรือ fallopian  
 tubes (มักเรียกชื่อนี้กันบ่อยกว่า) คอนข้างสั้น เส้นผ่าศูนย์กลางเล็ก ชก และมีชน Os-  
 tium ถูกล้อมรอบโดยกรวยเยื่อ (infundibulum)

มดลูก (UTERUS) ในตุ่นปากเปิดและ marsupials หลายชนิด ไม่มีการ  
 รวมกันของ muellerian ducts ดังนั้นท่อนำไข่เพศเมียจึงเป็นท่อนำไข่ที่แยกออกไปจนถึง



**Fig. 14-34.** Genital tract and cloaca of female monotreme *Echidna*, ventral view. (Based on various sources.)

urogenital sinus ปลายข้างล่างของท่อในคุนปากเปิดคือ shell glands (รูป ๑๔-๓๔) ใน marsupials ปลายข้างล่างจะประกอบเป็น duplex uterus และ vaginas คู่ (รูป ๑๔-๓๕)

ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมที่มียรก (placental mammals) มีการเชื่อมที่มากน้อยต่างกันของปลายทางหางของ muellerian ducts ซึ่งเป็นผลให้เกิดปีกมดลูก (uterine horns) สองข้าง ตัวมดลูก (uterine body) หนึ่งอัน และช่องคลอด (vagina) หนึ่งช่อง เมื่อมีรู (lumens) สองรูโดยสมบูรณ์ภายในตัวมดลูก ก็เรียกว่าเป็น bipartite (รูป ๑๔-๓๖, ๓๗, ค่าย, และ ๑๔-๓๗, hamster) เมื่อมีรูเดียวภายในตัวมดลูกและมีปีกมดลูกสองข้าง ก็เรียกมดลูกว่าเป็น bicornuate (รูป ๑๔-๓๗, ungulates) มีสปีชีส์จำนวนมากที่มดลูกอยู่กึ่งกลางระหว่างสภาพแบบ bipartite และ bicornuate เมื่อมีปีกมดลูก blastocysts (blastulas ของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม) จะฝังตัวในปีกมดลูก ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมบางชนิด ปีกมดลูกข้างหนึ่งจะใหญ่กว่าอีกข้างหนึ่งมาก และ blastocysts จะฝังตัวในปีกข้างนั้นเสมอ (ข้างขวาใน impala) แม้ว่ารังไข่จะสร้างไข่ทั้งสองข้างก็ตาม

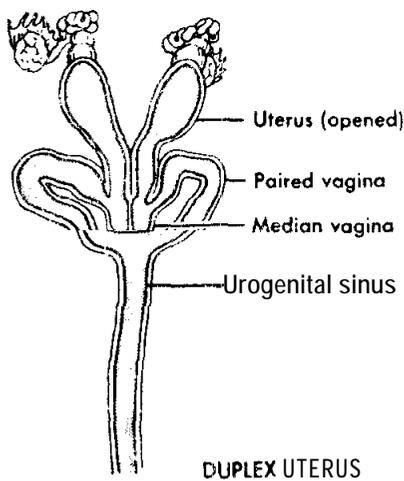


Fig. 14-35. Internal passageways in the female reproductive tract of an opossum. Compare with the external view in Fig. 14-36. The bladder has been omitted.

ใน apes ถึง คน ค้างคาว-บางชนิด และ armadillos ไม่มีปีกมดลูก, และท่อนำไข่จึงเปิดเข้าไปในตัวมดลูกแบบ simplex (รูป ๑๔-๓๖, ลิง) นอกจากการตั้งครรภ์แบบ ectopic pregnancies (การตั้งครรภ์ซึ่ง blastocysts ฝังตัวในตำแหน่งที่ผิดปกติเช่น ในท่อนำไข่เรียกว่า tubal pregnancies หรือใน coelom เรียกว่า abdominal pregnancies) แล้ว ตามปกติ ลูกเดี่ยว หรือแฝด-สอง แฝดสาม แฝดสี่ หรือแฝดห้า ทั้งหมดจะฝังตัวในตัวมดลูกแบบ simplex

