

บทที่ 8

กะโหลกของสัตว์มีกระดูกสันหลัง

(VERTEBRATE SKULL)

กะโหลก (skull) ของปลาฉลาม (รูป ๘-๑) แม้ว่าจะไม่มีกระดูกแข็งอยู่ก็ตาม แต่ก็ยังเป็นบทนำที่มีค่าสำหรับกะโหลกที่เป็นกระดูกแข็ง กะโหลกฉลามประกอบด้วย ๒ ส่วน คือ neurocranium (เป็นกระดูกอ่อน) ที่หุ้มสมองและอวัยวะรับรู้บางอย่าง กับ splanchnocranium (pharyngeal หรือ visceral skeleton) ซึ่งประกอบด้วยขากรรไกร (jaws) และกระดูกเหงือก (branchial skeleton)

สัตว์มีกระดูกสันหลังที่มีกระดูกแข็ง จะมี neurocrania และ splanchnocrania ที่เป็นกระดูกอ่อนเกิดขึ้นก่อนที่จะกลายเป็นกะโหลกที่เป็นกระดูกแข็ง กระดูกแข็งเกิดขึ้นในตอนหลัง จากแหล่งที่ต่างกัน ๒ แห่ง Replacement bones จะเกิดขึ้นโดยการแทนที่ตรงที่เคยเป็นกระดูกอ่อนมาก่อนเป็นบางส่วนหรือทั้งหมด (บทที่ ๒) ซึ่งเป็นผลให้เกิด neurocrania และ splanchnocrania ที่เป็นกระดูกแข็งขึ้น นอกจากนั้น membrane bones ยังเกิดขึ้นอย่างใกล้ชิดกับ neurocranium และ splanchnocranium ซึ่งจะเป็นกล่องสมองและ visceral skeleton และถือว่าเป็นส่วนประกอบส่วนที่ ๓ ของกะโหลกที่เป็นกระดูกแข็งเรียกว่า dermatocranium ดังนั้นกะโหลกที่เป็นกระดูกแข็งของสัตว์เต็มวัย ไม่ว่าจะปลาฉลามหรือของคนเราก็ตาม จึงประกอบด้วย ๓ ส่วน คือ (๑) neurocranium ของกระดูกอ่อนและกระดูกแข็งที่เกิดมาจากการแทนที่กระดูกอ่อน (๒) splanchnocranium ของกระดูกอ่อน กระดูกแข็งที่เกิดจากการแทนที่กระดูกอ่อน และกระดูกเมมเบรน (๓) dermatocranium ของกระดูกเมมเบรน ส่วนประกอบทั้ง ๓ นี้จะเป็นโครงสร้างที่มีพื้นฐานแบบเดียวกันในสัตว์มีกระดูกสันหลังทั้งหมด แบบฉบับพื้นฐานของกะโหลกและการเปลี่ยนแปลงต่าง ๆ ของสัตว์มีกระดูกสันหลังคือเนื้อหาของบทนี้

NEUROCRANIUM

การเกิดเป็นรูปร่างของระยะที่เป็นกระดูกอ่อน (Morphogenesis of cartilaginous stage) Neurocranium (บางทีเรียกว่า endocranium หรือ primary braincase) คือส่วนของ cranial skeleton ซึ่ง (๑) ป้องกัน-

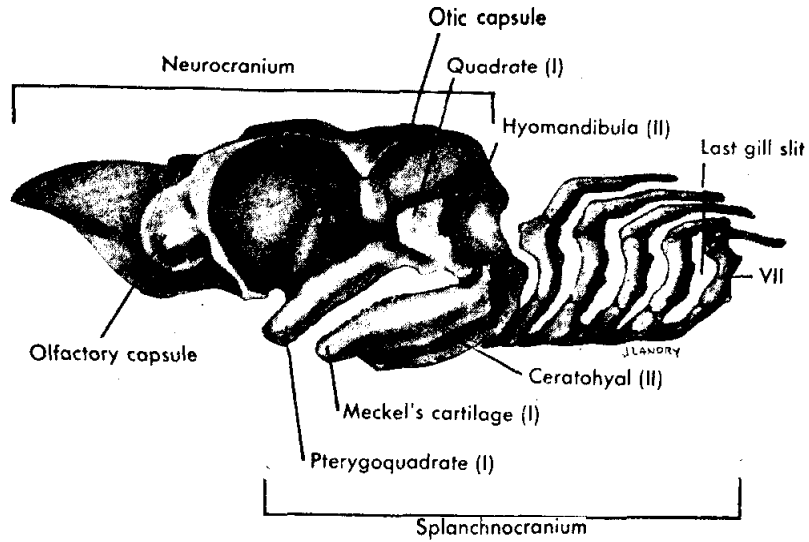


Fig. 9-1. Skull of the shark *Squalus acanthias* I, II, and VII. Skeleton of first, second, and seventh pharyngeal arches. The spiracle lies between the quadrate and hyomandibula. Labial cartilages, gill rakers, and gill rays are omitted.

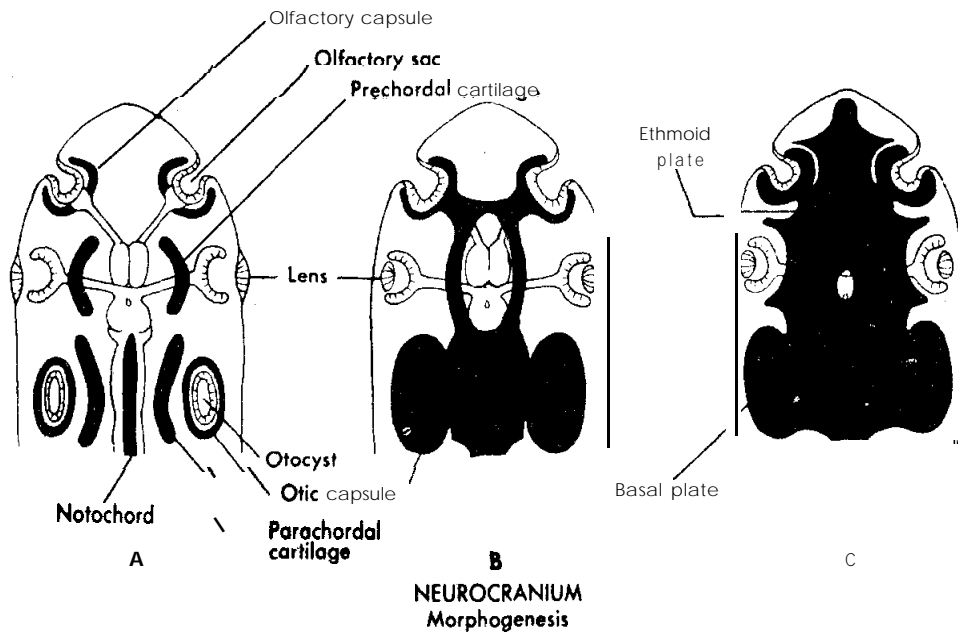


Fig. 8-2. Initial stages in development of a cartilaginous neurocranium, diagrammatical, ventral view. In C a cartilaginous floor underlying the brain has been completed. The notochord is incorporated into the basal plate.

สมองและอวัยวะรับความรู้สึกบางอย่าง (๒) เกิดขึ้นเป็นกระดูกอ่อน และ (๓) ต่อมาจะถูกแทนที่เป็นบางส่วนหรือทั้งหมดโดยกระดูกแข็ง ยกเว้นในปลากระดูกกลม (neurocranium ในระยะที่เป็นกระดูกอ่อนนี้มักเรียกว่า chondrocranium) Neurocranium เจริญร่วมกับแบบฉบับพื้นฐานที่จะบรรยายดังต่อไปนี้

NOTOCHORD, PARACHORDAL และ PRECHORDAL CARTILAGES

Neurocranium เริ่มต้นจากการเป็นกระดูกอ่อนคู่หนึ่งของชนิด parachordal และ prechordal cartilages (รูป ๘-๒, A) อยู่ใต้สมอง กระดูกอ่อน parachordal อยู่ขนานกับปลายคานหน้าของโนโตคอร์ดใต้สมองส่วนกลางและสมองส่วนหลัง กระดูกอ่อน prechordal (ยังเรียกว่า trabeculae cranii ค่าย) เกิดทางคานหน้าของโนโตคอร์ดใต้สมองส่วนหน้า กระดูกอ่อน parachordal จะขยายข้ามเส้นกลางตัวเข้าหากันแล้วรวมกัน ในขณะที่กระดูกอ่อน notochord และ parachordal จะรวมกันเป็นแผ่นกระดูกอ่อนที่กว้างแบนเคียวเรียกว่า basal plate กระดูกอ่อน prechordal ก็เช่นเดียวกัน คือจะแผ่ขยายข้ามเส้นข้างตัวและเชื่อมกันตรงปลายคานหน้าแล้วเกิดเป็น ethmoid

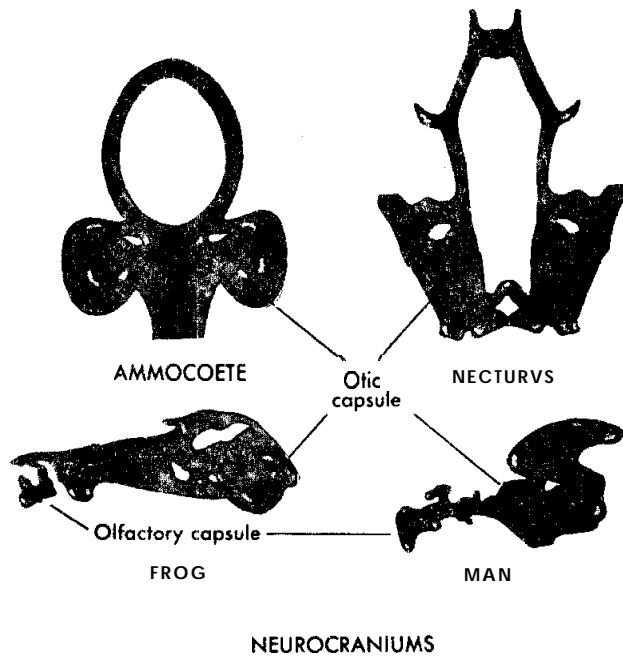


Fig. 8-3. Cartilaginous neurocraniums from selected embryonic, larval, or immature vertebrates. Dorsal view of ammocoete and *Necturus*; lateral view of frog and man.

plate

SENSE CAPSULES ขณะที่กระดูกอ่อน parachordal และ prechordal กำลังเกิดขึ้นนั้น ก็จะมีกระดูกอ่อนเกิดขึ้นในที่อื่นอีก ๒ ที่คือ (๑) olfactory capsule ซึ่งจะมี olfactory epithelium และ (๒) otic capsule ซึ่งจะมี otocyst ไว้โดยสมบูรณ์ Otocyst คือหูส่วนในที่กำลังเจริญ (รูป ๔-๒, A และ B) Olfactory capsules จะไม่สมบูรณ์ในส่วนหน้า เพราะน้ำ (ในปลา) หรืออากาศ (ในสัตว์สี่เท้า) จะต้องเข้ามาถึง olfactory epithelium ฉะนั้นของ olfactory และ otic capsules จะทะลุเป็นรู ๆ เพื่อเป็นทางผ่านของเส้นประสาทและเส้นเลือด Otic capsule เกิดขึ้นรอบ ๆ เเรติน่า แต่มันก็จะเป็นเส้นใย มันคือ sclerotic coat ของตา

การเสริมสันของ พื้น ผนัง และเพดาน Ethmoid plate ที่กำลังแผ่ขยายอยู่นั้นจะเชื่อมกับ olfactory capsules ทางด้านบน และ basal plate ที่กำลังแผ่ขยายก็จะเชื่อมกับ otic capsules ซึ่งจะอยู่ทางด้านข้างของสมองส่วนหลัง Ethmoid และ basal plates ยังแผ่ขยายเข้าหากันจนกระทั่งมาพบกันและกลายเป็นพื้นรองรับสมอง (รูป ๔-๒, C) การเจริญต่อไปของ neurocranium ที่เป็นกระดูกอ่อนจะเกี่ยวกับการสร้างผนังที่เป็นกระดูกอ่อนทางด้านข้างของสมอง และ (ในสัตว์สี่เท้า) หลังคาที่เป็นกระดูกอ่อนเหนือสมอง เส้นประสาทสมองและเส้นเลือดจะเกิดขึ้นเรียบร้อยแล้วในขณะนั้น และกระดูกอ่อนก็เกิดขึ้นในลักษณะที่เป็นรูพรุนเพื่อเป็นทางผ่านของเส้นเหล่านี้ รูที่ใหญ่ที่สุดคือ foramen magnum ในผนังส่วนท้ายของ neurocranium

ในปลาฉลามหนูและพวกเดียวกัน และปลากระดูกแข็งชั้นต่ำเช่น Amia สมองจะถูกปกคลุมด้วยหลังคาที่เป็นกระดูกอ่อนโดยสมบูรณ์ แต่ในปลายุคใหม่กว่าและในสัตว์สี่เท้า สมองจะไม่มีวันถูกปกคลุมด้วยหลังคาที่เป็นกระดูกอ่อนเลย

แบบฉบับของการเจริญที่โกล่อารมณ์ จะเกิดขึ้นซ้ำ ๆ กันในสัตว์มีกระดูกสันหลังทั้งหมด และจะสร้าง neurocranium ที่เป็นกระดูกอ่อนซึ่งป้องกันส่วนใหญ่ของสมอง, olfactory epithelia, และหูส่วนใน (รูป ๔-๓) Mesenchymal blastema ที่เกิดเป็น neurocranium ที่เป็นกระดูกอ่อนนั้น ก็คือส่วนที่กระจายออกมาของ neural

crests และ ectodermal placodes ของหัว

ศูนย์กลางการเกิดกระดูกแข็ง (Ossification centers) ใน neurocranium ขบวนการสืกรอนของกระดูกอ่อนใน neurocranium ของคัพภะ และการเกิดของ replacement bone ซ้ำมาแทนที่ (endochondral ossification) นั้น จะเกิดขึ้นพร้อม ๆ กันที่ศูนย์กลางการเกิดกระดูกแข็งซึ่งแยกกันอยู่มากมายหลายแห่ง แม้ว่าจำนวนของศูนย์เหล่านี้จะแตกต่างกันในสปีชีส์ต่าง ๆ ก็ตาม แต่โดยทั่ว ๆ ไปแล้วมักจะมีสี่บริเวณด้วยกันคือ occipital, sphenoid, ethmoid, และ otic ซึ่งจะไต่กล่าวถึงต่อไป และได้แสดงไว้ในรูปที่ ๘-๔ ถึง ๘-๖

OCCIPITAL CENTERS กระดูกอ่อนที่ล้อมรอบ foramen magnum จะถูกแทนที่โดยกระดูกแข็ง ๔ ศูนย์ ศูนย์สร้างกระดูก (๑ ศูนย์หรือมากกว่า) ที่อยู่ทางค้ำล่าง-

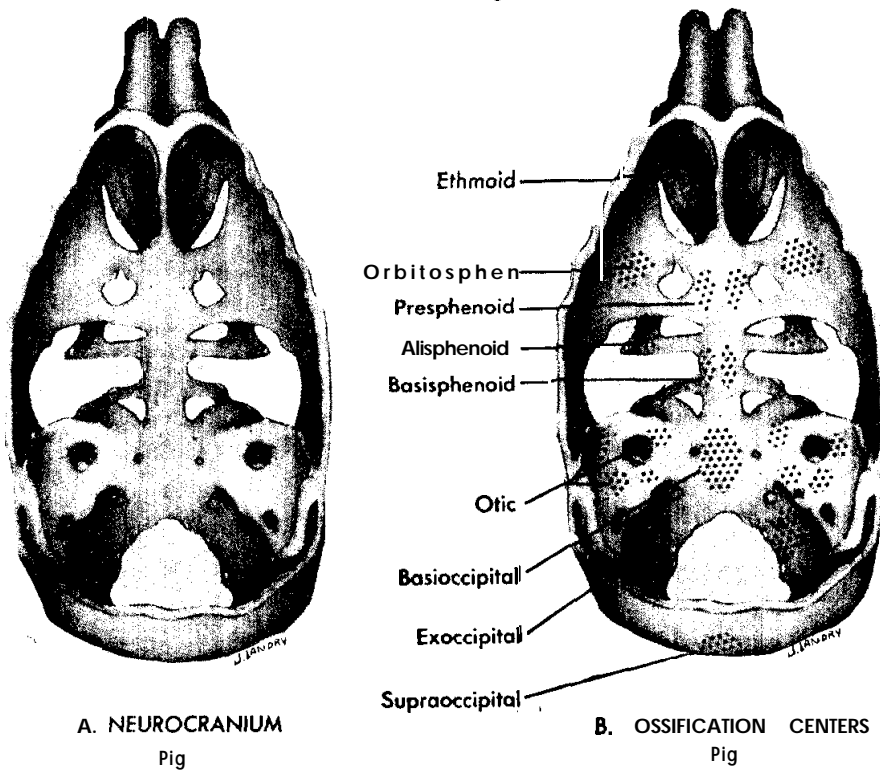


Fig. 8-4. A, Cartilaginous neurocranium of fetal pig. The structure is complete as shown, there being no cartilage above the brain. B, Ossification centers in typical mammalian cartilaginous neurocranium, based on fetal pig. The otic centers are multiple centers in the otic capsule. The ethmoid centers are interspersed among the olfactory foramina. The alisphenoid center is in the pterygoquadrate cartilage.

ของ foramen magnum จะสร้าง basioccipital bone เพื่อรองรับสมองส่วนหลัง ศูนย์ที่อยู่ในผนังข้างของ foramen magnum จะสร้าง exoccipital bones ๒ ชิ้น เหนือ foremen จะมี supraoccipital bone เกิดขึ้น ในสัตว์เลี้ยงลูก ค่ายน้ำนม กระดูกทั้ง ๔ ชิ้นนี้อาจจะเชื่อมกันเป็น occipital bone ขึ้นเขียวในที่สก. ใน

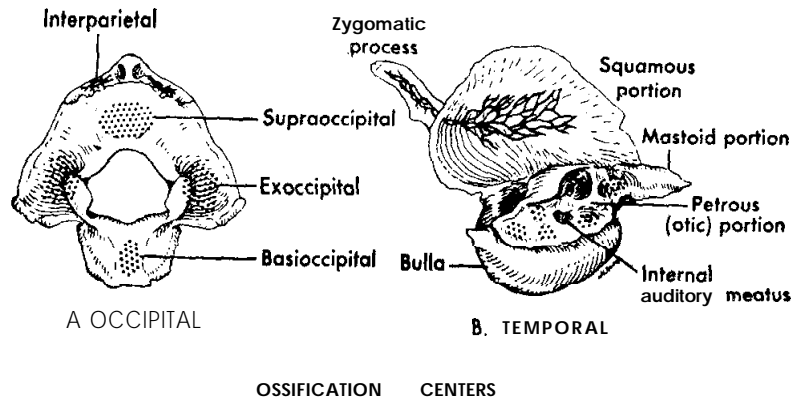


Fig. 8-5. Endochondral ossification centers (dots) and intramembranous ossification centers (block networks) superimposed on the occipital and right temporal bones of an adult cat. A, Caudal view. B, Medial view. The bulla arises from new cartilage not associated with the earlier neurocranium. The mastoid portion is an outgrowth of the petrous portion.

