

บทที่ 9

โครงกระดูกกระยาง

(APPENDICULAR SKELETON)

โครงกระดูกกระยาง ได้แก่ pectoral และ pelvic girdles และโครงกระดูกของครีบก้นและครีบเคี้ยว และแขนขา (limbs) Agnathans, งูคิน งู และ lizards บางชนิด ไม่มีโครงกระดูกกระยาง โครงกระดูกนี้จะลดลงอย่างมากในสัตว์มีกระดูกสันหลังอื่น ๆ อีกบางชนิด

กระดูกของรับขาหน้า (PECTORAL GIRDLES) กระดูกของรับขาหน้าฝังอยู่ในผนังร่างกายตรงปลายคานหน้าของลำตัว ซึ่งเป็นแหล่งที่มียึดกระยางคานหน้าเอาไว้ แบบฉบับที่เป็นพื้นฐานนั้นประกอบด้วย replacement bones (ส่วนใหญ่ ได้แก่ coracoid, scapula, และ suprascapula), และ membrane bones (ส่วนใหญ่ ได้แก่ clavicle, cleithrum, และ supracleithrum) Membrane bones นั้นคือ dermal armor ที่จมลงไปที่ผิวหนัง (ในระหว่าง phylogeny) ไปล้อมรอบ endoskeleton ที่เป็นกระดูกอ่อนที่อยู่ลึกลงไป ปลากระดูกแข็งยุคแรกและสัตว์สี่เท้า เป็นพวกที่มีส่วนประกอบของ replacement และ dermal bones ในกระดูกของรับขาหน้าโดยครบถ้วน (รูป ๔-๑, basic pattern) ในระหว่างปลายยุคต่อมาจะมีการลดจำนวนของ replacement bones ขณะที่เวลาล่วงเลยไป และกระดูกของรับขาหน้าก็จะกลายเป็น dermal bone เป็นส่วนใหญ่ (รูป ๔-๒) ในสัตว์สี่เท้าจะมีสภาพตรงข้าม คือ dermal bones จะลดจำนวนลง ครีบก้นหรือขาหน้ายึดกับกระดูกของรับขาหน้าใน glenoid fossa ของกระดูกสะบัก (scapula)

ปลา กระดูกของรับครีบก้นหน้าของปลากระดูกแข็ง (รูป ๔-๑๐) ได้แก่ coracoid และ scapula (บางครั้งรวมกันเป็น coracoscapula) ซึ่งมักจะมีขนาดเล็กลง Suprascapula อาจจะมีอยู่ด้วย Dermal bones ได้แก่ clavicle ที่ลดขนาดลง (บางครั้งก็ไม่มีเลย), cleithrum (ขนาดใหญ่และเด่น), และ supracleithrum อาจจะมี posttemporal bone เชื่อมระหว่าง supracleithrum กับ dermatocranium โดยเฉพาะอย่างยิ่งในปลาชั้นต่ำ

กระดูกของซี่โครงของปลา คือโครงกระดูกของครีบทึ่มเข้าไปในผนังร่างกาย คำจำกัดความนี้ตั้งอยู่บนพื้นฐานแห่งความจริงที่ว่า กระดูกอ่อนของ girdle และของครีบทึ่ม เจริญมาจาก procartilagenous blastema ทั้งหมด ทอมกระดูกอ่อนของ girdle และของครีบทึ่มจึงแยกออกจากกัน

สัตว์สี่เท้า (tetrapods) กระดูกของซี่โครงหน้าของสัตว์สี่เท้ายุคแรกจะคล้ายกับแบบฉบับพื้นฐานมาก (รูป ๔-๑๑) จึงเปรียบเทียบสัตว์สี่เท้ายุคแรกกับแบบฉบับพื้นฐาน) มีกระดูกชิ้นใหม่ (interclavicle) เกิดขึ้นในแนวเส้นกลางตัวคานล่าง และ coracoid จะยึดกระดูกอกชิ้นใหม่นี้ไว้กับกระดูกของซี่โครง