ตัวมดลูกของมดลูกทั้งหมดจะแคบลงเพื่อเป็นคอมมดลูก (cervix) ปลายล่างของคอมมดลูกยื่นเข้าไปในช่องคลอดเป็นริม (lips) ของคอมมดลูก ริมนี้จะล้อมรอบช่องเปิด(ปากมดลูกหรือ os uteri) ซึ่งต่อมาจากมดลูกเข้าไปในช่องคลอด คอมมดลูกจะต้องขยายกว้างเพื่อลูกจะไค้คลอดออกมา หลังการผสมพันธุ์ สเปิร์มจะผ่านปากมดลูกไปสู่ส่วนบนของท่อนำไข่ ซึ่งเป็นแหล่งที่สเปิร์มเจาะเข้าไปในไข่ เยื่อบุมดลูก (endometrium) จะมีเลือดมาเลี้ยงมากภายใต้การกระตุ้นของฮอร์โมนก่อนที่จะมีการฝังตัวของ blastocyst ชั้นกล้ามเนื้อหนาของผนังมดลูก (myometrium) ช่วยบีบตัวให้ลูกคลอดโดยการควบคุมของฮอร์โมนที่ไค้เตรียมไว้เพื่อการนี้ เช่นเดียวกัน

ช่องคลอด (VAGINA) ความแบนฉบับแล้ว ช่องคลอดคือส่วนปลายที่เชื่อมกันของ muellerian ducts และเปิดเข้าไปใน urogenital sinus (รูป ๑๔-๓๗, ungulates) อย่างไรก็ดี ใน rodents และ primates จำนวนมาก ช่องคลอดจะยื่นออกมาข้างนอก (รูป ๑๔-๓๖, สิง) แต่ส่วนปลายนั้นเกิดมาจาก urogenital sinus (รูป ๑๔-๓๗, primates) เยื่อบุช่องคลอดถูก cornified เพื่อรับ penis

ช่องคลอดใน marsupials เป็นแบบที่ไม่พบโดยทั่วไป ตรงที่เลยมดลูกไป muellerian ducts ทั้งสองจะพบกันเพื่อเป็นช่องคลอดเดี่ยว (median vagina) ซึ่งอาจจะหรืออาจจะไม่เป็นช่องคู่ภายในก็ไค้ (รูป ๑๔-๓๘) เลขช่องคลอดเดี่ยวไป ท่อทั้งสองจะต่อไปเป็นช่องคลอดคู่ (paired หรือ lateral vaginas) ช่องคลอดเดี่ยวที่คล้ายกระพุ้งนั้นยื่นไปทางหางและยื่นอยู่กับ urogenital sinus โดยมีเยื่อ (septum) กั้นแยกกันไว้ ขณะที่คลอด ทารกมักจะถูกดันทะลุเยื่อเข้าไปใน urogenital sinus โดยตรง ในใจใจ ทั้งช่องคลอดเดี่ยวและคู่อาจจะไร้เป็นทางคลอดไค้ทั้งสองทาง ทางคลอดใหม่ที่เกิดขึ้นโดยวิธีนี้(ทะลุเยื่อ)อาจจะมียุคต่อไปตลอดชีวิต ทำให้มีช่องคลอดเทียม (pseudovagina) เกิดขึ้น แม้ว่าของนี้จะปึกใน opossums ก็ตาม ในการคัดเลือกต่อการมีช่องคลอดคู่, penis ของ marsupials ตัวผู้จะเป็นสองแฉกตรงปลาย แต่ละแฉกจะเข้าไปในช่องคลอดคู่แต่ละข้างซึ่งเป็นแหล่งที่นำเชื้อลงฉีดเข้าไป