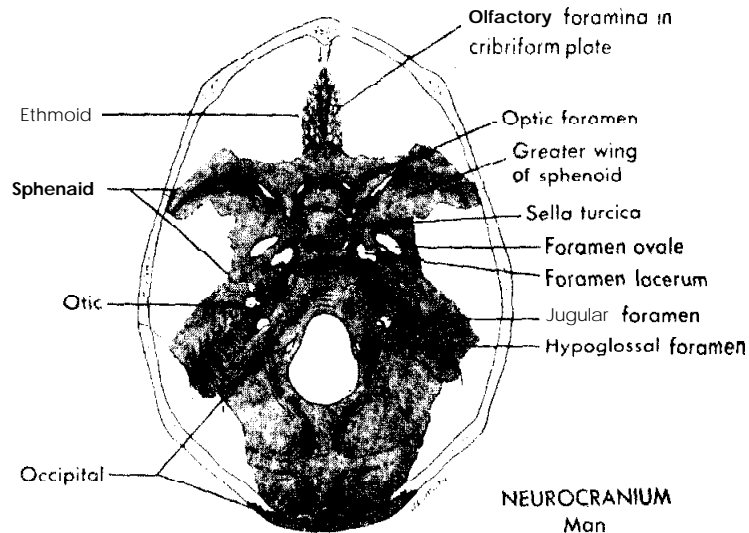


Fig. 8-6. Bony neurocranium of human skull. The calvarium (dermatocranial roof) has been sawed off and view is looking down into skull from above. Motor endochondral ossification centers are labeled at left. Immediately in front of the jugular foramen is the internal auditory meatus (black), which transmits the seventh and eighth cranial nerves

สัตว์มีกระดูกสันหลังบางชนิด โดยเฉพาะอย่างยิ่งสัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบกยุคใหม่ กระดูกเหล่านี้จำนวนหนึ่ง (หรือมากกว่าหนึ่ง) ชิ้นจะยังคงเป็นกระดูกอ่อนอยู่ แมว่ามันจะเป็นกระดูกแข็งในสัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบกยุคแรก ก็ตาม

Neurocranium ของสัตว์สี่เท้ามีจะยึดกับกระดูกสันหลังข้อแรกโดย occipital condyles จำนวนหนึ่งหรือสองชิ้น สัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบกยุคแรกมี condyle เกิดขึ้นเพียงชิ้นเดียวอยู่บนกระดูก basioccipital และจะถูกทำให้สมบูรณ์โดยกระดูก exoccipital สัตว์เลี้ยงลูกและนกที่ยังมีชีวิตอยู่ ยังคงมี condyle เพียงชิ้นเดียวเกิดอยู่บนกระดูก basioccipital และ exoccipital หรือบนกระดูก basioccipital อย่างเดียว สัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบกยุคใหม่และสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนมจะแตกต่างไปจากสภาพของสัตว์สี่เท้ายุคแรก คือมี condyles ๒ ชิ้นอยู่บนกระดูก exoccipital ข้างละอัน การมี condyles เพียงชิ้นเดียวนี้จะพบได้ทั่วไปในปลากระดูกแข็ง

ศูนย์สphenoid (SPHENOID CENTERS) Neurocranium ที่เป็นกระดูกอ่อนของคัพภะที่อยู่ใต้สมองและคอม pituitary จะ ossify ไปเป็น basisphenoid bone ทางคานหน้าของ basioccipital และไปเป็น presphenoid ทางคานหน้าของ basisphenoid ดังนั้นพื้นกระดูกแข็งจึงประกอบด้วย basioccipital, basisphenoid, และ presphenoid ซึ่งรองรับสมองไว้ มนังคานข้างที่อยู่เหนือ presphenoid จะไปเป็น orbitosphenoid bones ซึ่งประกอบเป็นส่วนหนึ่งของ มนังเมาตาและมีให้ optic nerve ผ่าน มนังคานข้างที่อยู่เหนือ basisphenoid ในเมาตา (นั่นคือ ข้างหลัง orbitosphenoid) มักจะยังคงเป็นกระดูกอ่อนอยู่ แต่อย่างไรก็ตามจะมี laterosphenoid (pleurosphenoid) bone เกิดขึ้นที่บริเวณนี้ในงู จระเข้ และนก (กระดูก alisphenoid ของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนมจะอยู่เหนือ basisphenoid แต่ไม่ได้เกิดมาจาก neurocranium) กระดูก sphenoid ทั้งหมดจะเชื่อมกันในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนมบางชนิดเพื่อเกิดเป็น sphenoid bone ชิ้นเดียว เนื่องจาก neurocranium ที่เป็นกระดูกอ่อนในคัพภะมักจะไม่สมบูรณ์ทางคานบน ดังนั้นจึงไม่มี replacement bones อยู่เหนือสมอง นอกจาก supraoccipital ที่อยู่เหนือ foramen magnum เท่านั้น

ETHMOID CENTERS บริเวณ ethmoid อยู่ทางด้านหน้าของพวก sphenoid รวมทั้ง ethmoid plate และ olfactory capsules จากศูนย์การเกิดกระดูกซึ่งที่สำคัญทั้ง ๔ ศูนย์ใน neurocranium ที่เป็นกระดูกอ่อนของศีรษะนั้น (occipital, sphenoid, ethmoid, และ otic). Ethmoid มีแนวโน้มที่จะยังคงเป็นกระดูกอ่อนตลอดชีวิตมากกว่าใคร ๆ โดยเฉพาะอย่างยิ่งในสัตว์สี่เท้า ศูนย์สร้างกระดูกซึ่งที่เกิดขึ้นในบริเวณนี้จะกลายเป็น cribriform bone ซึ่งจะเป็นรู ๆ ของ olfactory foramens และ turbinal bones ที่ฐานของช่องจมูกของสัตว์สี่เท้า Mesethmoid bones จะ ossify ทางด้านหน้าของ presphenoid ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมบางชนิด (สัตว์กินเนื้อ สัตว์ทะเล และไพรเมท) และยังคงประกอบเป็นส่วนที่เป็นกระดูกอ่อนของ median nasal septum ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม ศูนย์สร้างกระดูก ethmoid หลายศูนย์อาจจะรวมกันกลายเป็น ethmoid bone ที่ไม่สมบูรณ์เพียงชั้นเดียว (ถ้ามี ectethmoids ก็จะเกิดขึ้นโดยวิธี intramembranous ossification เป็นบางส่วน) ใน anurans, sphenethmoid เป็นกระดูกชั้นเดียวที่เกิดจาก ossification ในบริเวณ sphenoid และ ethmoid ของ neurocranium

OTIC CENTERS กระดูกอ่อนของ otic capsule อาจจะถูกพบได้ในสัตว์มีกระดูกสันหลังชั้นต่ำโดยกระดูกแข็ง ๓ ชั้นซึ่งหุ้ม membranous labyrinth ไว้โดยสมบูรณ์ กระดูกเหล่านี้ได้แก่ prootic ในผนังด้านหน้าของ capsule, opisthotic ในผนังด้านหลัง และ epiotic ในบริเวณด้านบน ในสัตว์สี่เท้าส่วนใหญ่ กระดูกเหล่านี้จำนวนหนึ่งหรือหลายชั้นจะเชื่อมกับกระดูกข้างเคียง ยกตัวอย่างเช่น จะไม่มี opisthotics ในนกและสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมส่วนใหญ่เพราะมันได้เชื่อมกับกระดูก exoccipital. Epiotics มักจะเชื่อมกับ membrane bones ที่อยู่ข้างเคียง ในนกและสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม prootic, opisthotic, และ epiotics จะเชื่อมกันทั้งหมดเพื่อเกิดเป็น petrosal (periotic) bone ๑ ชั้น ในแมวและคน petrosal จะรวมกับ membrane bones เพื่อเกิดเป็น temporal bone (รูป ๔-๕, B)

ในปลากระดูกแข็งจะมีกระดูกแข็งเพิ่มขึ้นไปอีก ๒ ชั้นคือ sphenotic และ pterotic ซึ่งบางส่วนเกิดมาจาก otic capsule แต่กระดูกแข็ง otic ของปลาจะ-

ไม่ homologous กับของสัตว์สี่เท้า ใน otic capsule ของทารก (fetus) ของคน มีศูนย์สร้างกระดูกถึง ๒ แห่งด้วยกัน

OPTIC CAPSULE CENTERS มี optic capsule อยู่ชั้นหนึ่ง แต่ไม่ใช่แฉกกระดูกหรือเบ้าตาที่ลูกตาบรรจุอยู่ Sclera (sclerotic coat) ของตา คือ optic capsule มันไม่เกาะเชื่อมกับส่วนที่เหลือของ neurocranium ดังนั้นลูกตาจึงเคลื่อนไหวได้ค่อนข้างจะอิสระในเบ้าตา แม้ว่า sclera จะเป็นเส้นใยในสัตว์มีกระดูกสันหลังบางชนิดก็ตาม แต่ก็มักจะมีแผ่นกระดูกอ่อนหรือกระดูกแข็งเกิดขึ้นเป็นวงแหวน (scleral ring) อยู่ภายใน sclera ในปลา ในสัตว์เลื้อยคลานนอกจากงู และในนกวงแหวนช่วยรักษารูปร่างของลูกตา (รูป ๘-๗) มันเป็นสภาพที่โบราณ ซึ่งได้เกิดขึ้นใน crossopterygians และในสัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบกและสัตว์เลื้อยคลานที่สูญพันธุ์แล้ว ชั้นที่เป็นกระดูกนั้นมักจะอยู่ในรูปของ ossicles ที่เชื่อมกันและแยกออกจากกัน

Neurocrania ที่เป็นกระดูกอ่อนของตัวเต็มวัย ปลากระดูกงมี neurocrania เป็นกระดูกอ่อนตลอดชีวิต การที่ไม่สามารถสร้างกระดูกแข็งได้เป็นลักษณะพิเศษ อันนี้อาจสันนิษฐานได้โดยอาศัยพื้นฐานของหลักฐานที่เชื่อได้ว่า ปลาเหล่านี้มีกรรมพันธุ์ที่ยังยั้ง เมตาโบลิซึมซึ่งก็กั้นการสังเคราะห์ เอ็นไซม์บางชนิดที่จำเป็นสำหรับการสร้างกระดูกแข็ง

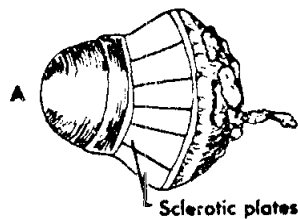


Fig. 8-7. Ossicles of the sclerotic coat of the eye. A, Owl's eye, showing sclerotic plates in place. B, Scleral ring of overlapping ossicles dissected from a lizard's eye (after Gugg¹⁷).

ในปลาปากกลม ส่วนประกอบที่เป็นกระดูกอ่อนหลายชั้นของ neurocranium ของคัพภะที่โตกว่ามาแล้ว ยังคงเป็นชั้นกระดูกอ่อนอิสระในตัวเต็มวัย (รูป ๘-๑๒) การที่ไม่สามารถสร้าง neurocranium ที่สมบูรณ์ได้นั้น ผู้ทำการศึกษาทางด้านนี้ถือว่าเป็นลักษณะขั้นต่ำ แต่บางท่านกลับถือว่าเป็นลักษณะขั้นสูง ที่เหมือนกันได้แก่ olfactory capsule (โครงสร้างเกี่ยวที่อยู่บนแนวเส้นกลางตัวซึ่งปกป้อง median olfactory sac), otic capsules, a basal

plate, a notochord (ไม่เชื่อมกับ basal plate) และกระดูกอ่อนอื่น ๆ ที่ไม่ homologous กับของสัตว์มีกระดูกสันหลังที่เป็นแบบฉบับโดยสิ้นเชิง หลังคาที่อยู่เหนือสมองนั้นเป็นเส้นใย (fibrous)

Neurocranium เคี้ยวของ Chondrichthyes กิ่งที่โคนสทงไว้ในปลา ฉลามนั้นเป็นการเจริญขั้นสูงของ neurocranium ที่เป็นกระดูกอ่อน ผนังของมันถูกสร้างขึ้นโดยสมบูรณ์ และสมองก็มีหลังคาโดยสมบูรณ์ Otic และ olfactory capsules จะเชื่อมติดกับมันพร้อมด้วยโนโตคอร์ด Hypophysis ตั้งอยู่ในแอ่งกระดูกอ่อนที่เรียกว่า sella turcica

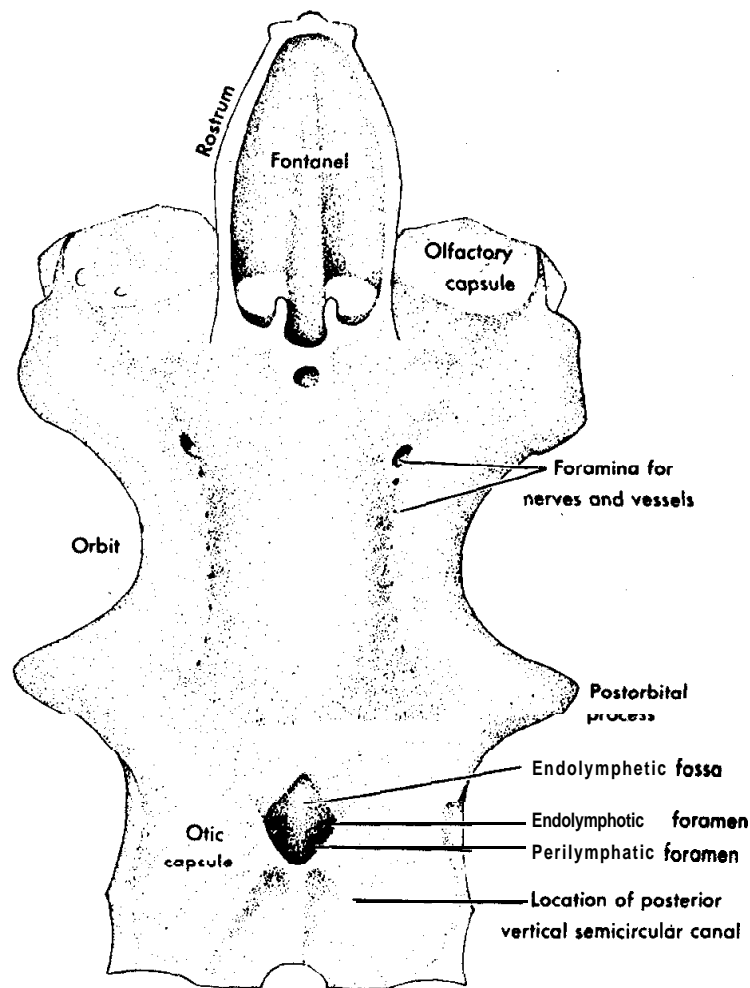


Fig. 8-8. Neurocranium of *Squalus acanthias*, dorsal view.

ทางค้ำขนมี endolymphatic fossa อยู่ ๑ แห่ง ซึ่งมีรูของ endolymphatic และ perilymphatic ducts (รูป ๔-๔) ท่อเหล่านี้บรรจุของเหลวที่มาจากภายในและจากรอบ ๆ membranous labyrinth ตามลำดับ Endolymphatic ducts ขึ้นขึ้นมาสู่ผิวค้ำขนของปลา และปล่อย endolymph ของหูส่วนในออกมาสู่น้ำทะเล

SPLANCHNOCRANIUM (VISCERAL SKELETON) Splanchno-

cranium หรือ visceral skeleton ของสัตว์มีกระดูกสันหลัง คือส่วนของ cranial skeleton ที่เจริญอยู่ใน visceral arches ส่วนประกอบอาจจะเป็นกระดูกอ่อนหรือกระดูกแข็ง และกระดูกแข็งอาจจะเกิดมาจากวิธี endochondral หรือ intramembranous. Preskeletal blastema ที่เกิดเป็นกระดูกอ่อนหรือกระดูกแข็งนั้น ส่วนใหญ่เป็น mesectoderm ที่มาจาก neural crests ของหัว

ในปลาและ amphibians ที่หายใจด้วยเหงือกนั้น, visceral skeleton จะประกอบด้วย skeleton ของรากกรโกรและของเหงือก ในสัตว์สี่เท้า, visceral skeleton ได้เปลี่ยนแปลงไปและปรับตัวสำหรับหน้าที่ใหม่ ๆ ที่เกี่ยวข้องกับชีวิตบนบก

Visceral skeleton ของปลา Splanchnocranium ของ Squ-

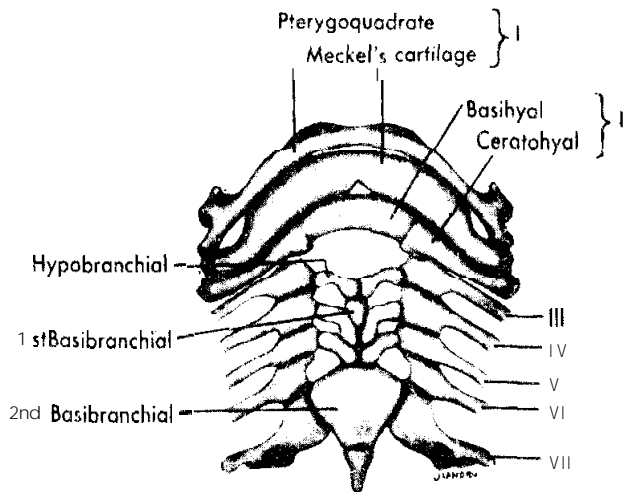


Fig. g-9. Visceral skeleton of a dogfish shark, ventral view. III to VII, Ceratobranchial cartilages of the third to seventh pharyngeal arches.

alus (รูป ๔-๑) ประกอบด้วย visceral cartilages ๗ คู่ คู่หนึ่ง ๆ จะอยู่ใน visceral arch แต่ละอัน โดยเริ่มต้นจากอันแรก กับซुकหนึ่งของ median cartilages (basihyal, basibranchials) ในพื้นคอหอย (รูป ๔-๔) Visceral cartilages ๕ คู่หลังจะเหมือนกันมาก แต่ละอันประกอบด้วย ๔ ซอกโดยมีชื่อดังนี้ (จากบนไปล่าง) pharyngobranchial, epibranchial, ceratobranchial, และ hypobranchial (รูป ๔-๑๐ ,A3 Hypobranchials ยึดกับ basibranchials ทางคานล่าง Visceral cartilages อันที่ ๒ (hyoid cartilages) ประกอบด้วย hyomandibular cartilages ทางคานบน และ ceratohyal car-

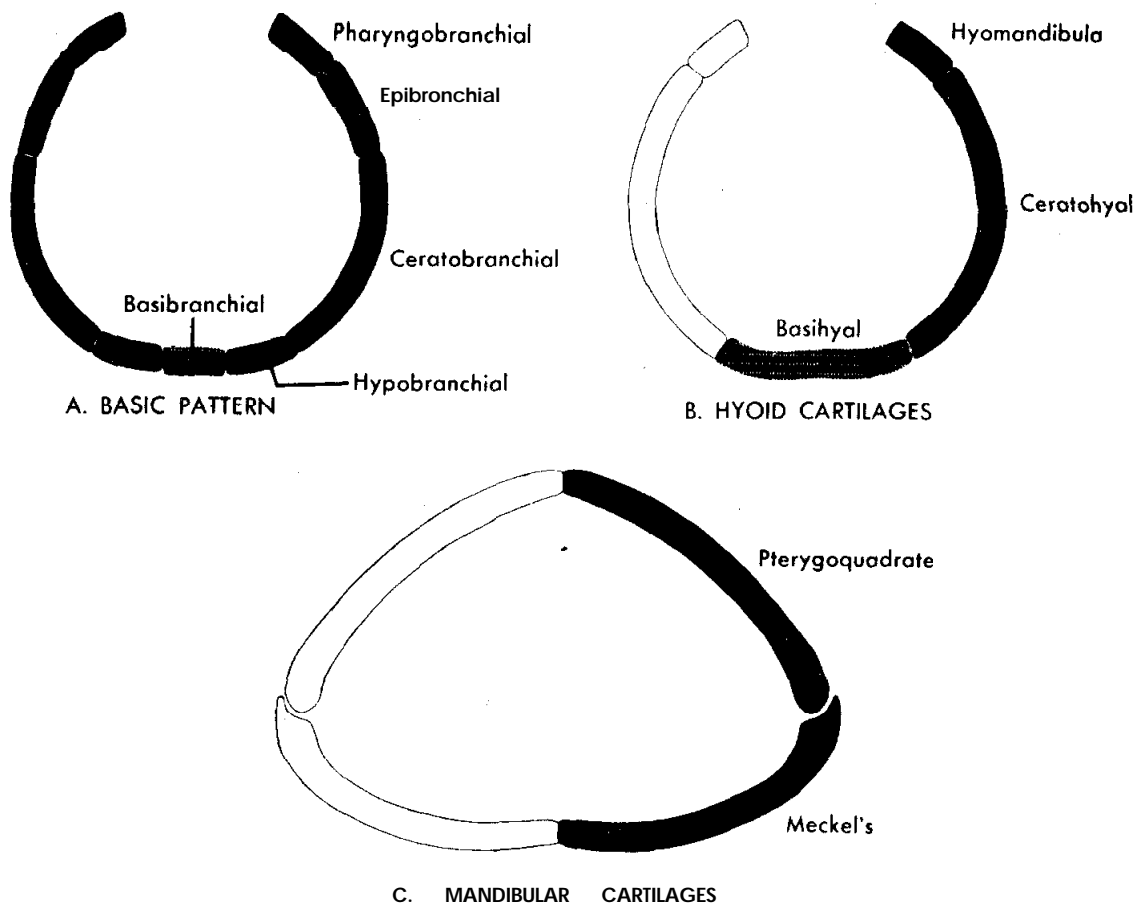


Fig. g-10. Skeletal components of a typical bronchial arch, A, and modifications in the hyoid and mandibular arches of *Squalus acanthias*, B and C. Midventral elements in the pharyngeal floor are shown in white on black.

tilages ทางคานข้าง Ceratohyals ยึดกับ basihyal cartilage ที่ไม่เป็นคู่ทางคานล่าง (รูป ๔-๑๐, B) (ในศัพท์ basihyal จะเป็นคู่) Visceral cartilages อันแรก (mandibular cartilages) ประกอบด้วย ๒ ซ้อนบนแต่ละคาน คือ pterygoquadrate (อาจเรียกว่า palatoquadrate) cartilage ทางคานบน และ Meckel's cartilage ทางคานล่าง (รูป ๔-๑, ๔-๔, และ ๔-๑๐, C) Pterygoquadrate cartilage อันซ้ายและขวามาพบกันในเส้นกลางตัวคานบนแล้วเกิดเป็นซากรรโรกรบน ส่วน Meckel's cartilages อันซ้ายและขวามาพบกันทางคานล่างแล้วเกิดเป็นซากรรโรกรล่าง ตรงมุมปากจะมีเอ็น (ligaments) ยึดซากรรโรกรไว้กับ hyomandibular cartilages ซึ่งแยก splanchnocranium ทั้งหมด จาก neurocranium (hyostylic jaw suspension)