ในสัตว์สี่เท้ายุคใหม่ cleithrum และ supracleithrum โค้หายไป ส่วน clavicle จะเด่นและช่วยหรือแทนที่ coracoid ในการยึด girdle ไว้กับ sternum (รูป ๓-๒๓, กข) การหายไปของ cleithrum และการขยายตัวของ clavicle ในสัตว์สี่เท้ายุคใหม่นั้นจะตรงกันข้ามกับสภาพของปลายุคใหม่ กล่าวคือ cleithrum จะใหญ่ขึ้นและ clavicle จะเล็กลง ดังนั้นสัตว์สี่เท้ายุคใหม่โดยทั่วไปจึงมักจะมีกระดูกคอไม้จำนวน ๒ หรือ ๓ คือ clavicle และ interclavicle ที่เกิดมาจากเคอรัมิส กับ coracoid และ scapula ที่เกิดมาจากกระดูกอ่อน

ใน urodeles กระดูกที่เกิดจากเคอรัมิสของ girdle นั้นไม่เจริญ ดังนั้น girdle จึงเป็นกระดูกอ่อนเป็นส่วนใหญ่ Amphibians ยุคใหม่ไม่มีอินเทอร์คลาวิเคิล

Clavicle จะเล็กลงหรือไม่มีเลยในจระเข้และ lizards ที่ไม่มีขา ส่วนงูนั้นจะไม่มี girdle โดยสิ้นเชิง ในเต่า interclavicle และ clavicle จะเชื่อมกับกระดูก ซึ่งไม่แปลกอะไรเพราะกระดูกทั้งสามนี้เกิดมาจากเคอรัมิส Scapula ของเต่า (รูป ๔-๔) มี acromial process ยื่นยาวซึ่งยึด girdle ไว้กับ sternum

ในนกที่มีกระดูกอกเป็นสัน clavicles ทั้งสองจะเชื่อมกับ interclavicle (ในแนวเส้นกลางตัว) เป็นกระดูกชิ้นหนึ่งคือ furcula หรือ wishbone (รูป ๓-๒๔) ในนกที่บินไม่ได้ clavicles จะไม่พบกันทางคานล่าง ดังนั้นจึงไม่มี wishbone

คูปปากเปิดมีกระดูกของซี่โครงหน้าแบบสัตว์เลื้อยคลาน แต่สัตว์ที่สูงกว่าคูปปากเปิด จะเหลืออยู่เพียง clavicle และ scapula เท่านั้น และบางครั้ง clavicle ก็หายไป

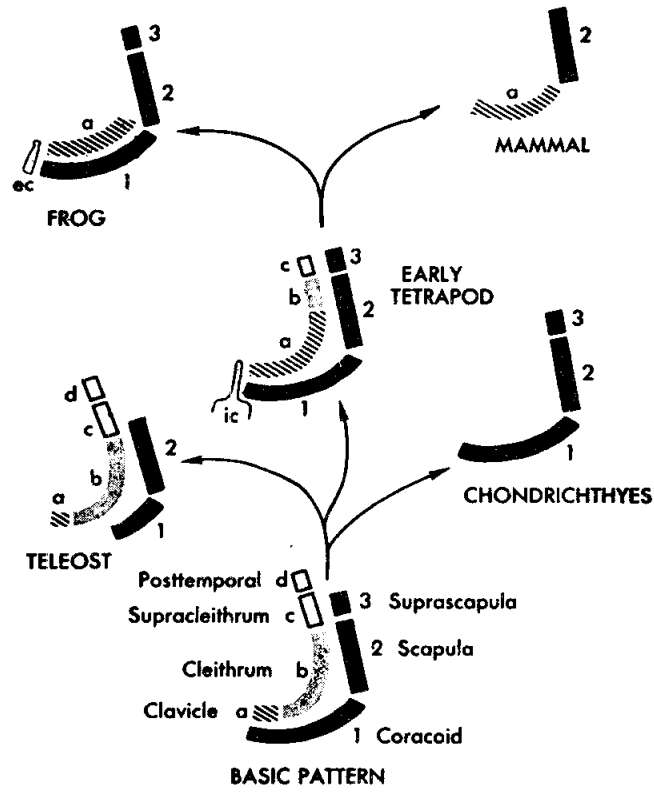


Fig. 9-1. Typical pectoral girdle components among selected vertebrates. Cartilage and replacement bones are black; other elements are of dermal origin. **ec**, Epicoracoid; **ic**, interclavicle.