การเข้าสู่ท่อนำไข่ของไข่ หลังจากไค้เห็นไข่ของปลาตามที่มีขนาดใหญ่มาก ในห้องปฏิบัติการแล้ว นักศึกษามักจะไค้ถามกันอยู่เสมอว่า ไข่อขนาดใหญ่เช่นนี้สามารถเข้าไปใน-

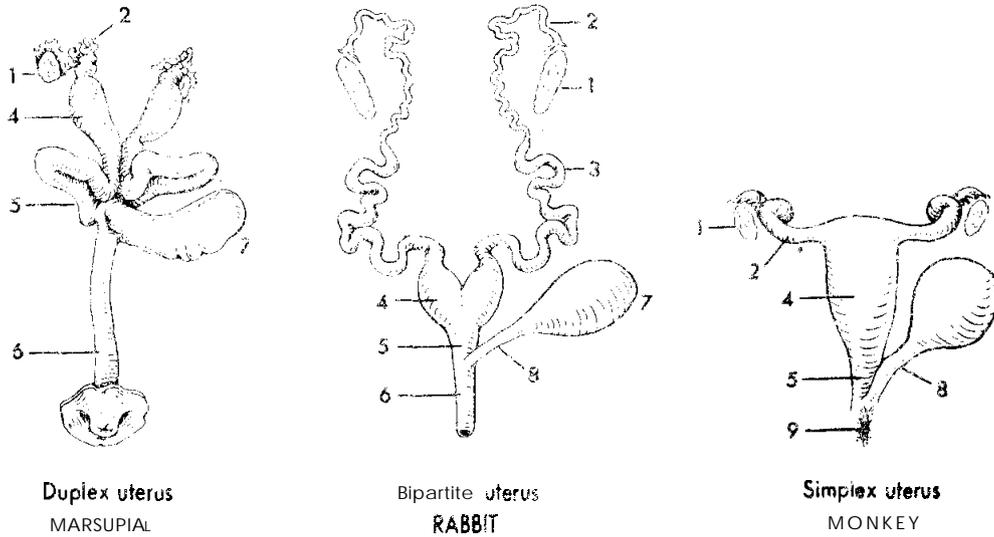


Fig. 14-36. Reproductive tracts of three female mammals 1, Ovary; 2, oviduct; 3, horn of uterus; 4, body of uterus; 5, vagina; 6, urogenital sinus; 7, urinary bladder; 8, urethra; 9, vestibule of primate. In the primate [rhesus monkey] the urethra opens independently into the vestibule just anterior to the opening of the vagina. The marsupial (redrawn from McCrady<sup>13</sup>) is an opossum, shown also in Fig. 14-35.

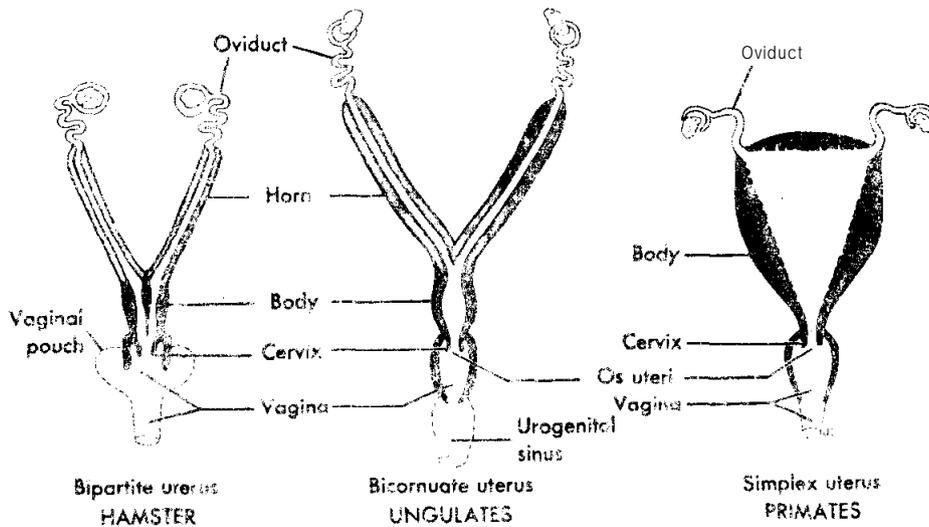


Fig. 14-37. Uterine types among mammals. See also Fig. 14-34. Blackened regions represent fused caudal ends of the müllerian ducts; broken lines represent the cloaca or a derivative thereof.