ก้านเหงือก (gill ray) ที่เป็นกระดูกอ่อนจะยื่นออกมาข้างนอกจาก visceral cartilages II ถึง VI ใน Squalus ทำให้เหงือกแข็งแรง, gill rakers ที่เป็นซี่สั้น ๆ คล้ายหนามนั้นจะยื่นเข้าไปข้างใน และกรองน้ำที่ไหลจากคอกหอยเข้ามาสู่ช่องเหงือก Labial cartilages ยื่นจากส่วนที่อยู่ใกล้ ๆ ปลายของ visceral cartilages คู่แรกเข้าไปใน marginal folds ของปาก แต่ความสำคัญของมันยังไม่เป็นที่ทราบ

Splanchnocranium ของปลากระดูกแข็งนั้นเหมือนกับของปลาสาม ยกเว้นที่ว่ากระดูกอ่อนของคัพภะถูกแทนที่บางส่วนโดย endochondral bone และส่วนต่าง ๆ ของ mandibular cartilages ก็ถูกหุ้มล้อมโดย membrane bone เช่นกัน ข้อกระดูกที่เหมือนกันทั้ง ๔ ข้อเจริญใน gill arch ที่เป็นแบบฉบับเช่นเดียวกับในปลาสาม (รูป ๔-๑๑) และกระดูก basibranchial อยู่ในพื้นของคอกหอย

เฉพาะปลายหางของกระดูกอ่อน pterygoquadrate ในศัพท์ของปลากระดูกแข็งเท่านั้นที่ไปเป็นส่วนประกอบของซากรรโรกรบนในตัวเต็มวัย และปลายคั้งกล่าวนี้อจะกลายเป็น quadrate bones โดยการ endochondral ossification ส่วนที่เหลืออยู่ของกระดูกอ่อน pterygoquadrate จะถูกแทนที่โดย palatine (replacement bone ชั้นนี้ของปลา ไม่ homologous กับ palatine ของสัตว์สี่เท้าซึ่งมีกระดูกกำเนิดแบบ intramembranous) Epipterygoid และ metapterygoid bones

และเป็นส่วนประกอบของ palate ในทำนองเดียวกัน Meckel's cartilage ในปลากระดูกแข็งจะไปเป็นส่วนประกอบของขากรรไกรล่างในตัวเต็มวัยน้อยกว่าในปลาฉลาม ปลาหยางคานหลังจะกลายเป็น articular bone แต่เมื่อกระดูกอันหลังนี้รวมกับ dermal bone บางส่วน(ซึ่งบางครั้งก็เกิดขึ้นจริง ๆ)ก็เรียกว่า derm-articular ส่วนที่เหลือของ Meckel's cartilage จะถูกห่อหุ้มโดย dermal bones เช่น dentaries และ angulars (ตาราง ๔-๒) และอาจจะมีอยู่เป็นแกนกระดูกอ่อนภายในขากรรไกรล่าง หรือไม่ก็หายไป ในปลาบางชนิด ส่วนหนึ่งของ Meckel's cartilage ที่ค้างจะถูกแทนที่โดย mentomeckelian bone

กระดูก hyoid ของปลากระดูกแข็งจะมีการเปลี่ยนแปลงไปเป็นกระดูกแข็ง กระดูกแข็งที่เกิดจากการแทนที่ที่หุ้มบ่อที่กระดูกโคนก้าน hyomandibulas (ซึ่งยึดอยู่กับ otic capsules), symplectics (ซึ่งยึดอยู่กับ quadrates ของขากรรไกรบน), interhyals, epihyals, ceratohyals, และ hypohyals (รูป ๔-๓๑) Basihyal ที่อยู่ใต้วงกลางตัวเจริญในพื้นคอหอย

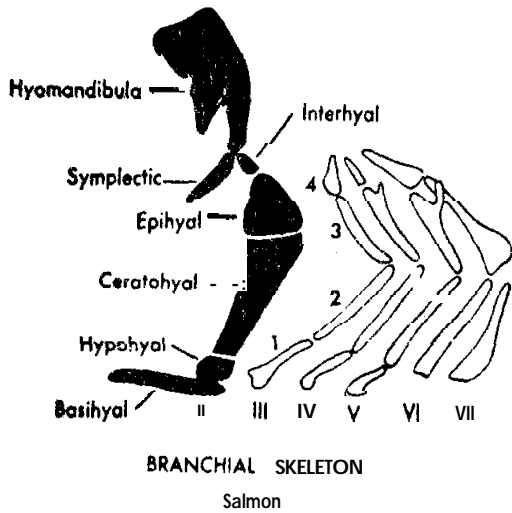


Fig. 8-11. Visceral skeleton of a salmon, upper and lower jaws removed. Hyoid cartilages are in black. The basihyal is unpaired. 1 to 4, Hyobranchial, ceratobranchial, epibranchial, and pharyngobranchial elements of the third arch.

กระดูกที่แยกกันเหล่านี้ทำให้ hyoid arch สามารถทำหน้าที่ในการเคลื่อนไหวเกี่ยวกับการกินอาหารและการหายใจ เมื่อปลากระดูกแข็งกินอาหาร ขากรรไกรจะขยับไปข้างหน้าและข้างหลังเหมือนกับกล่องโทรทัศน์ ซึ่งไม่ขึ้นกับส่วนที่เหลือของกะโหลก Hyoid arch จะรวมเคลื่อนไหวเช่นนี้ด้วย โดยการยึดของ symplectic กับ quadrate. Operculum (ส่วนที่เจริญออกมาจาก hyoid arch ของคัพภะ) ควบคุมการไหลของน้ำที่ผ่านเหงือก(ซึ่งจะไม่พบวิธีนี้ในปลาฉลาม) ดังนั้นการเคลื่อนไหวของ operculum และ hyoid arch จึงเกิดขึ้นร่วมกัน

Splanchnocranium ของ

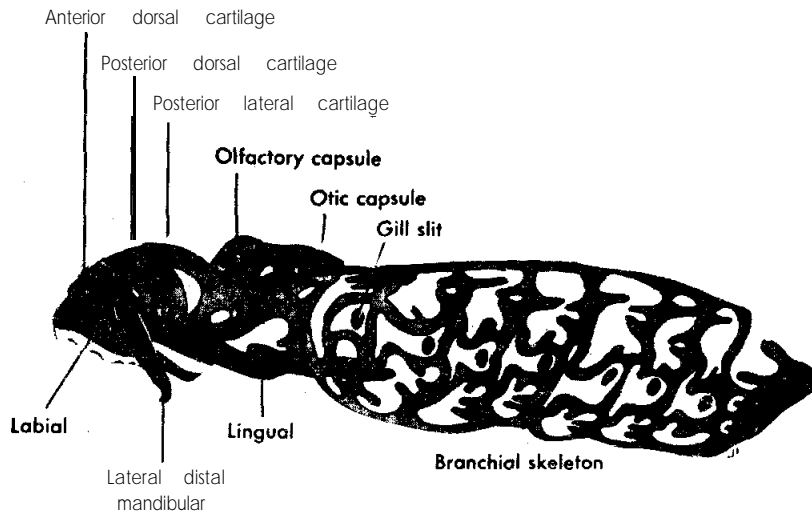
ปลาปากกลม (รูป ๔-๑๒) ไม่เหมือนกับของปลาที่มีขากรรไกร ยกตัวอย่างเช่น Myxine ไม่มี pterygoquadrate หรือ Meckel's cartilages แต่มี "dental plate" cartilage (lingual cartilage) ซึ่งเป็นร่องรูปตัว V อยู่ในพื้นของของปาก และใต้อันจะมี basal plate ที่เคลื่อนไหวไม่ได้ ซึ่งเป็นที่ยึดของกล้ามเนื้อของ dental plate มีหลักฐานว่ากระดูกเหล่านี้อาจจะเกิดมาจาก visceral arch หนึ่งที่ ถ้าเช่นนั้น โครงสร้างที่คล้ายกันนี้ซึ่งกระดูกดังกล่าวเป็นส่วนหนึ่งของมัน จึงอาจถูกจัดว่าเป็นขากรรไกรประเภทหนึ่ง การศึกษาเกี่ยวกับ visceral skeleton ของ hagfish โดย รอยคอม ไค้นำไปสู่ข้อสรุปที่ว่า ร่องรอยของขากรรไกรนั้นจะเชื่อมกับ neurocranium ส่วนที่เหลือของ visceral skeleton ของปลาปากกลมนั้น ประกอบด้วยกระดูกอ่อนที่ไม่ทราบ homology รวมทั้งโครงสร้างกระดูกอ่อนที่คล้ายตะกร้าซึ่งอยู่ที่โคนหางและล้อมรอบของเหงือกเอาไว้ กระดูกปากและคอหอยของพวกไม่มีขากรรไกรที่ยังมีชีวิตอยู่ สอนเราน้อยมากเกี่ยวกับวิวัฒนาการของ splanchnocranium ของสัตว์มีกระดูกสันหลัง

การแขวนของขากรรไกร (JAW SUSPENSION) ส่วนสัมพันธ์ระหว่างขากรรไกร-กระดูก hyoid ของปลานั้น จำเป็นต้องยึดกับโครงสร้างค้ำจุนบางอย่าง เพื่อว่ามันจะได้ทำหน้าที่อย่างมีประสิทธิภาพ และที่อยู่ใกล้ที่สุดก็คือ neurocranium นักศึกษาที่เรียนกายวิภาคศาสตร์ของปลาฉลาม Squalus จะคุ้นเคยกับ^{ภาพ} ออกแบบเพื่อค้ำจุนของมันเป็นอย่างดี กระดูกอ่อน hyomandibular จะถูกยึดไว้กับ otic capsule และขากรรไกรก็ถูกยึดไว้กับ hyomandibula การจัดแบบนี้ถือว่าเป็นแบบยุคใหม่ที่เคียว และยังเห็นได้ในปลากระดูกแข็งยุคใหม่อีกด้วย ตามศัพท์เทคนิค สภาพเช่นนี้เรียกว่า hyostyly สภาพที่ต่ำกว่านี้จะพบได้ในปลาฉลามที่เก่าแก่กว่า ซึ่งขากรรไกรและ hyoid ต่างก็ถูกยึดไว้โดยตรงกับกล่องสมอง ดังนั้นจึงมีที่ยึดทั้งสองอย่าง ซึ่งเป็นสภาพที่เรียกว่า amphistyly นอกจากนี้ยังมีการยึดแบบอื่นที่พบในปลาหมึกและ chimaeras ซึ่ง hyomandibula ไม่ได้มีบทบาทในการยึดขากรรไกรเลย อันนี้เป็นสภาพหนึ่งของ "การยึดค้ำตัวเอง" ของขากรรไกรที่เรียกว่า autostyly สัตว์สี่เท้าเป็นแบบ autostyly ความจริงแล้วขากรรไกรบนนั้นเชื่อมกับกล่องสมองโดยทาง dermal bones ของหัว เช่นเดียวกับในปลาหมึกกระบอง Hyomandibula ของสัตว์สี่เท้า (columella) ยังคงยึดอยู่กับ otic cap-

sule ผู้เชี่ยวชาญยังใช้ศัพท์เทคนิคที่เกี่ยวกับความสัมพันธ์ระหว่าง ซากรรไกร, hyoid arch, และ otic capsule อีกมากมาย

Visceral skeleton ของสัตว์สี่เท้า พร้อมกับการเพิ่มลักษณะพิเศษเพื่อชีวิตบนบก โครงกระดูกคอดหอยโบราณซึ่งจำเป็นสำหรับสัตว์มีกระดูกสันหลังที่มีเหงือกนั้น จะเปลี่ยนแปลงไปมากเพื่อการปรับตัว บางส่วนที่เคยทำหน้าที่เดิมนั้นโคหายไป และส่วนที่ยังเหลืออยู่ก็จะทำหน้าที่อย่างใหม่ ซึ่งบางครั้งก็ทำหน้าที่ได้อย่างน่าทึ่ง

ไม่เพียงแต่จะมีการเปลี่ยนแปลงของ visceral skeleton ที่เกิดขึ้นในระหว่างวิวัฒนาการ (evolution) ของสัตว์สี่เท้าเท่านั้น แต่มันยังเกิดขึ้นในระหว่างการเจริญเติบโตส่วนตัว (ontogeny) ของ amphibian ที่มีเหงือกคล้ายปลาซึ่งมีการเปลี่ยนแปลงรูปร่างโดยสมบูรณ์ ยกตัวอย่างเช่น กบวัยอ่อนมี visceral cartilages ๖ คู่ และ ๔ คู่หลังจะค้ำจุนเหงือก กระดูกอ่อนของเหงือกเหล่านี้จะรวมกันทางด้านล่างเป็น hypobranchial plate • แบน (รูป ๘-๑๓, A) ในระหว่างการเปลี่ยนแปลงรูปร่างอยู่นั้น (รูป ๘-๑๓, B และ C) กระดูกอ่อน visceral ๓ คู่หลัง (V และ VI) จะเล็กลงและหาย



NEUROCRANIUM and VISCERAL SKELETON
Lamprey

Fig. 8-12. Neurocranium and visceral skeleton of a lamprey. Black skeletal elements may represent vestiges of jaws. Olfactory capsule is a midline structure; otic capsules are paired. The lingual cartilage is also named basal plate cartilage.

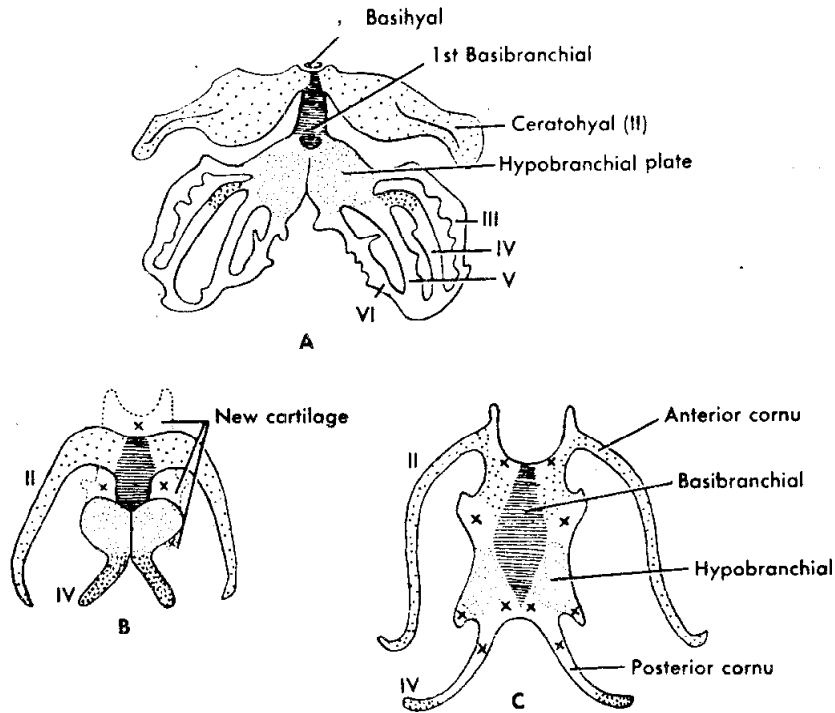


Fig. 8-13. Metamorphosis of visceral skeleton of a frog, jaws omitted. A, Branchial skeleton of larva. B, Condition in late metamorphosis. C, Hyoid of a young frog. Coarse and fine stipple and cross hatching indicate homologous areas. x, Cartilage added at metamorphosis II to VI, Skeleton of second through sixth pharyngeal arches

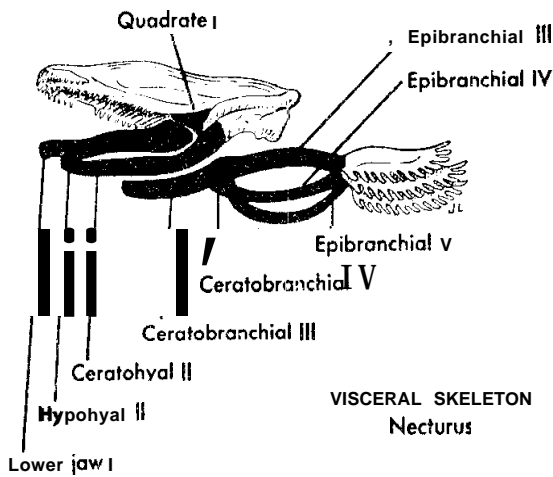


Fig. 8-14. Skull and visceral skeleton of *Necturus*. I to V are skeletal elements of the five pharyngeal arches. Some derivatives of the pterygoquadrate cartilage are in the palate.

ไฮโปไฮบรังก์เชียลเพลตจะขยายใหญ่ขึ้นและรวมกับบาสิบรังก์เชียลกลายเป็นแผ่นกระดูกกว้าง (hyoid) อยู่ในพื้นของช่องปากและคอหอย กระดูกอ่อน ceratohyal (arch II) จะลดขนาดลงเป็นส่วนยื่นยาว ๆ อยู่ทางคานหน้า (horn หรือ cornu) ของ hyoid และกระดูกอ่อนของ arch IV จะกลายเป็นส่วนยื่นข้างหลัง (posterior horn). การเปลี่ยนแปลงอื่น ๆ จะเกิดขึ้นใน splan-

nocranium ของ amphibian ที่กำลังเปลี่ยนแปลงรูปร่าง กล่าวคือ pharyngeal skeleton ซึ่งเดิมมีไว้เพื่อการหายใจด้วยเหงือกนั้นจะเปลี่ยน (ในเวลาเพียงไม่กี่วัน) ไปเป็นลักษณะอย่างหนึ่งของสัตว์ที่อาศัยอยู่บนบกและหายใจในอากาศ ในทางตรงข้าม amphibians ที่มีเหงือกถาวรนั้น จะยังคงมี visceral skeleton คล้ายกับปลาอยู่ตลอดชีวิต ยกเว้นจำนวนของ arches ที่มีเหงือกเท่านั้น น้อยกว่าของปลา (รูป ๔-๑๘)

ต่อไปนี้จะได้อธิบายเกี่ยวกับการเปลี่ยนแปลงของ visceral skeleton ในสัตว์สี่เท้าโดยละเอียดยิ่งขึ้น

PTERYGOQUADRATE (PARATOQUADRATE) CARTILAGES กระดูกอ่อน

กระดูกอ่อน pterygoquadrate คือกระดูกอ่อนที่เป็นซากกรโกรมของคัพภะ ความเป็นไปของมันในสัตว์สี่เท้า นั้น ก็เช่นเดียวกับในปลากระดูกแข็ง

ปลายค้ำหลัง (quadrate portion) ยังคงเป็นปลายค้ำหลังของซากกรโกรมใน amphibians สัตว์เลื้อยคลาน และนก มันอาจจะเป็นกระดูกอ่อน quadrate ตลอดชีวิต หรืออาจจะถูกแทนที่โดยวิธี endochondral ossification แล้วกลายเป็น quadrate bone ในสัตว์เลื้อยคลานส่วนมาก quadrate portion จะถูกล้อมรอบโดยช่องของกระดูกที่กำลังเกิดขึ้น ดังนั้นส่วนนี้จึงถูกแยกออกจากส่วนที่เหลือของกระดูกอ่อน pterygoquadrate และกลายเป็น incus ของหูส่วนกลาง การเปลี่ยน (ในคานวิวัฒนาการ) จากกระดูกซากกรโกรมไปเป็นกระดูกหูเช่นนี้ เกิดขึ้นอย่างช้า ๆ และในช่วงเวลาระหว่างการเปลี่ยนแปลงนี้ จะพบชั้นตอนของการวิวัฒนาการในสัตว์เลื้อยคลานที่คล้าย mammal

ส่วนหน้าของกระดูกอ่อน pterygoquadrate จะถูกหุ้มทางด้านข้างโดยกระดูก(แข็ง)เมมเบรน (premaxilla, maxilla, jugal, quadratojugal) (รูป ๔-๒๐) และถูกหุ้มทางด้านล่างโดยกระดูก(แข็ง)เมมเบรนบางชั้นของ palate มันอาจจะเป็นกระดูกอ่อนตลอดชีวิตเช่นใน amphibians ซึ่งมันจะไปเป็นส่วนประกอบของ palate หรือมันอาจจะถูกแทนที่โดย epipterygoid bone (ในสัตว์เลื้อยคลานส่วนมากคือ alisphenoid)

มันได้ถูกยืนยันว่าเป็นความจริงตลอดมาว่า วงแหวนกระดูก(แข็ง) (annulus tympanicus) ซึ่งเป็นที่ยึดของเยื่อหูของพวกกบนั้น ก็คือส่วนหนึ่งของกระดูกอ่อน pterygo-

quadrate ของคัททะ

MECKEL'S CARTILAGES

บางส่วนของ Meckel's cartilage ของคัททะจะกลายเป็น replacement bone บางส่วนยังเป็นกระดูกอ่อนอยู่ และส่วนใหญ่ของมันจะถูกหุ้มโดย membrane bones (รูป ๘-๑๕ และ ๘-๓๔) (ซากกรไกรกลางของสัตว์เลื้อยคลานที่เก็บรักษาไว้อย่างแห้ง ๆ นั้นจะกลาง เพราะว่า Meckel's cartilage ใ้ถูกแยกออกไป) ในนกและสัตว์เลื้อยคลานวัยหนุ่มเต็มวัย จะมี Meckel's cartilage เหลืออยู่ภายใน mandible น้อยมาก หรือไม่มีเหลืออยู่เลย ปลายทางด้านหลังของ Meckel's cartilage ไม่ใ้ถูกหุ้ม แต่มันจะกลายเป็น articular bone (ในสัตว์ที่ต่ำกว่าสัตว์เลื้อยคลานวัยหนุ่ม) ของซากกรไกรกลาง และสร้างข้อ (joint) ยึดกับ quadrate ของซากกรไกรบน บางครั้ง articular portion ไม่กลายเป็นกระดูกแข็ง จึงยังคงเป็น articular cartilage อยู่

ในสัตว์เลื้อยคลานวัยหนุ่ม articular portion ของคัททะจะยื่นเข้าไปในช่องหูส่วนกลาง และต่อมาใ้แยกออกจากส่วนที่เหลือของ Meckel's cartilage แล้วกลายเป็นกระดูกฆอน (malleus) (รูป ๘-๑๖) กระดูกฆอนยังคงยึดกับ quadrate (กระดูกทั่งหรือ incus) เฉพาะในหูส่วนกลางเท่านั้น ไม่ใ้ห้ปลายของซากกรไกร

ในสัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบกบางชนิด มีศูนย์

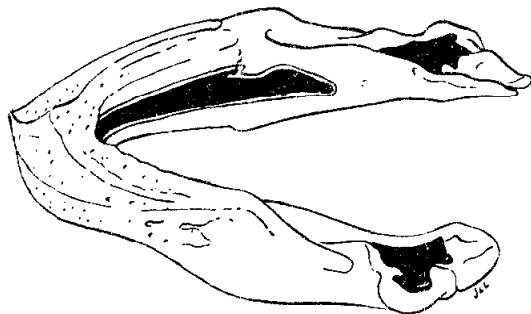


Fig. 8-15. Mandible of an adult sea turtle, from the left and above, showing core of Meckel's cartilage (black) ensheathed by membrane bone.