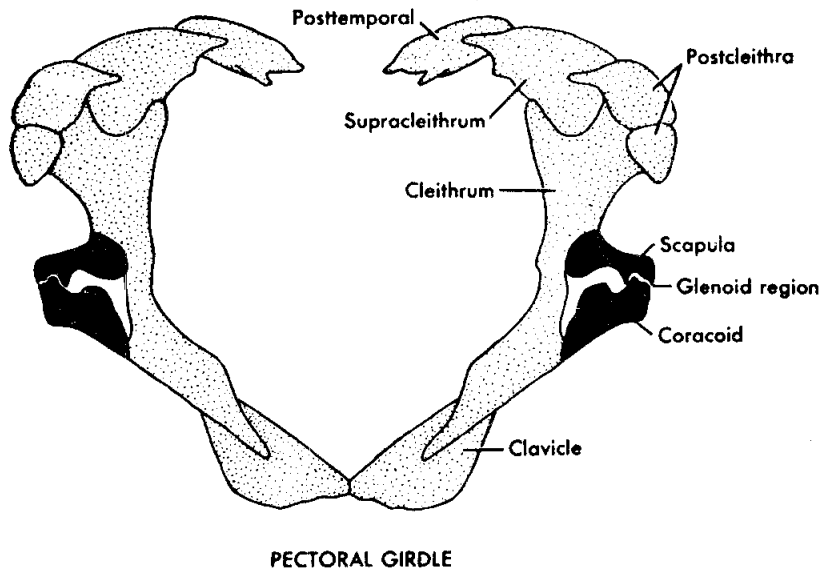
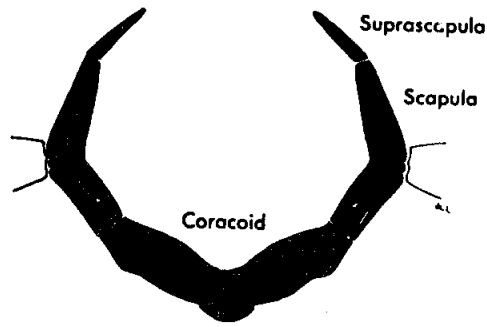


Fig. 9-2. Pectoral girdle of *Polypterus*. Dermal bones are stippled; replacement bones are black.

ปลาฉลาม สัตว์มีกีบเท้า subungulates และสัตว์กินเนื้อบางชนิด เป็นพวกที่ไม่มี clavicle ในสัตว์กินเนื้ออื่น ๆ clavicle โค้งขนาดลงเป็นเส้นกระดูกยาว ๆ ซึ่งยื่นไปไม่ถึง sternum หรือ scapula แต่ในกรณีที่มี clavicle มันจะเจริญในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมและยึด scapula ไว้กับ sternum ในระหว่างสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมที่มี clavicle เกินไค้แก่ สัตว์กินแมลง ค้างคาว สัตว์ทะเล สัตว์มีงูหน้าท้องบางชนิด และไพรเมตชั้น

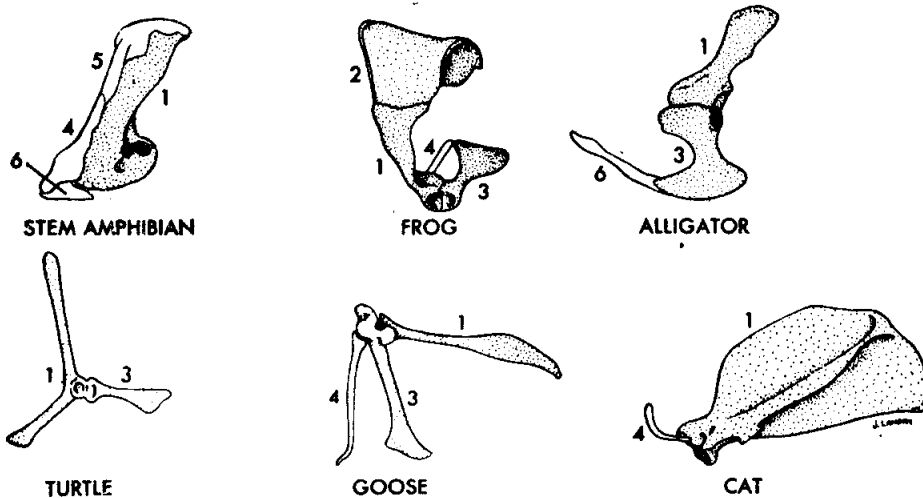


PECTORAL GIRDLE

Fig. 9-3. Pectoral girdle of the shark *Squalus*, anterior view. All elements are cartilaginous.