ostium และเคลื่อนลงมาตามท่อน้ำไขที่เล็กกว่าไคอย่างไร เราทราบค่าคอมโดยอ้างถึง ไชขนาดใหญ่ของไก่และคูนปากเปิด ที่ล้อมรอบ ostium อยู่คือกรวยเยื่อขนาดใหญ่ ภายใต้อิทธิพลของฮอร์โมนในขณะที่มีการตกไข่ ขอบรอบนอก (fimbria) ของกรวยจะโบกเบา ๆ ในลักษณะการเคลื่อนไหวที่เป็นคลื่น เมื่อขอบนี้มาสัมผัสกับไข่ ไม่ว่าจะยังอยู่ในรังไข่หรือแยกออกมาแล้วก็ตาม fimbria ก็จะไปล้อมไข่ โดยละมุนละม่อมในตอนแรก และต่อมาก็จะแน่นเข้า จนกระทั่งถูกกลืนโดย infundibulum ถึงตอนนี้จะต้องระลึกว่า ไข่ก็คือนอกของไข่แดงที่ใหญ่โตซึ่งบรรจุอยู่ในเยื่อหุ้มที่ไม่แข็งห่อ การหดตัวของกล้ามเนื้อของ infundibulum ก็จะบีบก่อนที่ไม่มีรูปร่างนี้เข้าไปในท่อน้ำไข ครั้นแล้ว peristalsis ของผนังกล้ามเนื้อของท่อน้ำไขก็ดันไข่ให้เคลื่อนไปทางหาง ขน (cilia) นั้นมีบทบาทไม่สำคัญในการผ่านของไข่ขนาดใหญ่เข้าไปใน ostium อย่างไรก็ดี ในกรณีของไข่ขนาดเล็กของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมมัน จะมีความสำคัญมากกว่าแม้ว่าการเคลื่อนไหวของ fimbria จะมีบทบาทอยู่ด้วยก็ตาม ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม รังไข่จะถูกล้อมรอบเป็นบางส่วนโดย fimbria อยู่ตลอดเวลา และ fimbria นี้จะช่วยเพิ่มโอกาสที่ไข่จะเข้าไปในท่อน้ำไขได้มากขึ้น ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมที่มี ovarian bursa นั้น ไข่จะไม่สามารถไปที่อื่นได้เลย (นั่นคือจะต้องเข้าไปในท่อน้ำไขได้ทางเดียวเท่านั้น)

CLOACA Cloaca จะเข้ามาเกี่ยวข้องกับควยเสมอ ไม่ว่าจะกล่าวถึงหอยย่อยอาหาร ท่อขับถ่ายปัสสาวะ หรือท่อสืบพันธุ์ เมื่อไรก็ตามเพราะว่า cloaca เป็นส่วนปลายสุดของท่อทั้งสามทั้งหมดในสัตว์มีกระดูกสันหลังส่วนใหญ่ สัตว์มีกระดูกสันหลังเต็มวัย ๒-๓ ชนิดไม่มี cloaca. Cloaca จะสั้นหรือไม่มีอยู่เลยในตัวเต็มวัยของ ปลาปากกลม ปลา chimerae ปลา ray-finned และสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมที่เหนือคูนปากเปิด นอกจากสัตว์ที่ยกเว้นเหล่านี้แล้ว cloaca จะมีอยู่ในสัตว์มีกระดูกสันหลังทั้งหมดตั้งแต่ปลา hagfish ถึงคูนปากเปิด และยังปรากฏเป็นสภาพขั้นต่ำอยู่ในคัพภะของคนควย Cloaca เปิดออกสู่ภายนอกโดยทาง vent