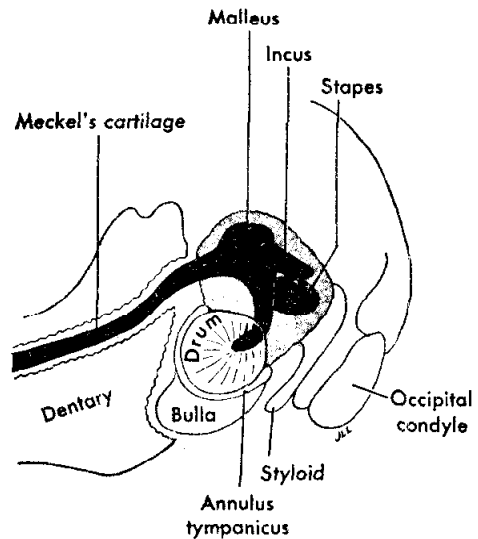


Fig. 8-16. Fate of the posterior tip of Meckel's cartilage in mammals. It becomes surrounded by the developing middle ear cavity (gray) and develops into a malleus.

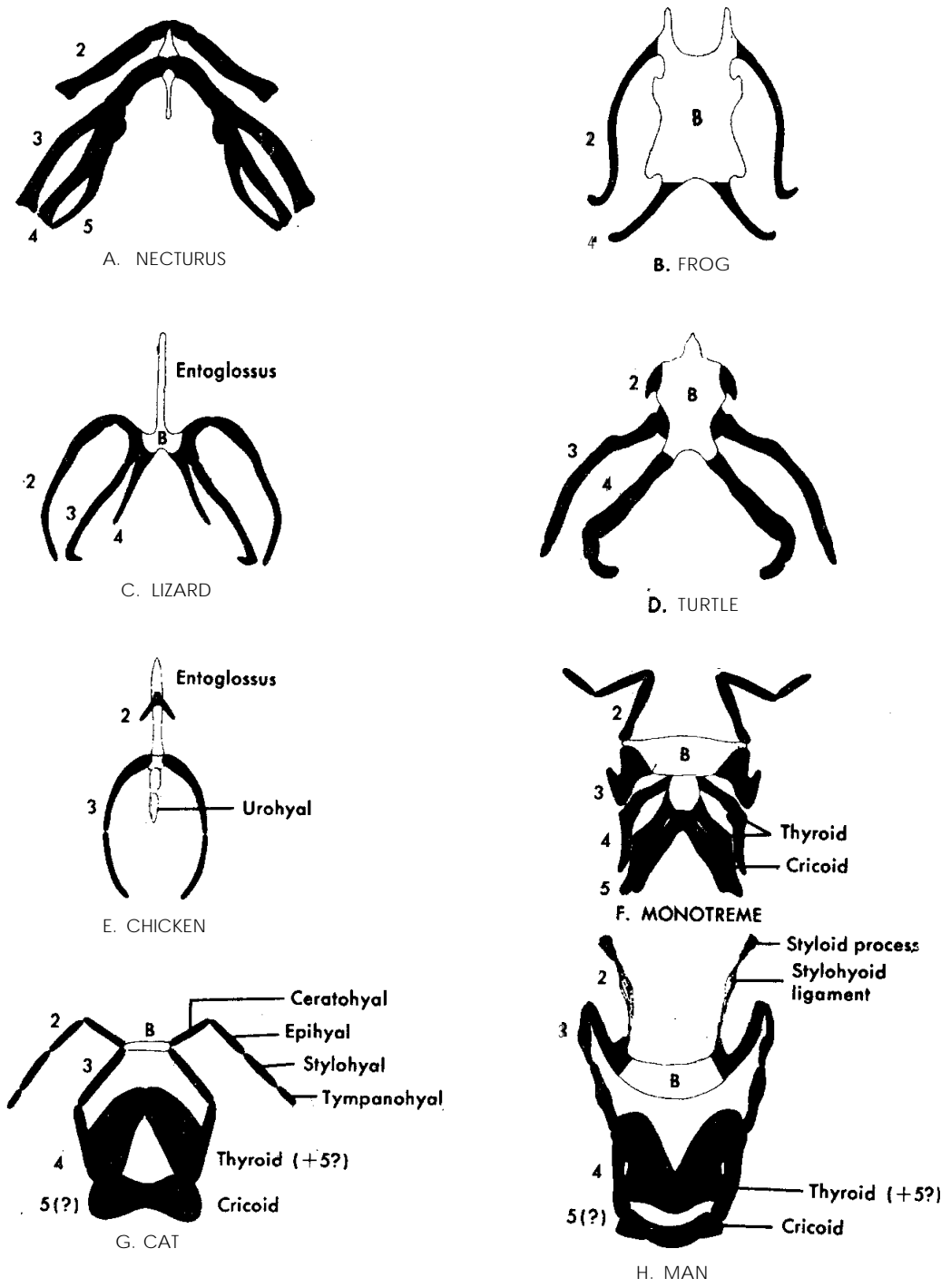


Fig. 8-17. Skeletal derivatives of the second through fifth **pharyngeal** arches in selected tetrapods. 2 to 5, Derivatives of arches 2 through 5. 8, Body of hyoid. The projections from the body **in** B to H constitute the horns, or **cornua**, of the hyoid. The arytenoid cartilage lies dorsal to the thyroid and is not shown. The **precise** homologies of laryngeal **car-**
tilages in mammals are not known.

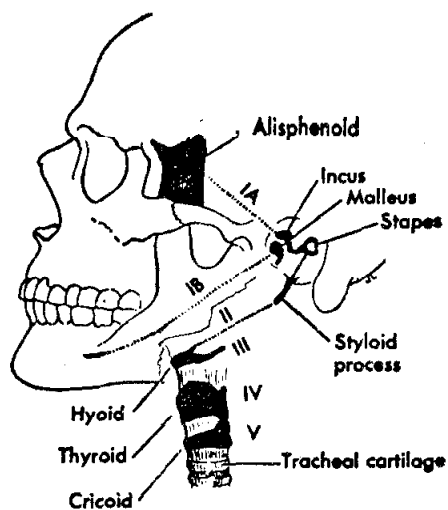
สร้างกระดูกแข็งเกิดขึ้นใน Meckel's cartilage บนแต่ละข้างของ mandibular symphysis ซึ่งจะเกิดเป็น mentomeckelian bone แต่อย่างไรก็ตาม mentomeckelian ในบางสปีชีส์ก็เป็น membrane bone

HYOMANDIBULAR CARTILAGES (COLUMELLA, หรือ STAPES) ได้กล่าวมาแล้วว่า hyomandibular ของปลาฉลามนั้นสอดอยู่ระหว่าง quadrate region ของขากรรไกรบนและ otic capsule ที่บรรจุหูส่วนในเอาไว้ การศึกษาค้นคว้าได้แสดงให้เห็นว่า hyomandibular ในคัพภะของสัตว์สี่เท้าจะเจริญโดยวิธี endochondral ossification ไปเป็น columella (stapes) ของหูส่วนกลาง ต่อมากระดูกโกสนนี้จะถ่ายทอดคลื่นเสียงจากกระดูก(แข็ง) quadrate (incus) ไปสู่หูส่วนใน ใน urodeles ที่มีเหงือกถาวร เช่น Necturus กระดูก columella จะเป็นเพียงร่องรอย

HYOID APPARATUS คำว่า hyoid apparatus ที่ถูกใช้ในที่นี่หมายถึงส่วนยื่นต่าง ๆ ของ hyoid arch ที่นอกเหนือจาก columella หรือ stapes และส่วนยื่นต่าง ๆ ของ visceral arches คู่หลัง ๆ ที่นอกเหนือจากส่วนที่ไปเป็นส่วนประกอบของกล่องเสียง (larynx) Hyoid apparatus หรือเรียกง่าย ๆ ว่า hyoid นั้นประกอบด้วยแผ่นกระดูกอ่อนหรือแข็งในแนวกลางค้ำทางคานล่าง (body ของ hyoid) ซึ่งเกิดมาจากกระดูก basihyal และ basibranchial กับ horns หรือ cornua อีก ๑ หรือมากกว่า ๑ คู่ (รูป ๔-๑๗, B ถึง H) Horns คู่หน้าเกิดจาก visceral arch II และ homologous กับกระดูก ceratohyal ของปลา Horns คู่หลัง ๆ เกิดจาก arches III และพบบ่อย ๆ เหมือนกันที่เกิดจาก IV ใน lizards และนกก body ของ hyoid จะเป็นส่วนที่แคบและยาว ยื่นไปข้างหน้าเข้าไปในลิ้นเป็น entoglossal bone (รูป ๔-๑๗, C และ E) ใน lizards ตัวผู้บางชนิด (anoles และ genera ใกล้เคียง) ก็มีส่วนยื่นที่ยาวแบบเดียวกันนี้ ยื่นไปข้างหลังเข้าไปในส่วนยื่นบาง ๆ ของหนังใต้คอที่เรียกว่าถุงใต้คอหรือเหนียงคอ ส่วนยื่นนี้งอไปมาได้ และเมื่อมันตั้งตรงก็จะโค้งเหมือนคันธนู ในระหว่างการแสดงเพื่อผสมพันธุ์กลางแสงแดด เหนียงคอจะยื่นไกลออกมาจากคานล่างของคอ เส้นเลือดและเซลล์สีมากมายของเหนียงทำให้เกิดสีที่สดใส ในงู กระดูกเหงือกทั้งหมดจะเหลือเพียงร่องรอย

Hyoid ของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมมี horns ๒ คู่ คู่หน้าเกิดจาก arch II และคู่หลังจาก arch III ในแมว คู่หน้าจะยาวกว่า (greater horns) และประกอบด้วย ๔ ข้อ (รูป ๔-๑๓, G) ขอบบนสุดหรือ tympanohyal จะไปสิ้นสุดในแฉ่งใน tympanic bulla ในคน (รูป ๔-๑๓, H และ ๔-๑๔) คู่หน้าจะสั้นกว่า (lesser horns), เช่น stylohyoid ligament เป็นส่วนที่ชนชอกกลาง ๆ และ styloid process ของ temporal bone (รูป ๔-๑๔ และ ๔-๑๕) เป็นส่วนที่ชน tympanohyal ในกระต่ายก็เช่นกัน คู่หน้าจะสั้นกว่า และมี stylohyal bone ซึ่งเป็นแท่งยาวฝังอยู่ในเอ็นของกล้ามเนื้อ stylohyoideus โกลกับกะโหลก ที่เทียบได้กับ tympanohyal ของแมว และ styloid process ของคน Hyoid apparatus ของคนปากเปิด เหมือนกับ

ของสัตว์เลื้อยคลาน (รูป ๔-๑๓, F)



VISCERAL SKELETON

Fig. S-18. Visceral skeleton of man. IA, Broken line connects derivatives of pterygoquadrate cartilage; IB, broken line connects vestiges and derivatives of Meckel's cartilage, II, broken line connects skeletal derivatives of hyoid arch commencing dorsally at the stapes and terminating ventrally at the lesser horn of the hyoid. The portion between the styloid process and lesser horn is the stylohyoid ligament. III to V, derivatives of third, fourth, and fifth pharyngeal archer. III, Greater (posterior) horn of hyoid bone (illustrated also in Fig. 12-10).

LARYNGEAL SKELETON

ผนังกล่องเสียง (larynx) ของสัตว์สี่เท้า ถูกค้าจุนโดยกระดูกอ่อนหรือ replacement bones ซึ่งเป็นกระดูกของ visceral arches หรือ ๒ คู่สุดท้าย สัตว์สี่เท้าเกือบทั้งหมดจะมีกระดูก cricoid และ arytenoid นอกจากนั้น จระเข้และ สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมยังมีกระดูก thyroid (รูป ๔-๑๓, ๔-๑๔, และ ๑๒-๑๐) ทั้งหมดนี้จัดตัวเป็นคู่ (ขวา-ซ้าย) ในคัพภะ แต่กระดูกอ่อน cricoid และ thyroid อันขวาและซ้ายมักจะเชื่อมกันทางด้านล่างในระหว่างการเจริญเติบโต ในคนปากเปิดชั้นต่ำ กระดูกอ่อนจะยังคงเป็นคู่ตลอดชีวิต

กระดูกกล่องเสียงในสัตว์สี่เท้าส่วนใหญ่ เป็นผลิตภัณฑ์ของ visceral ar-

Table 8-1. Skeletal derivatives of pharyngeal arches in sharks and approximate homologues in selected bony vertebrates

ARCH	SHARK	TELEOST	NECTURUS	FROC	REPTILE AND BIRD	MAMMAL
I	Meckel's cartilage	Articular*	Articular	Articular Mentomeckelian† Quadrate	Articular	Malleus
	Pterygoquadrate	Quadrate Epipterygoid Metapterygoid	Quadrate Palatal cartilage	Annulus tympanicus (?)	Quadrate Epipterygoid	Incus Alisphenoid
II	Hyomandibula	Hyomandibula	Rudimentary	Columella (stapes)		
	Ceratohyal	Symplectic Interhyal Epihyal Ceratohyal Hypohyal	Ceratohyal	Styloid process in mammals Anterior horn of hyoid		
	Basihyal	Basihyal	Hypohyals	Body of hyoid Entoglossus in reptiles and birds		
III	Pharyngobranchial Epibranchial Ceratobranchial Hypobranchial	Pharyngobranchial Epibranchial Ceratobranchial Hypobranchial	Epibranchial Ceratobranchial	2nd horn of hyoid		
IV	Branchial skeleton	Branchial skeleton		Body of hyoid		Thyroid cartilages
V	Branchial skeleton			Last horn and body of hyoid Laryngeal cartilages (?)		
VI	Branchial skeleton			Laryngeal cartilages (?) (precise homologies unknown)		
VII	Branchial skeleton			Not present		

*Sometimes part of derm-articular.
†Of intramembranous origin in some species

ches ที่อยู่หลังที่ ๓ กระดูกอ่อน thyroid ปรากฏว่าเกิดมาจาก mesenchyme ของ arch IV และอาจจะ V ด้วย กระดูกอ่อน cricoid และ arytenoid อาจจะเป็นผลิตภัณฑ์ของ arch V เนื่องจากปลายทางหางของกลุ่ม visceral arch ใกล้เคียงจำนวนลงในระหว่างวิวัฒนาการ จึงไม่น่าประหลาดใจที่เกิดปัญหาเกี่ยวกับความสัมพันธ์ระหว่างกระดูกอ่อนของกล่องเสียงกับ arches ที่เฉพาะเจาะจง อาจจะมีตัวอย่างที่กระดูกอ่อนของกล่องเสียงไม่ใช่ส่วนของ visceral arch

จากที่ได้อ่านมาแล้วจะเห็นว่า visceral skeleton นั้นก็คือคอลโบรินัมที่เกี่ยวข้องกับการหายใจด้วยเหงือก ในสัตว์สี่เท้าที่หายใจด้วยปอด visceral skeleton ได้เปลี่ยนแปลงไปเพื่อถ่ายเทเสียง (เช่น หัง และ โกลน) เพื่อเป็นที่ยึดของกล้ามเนื้อของลิ้นที่เปลี่ยนไป และเพื่อค้ำจุนกล่องเสียง (cricoid, thyroid, และ arytenoid cartilages) การปรับตัวเหล่านี้แสดงให้เห็นถึงวิถีที่การกลายพันธุ์ (mutations) ได้เปลี่ยนโครงสร้างเก่า ๆ เพื่อหน้าที่ใหม่ ๆ (ตาราง ๔→)

DERMATOCRANIUM ส่วนใหญ่ของร่างกายของสัตว์มีกระดูกสันหลังยุคแรกสุด ถูกหุ้มอยู่ในเกราะที่เป็นกระดูกแข็งซึ่งเกิดขึ้นโดยการ ossification ในเคอร์มีสของนิ่วหนัง (รูป ๓-๒ และ ๓-๕) ในสัตว์มีกระดูกสันหลังยุคต่อมา dermal armor เริ่มเกิดอยู่ที่เคอร์มีสโดยสัมพันธ์กับ neurocranium (รูป ๔-๑๕) และสัมพันธ์กับกระดูกอ่อนของซากกรโกรมันและล่างของคัพภะ (รูป ๔-๑๕) ดังนั้นกะโหลกจึงมี dermal bones ด้วย. Dermal bones เหล่านี้ประกอบกันขึ้นเป็น dermatocranium

เพื่อความสะดวก จึงแบ่งการบรรยายเกี่ยวกับ dermatocranium ออกเป็นดังนี้ (๑) กระดูกแข็งที่เกิดเป็นหลังคาเหนือสมอง และที่ไปเป็นส่วนประกอบของผนังด้านข้างของกะโหลก (๒) กระดูกแข็งที่ล้อมรอบกระดูกอ่อน pterygoquadrate (๓) membrane bones ของ palates (๔) กระดูกแข็งที่ล้อมรอบ Meckel's cartilages และ (๕) opercular bones

Roofing bones แบบฉบับทางโครงสร้างของกระดูกแข็งที่เป็นหลังคาสมองของปลา crossopterygians และสัตว์สี่เท้ายุคแรก ๆ นั้นได้แสดงไว้ในรูปที่ ๔-๒๐

มีกระดูกแข็งที่เป็นคู่และไม่เป็นคู่คู่หนึ่ง (รูป ๘-๒๐, A) จักตัวกันอยู่ตามเส้นกลางตัวค้ำบนจากระดับรูจมูกไปจนถึง occiput (ส่วนของหัวที่อยู่รอบ foramen magnum) ที่อยู่เหนือ olfactory capsule และสมอง ต่อมา (รูป ๘-๒๐, B) กระดูกแข็งที่ไม่เป็นคู่จะหายไป และเกิดเป็นกระดูกแข็งที่เป็นคู่ขึ้นมาชุดหนึ่งคือ nasals, frontals, parietals, dermoccipitals. ในเส้นกลางตัวที่อยู่ระหว่างกระดูก frontal หรือ parietal คือของ parietal foramen ของนี้ยังมีอยู่ในปลา สัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบก และสัตว์เลื้อยคลานอีกมากมาย ซึ่งเป็นทางผ่านของก้านตาที่ ๓ ที่ยื่นขึ้นไปสู่ตำแหน่งไต้ย้าหนัง

กระดูกที่ประกอบเป็นผนังของเบ้าตาในแบบฉบับพื้นฐาน ได้แก่ lacrimal, prefrontal, postfrontal, postorbital, และ infraorbital bones (กระดูก jugal ก็เป็นชิ้นหนึ่ง) ตรงมุมค้ำหลังของกะโหลกคือ intertemporal,

supratemporal, tabular, และ squamosal bones

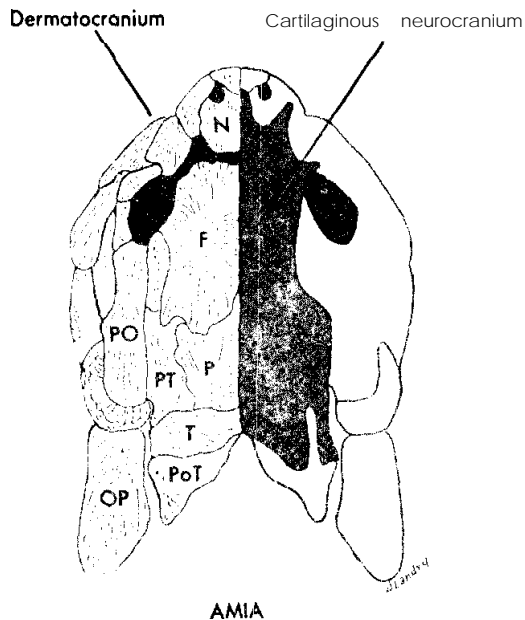


Fig. 8-19. Skull of *Amia*, dorsal view Dermal bones are removed on the right side to reveal underlying cartilaginous neurocranium F, Frontal bones, N, nasal; OP, operculum; P, parietal; PO, postorbital; PoT, posttemporal; P T, pterotic; T, tabular. The bones anterior to the nasals are ethmoids. Premaxillas are not visible in this view