สูง รวมทั้งคนเราด้วย

Scapula จะมีอยู่ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมเสมอ กระดูกชิ้นนี้มีผิวที่แบนและกว้างซึ่งถูกแบ่งโดย scapular spine ออกเป็น suprascapular และ infrascapular fossae เพื่อเป็นแหล่งกำเนิด (origin) ของกล้ามเนื้อที่ไปยึด (insert) บน humerus. Scapular spine ไปสิ้นสุดเป็น acromion



PECTORAL GIRDLES

Fig. 9-4. Pectoral girdles of representative vertebrates, left lateral view. Replacement bones are stippled. 1, Scapula; 2, suprascapula; 3, coracoid; 4, clavicle; 5, cleithrum; 6, interclavicle.

process ซึ่งถัดจากมันไปอาจจะมี metacromion process เกิดขึ้นด้วย Coracoid process ที่คล้ายตะขอ (ไม่ homologous กับ coracoid bone) คือส่วนที่ยื่นออกมาจาก glenoid fossa

กระดูกกรงกับขาหลัง (PELVIC GIRDLES) Pelvic girdles ก็เช่นเดียวกับ pectorals คือทำหน้าที่ยึดกระยางเอาไว้ ที่แตกต่างจาก pectoral girdles ก็คือไม่มีส่วนประกอบที่มาจากเคอร์มีส

ปลา กระดูกกรงกับครีบก้นของปลาส่วนใหญ่ประกอบด้วย pelvic (ischiopubic) plates ที่เป็นกระดูกอ่อนหรือกระดูกแข็ง ๒ ชิ้นซึ่งยึดอยู่กับครีบสะโพก (รูป ๙-๕, herring) Plates ทั้งสองนี้มักจะมาพบกันในแนวกลางตัวเป็น pubic symphysis ในปลาดงลาม (รูป ๙-๕, ฉลาม และ ๙-๖) และปลามีปอด plates ที่เป็นกระดูกอ่อนของคัพภะทั้ง ๒ แผ่นจะรวมกันเป็น plate ของตัวเต็มวัยแผ่นเดียว ในปลากระดูกแข็งที่มีลำตัวสั้น กระดูกกรงกับครีบก้นจะยึดติดไปจาก pectoral โดยมักจะติดอยู่กับอันหลังนี้

สัตว์สี่เท้า คัพภะของสัตว์สี่เท้าก็คล้ายกับของปลา คือจะสร้าง pelvic plates ที่เป็นกระดูกอ่อน ๑ คู่ทางคานกลาง แต่ละแผ่นมักจะกลายเป็นกระดูกแข็งที่ศูนย์ ๒ ศูนย์ คือ pubic bone (pubis) ทางคานหน้า และ ischium ทางคานหลัง (รูป ๙-

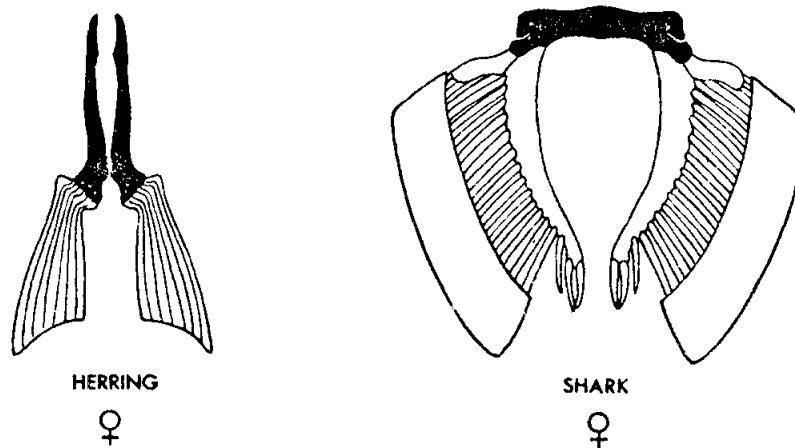


Fig. 9-5. Pelvic girdles (black) and fins of bony and cartilaginous fishes, dorsal views. The girdles consist of one or two pelvic plates.