Cloaca ในคัพภะคือส่วนปลายของท่ออาหารด้านหลัง (hindgut) ที่ขยายออกซึ่งจะเกิดช่องเปิดเข้าสู่ proctodeum (รูป ๑-๑) เนื้อเยื่อของ cloaca ที่แยกท่ออาหาร

ส่วนหลังออกจาก proctodeum นั้นฉีกขาดไป Proctodeum มักจะเป็นส่วนหนึ่งของ cloaca เต็มด้วย และในสัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบก ส่วนใหญ่ของ cloaca มีจุดกำเนิดมาจาก proctodeum ทั้งนี้ ส่วนทางหัวของ cloaca เต็มด้วยจึงถูกบุด้วย endoderm และส่วนทางหางถูกบุด้วย ectoderm เมื่อแน่นอนกัน cloaca โคจรออกไปแล้ว เป็นการยากที่จะบอกได้ว่าที่ใดเป็นที่ที่ endoderm ไปสิ้นสุด และที่ proctodeum เริ่มต้น

ในสัตว์มีกระดูกสันหลังมากมาย มีแน่นอนที่จำกัดอยู่เฉพาะปลายทางหัวของ cloaca ซึ่งแยกส่วนนั้น (ส่วนปลายทางหัว) ออกเป็นสองห้องคือ coprodeum และ urodeum แต่ส่วนปลายยังคงไม่ถูกแบ่ง (รูป ๑๔-๓๔) ในกรณีเช่นนี้ ซึ่งมีอยู่มากมายใน ปลากระดูกงู สัตว์เลื้อยคลาน นก และตุ่นปากเปิด ลำไส้ใหญ่จะเปิดเข้าไปใน coprodeum ส่วนท่อปัสสาวะ และท่อสืบพันธุ์จะเปิดเข้าไปใน urodeum ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนมที่มีรก ยังมีการแบ่งส่วนของ cloaca เกิดขึ้นต่อไปอีก

สัตว์มีกระดูกสันหลังที่ต่ำกว่าสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนม กับตุ่นปากเปิด Cloaca ของปลาและสัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบก จะรับลำไส้ใหญ่และ mesonephric ducts และของตัวเมีย จะรับ muellerian ducts อีกด้วย กระเพาะปัสสาวะเปิดเข้าไปในผนังด้านล่างของ cloaca ในสัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบก (รูป ๑๔-๑๔) Cloaca เปิดออกสู่ภายนอกโดยทาง vent Cloacas ของสัตว์เลื้อยคลาน นก และตุ่นปากเปิด รับโครงสร้างต่าง ๆ เช่นเดียวกับของสัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบกคือ ลำไส้ใหญ่ mesonephric ducte (ในตัวผู้เท่านั้น) muellerian ducts (ในตัวเมีย) และกระเพาะปัสสาวะนอกจากจะไม่มี (รูป ๑๔-๓๑ ถึง ๑๔-๓๔) นอกจากนั้น ureters ยังเปิดเข้าไปใน cloaca ยกเว้นในของสัตว์เลื้อยคลาน ตัวผู้ ๒-๓ ชนิดซึ่ง ureter ยังคงติดต่อกับ mesonephric duct (รูป ๑๔-๒๒) เหมือนในคัพภะ Penis หรือ clitoris ตั้งอยู่ในพื้น cloaca ของตัว จะเห็นสองสามชนิด และตุ่นปากเปิด มีกระพุ้งน้ำเหลืองคือ bursa Fabricii เปิดเข้าไปในส่วน proctodeum ของ cloaca ของลูกนก