กระดูกหลังคาจะคลุมอยู่บน neurocranium เมื่อ neurocranium เกิดขึ้นโดยสมบูรณ์อยู่เหนือสมอง (รูป ๘-๑๘) คราบไคที่ neurocranium ยังไม่สมบูรณ์ ทางค้ำบน จะมี "จุกอ่อน" (fontanel) อยู่หัว จนกว่า membranes ที่อยู่ไต้หนัง จะเป็นกระดูกแข็ง (รูป ๘-๒๑) มักจะมี bregmatic bone เกิดขึ้นค้ำหากใน fontanel ตรงที่รอยต่อ coronal และ sagittal พบกัน (รูป ๘-๒๒) ซึ่งต่อมา มันอาจจะรวมกับ parietal และ frontal เป็นบางครั้งที่ bregmatic bone จะเกิดขึ้นในกะโหลกของคน Paracelsus เรียกกระดูกนี้ว่า ossiculum

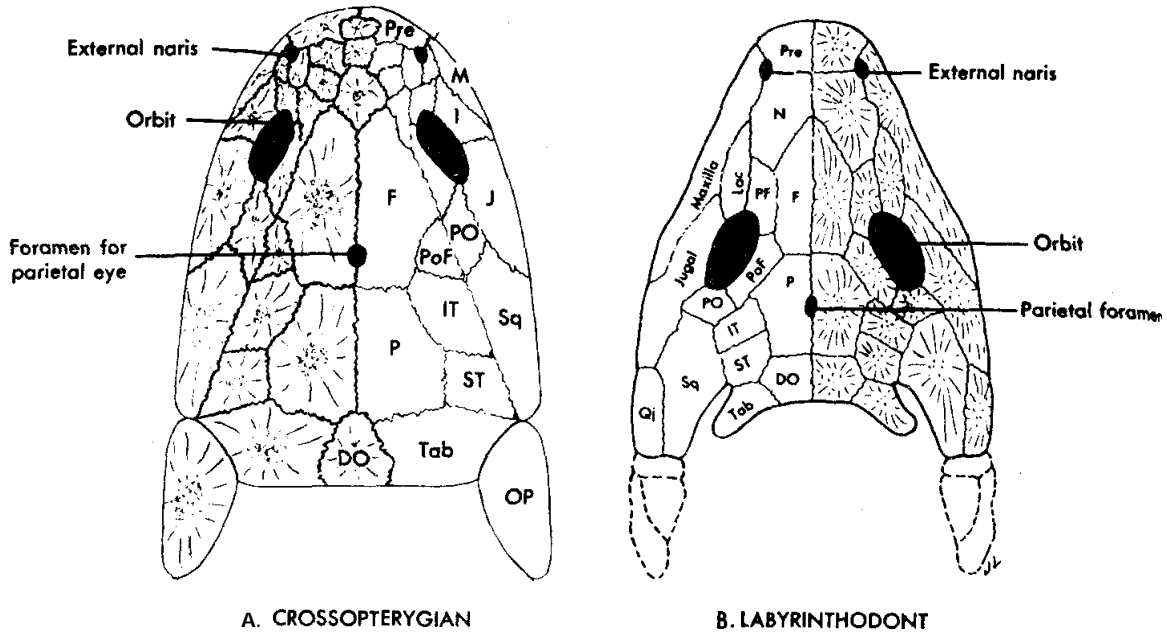


Fig. E-20. Early dermal bone patterns from which tetrapod dermatocraniums have evolved. **A**, Skull of the rhipidistian crossopterygian fish *Eusthenopteron*. Note midline bones and small, scalelike bones in the rostral region. The location of the parietal foramen is in dispute. **B**, Skull of a Carboniferous labyrinthodont, representing the primitive tetrapod condition. Broken lines indicate deleted opercular bones. **DO**, Dermoccipitol; **F**, frontal; **I**, infraorbital; **IT**, intertemporal; **J**, jugal; **Lac**, lacrimal; **M**, maxilla; **N**, nasal; **OP**, opercular; **P**, parietal; **PF**, prefrontal; **PO**, postorbital; **PoF**, postfrontal; **Pre**, premaxilla; **Sq**, squamosal; **ST**, supratemporal; **Qi**, quadratojugal; **Tab**, tabular. (Modified from numerous sources.)

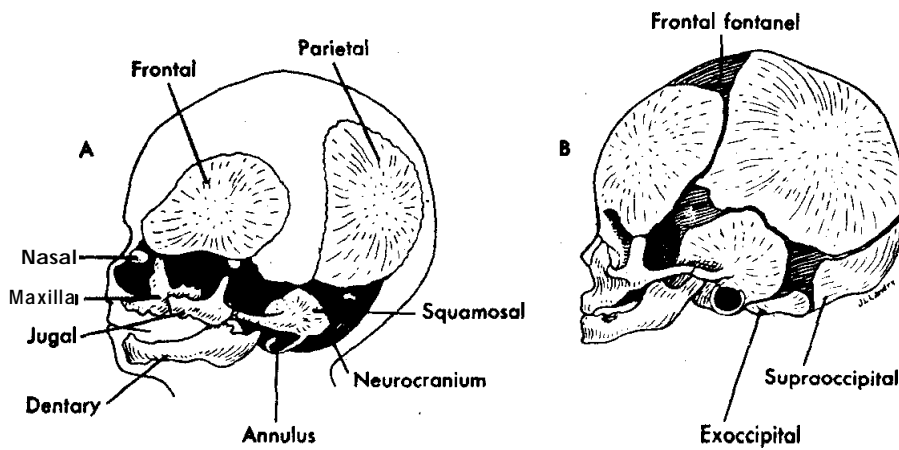


Fig. E-21. Two stages in the development of the human skull. **A**, Intramembranous ossification is under way. The neurocranium (gray) is incomplete lateral to and above the brain. **B**, Intramembranous ossification has progressed, but "soft spots" (fontanels) remain where there is no cartilage or bone. The exoccipital, supraoccipital, and alisphenoid (black) are of endochondral origin.

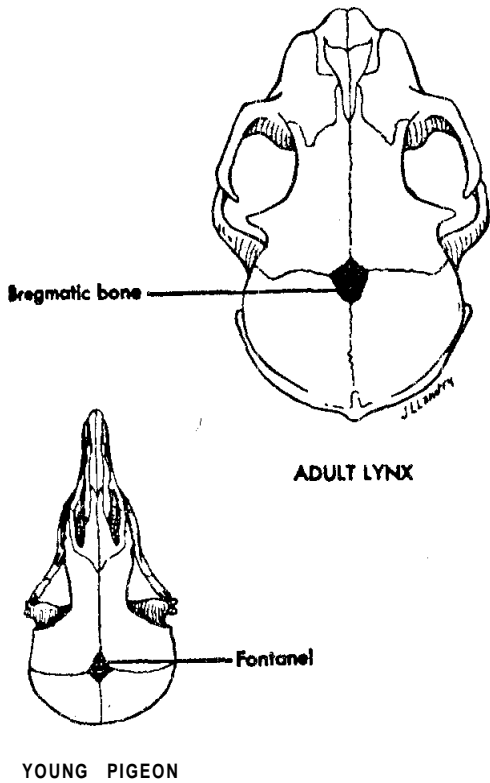


Fig. 8-22. Fontanel in a young pigeon and bregmatic bone" in Lynx.

antiepilepticum เพราะเชื่อกันว่า มันป้องกันลมบ้าหมู (epilepsy) ได้ กระดูกแข็งที่ล้อมรอบกระดูกอ่อน pterygoquadrate Dermatocranium จะโค้งลงมาทางคานข้าง และคานหน้าของหัว เพื่อหุ้มกระดูกอ่อน pterygoquadrate ใตภายในขอบล่างของมัน ซึ่งประกอบด้วย premaxillas, maxillas, jugals, และ quadratojugals (รูป ๘-๒๐) Premaxillas และ maxillas มักจะมีพื้นอยู่เสมอ ในปลากระดูกแข็งชั้นต่ำอาจจะมี maxillas อยู่ซุกหนึ่ง (รูป ๘-๒๓, gar) ในปลากระดูกแข็ง maxillas อาจจะไม่มิตัน หรือมีจำนวนน้อยลง หรือหายไปจากขอบของขากรรไกรบน (รูป ๘-๒๓, carp) ใน

neotenus urodeles, maxillas อาจจะไม่เกิดขึ้น (รูป ๘-๒๔, Necturus) ในนก premaxillas จะยาวและกลายเป็นส่วนของจงอยปาก (รูป ๘-๓๓, C) Premaxillas เจริญอยู่ในคัพภะของคน (ถูกค้นพบโดยนักวิทยาศาสตร์ที่เป็นจินตกรชาวเยอรมันชื่อ Goethe) แต่ในไมซามันจะรวมกับ maxillas และสูญเสียเอกลักษณ์ของมันไป Quadratojugals จะหายไปเช่นเดียวกับ กระดูกแข็งอิสระใน lizards และ mammals Membrane bones ของ palates ส่วนของพื้นที่ยึดกับสมองของมันจะเป็นเพดานของช่องปากในปลาและสัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบกอีกด้วย ส่วนนี้ของกะโหลกเรียกว่า primary (primitive) palate ในปลาและ primary palate เป็นกระดูกอ่อน Membrane bones ไม่เกิดอยู่ที่ neurocranium ในสัตว์มีกระดูกสันหลังที่มีกระดูกแข็ง ดังนั้นจึงไปเป็นส่วนประกอบของ primary palate. Membrane

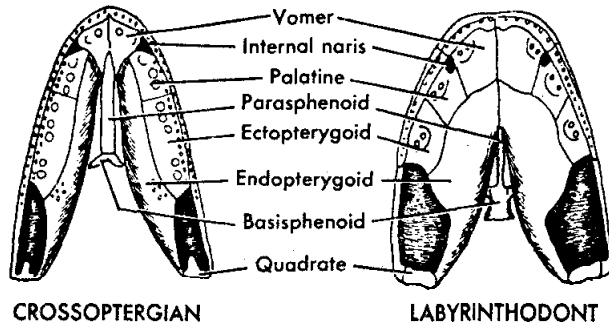


Fig. E-23. Primary palates of a crossopterygian and a labyrinthodont. Note similarity of structure. The basisphenoid and quadrate are not part of the palate.

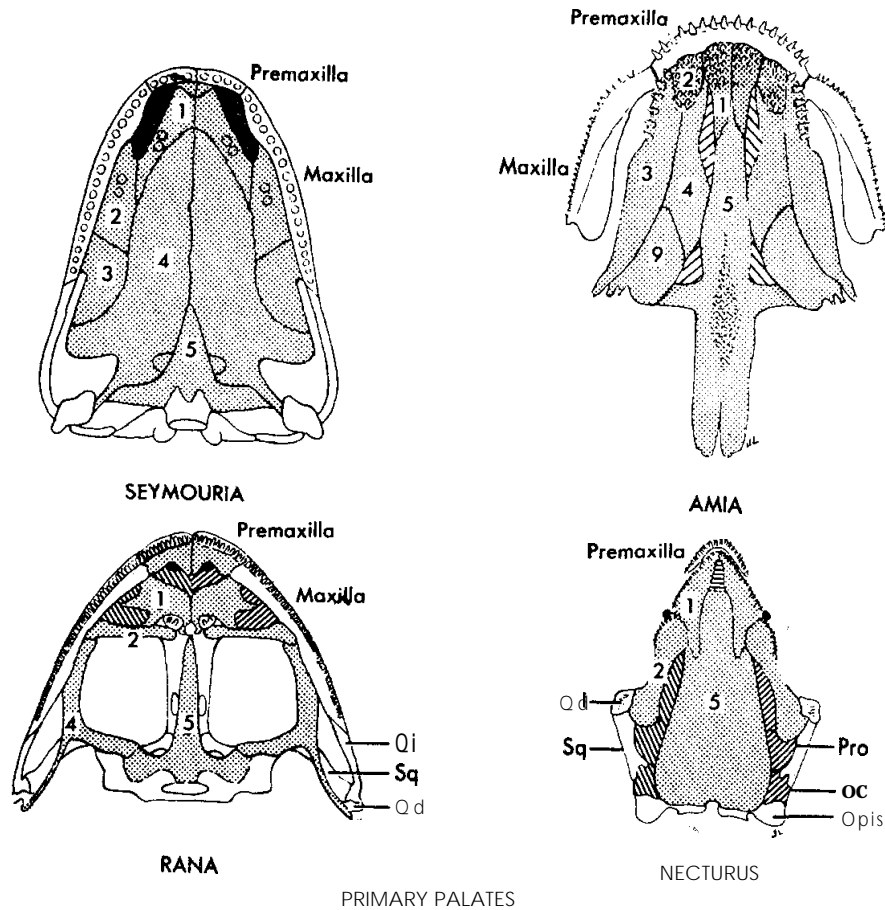


Fig. 8-24. Primary palates of a primitive reptile (*Seymouria*), a bony fish (*Amia*), and two amphibians (*Rana* and *Necturus*). Cartilage is indicated by diagonal lines; internal nares are black, and palatal bones are stippled. 1, Vomer; 2, palatine (in *Necturus*, palatopterygoid); 3, ectopterygoid; 4, endopterygoid; 5, parasphenoid; 9, epipterygoid (of endochondral origin). **Oc**, Cartilaginous portion of otic capsule; **Opis**, opisthotic; Pro, prootic; Qd, quadrate; **Qi**, quadratojugal; Sq, squamosal.

bones (รูป ๔-๒๓ และ ๔-๒๔) เหล่านี้ ได้แก่ vomers (อยู่ที่ olfactory capsules), palatines, endopterygoids และ ectopterygoids (อยู่ที่ร่องรอยของกระดูกอ่อน pterygoquadrate), และ parasphenoid ที่ไม่เป็นคู่ (อยู่ที่บริเวณ sphenoid ของ neurocranium) โดยลักษณะขั้นต่ำแล้ว พันจะเกิดขึ้นบนกระดูก(แข็ง)ทั้งหมดของ primary palate และในปัจจุบันก็ยังมีอยู่มากมาย

ในสัตว์เลื้อยคลานบางชนิด ในนกและสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม จะมี secondary (false) palate เกิดขึ้นข้างล่าง primary palate. Secondary palate คือกระดูกในแนวนอนที่แยก pharynx ออกเป็นช่องจมูก (ค้ำบน) และช่องปาก (ค้ำล่าง) (รูป ๔-๒๕, ๔-๒๖, และ ๑๑-๑๐, B) Membrane bone ใน secondary palate ได้แก่ palatine processes ของ premaxillas, maxillas. และ palatines. ในจระเข้ (รูป ๔-๓๑) กระดูก pterygoid ยังไปเป็นส่วนของ palatine process อีกด้วย ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม ส่วนหางของ secondary palate ไม่กลายเป็นกระดูกแข็ง ดังนั้นจึงเป็น "soft" (membranous) palate

Palatine processes เกิดขึ้นโดยเป็นหึ่งในแนวนอนของกระดูก(แข็ง) ซึ่งเจริญเข้าหากันในเพดานของช่องปาก (รูป ๔-๒๖, A และ B) ความล้มเหลวของ palatine processes ที่จะพบกัน ทำให้เกิด cleft palate ขึ้น (เพดานปากโหว่) การมีเพดานปากโหว่นี้เป็นลักษณะปกติของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมส่วนใหญ่ และมัก แต่เป็นความผิดปกติโดยกำเนิดของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม

กระดูกแข็งที่ล้อมรอบ Meckel's cartilages ในภาษาของคนสามัญทั่วไป ซากกรไกรมนคือส่วนของกะโหลกที่เป็นกระดูกแข็ง แต่ซากกรไกรลานั้นไม่ใช่ อย่างไรก็ตาม Meckel's cartilages ของคัพจะถูกล้อมโดย dermal bones เช่นเดียวกับกระดูกอ่อน pterygoquadrate ในปลาขั้นต่ำและสัตว์สี่เท้ายุคแรก จำนวนของกระดูกแข็งที่ล้อมรอบกระดูกอ่อนของ Meckel นั้นมีมาก แต่ในสัตว์มีกระดูกสันหลังยุคใหม่จำนวนดังกล่าวได้ลดลงไป (ตาราง ๔-๒ และรูป ๔-๓๔) สัตว์เลื้อยคลานยังคงมีจำนวนของกระดูกชั้นต่ำกว่าสัตว์สี่เท้าอื่น ๆ ที่ยังมีชีวิตอยู่ สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมมีแต่เพียง dentary เท่านั้น

Opercular bones Operculum คือแผ่นของเนื้อเยื่อที่เกิดเป็นส่วน

ยื่นของ hyoid arch และยื่นไปข้างหลังเหนือช่องเหงือก มันเป็น membranous ใน holocephalans และจะไม่มีอยู่ในปลากระดูกกรุปอื่น ๆ ในปลากระดูกแข็ง operculum นี้เพราะมีแผ่นแบน ๆ ของ dermal bone แผ่นที่มีอยู่เป็นปกติได้แก่ opercular, preopercular, subopercular, และ interopercular bones (รูป ๘-๒๓)

ในปลากระดูกแข็งมากมาย จะมีกลุ่มของ branchiostegal rays ที่เป็นกระดูกแข็งเกิดขึ้นในแผ่น (branchiostegal membrane) ข้างล่างที่ชี้ไปทางหางของ operculum ไม่มีร่องรอยของกระดูก opercular เหลืออยู่ในสัตว์สี่เท้า

การลดจำนวนของกระดูกแข็งในระหว่าง phylogeny จำนวนของกระดูกในแต่ละตัว โดยเฉพาะอย่างยิ่ง membrane bones มีแนวโน้มที่จะลดลงในระหว่าง phylogeny ในรูปที่ ๓-๓๐ จะเห็นว่า กลุ่มใด ๆ ก็ตามที่อยู่ปลายลูกศรจะมีกระดูกน้อยกว่ากลุ่มที่อยู่ก่อนมันในเส้นแสดงวิวัฒนาการ Labyrinthodonts มีน้อยกว่า crossoptery-

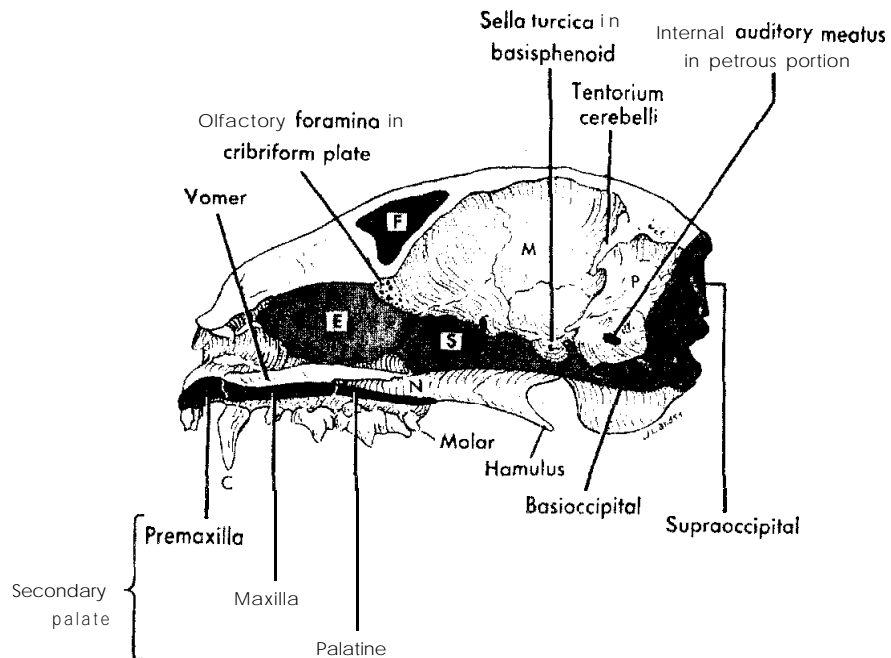


Fig. 8-25. Sagittal section, cat skull, showing bony part of secondary palate in block. C, Canine tooth; E, mesethmoid (perpendicular plate of ethmoid); F, frontal sinus in frontal bone; M, middle cranial fossa housing cerebral hemispheres; N, nasal passageway; P, posterior cranial fossa housing cerebellum; S, sphenoidal sinus in presphenoid bone. Light gray designates ethmoid, sphenoid, and occipital components of the neurocranium.