๗) กระดูกอ่อนที่เพิ่มขึ้นมาทางด้านบนของแต่ละข้างจะกลายเป็น ilium ตรงรอยต่อของกระดูกทั้งสามชิ้นเรียกว่า acetabulum ซึ่งเห็นแฉ่งรองรับหัวของ femur

Ilium ของสัตว์สี่เท้าจะเชื่อมติดกับ transverse processes ของ sacral vertebrae (รูป ๘-๑๓) ตรงที่เชื่อมกันนั้นเรียกว่า sacroiliac symphysis โครงกระดูกแกนกลางเป็นเครื่องค้ำจุนอย่างแข็งแรง ซึ่งอาจจะรับแรงดันของ femur (ขณะที่รับน้ำหนักของร่างกายไว้มาก) โดยทางกระดูกรองรับขาหลัง Pubic bones ทั้งสอง ทามปกติจะรวมกันทางคานกลางใน pubic symphysis และ ischia ก็มักจะสร้าง / เนื่องจาก pubic และ ischial symphyses อยู่ทางคานกลาง และเพราะ ischial symphysis ว่า ilia รวมกับกระดูกสันหลังทางคานบน ดังนั้นปลายทางหางของช่องตัว (coelomic cavity) จึงมักจะถูกล้อมรอบโดยวงกระดูกแข็ง คือ pelvis. Pelvic cavity คือส่วนที่บรรจุปลายทางหางของระบบย่อยอาหารและระบบขับถ่าย-สืบพันธุ์เอาไว้ ขอบหลังของวงกระดูกนี้คือ pelvic outlet

ในกบ (รูป ๘-๑๓) ilium จะยาวมากและยื่นจากกระดูก sacral ซึ่งมีข้อเกี่ยวไปจนสุดปลายของ urostyle ซึ่งเป็นแหล่งที่จะพบกับ ischium และ pubis และเป็นแหล่งที่อยู่ของ acetabulum ดังนั้น ilium จึงปรับตัวเพื่อบรรเทาแรงกระแทกเมื่อซากมาถึงพื้นหลังการกระโดด Amphibians บางชนิดก็มีกระดูกอ่อนรูปตัว Y (ypsiloid) เกิดขึ้นในแนวเส้นกลางตัวตรงคานหน้าของ pubic area

ในสัตว์เลื้อยคลาน ilium ยึดอยู่กับกระดูก sacral ๒ ข้อ และมันจะกว้างยิ่งขึ้นเพื่อเป็นที่ยึดของกล้ามเนื้อขาหลังที่ใหญ่โตขึ้น โดยเฉพาะอย่างยิ่งในโคโนเสาร์ (รูป ๘-๓) และใน lizards ซึ่งยกลำตัวให้สูงเหนือพื้นดินได้ ในสัตว์เลื้อยคลานที่ไม่มีขาหลัง-กระดูกรองรับขาหลังได้ลดขนาดลง (lizards ที่ไม่มีขา) หรือหายไป (งูส่วนใหญ่)

ในนก ilium จะขยายใหญ่มากเพื่อเป็นที่ยึดของกล้ามเนื้อที่จำเป็นสำหรับการเดินสองเท้า (bipedalism) (รูป ๘-๑๖) และมันจะยึดกับกระดูก lumbar พอ ๆ กับ sacral (รูป ๘-๑๗) ในทางตรงข้าม pubic bones จะลดขนาดลงเป็นเส้นยาว ๆ ที่ยื่นไปทางหาง (รูป ๘-๓, ๕, ๖) บางทีการไม่มี pubic symphysis ก็ทำให้ช่องเชิงกราน (pelvic outlet) ใหญ่ขึ้นเพื่อการวางไข่ที่มีขนาดใหญ่โตมาก

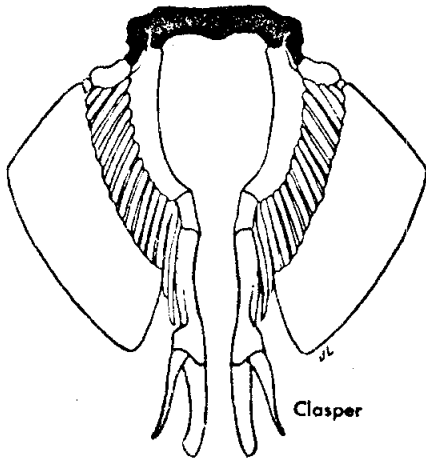


Fig. 9-6. Pelvic girdle (black) and fin of a male shark, showing basal fin cartilages modified as claspers (gray). Compare female shark, Fig. 9-5.

ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม ilium, ischium, และ pubis จะรวมกัน ในระยะแรก ๆ ของชีวิตหลังคลอด เป็น innominate bone บนแต่ละข้าง. Innominate ทั้งสองข้างประกอบเป็น pelvic girdle และติดอยู่กับ sacrum ทางด้านบน มีบางครั้งที่ acetabular (cotyloid) bone จะเกิดขึ้นในผนังของ acetabulum สัตว์ที่มีถุงหน้าท้อง และคูนปากเปิดจะมี epipubic (marsupial) bones ขนาดเล็ก ๒ ชิ้นยึดอยู่กับ pubic bones และยื่นไปข้างหน้า

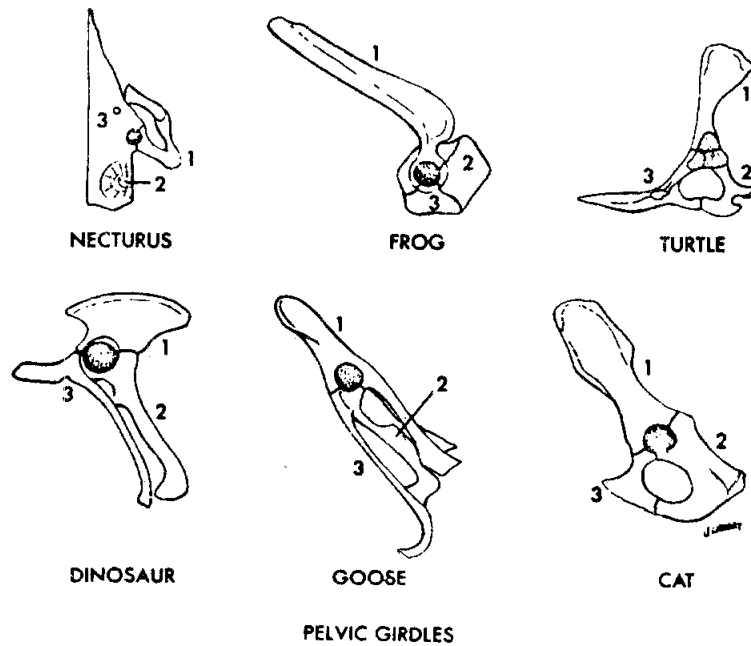
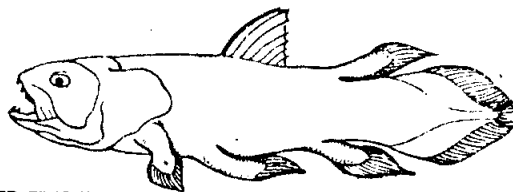


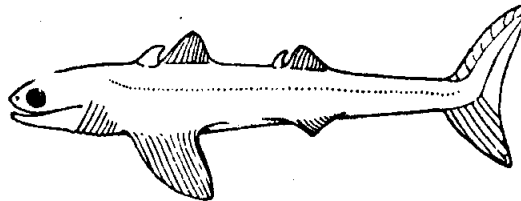
Fig. 9-7. Pelvic girdles of selected vertebrates. Left lateral views except of *Necturus*, which is a ventral view of the right girdle. 1, ilium; 2, ischium; 3, pubis. The acetabulum is stippled. In *Necturus* the ischium is an ossification center of the cartilaginous pubic plate.

ในอนึ่งท้อง กระดูกค้ำหน้าหน้าค้ำหน้าท้อง (abdominal pouch) ซึ่งลูกของมันจะ
 ถูกนำไปยังที่ต่าง ๆ ภายในถุงนี้ Pelvic girdle จะเหลือเป็นร่องรอยหรือหายไปใ
 ปลาวาฬ (รูป ๙-๒๒, C)