ความเป็นไปของ CLOACA ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนมที่มีรก เราได้เห็นแล้วว่า ในตุ่นปากเปิดนั้น ผนังกันโค้แบ่งปลายทางหัวของ cloaca คัพภะออกเป็น urodeum และ coprodeum เต็มด้วย (รูป ๑๔-๓๔) อย่างไร ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนมที่มีรกโดยทั่ว ๆ ไป

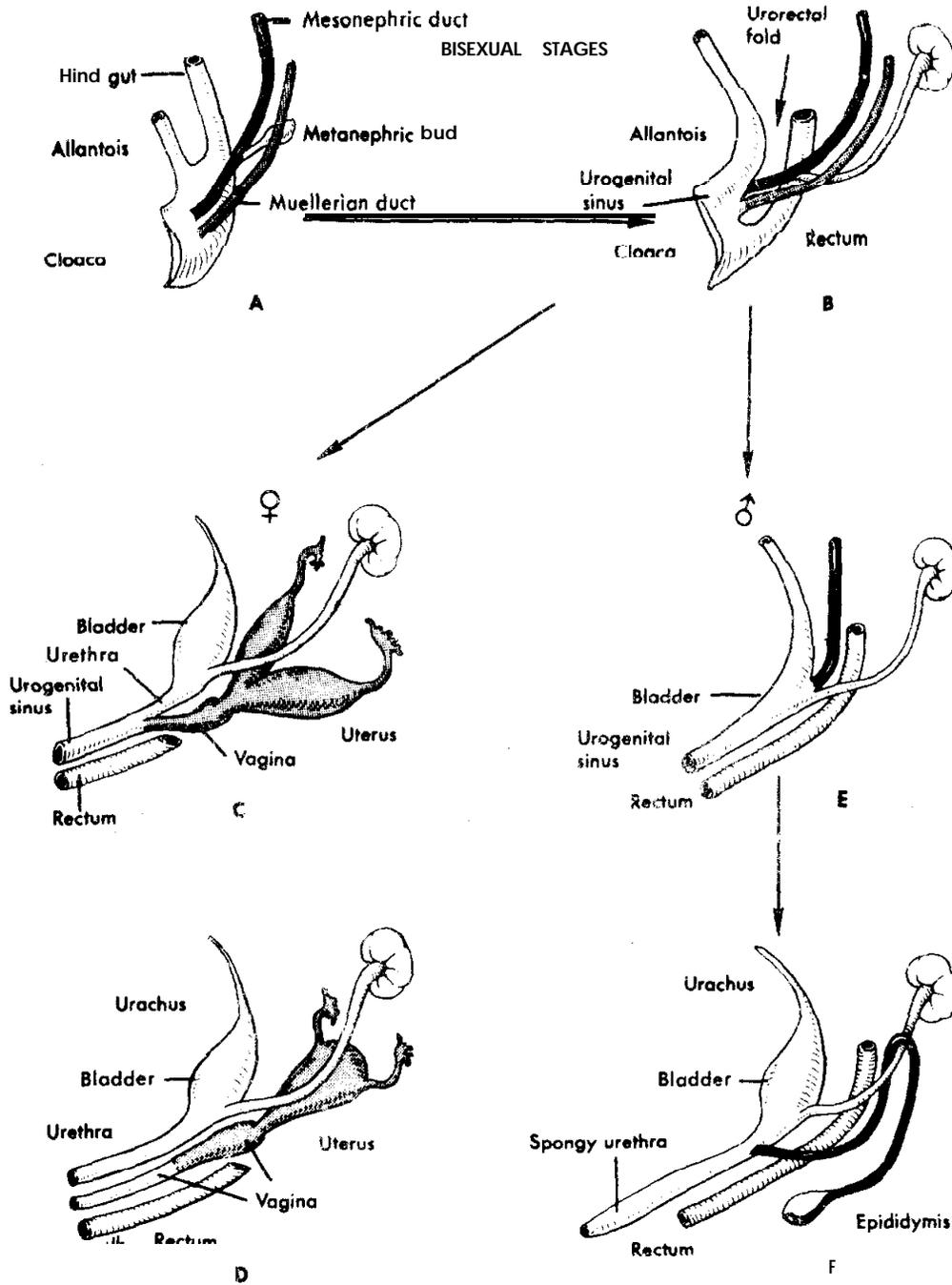


Fig. 14-38. Fate of the mammalian cloaca, muellerian ducts (gray), and mesonephric duct (black). **A** and **B**, Bisexual stages. Only the left muellerian and mesonephric ducts are shown. In **B** the cloaca is becoming subdivided by the urorectal fold into a urogenital sinus ventrally and a rectum dorsally. **C**, Typical adult female mammal **D**, Female primate, a modification of the condition shown in **C**. In **C** and **D**, the contributions of both the left and right muellerian ducts are shown. **E**, Developing male showing reorientation of mesonephric and metanephric ducts. **F**, Adult male

ก็มี urorectal fold (รูป ๑๔-๓๘, B) เกิดขึ้นโดยวิธีเดียวกัน และยิ่งมากกว่าอีก

Urodeum ในคัพภะซึ่งรู้จักกันดีกว่าว่า urogenital sinus ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม (รูป ๑๔-๓๘, B) จะรับ mesonephric ducts, muellerian ducts (มีอยู่ในตอนแรกทั้งสองเพศ) และกระเพาะปัสสาวะในอนาคต (allantois) เช่นเดียวกับใน