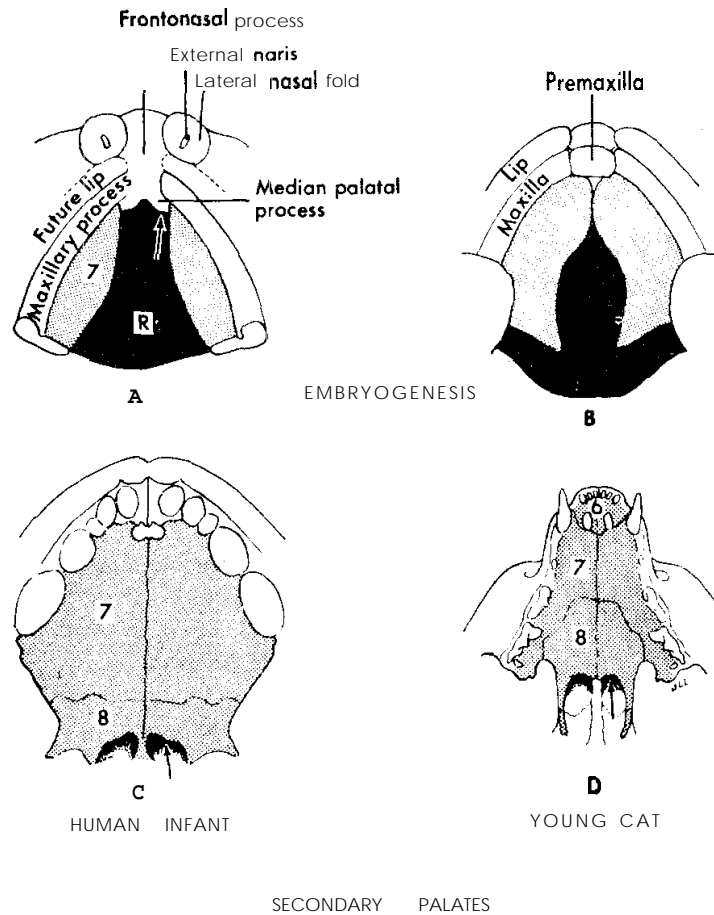


Fig. 8-26. A to C, Formation of secondary palate in man, D, Secondary palate of a young cat for comparison. Arrows indicate nasal passageway. 6, palatine process of premaxilla; 7, palatine process of maxilla; 8, palatine process of the palatine bone. In A (fetus approximately 18 weeks old) the palatine processes of the maxilla are growing toward the midline, forming a secondary roof (stippled) in the oral cavity. Dark gray is the primary roof containing Rathke's pouch, R. In B the palatine processes of the maxillas have met anteriorly. Failure of complete closure will result in a cleft palate. In C the palate is complete.

gians, cotylosaurs น้อยกว่า labyrinthodonts, สัตว์เลื้อยคลานยุคใหม่มีน้อยกว่า cotylosaurs, และสัตว์เลื้อยคลานยุคใหม่มีน้อยกว่าสัตว์เลื้อยคลานที่คล้ายสัตว์เลื้อยคลานยุคใหม่. สัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบกยุคใหม่มีน้อยกว่าบรรพบุรุษของมัน คือ labyrinthodonts หลักๆ ไปนี้ ไม่ได้หมายความว่าสัตว์เลื้อยคลานยุคใหม่มีกระดูกน้อยกว่า amphibians ยุคใหม่ ซึ่งที่จริงแล้วสัตว์เลื้อยคลานมีมากกว่าตัวซ้ำ

การลดจำนวนลงนี้เกิดจากการรวมกันของศูนย์สร้างกระดูกที่อยู่ข้างเคียงกันเพื่อ-

Table 8-2. Dermal bones investing Meckel's cartilage

FISHES			TETRAPODS			
Primitive	Crossop- terygians	Modern	PRIMITIVE	MODERN		
			Labyrintho- dents	Reptiles and birds	Amphibians	Mammals
Dentary	Dentary	Dentary†	Dentary	Dentary	Dentary	Dentary
Angular	Angular	Angular‡	Angular	Angular	Angular¶	
Surangular	Surangular		Surangular	Surangular		
Infradentary*	Splenial		Splenial	Splenial	Splenial¶	
Infradentary	Coronoid		Coronoid	Coronoid		
Infradentary	Prearticular	Derm-articular§	Prearticular			
Infradentary			Intercoronoid			
Infradentary			Precoronoid			
Infradentary			Postsplenial			

Primitive forms had a greater number of bones than modern ones. Reptiles have retained more of the primitive elements than other modern tetrapods.

Variable number.

Dentary incorporates mentomeckelian of endochondral origin in some teleosts.

May be absent. Sometimes named surangular.

May include articular of cartilage origin.

Sometimes incorporated in an angulosplenial.

สร้างกระดูกผสม และบางครั้งก็มีการลดจำนวนของศูนย์สร้างกระดูก ในกบ, frontal และ parietal bones ถูกแทนโดย frontoparietal ชิ้นเดียว ในคน กระดูก frontal ชายและขวาของทารก (รูป ๔-๒๑) จะรวมกันเมื่ออายุประมาณ ๔ ปีเพื่อเป็นกระดูกชิ้นเดียว การลดจำนวนของ membrane bones ในซากบรรพชีวิน (รูป ๔-๓๔) แสดงให้เห็นถึงวิวัฒนาการเช่นนี้

Membrane bones มักจะรวมกับ replacement bones ที่อยู่ข้างเคียง ดังนั้นจึงทำให้เกิดกระดูกชิ้นเดียวโดยมีความเป็นมา ๒ ทาง Postfrontal และ supratermporal bones อาจจะรวมกับ replacement bones ของotic capsule เพื่อเกิดเป็น sphenotic และ pterotic bone ตามลำดับ Squamosal ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมจะรวมกับ otic และกระดูกอื่น ๆ เพื่อไปเป็นส่วนประกอบของ temporal bone. Interparietal ของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมอาจจะรวมกับ supraoccipital การรวมกันเหล่านี้ทำให้มีการลดจำนวนของกระดูกในกะโหลกของสัตว์สี่เท้ายุคใหม่กว่า ปลากระดูกแข็งมีส่วนร่วมในขบวนการลดจำนวนนั้นน้อยกว่า

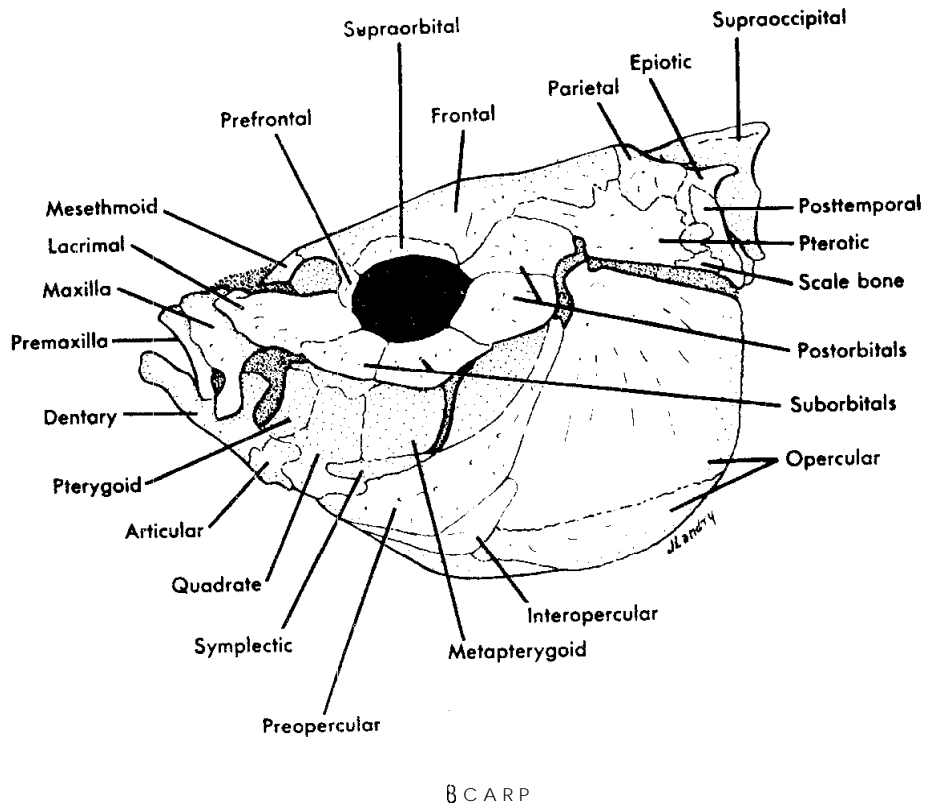
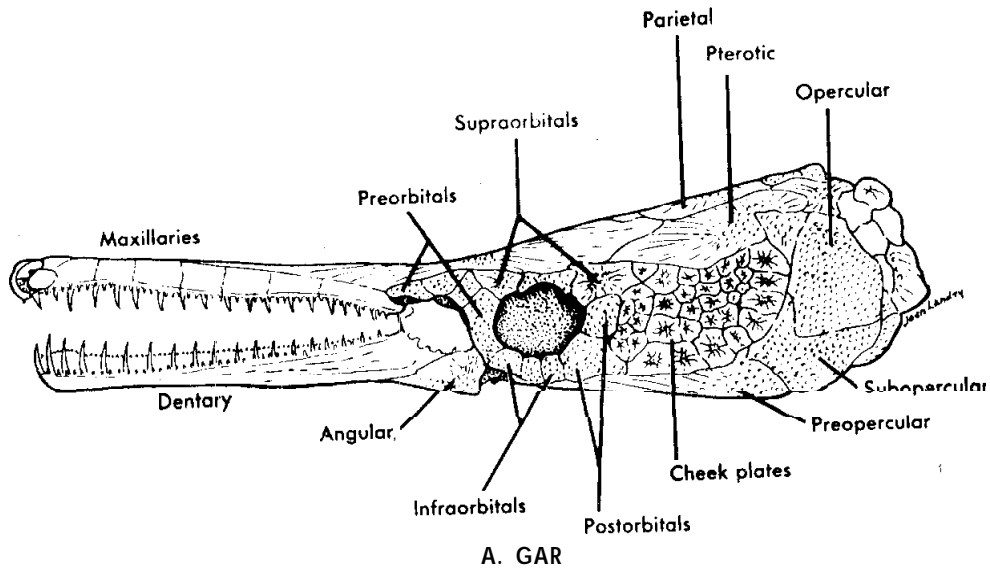
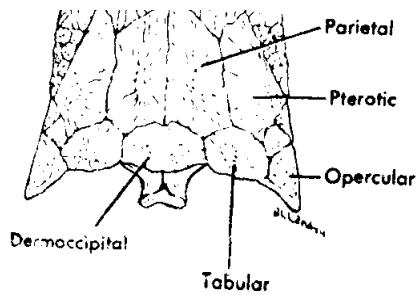
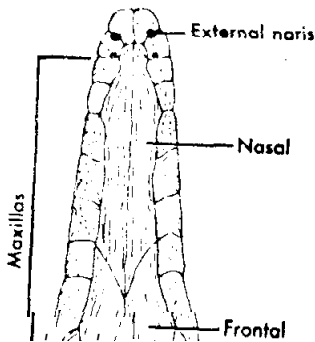


Fig. 8-27. Skull of modern fish (carp) and of more ancient fish (gar) for contrast. Note the scalelike nature of many of the dermal bones in the gar and the series of maxillary bones in the carp. The dark stipple represents unossified cartilage.

วิถีทางวิวัฒนาการระหว่าง CLASSES

ปลา กะโหลกของปลากระดูกแข็งเก่าแก่ที่ยังมีชีวิตอยู่ (chondrosteans และ holosteans) ค่อนข้างแบนกว่ากะโหลกของปลากระดูกแข็งยุคใหม่ Dermal bones มีลักษณะคล้ายเกล็ดและอยู่ที่ผิว (รูป ๘-๑๘, ๘-๒๓, A และ ๘-๒๔) ใน sturgeons และ Polypterus มันจะติดต่อกับเกล็ดของลำตัว Neurocranium เจริญที่อยู่เหนือสมองและสามารถมองเห็นได้โดยแกะเอา dermal bones ที่อยู่ข้างบนออกไป (รูป ๘-๑๘) เฉพาะใน Polypterus เท่านั้นที่ neurocranium กลายเป็นกระดูกแข็ง ส่วนใน ganoids อื่น ๆ ที่ยังมีชีวิตอยู่ มันจะเป็นกระดูกอ่อนเป็นส่วนใหญ่

กะโหลกปลากระดูกแข็งยุคใหม่ (รูป ๘-๒๓, B) จะเป็นชั้นสูงมาก มันจะแบน



GAR

Fig. 8-28. Skull of gar, dorsal view.

ทางคานข้าง และโค้งคล้ายเพดานโค้ง (tropibasic) เมื่อเปรียบเทียบกับกะโหลกของปลาชั้นต่ำซึ่งกว้างและแบน (platybasic) Neurocranium นั้นสมบูรณ์อยู่เหนือสมอง แต่ส่วนที่เหลือจะเป็นกระดูกแข็งอย่างใด Dermal bones จะไม่เหมือนเกล็ดอีกต่อไป และจะจมลึกลงไป ในตัวมากยิ่งขึ้น ถ้าจะเปรียบเทียบ homologies ระหว่าง dermal bones ของปลากระดูกแข็งกับของสัตว์สี่เท้าอย่างจริงจังนั้น ไม่สามารถทำได้ กล้ามเนื้อลูกตาอยู่ในช่องตามยาว (myodomes) ๒ ช่องในพื้นกล่องสมองด้านหลัง แทนที่จะเกิดขึ้นบนผนังเม้าตา ดังเช่นในสัตว์มีกระดูกสันหลังอื่น ๆ

สัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบก (Amphibians)

การเปลี่ยนแปลงไปสู่สัตว์สี่เท้า กะ

โหลกของปลา crossopterygian และของสัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบกยุคแรก ๆ นั้นเหมือนกันมาก (รูป

๔-๒๐) มันเป็นแบบ platybasic และมีการจัดตัวของ dermal bone ที่คล้ายคลึงกัน และเป็นลวดลายโดยการพิมพ์ของเคอร์มีสที่อยู่ข้างบน Neurocranium เป็นกระดูกแข็ง ยกเว้นสำหรับ olfactory capsule มี occipital condyle อันเดียว (กระดูก centrum อันแรกที่ดูแทนที่?) เกิดอยู่บน basioccipital แต่ถูกทำให้สมบูรณ์โดย exoccipital bones ๒ อัน รูปร่างภายในจะห่อ primary palate และเมื่อลึกเข้าไป palatal vacuities จะแยกกระดูก endopterygoid และ parasphenoid bones ออกจากกัน

การเปลี่ยนแปลงที่แน่นอนเกิดขึ้นในหัวเดี่ยวตัวต่อจาก crossopterygians ไปสู่ labyrinthodonts. Operculum หายไป ระยะระหว่างตากับปลายของ snout เพิ่มขึ้น ซึ่งทำให้สัตว์สี่เท้ามีพื้นที่บริเวณหน้ามากขึ้น Hyomandibula กลายเป็นกระดูกหูส่วนกลาง (columella) และผนังของ otic capsule ที่ columella ยึดอยู่กลายเป็นช่องรูปไข่ (fenestra ovalis) ที่มีเยื่อปิดไว้ เพื่อถ่ายเทคลื่นเสียง

สัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบกยุคใหม่ กระโหลกของสัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบกยุคใหม่ได้เปลี่ยนแปลงต่อไปอีก แม้ว่ามันจะยังคงเป็น platybasic อยู่ก็ตาม ตอนนี้จะมี occipital condyles ๒ อัน แต่ละอันจะอยู่บนกระดูก exoccipital แต่ละข้าง มี membrane bones เกิดขึ้นน้อยกว่า และการเกิดกระดูกแข็งจะน้อยลงใน neurocranium ที่เป็นกระดูกอ่อน กระโหลกของ urodeles ที่เป็นตัวแทน (แต่ไม่ใช่พวกที่มีเหงือกถาวร เช่น Necturus) จะมี membrane bones มากกว่าชนิดอื่น ๆ เล็กน้อย และกระโหลกของพวกงูคิน จะมีการ endochondral ossification มากกว่าชนิดอื่น ๆ มาก กระโหลกของพวกมันเปลี่ยนแปลงมากที่สุด

การลดลงของ intramembranous ossification ในกระโหลกของพวกมัน เป็นผลให้เกิดการหายไปของกระดูก prefrontal, lacrimal, postfrontal, postorbital, supratemporal, tubular, และ postparietal และจะเผยให้เห็นกระดูก endochondral prootic ของ otic capsule เมื่อมองทางด้านบนลงไป (รูป ๔-๓๐) Palatal vacuities เพิ่มขึ้น และกระดูก ectopterygoid ได้หายไปในช่วงการ Palatine ลดขนาดลง เป็น transverse

splinter ซึ่งยึดขากรรไกรบนไว้กับกล่องสมองทางคานหน้า และ endopterygoid ไคลคขนาดกลางเป็นกระดูกสองแถวยาว ๆ ซึ่งยึดขากรรไกรบนไว้ทางคานหลัง (รูป ๔-๒๔, Rana) Dermal bones ที่เป็นส่วนของขากรรไกรล่างไคลคขนาดกลางเป็น dentary ยาว ๆ และ angulosplenic (รูป ๔-๓๔, Frog)

Neurocranium ใน anurans และ urodeles มีกระดูก fontanelles อยู่เหนือสมอง (รูป ๔-๓) ในบริเวณ sphenoid และส่วนใหญ่ของ neurocranium ยังคงเป็นกระดูกอ่อนตลอดชีวิต เช่น replacement bones ที่พบใน neurocranium ของกบ คงมีแต่ exoccipitals ๒ ชิ้น, prootic ๑ ชิ้น, และ sphenethmoid อีก ๑ ชิ้น เท่านั้น ส่วนใหญ่ของกระดูกอ่อน pterygoquadrate ยังคงมีอยู่ใน palatal ซึ่งอาจจะเปื่อยหรือถูกหักก็ได้

กะโหลกของสัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบกที่มีเหงือกถาวร เช่น Necturus นั้นไม่ใช่เป็นแบบฉบับของกะโหลกของสัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบกทั้งหมด พวกที่มีเหงือกถาวรนั้นนับว่าเป็นสัตว์กึ่งตัวอ่อนที่สืบพันธุ์ได้ แต่โครงกระดูกไม่เจริญ กระดูก(แข็ง)ทั้งหมดซึ่งมักจะหุ้ม olfactory capsules และกระดูกอ่อน pterygoquadrate ในตัวเต็มวัย ยกเว้น premaxillas จะไม่เจริญในพวกที่มีเหงือกถาวร ดังนั้นพวกนี้จึงไม่มี nasals, sphenethmoids, maxillas, jugals, หรือ quadratojugals. กระดูกอ่อน pterygoquadrate ยังมีอยู่ในสภาพตัวอ่อนที่ไม่เป็นกระดูกแข็งใน palatal roof คานข้าง และ columella เหลือเป็นร่องรอย กะโหลกของ Necturus จะคงมองในลักษณะเช่นนี้

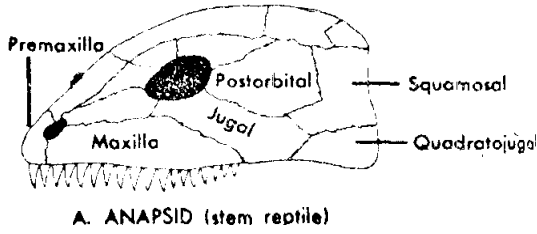
สัตว์เลื้อยคลาน ในระหว่างลักษณะทั่ว ๆ ไปที่ถ่ายทอดจาก labyrinthodonts ไปสู่สัตว์เลื้อยคลานยุคใหม่โดยทาง cotylosaurs นั้นได้แก่ การมี occipital condyle อันเดียว, การรักษาไว้ซึ่ง membrane bones มากมาย, การสร้างกระดูกแข็งของ neurocranium, และการรักษาไว้ซึ่ง parietal foramen ซึ่งมีอยู่ตลอดไปใน lizards หลายชนิด

ในกระบวนการเปลี่ยนแปลงต่าง ๆ (ที่ค้ำขึ้น) ในกะโหลกของสัตว์เลื้อยคลาน (แม้ว่าจะไม่สากลในระหว่าง orders ต่าง ๆ ก็ตาม) ได้แก่การมี temporal fossae, วิวัฒนาการของ secondary palate, kinesis ในกระดูก quadrate, การเพ-

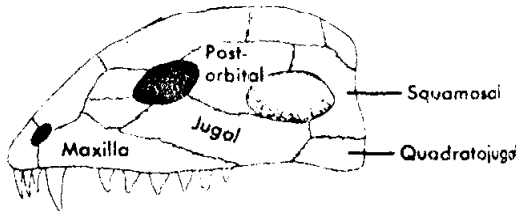
รัศที่เพิ่มขึ้นของ dentarg ใน synapsids, การสร้าง mandibular vacuities ใน precursors ของจระเข้, และการสร้างกระดูก turbinal ในหูจมูก. Neurocranium กลายมาเป็นแบบ tropibasic และมี fontanelle ทางด้านบน ส่วนใหญ่ของการเปลี่ยนแปลงเหล่านี้ได้ถูกถ่ายทอดไปสู่ สัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนม หรือทั้งสอง