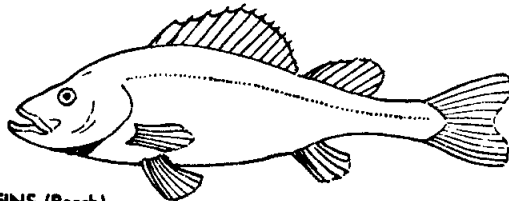
ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนม เอ็น (ligaments) ที่ยึด pubic และ ischi-
 al bones ไว้ทางคานกลางตรง symphyses นั้น จะอ่อนนุ่มในระหว่างการตั้งครรภ์โดยฮอร์
 โมน การนุ่มลงของเอ็นนี้ทำให้ช่องเชิงกรานขยายออกได้สะดวกขึ้นในระหว่างการคลอดลูก
 ในหนูที่ตั้งท้องได้ ๒ วัน ความห่างระหว่าง pubic bones ทั้งสอง ตรง pubic symph-
 ysis นั้น ใคนสกลงให้เห็นโดยฟิล์มเอ็กซ์เรย์ว่าห่างกันเพียง ๐.๒๕ มม. เท่านั้น สิบสามวัน-



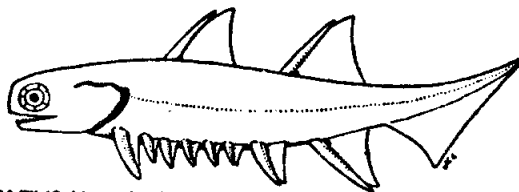
LOBED FINS (Latimeria)



FIN FOLD FINS (Cladoseleche)



RAY FINS (Perch)



SPINY FINS (Acanthodian)

Fig. 9-8. Varieties of fins of fishes.

ต่อมา ในวันคลอก ความห่างนี้จะกว้างถึง ๕.๖ มม.

ครีบ (FINS) ปลาที่มีขากรรไกรทั้งหมด จะมีทั้งครีบอก (pectoral fin) และครีบสะโพก (pelvic fin) ยกเว้นปลาไหลซึ่งไม่มีครีบสะโพก ครีบ (ไม่ว่าจะเป็นครีบคู่หรือครีบเดี่ยว) มีหน้าที่หลักเป็นเครื่องมือบังคับทิศทางและหางเสือ มากกว่าทำให้เคลื่อนที่ แต่อย่างไรก็ตามมันก็ช่วยทำให้เคลื่อนที่เป็นอย่างมากในปลา ๒-๓ ชนิดที่มีร่างกายแข็งแรงที่ผิดปกติ มีน้อยมากที่ครีบสะโพกไปอยู่ข้างหน้าครีบอก

ในปลาตัวผู้บางชนิด ครีบสะโพกได้เปลี่ยนไปโดยการเพิ่มกระดูกขึ้นมาหลายชิ้นเพื่อ

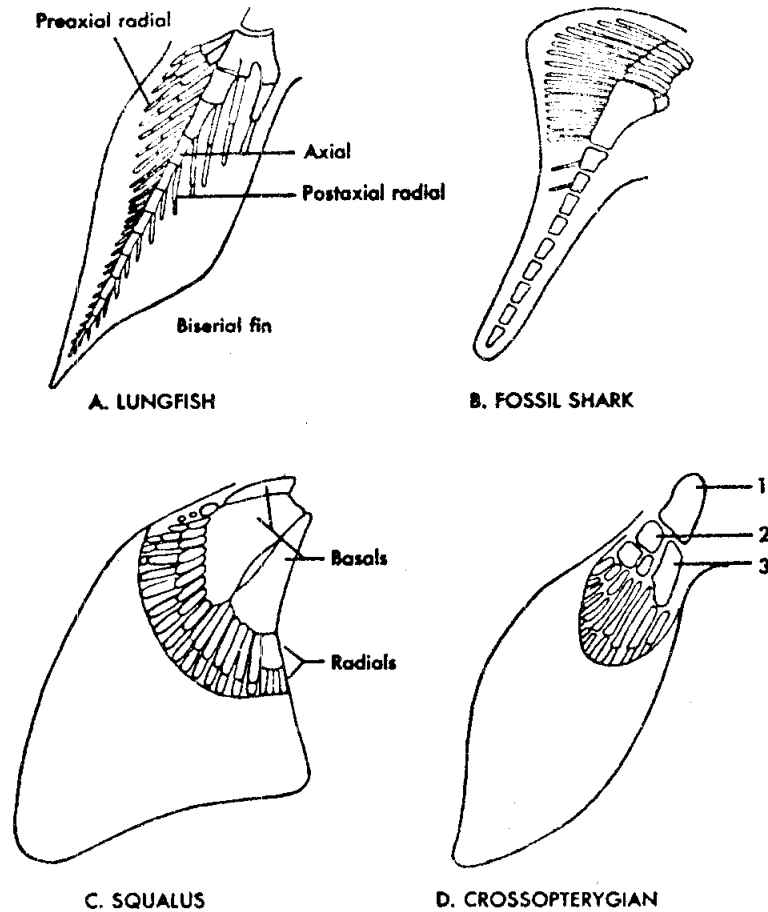


Fig. 9-9. Selected fin skeletons, reoriented. A, Pelvic fin of *Neoceratodus*, a living lobe-finned fish. B and C, Pectoral fin fold fins of sharks. D, Pectoral fin of a fossil crossopterygian. 1 to 3 are equivalent by position to the humerus, ulna, and radius of a tetrapod limb.