amniotes ชั้นต่ำทุกประการ ขณะที่การเจริญค่าเป็นต่อไป urorectal fold จะยื่นไปทางหางไกลขึ้นทุกที ๆ และในที่สุดก็ไปถึงเยื่อ cloaca โดยขบวนการนี้ cloaca จะถูกแบ่งออกเป็น rectum ทางด้านบน และ urogenital sinus, ทางด้านล่าง โดยสมบูรณ์ (รูป ๑๔-๓๘, C และ E) การฉีกขาดของเยื่อ cloaca ที่สองจุดทำให้เกิดช่องทวารหนัก (anus) และช่องขี้ถ่าย-เพศ (urogenital aperture) ขึ้น

ขณะที่การเจริญค่าเป็นต่อไปในเพศผู้ muellerian ducts จะหายไป และ urogenital sinus จะยาวขึ้น (เปรียบเทียบรูป ๑๔-๓๘, B และ E) Urogenital sinus จะไปเชื่อมต่อกับ spongy urethra ซึ่งเจริญขึ้นโดยอิสระใน penis (เปรียบเทียบรูป ๑๔-๓๘, E และ F) Urogenital sinus ในตอนนี้ได้กลายเป็น prostatic และ membranous urethra (รูป ๑๔-๒๔) Ureters ได้จับตัวใหม่ โดยเปิดเข้าไปในกระเพาะปัสสาวะ ในขณะที่ mesonephric ducts (ตอนนี้คือ sperm ducts) ยังคงเปิดเข้าไปใน urethra อยู่ (รูป ๑๔-๒๔ และ ๑๔-๓๘, F)

ขณะที่การเจริญค่าเป็นต่อไปในเพศเมีย mesonephric ducts จะหายไป และ muellerian ducts จะรวมกันที่ปลายหางหางเพื่อเป็นค้ำวมคลุกและช่องคลอด (รูป ๑๔-๓๘, C) ส่วนของ urogenital sinus ที่อยู่ระหว่างกระเพาะปัสสาวะและทางเข้าของช่องคลอดคือ urethra ผลของการเปลี่ยนแปลงเหล่านี้ ทำให้สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมตัวเมียเต็มวัยส่วนใหญ่มีช่องเปิดออกสู่ภายนอกทางคานหาง ๒ ช่องคือ urogenital aperture และทวารหนัก (anus)