TEMPORAL FOSSAE

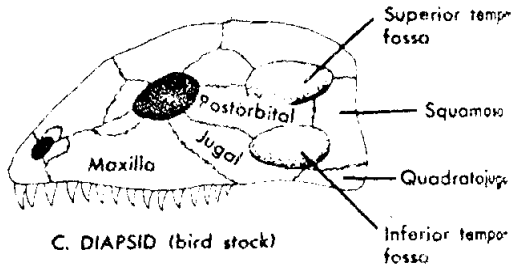
การเปลี่ยนแปลงทางโครงสร้างที่สำคัญอย่างหนึ่ง ซึ่งเกิดขึ้นในกะโหลกของสัตว์สี่เท้า ใต้นกการเจริญของ fossae • หรือ ๒ แห่งซึ่งถูกล้อมรอบโดย bony arches ใน temporal region (รูป ๘-๒๙) Fossae ทำหน้าที่เป็น "ห้องทำงาน" หรือที่ว่างพิเศษ สำหรับกล้ามเนื้อที่แข็งแรงเช่น masseter, pterygoid, และ temporal ซึ่งเกิดขึ้นที่บริเวณ temporal ของกะโหลก และไปยึดบนขากรรไกรกลาง สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมยุคแรกไม่มี temporal fossae ดังนั้นกะโหลกของมันจึงเป็นแบบ anapsid ในปัจจุบันนี้ เค้าเท่านั้นที่ไม่มี temporal fossae มันจะเกิดขึ้น (โดยตรงหรือไม่ก็ตาม) กับ cotylosaurs ใน subclass Anapsida



A. ANAPSID (stem reptile)



B. SYNAPSID (mammal stock)

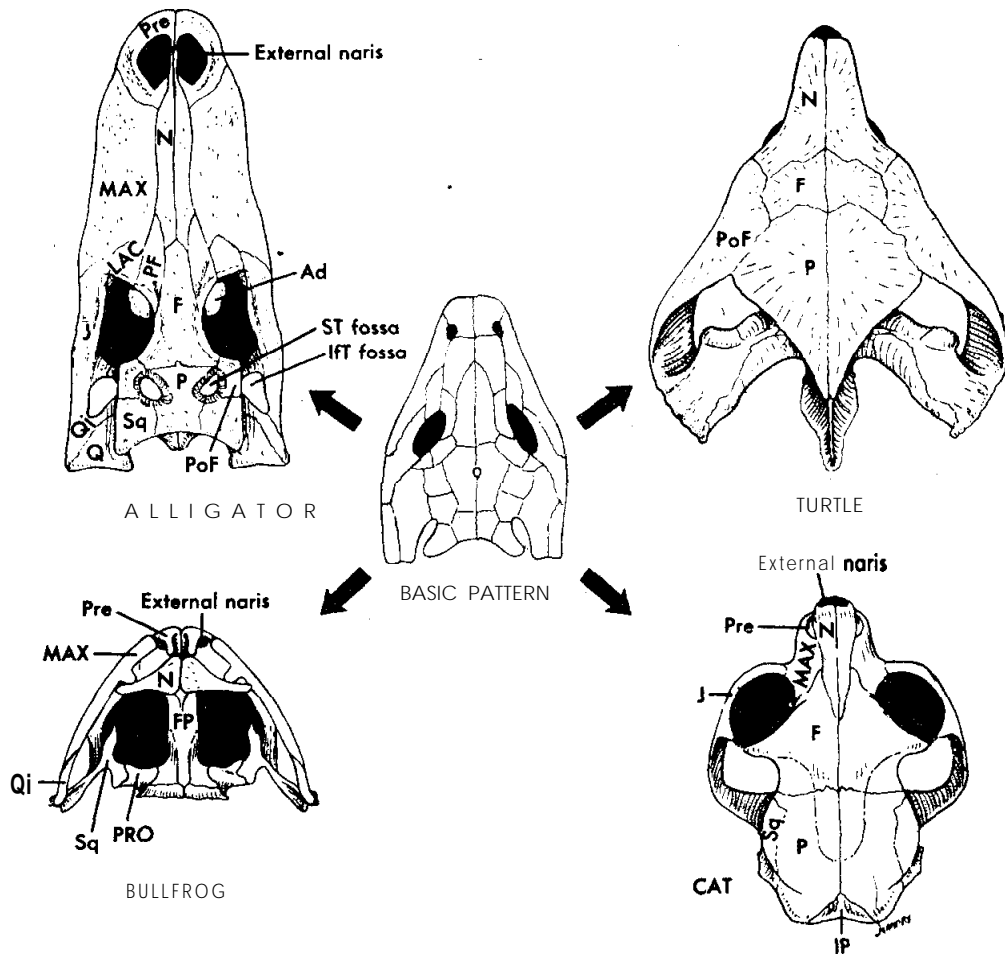


C. DIAPSID (bird stock)

Fig. 8-29. Temporal fossae in reptiles leading to birds and mammals. The squamosal and postorbital bone in the diapsid skull form the superior temporal arch. The squamosal and jugals form the zygomatic arch in the synapsid skull.

Synapsida (สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมที่คล้ายสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนม และสูญพันธุ์ไปแล้ว) มี temporal fossa เกิดขึ้นหนึ่งแห่งซึ่งถูกล้อมรอบโดยกระดูก postorbital, squamosal, และ jugal. กระดูกสองชิ้นหลังนี้จะสร้าง zygomatic

arch ทางด้านข้าง Synapsid skull นี้ได้ถูกถ่ายทอดมาสู่สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม สัตว์เลี้ยงลูกบางชนิดมีทั้ง superior และ inferior fossae แอ่งหลังนี้สอดคล้องกับแอ่ง (fossa) ของ synapsids เมื่อมี fossae ๒ แห่ง ก็ต้องมี lateral temporal arches ๒ อันด้วย ดังนั้นจึงมีศัพท์เรียกกะโหลกชนิดนี้ว่า diapsid skull

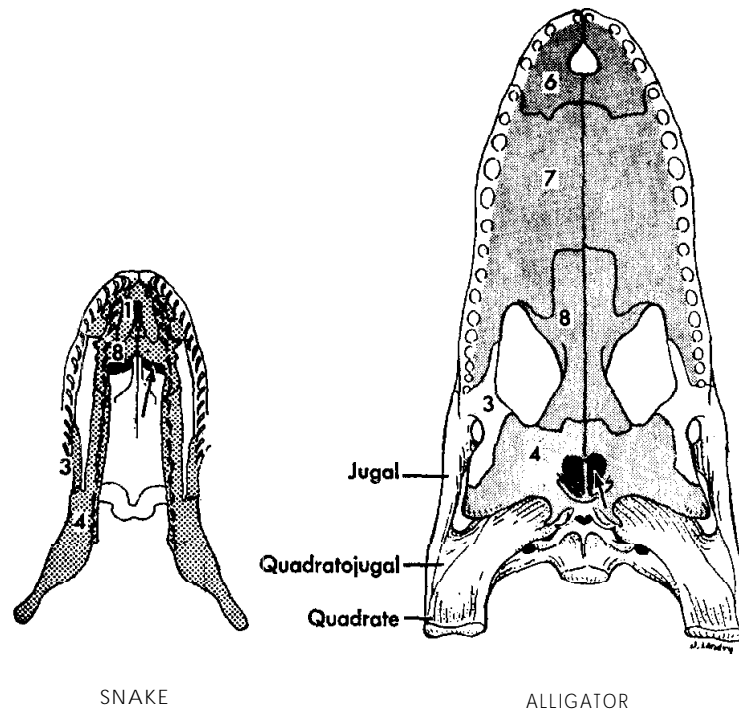


ROOFING BONES

Fig. 8-30. Roofing area and associated bones in selected tetrapods, dorsal views. The basic pattern represents a labyrinthodont. The turtle is an alligator snapping turtle, *Macrochelys temminckii*. F, Frontal; LAC, lacrimal; N, nasal; P, parietal; PF, prefrontal; PoF, postfrontal; Pre, premaxilla; Sq, squamosal; ST, supratemporal fossa; Qi, quadrate; Ad, adlacrimal; FP, frontoparietal; IFT, infratemporal fossa; IP, interparietal; J, jugal; MAX, maxilla; PRO, prootic; Q, quadrate. As a study aid you may wish to color homologous bones on the different skulls with the same colors.

Superior temporal arch ที่เกิดจากกระดูก postorbital และ squamosal นั้นจะอยู่ระหว่าง superior และ inferior fossae. External auditory meatus (ท่อหูส่วนนอก) ผ่านไปใต้ superior arch ไปสิ้นสุดที่ tympanic membrane ที่อยู่ภายใน inferior temporal fossa นกยุคแรกสุดเกิดมาจากสัตว์เลื้อยคลานพวก diapsid. Sphenodon จระเข้ และนก ยังคงมีกะโหลกแบบ diapsid ถ้าการตีความ (การอธิบาย) ในปัจจุบันถูกต้อง ก็ถือว่า lizards และงูนั้นมี diapsid skulls ที่เปลี่ยนแปลงไป กล่าวคือ inferior arch ของ lizards ได้หายไป ส่วนของงูนั้นหายไปทั้ง ๒ arches (ทั้ง lizards และงูต่างก็ไม่มีกระดูก jugal และ quadratojugal)

Ichthyosaurs และ plesiosaurs มี temporal fossa ๑ อัน



SECONDARY PALATES

Fig. 8-31. Secondary palates [gray] of two reptiles. Compare location of internal nares (arrows) in alligator with position in snake (*Natrix*) and turtles (Fig. 8-32). 1, Vomer; 3, ectopterygoid; 4, pterygoid; 6, palatine process of premaxilla; 7, palatine process of maxilla; 8, palatine process of palatine.

อยู่ทางค้ำบน ซึ่งอาจจะหรือไม้อาจจะเทียบได้กับ superior temporal fossa ของ diapsids ก็ได้ (กระดูก postorbital กับ squamosal ข้างใด) สภาพเช่นนี้ เรียกว่า euryapsid ซึ่งไม่มีอีกต่อไปแล้ว

บริเวณ temporal ของกะโหลกเท่านั้นเป็นปรีคินา มันไม่มี temporal fossae ซึ่งแสดงถึงสภาพขั้นต่ำที่มีเพดานสมอง นอกจากนั้นยังมีส่วนเว้าข้างหลังมาก ไม่มีกระดูก supratemporal, tabular, และ postparietal. กระดูก post-orbital รวมอยู่ใน postfrontal. กระดูก parietal และ squamosal ใกล้เคียง ทำให้เกิดช่องกว้างขึ้นในบริเวณ temporal (รูป ๔-๓๐) ดังนั้นจึงไม่สามารถกล่าวอย่างมั่นใจได้ว่ากะโหลกเท่านั้นเป็นสภาพ anapsid โดยแท้จริง

SECONDARY PALATES การเจริญของ secondary palate นั้นปรากฏเป็นครั้งแรกในสัตว์เลื้อยคลาน และในจระเข้มันจะเจริญถึงขั้นสูง (รูป ๔-๓๑) Palatine processes ของ premaxilla, maxilla, palatine, และ pterygoid bones จะรวมกันทั้งหมดในจระเข้ เพื่อเกิดเป็น secondary palate ที่เป็นกระดูกแข็งโดยสมบูรณ์ พร้อมกับช่องจมุกภายในที่อยู่ไกลไปทางค้ำหลัง ค้ำบนของ palate คือช่องจมุก ส่วนค้ำล่างของมันคือช่องปาก (oral cavity)

ในสัตว์เลื้อยคลานส่วนใหญ่ palatine processes ของกระดูกชั้นหนึ่งหรือหลายชั้นในย่อน้ำข้างบนนี้จะไม่พบกัน ดังนั้น palate จึงไม่สมบูรณ์ ในรูปที่ ๔-๓๒ แสดงให้เห็นถึง secondary palates ที่มีความสมบูรณ์มากน้อยแตกต่างกัน

KINETISM ขากรรไกรบนและ palate ของ Sphenodon, lizards, และงูนั้นเคลื่อนไหวเป็นซुक โดยไม่ขึ้นกับกล่องสมอง นอกจากนั้น quadrate ก็ค่อนข้างอิสระและเคลื่อนไหวได้เพราะไม่มี quadratojugal ซึ่งครั้งหนึ่งเคยติดกันสนิทที่เคลื่อนไหวไม่ได้ เนื่องจากสภาพการเคลื่อนไหวในกะโหลกของมัน งูและ lizards จึงสามารถกินวัตถุที่ใหญ่กว่าหัวของมันเองได้ (รูป ๔-๓๓, A และ B)

Kinetism มีอยู่ใน crossopterygians และในสัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบกยุคแรกจนไปถึงสัตว์เลื้อยคลาน มันได้ถูกถ่ายทอดไปสู่ (รูป ๔-๓๓, C) แต่ได้หายไป ในสัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบกและสัตว์เลื้อยคลานยุคใหม่ กระดูก quadrate ที่เคลื่อนไหวได้ในสัตว์-

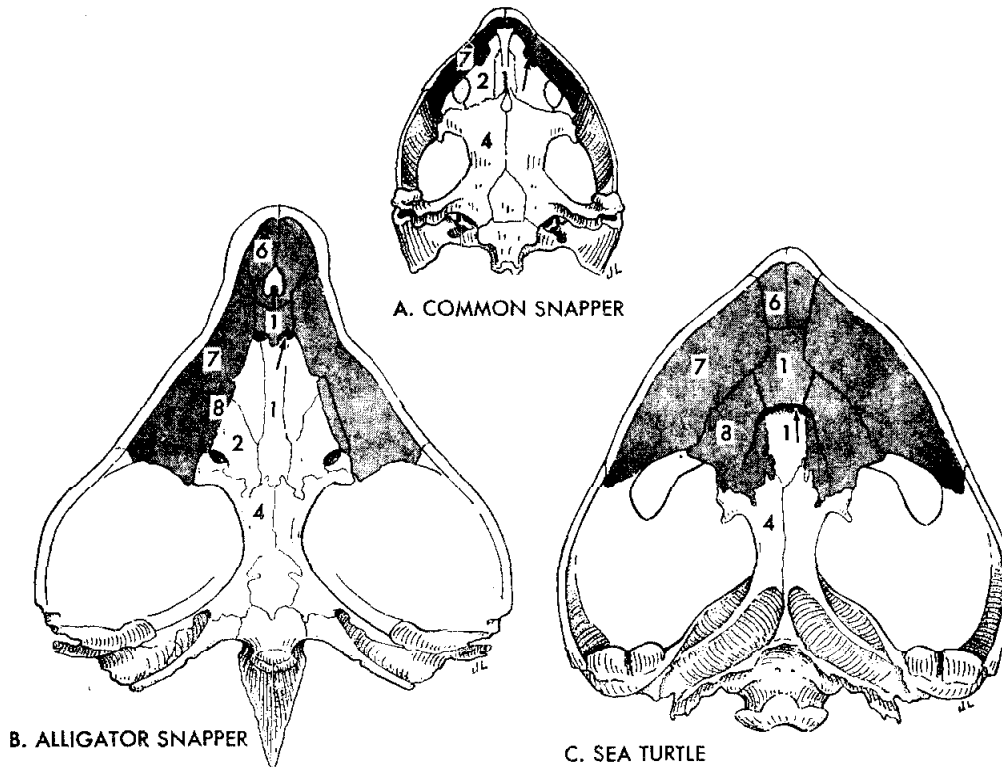


Fig. S-32, Species differences in the secondary palate (gray) of turtles. **A**, *Chelydra serpentina*. **B**, *Macrolemys temminckii*. **C**, *Lepidochelys olivacea* Ridley, the posterior part of the quadrate and the squamosal and supraoccipital regions omitted. In **A** only the maxilla, 7, participates in formation of the secondary palate. In **B** the premaxillas, 6, also participate, and the palatines make a small contribution, 8. In **C** all three bones make contributions, as does the vomer also. 1, Vomer; 2, palatine bone of primary palate; 4, pterygoid; 6, palatine process of premaxilla; 7, palatine process of maxilla; 8, palatine process of palatine bone. Arrows indicate position of internal nares. You may wish to color homologous bones with the same colors.

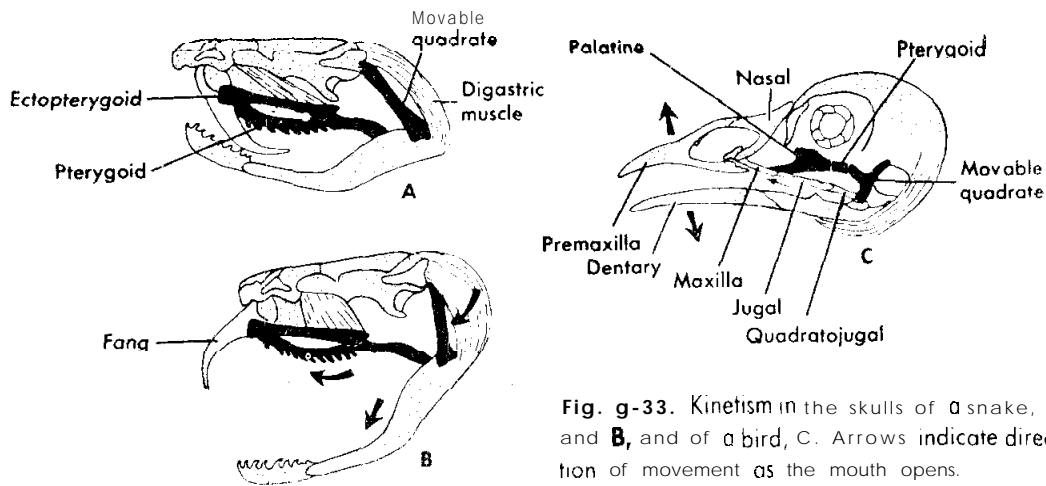


Fig. g-33. Kinetism in the skulls of a snake, **A** and **B**, and of a bird, **C**. Arrows indicate direction of movement as the mouth opens.

เลือดยคานที่เป็นต้นตอของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมนั้น อาจจะสะดวกต่อการเปลี่ยนของ quadrate จากกระดูกชิ้นหนึ่งของขากรรไกรบนในสัตว์เลือดยคาน ไปเป็นกระดูกชิ้นหนึ่งของหูส่วนกลาง (incus) ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม

ขากรรไกรล่าง (MANDIBLES) ในสัตว์เลือดยคานที่สูญพันธุ์ไปแล้วจนถึง สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม dentary จะเพิ่มความเด่นชัดยิ่งขึ้น มี coronoid process เกิดขึ้นและยื่นขึ้นข้างบนไปสู่บริเวณ temporal (รูป ๔-๓๔, C) และทำหน้าที่เพื่อเป็นที่ยึดของ กล้ามเนื้อขากรรไกรที่ใหญ่มาก ในระหว่างนั้นกระดูกอื่น ๆ ของ mandible จะลดลง ซึ่ง เป็นสาเหตุของเหตุว่ากระดูกขากรรไกรล่างของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมจะหายไปทั้งหมด ยกเว้น dentary (รูป ๔-๓๔, D) มี vacuities ขนาดใหญ่ ๒ แห่งเกิดขึ้นใน mandible

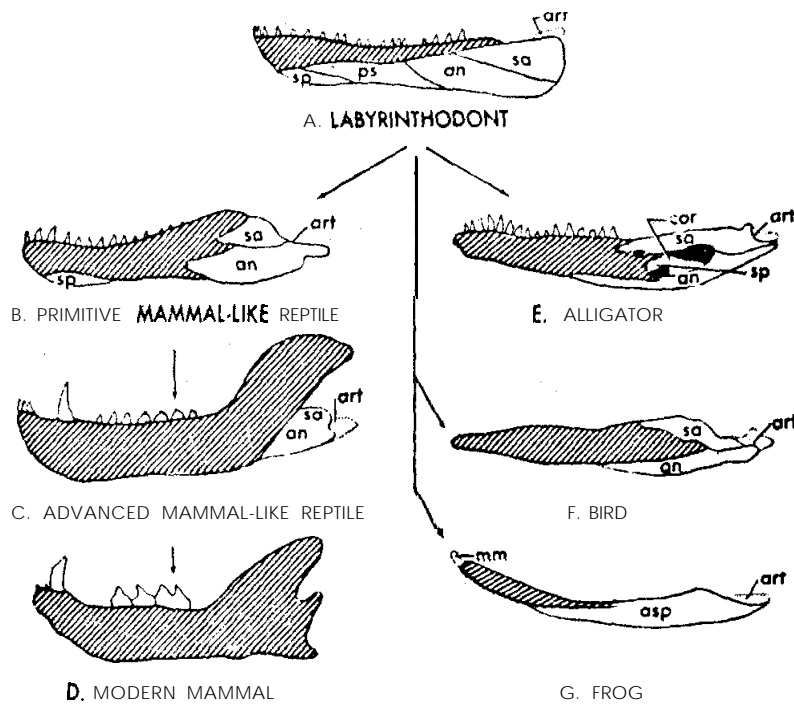


Fig. S-34. Theoretical evolution of the mandible A to D, Probable successive stages of evolution of the lower jaw of mammals. The dentary (oblique lines) became increasingly larger, and other elements were reduced and finally lost. E to G, Lower jaws of amphibian, reptile, and young bird for comparison with basic pattern. In the modern reptile the pattern has been modified less than in the frog. All elements are dermal bone except those in dotted outline, which are derivatives of Meckel's cartilage. an, Angular; art, articular; asp, angulosplenial; cor, coronoid; mm, mentomeckelian; ps, postsplenial; sa, surangular; sp, splenial.

ของบรรพบุรุษของจระเข้ และลักษณะเช่นนี้ก็ถูกถ่ายทอดโดยคนกเช่นเดียวกัน

ในตาราง ๔-๓ กะโหลกของสัตว์สี่เท้ายุคแรก สัตว์เลื้อยคลานที่ยังมีชีวิตอยู่ และ สัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบกที่ยังมีชีวิตอยู่ จะถูกนำมาเปรียบเทียบกันในบางลักษณะ ลักษณะขั้นต่ำจะปรากฏอยู่ในสัตว์เลื้อยคลานยุคใหม่มากกว่าในสัตว์ครึ่งน้ำครึ่งบกยุคใหม่

นก กะโหลกของนกมีโครงสร้างที่สำคัญเหมือนกับของสัตว์เลื้อยคลาน ส่วนประกอบที่เหมือนสัตว์เลื้อยคลานได้แก่ dermal bones, secondary palate ที่ไม่สมบูรณ์, occipital condyle ๑ ชั้น, vacuities และ fossae แบบสัตว์เลื้อยคลาน, และ kinesis (รูป ๔-๓๓, C). Neurocranium เป็นกระดูกแข็งหมดและไม่สมบูรณ์ทางด้านบน และมีกระดูกชั้นเดียว (columella) ในหูส่วนกลาง

การเปลี่ยนแปลงของสภาพแบบสัตว์เลื้อยคลาน จะสัมพันธ์เป็นบางส่วนกับการบิน นิสัยในการกินแบบต่าง ๆ และขนาดของสมองที่เพิ่มขึ้น Dermal bones บางมาก และ รอยต่อ (ตะเข็บ) ลมเลื่อนไป ยกเว้นในนกที่บินไม่ได้ แม้ว่ากะโหลกจะเป็นแบบ diapsid ก็ตาม แต่ bony arch ที่อยู่ระหว่าง superior และ inferior fossae ได้หายไปพร้อมกับกระดูกอื่น ๆ ซึ่งช่วยลดน้ำหนักในการบิน กระดูก premaxilla และ dentary (และบางครั้งก็ maxilla และ nasal) จะยาวออกเพื่อเป็นจางงอยปาก ซึ่งใช้ในการกินอาหาร มีกระดูกอ่อน turbinal เกิดขึ้น ๒ ชั้น (แทนที่จะเป็นชั้นเดียวอย่างในสัตว์-

Table 8-3. Skulls of early tetrapods contrasted with those of modern amphibians and reptiles with reference to a few selected characteristics

	EARLY TETRAPODS	MODERN REPTILES	MODERN AMPHIBIANS
Neurocranium	Well ossified one condyle Platybasic	Well ossified One condyle Tropibasic	Mostly cartilage Two condyles Platybasic
Primary palate	Complete complement of dermal bones Parasphenoid small Vacuity small Internal nares lateral	Relatively complete	Reduced complement Large in urodeles Large in anurans Lateral
Secondary palate	None	Partial or complete	None
Dermal roofing bones	Complete complement	Some reduction	Extensive reduction
Parietal foramen	Present	Present in some	Confined to larvas
Marginal bones	Complete complement	Usually complete	Reduced in number
Bones ensheathing Meckel's cartilage	Numerous	Numerous	Reduced in number

เลี้ยงคาน) สมองที่ใหญ่ขึ้นมากของนกทำให้กะโหลกเป็นรูปโค้ง กระดูก frontal และ parietal โค้งลงข้างล่างไปตามคานข้างของสมอง Parietal foramen หายไป และกระดูก lacrimal ถูกแทงทะลุโดย nasolacrimal duct ซึ่งระบายของเหลวจากผิวของลูกตาเข้าไปในช่องจมูก (nasal cavity)

สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม กะโหลกของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมเกิดมาจากแบบ synapsid ของสัตว์เลี้ยงคาน Temporal fossa อันเดียนั้นจะมี zygomatic arch อยู่ทางคานล่าง แม้ว่า arch จะสมบูรณ์ในสัตว์ทะเลและสัตว์กินแมลงบางชนิด, edentates, และสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมชนิดอื่น ๆ. มี occipital condyles ๒ อันซึ่งถ่ายทอดมาจากสัตว์เลี้ยงคานพวก synapsid, และ secondary palate สมบูรณ์ กะโหลกเป็นรูปโดมมากขึ้นขณะที่ cerebral hemispheres กระจายออก คุ้มเห็นกระดูก frontal และ parietal จึงโค้งและยื่นลงข้างล่างตามคานข้างของสมอง ที่เป็นเอกลักษณ์ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมก็คือการรวมกันของกระดูก articular และ quadrate ไปเข้าช่องหูส่วนกลาง ทำให้สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมมีกระดูกหู ๓ ชิ้นคือ malleus (articular), incus (quadrate), และ stapes (columella หรือ hyomandibula) การหายไปของ quadrate และ articular ไปจากขากรรไกรและการขยายออกของ dentary ในระหว่างวิวัฒนาการของ synapsid เป็นผลให้ dentary บิดกับส่วน squamosal ของกระดูก temporal

DERMATOCRANIDM กระดูกหลังคา (เพดาน) ที่มักจะเหลืออยู่ใน dermatocranium ของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมมีแค่กระดูก nasal, lacrimal, frontal, parietal, interparietal, และ squamosal. กระดูก lacrimal กลายเป็นส่วนของผนัง เบ้าคาคานหน้าซึ่งมีรูของ nasolacrimal canal อยู่. กระดูก squamosal อาจจะเป็นกระดูกอิสระ เช่นในกระต่าย หรืออาจจะกลายเป็นส่วนของกระดูก temporal เช่นในแมวและคน

Interparietal ของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม (ไม่ทุกสปีชีส์) เกิดมาจากศูนย์สร้างกระดูกที่เป็นคู่และไม่ homologous กับ interparietal เกี่ยวของแบบขั้นต่ำ Homo erectus มี interparietal ๑ ชิ้น และมันจะปรากฏขึ้นใหม่ในประชากรของบาง

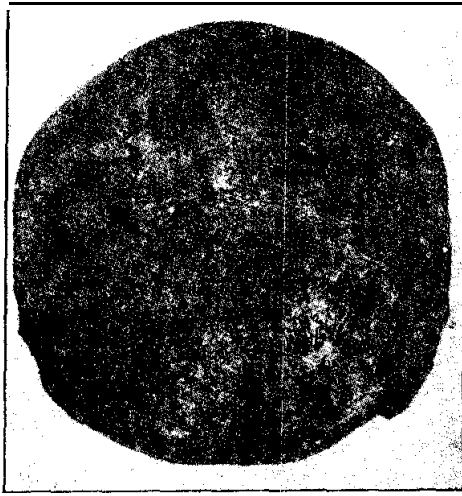


Fig. 8-35. Inca bone in a human skull from the Aleutian Islands P, parietal; O, supraoccipital. [Courtesy William S. Laughlin, Madison, Wis.]

กลุ่มของ Mongolians เนื่องจากมัน
 ใหญ่ถูกบรรยายไว้เป็นครั้งแรกใน Inca
 Indians มันจึงถูกเรียกว่า Inca bone
 (รูป ๘-๓๕) มันยังคงปรากฏอยู่ด้วยความ
 ดั้งเดิมในประชากรบางกลุ่มของเปรู (Peru)
 กระดูก frontal มักจะหุ้ม
 ช่อง (sinus) ที่มีอากาศอยู่ (รูป ๘-๓๕)
 ในกะและกะที่เอาหัวชนกันเพื่อเป็นส่วนหนึ่ง
 ของพิธีการจับคู่ (เพื่อผสม) นั้น frontal

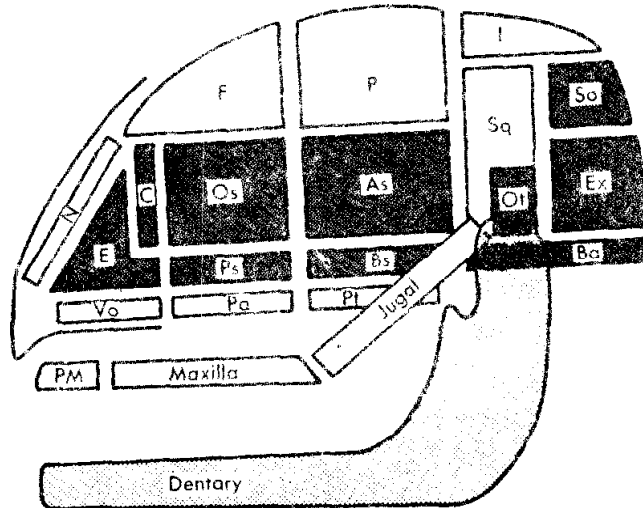


Fig. 8-36. Chief endochondral (dark) and dermatocranial (white) components in a mammalian skull. The vomer, palatine, and pterygoid are parts of the primary palate. The premaxilla and maxilla contribute horizontal processes to the secondary palate. The dentary is a membrane bone of the visceral skeleton. The alisphenoid is said to be dermatocranial in some mammals, at least.

- | | | |
|---------------------------------|--------------------|--------------------|
| As, Pleurospenoid (alisphenoid) | I, Interparietal | PM, Premaxilla |
| Bo, Basioccipital | N, Nasal | Ps, Presphenoid |
| Bs, Basisphenoid | Os, Orbitosphenoid | Pt, Pterygoid |
| C, Cribriform plate of ethmoid | Ot, Otic (petrous) | so, Supraoccipital |
| E, Ethmoid, perpendicular plate | P, Parietal | Sq, Squamosal |
| Ex, Exoccipital | Pa, Palatine | Vo, Vomer |
| F, Frontal | | |

sinus จะยื่นเข้าไปในเขา เขาเป็นส่วนยื่นของกระดูก frontal ที่ผู้จะวิ่งมาก้วยกัน
 ก้วยความเร็ว ๓๕ ไมล์ต่อชั่วโมง และการมี sinus (พร้อมทั้งสิ่งค้ำจุนภายในที่เป็นกระดูก
 แข็งของมัน) จะทำให้คลื่นที่มีความกดดันถูกขับออกไปจากสมองโดยทางกระดูกของกะโหลกไปสู่กระดูก
 สันหลัง

ในจำนวนกระดูกที่อยู่ตามขอบของ dermatocranium ชั้นต่ำ เฉพาะ quadratojugal เท่านั้นที่หายไป แต่อย่างไรก็ตาม บางที premaxillas ก็รวมกับ maxilla. Jugals (เรียกกันว่า malars ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนม) จะไปเป็นส่วนประกอบของ zygomatic arch (รูป ๘-๓๖ และ ๘-๓๘)

ในจำนวนกระดูก primary palatal ที่ถ่ายทอดมาจากสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนม กระดูก vomer (ตอนนี้ไม่เป็นคู่) จะอยู่ที่ฐานของ nasal septum และ palatines จะอยู่ในผนังข้างของ nasopharynx ซึ่งเป็นแหล่งที่มันประกอบเป็นส่วนของเบ้าตา Pterygoids ลักษณะลงเป็นส่วนยื่นคล้ายปีกขนาดเล็ก ยึดอยู่กับกระดูกผสม sphenoid ซึ่งเป็นแหล่งที่มันสร้างส่วนของผนังข้างของ nasopharynx ทางภายในของ pterygoid

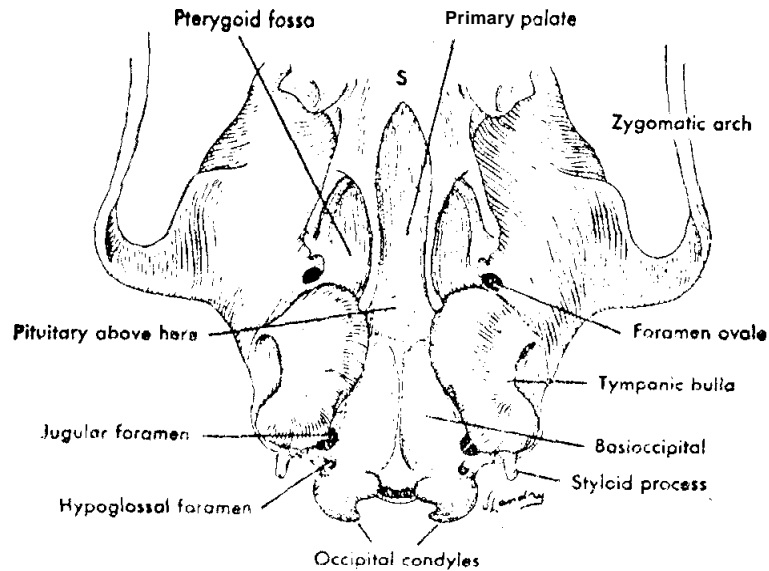


Fig. 8-37. Hamster skull, caudal part, ventral view. S, Secondary palate. The primary palate is the roof of the nasopharynx.

fossa (รูป ๔-๓๓) Parasphenoid โค้งหายไป หรือ (?) รวมกับ vomer.
Ectopterygoids โค้งหายไป

Secondary palate ประกอบด้วย ๒ ส่วน ส่วน "hard" หรือ bony palate ประกอบด้วย palatine processes ของ premaxilla, maxilla และ palatine bones (รูป ๔-๒๕ และ ๔-๒๖) ข้างหลังของส่วนที่เป็นกระดูกแข็งคือ soft palate ที่ชื่อเช่นนี้เพราะมันไม่มีกระดูกเกิดขึ้น (รูป ๑๒-๒๑)

NEUROCRANIUM ไม่มี neurocranium เกิดขึ้นเหนือสมองในคัพภะของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนม (รูป ๔-๔) กระดูก basioccipital, basisphenoid, และ presphenoid นั้น ossify อยู่ใต้สมอง ด้านหลังหรือด้านข้างของสมอง มี exoccipitals และ orbitosphenoids เกิดขึ้น (กระดูก alisphenoid ซึ่ง ossify อยู่ทางด้านข้างของสมองนั้นเป็นส่วนหนึ่งของกระดูกอ่อน pterygoquadrate) กระดูก sphenoid ทั้งหมดอาจจะรวมกันเป็น sphenoid bone ขึ้นเดียว และกระดูก occipital ทั้งหมดอาจจะรวมกันเป็น occipital bone ขึ้นเดียว

Olfactory capsules เจริญเป็นกระดูกผสม ethmoid ซึ่งมักจะประกอบด้วย cribriform plate ที่เป็นรู ๆ โดย foramina สำหรับเส้นใยประสาท olfactory (รูป ๔-๖ และ ๔-๒๔) Perpendicular plate (mesethmoid) ประกอบเป็นส่วนใหญ่ของ nasal septum (รูป ๔-๒๕) และกระดูกย่อย ๆ ของ turbinal อีกหลายชิ้น (รูป ๑๒-๒๑, conchas)

Otic capsules เจริญเป็นศูนย์สร้างกระดูกหลายแห่ง ซึ่งรวมกันเป็นกระดูกของ petrosal (periotic, petromastoid). Capsules (เนื้อกระดูกที่อยู่ทางด้านข้างของสมองคัพภะ) จะเจริญมากมายเพราะการขยายของ cerebral hemispheres จนต้องไปอยู่ในด้าน ventrolateral หรือด้านล่าง (รูป ๔-๔, B) ตรงที่ petrosal ไปสัมพันธ์กับด้านล่างของกะโหลก มันจะรวมกับ mastoid region (รูป ๔-๓๔) ซึ่งพบเฉพาะในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนมเท่านั้น

TEMPORAL COMPLEX กระดูกผสม temporal (รูป ๔-๓๔) ประกอบด้วยส่วนย่อย ๆ มากมายของกระดูกที่เกิดขึ้นโดยวิธี intramembranous และ endochondral

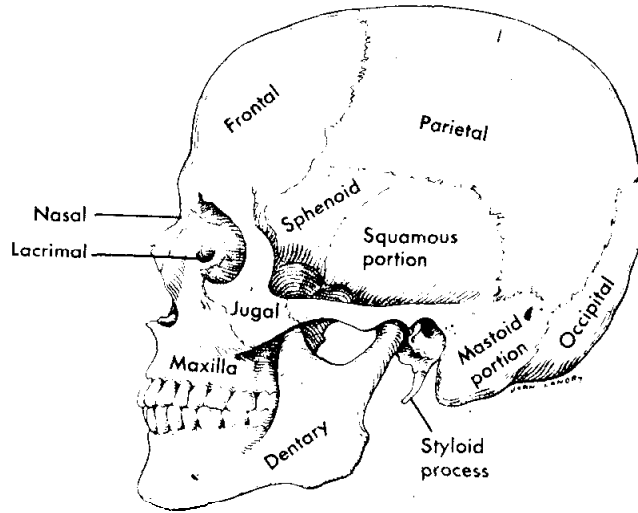


Fig. 8-38. Skull of modern man. The styloid process and squamous and mastoid portions are parts of the temporal bone.

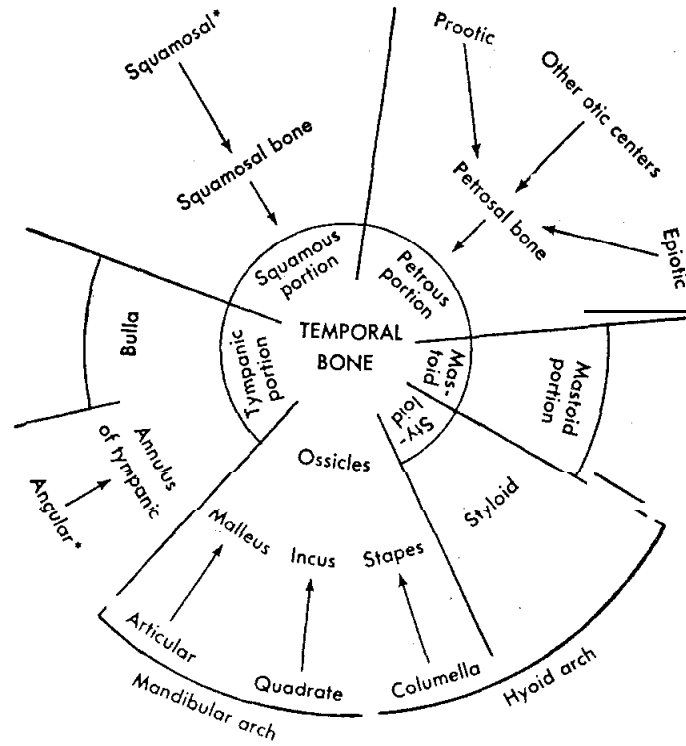


Fig. 8-39. Schematic representation of the multiple nature of the temporal bone of mammals. Note reduction in number of separate elements from the condition in reptiles (outer circle) to mammals (other circles). The two dermal elements have asterisks. The mastoid portion and tympanic bulla are mammalian innovations.

dral. Squamous portion นั้นแทน squamosal bone ของสัตว์มีกระดูกสันหลัง
 ชั้นต่ำ ส่วนของ petrosal (petrous) ก็คือ otic capsule ที่ถูก ossified
 Tympanic portion (ไหมในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนม) ล้อมรอบของหูส่วนกลาง และมีกบวม
 ขึ้นเป็น tympanic bulla (รูป ๔-๓๗) ที่อยู่ใกล้กับ tympanic portion คือ
 กระดูก(แข็ง)วงแหวนที่เรียกว่า annulus tympanicus (รูป ๔-๑๖) ซึ่งเกิดมา(ตามหลัก
 ฐานจากคัพภะของ opossums) จาก angular bone ของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนม มี tymp-
 anic membrane ยึดติดอยู่กับกระดูกวงแหวนนี้ แม้ว่าส่วน tympanic และ petro-
 us จะเป็นกระดูกที่แยกกันในบางครั้งก็ตาม แต่มันก็มักจะรวมกันเป็น petrotympanic bone
 เช่นในกระต่าย กระดูก petrotympanic อาจจะรวมกับ squamosal เป็น temp-
 oral bone เช่นในแมวและคน Styloid process จาก hyoid arch อาจ
 จะรวมกับกระดูก temporal ทางคานล่าง (รูป ๔-๓๘)

ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนม เช่นเดียวกับในฉลาม คือบริเวณ articular ของ
 Meckel's cartilage (ตอนนี้เป็น malleus) จะยึดกับบริเวณ quadrate ของกระดูก
 กุจออน pterygoquadrate (ตอนนี้เป็น incus) และชั้นหลังนี้จะยึดกับ hyomandibu-
 la (ตอนนี้เป็น stapes) แม้ว่าโครงสร้างชั้นต่ำเหล่านี้ของซากปรักหักพัง จะเป็นส่วนของกระดูก
 temporal ในปัจจุบันก็ตาม แต่ก็เฉพาะหน้าที่ของมันเท่านั้นที่เปลี่ยนแปลงไปโดยมีนัยสำคัญ