ใน primates เพศเมียส่วนใหญ่ (รวมทั้งคน) และใน hyena และ rodents บางชนิด จะมีผนังกันเกิดเพิ่มขึ้นใน cloaca (นั่นคือใน urogenital sinus) ผนังกันนี้จะแบ่ง urogenital sinus ออกเป็น urethra และ vagina (รูป ๑๔-๓๘, D) ผลที่เกิดขึ้นก็คือ cloaca ของคัพภะในสปีชีส์เหล่านี้จะถูกแบ่งย่อยออกเป็น ๓ ทางคือ ureth-

ra, vagina, และ rectum แต่ละทางไปเปิดออกสู่ภายนอกโดยทางช่องเปิดของตัวเอง  
 ในแง่นี้ เพศเมียได้วิวัฒนาการไปไกลกว่าเพศผู้ของสปีชีส์เดียวกัน ช่องคลอด (vagina)  
 ในเพศเมียเหล่านี้มีจุดกำเนิดมาจาก ๒ ทางด้วยกัน ส่วนทางหัวเกิดจากการเชื่อมกันของ  
 muellerian ducts ส่วนปลายเกิดมาจาก cloaca

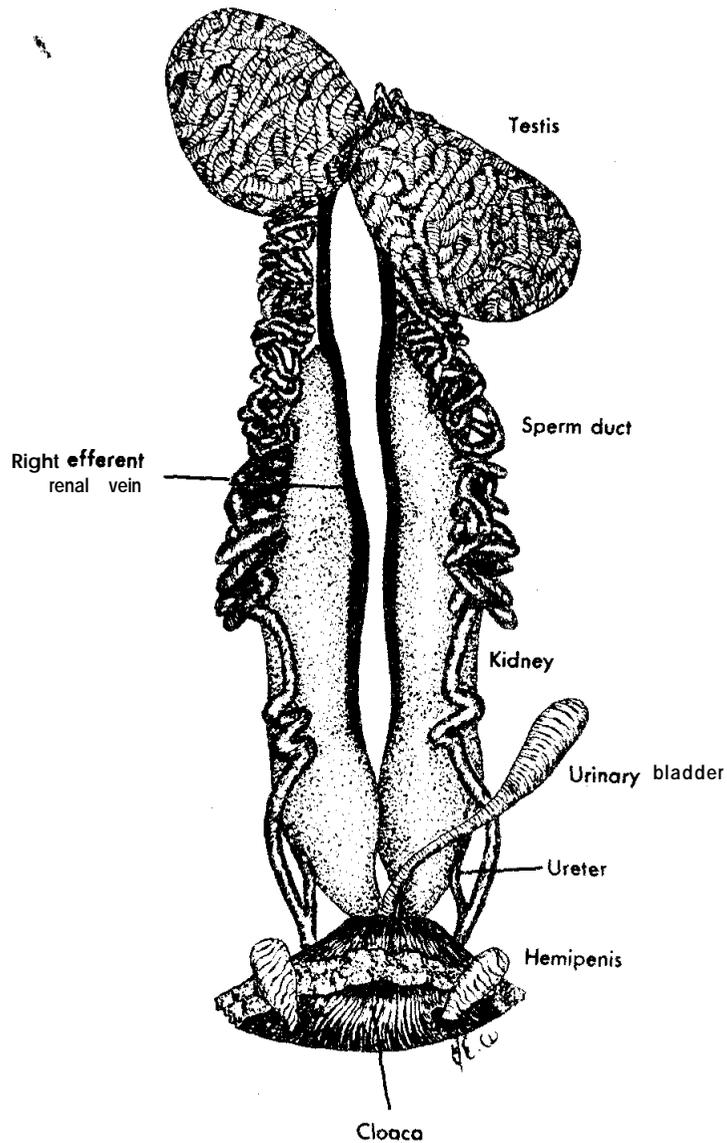


Fig. 14-22. Urogenital organs of male lizard *Anolis carolinensis*, ventral view. The kidneys are metanephric. The hemipenes are seen in an everted (erect) position.