รวมเป็นอวัยวะช่วยถ่ายสเปิร์ม (intromittent organ) ใต้น้ำ claspers ในปลากระดูกกรูมและ chimaeras (รูป ๔-๖) และ gonopods ในปลากระดูกแข็ง อวัยวะเหล่านี้ถูกสอดเข้าไปในช่องเพทของตัวเมีย ซึ่งเป็นช่องที่สเปิร์มถูกฉีดเข้าไป

กระดูกที่เป็นโครงสร้างของครีบคั้น มีแตกต่างกันมากมาย Lobed fins (รูป ๔-๘, *Latimeria*) มีแกนกลาง (central axis) ที่ประกอบด้วยกระดูกอ่อนหรือกระดูกแข็งเป็นข้อ ๆ (รูป ๔-๘, A) มีกระดูก radials ยึดติดอยู่กับกระดูกแกนกลางทั้งทางด้านหน้า (anterior หรือ preaxial radials) และทางด้านหลัง (posterior หรือ postaxial radials) สภาพเช่นนี้เรียกว่าเป็น biserial fin. Dermal fin rays ขึ้นจาก radials ไปถึงขอบของครีบ Biserial fins นี้เป็นแบบที่โบราณมาก Fin fold fins (รูป ๔-๘, *Cladoseleche*) มีฐานกว้างและเป็นลักษณะของปลากระดูกกรูม โครงกระดูก (รูป ๔-๘, B และ C) ประกอบด้วยแถวของ basal cartilages จำนวน ๑-๕ ชิ้น และ radials ทางด้านนอกอีก ๑ หรือ - หลายแถว ก้านครีบช่วยให้ครีบแข็งแรงทางด้านนอก ชนิดที่ ๓ ใต้น้ำ ray fin (รูป ๔-๘, perch) กระดูกที่ให้ความแข็งแรงแก่ครีบชนิดนี้ได้แก่ก้านครีบเป็นส่วนใหญ่ (รูป ๔-๑๐) ระหว่าง girdle และ rays อาจจะมี radials อยู่ แต่กระดูกอันหลังนี้ไต่หายไป ในปลากระดูกแข็งยุคใหม่กว่าบางชนิด Spiny fins ของ acanthodians (รูป ๔-๘) จะไต่กลาวถึงต่อไป

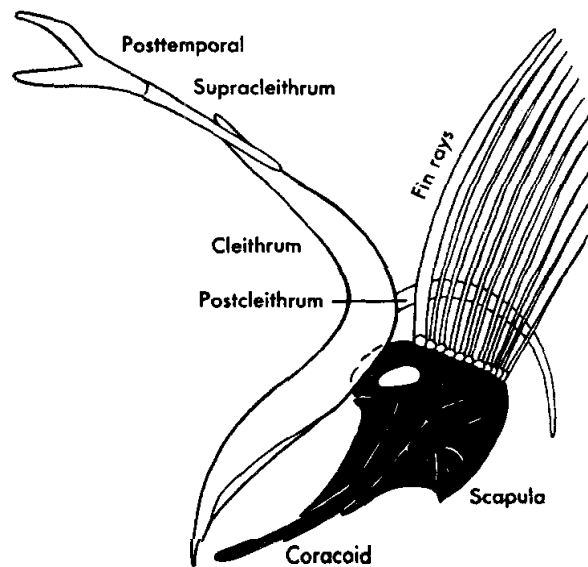
ก้านครีบนั้นเป็นเส้นที่หักงอได้ ซึ่งถูกสร้างขึ้นโดยเคอรัมีนและทำให้ครีบแข็งแรงทางด้านนอกของโครงกระดูกภายใน (endoskeleton) ในปลากระดูกกรูม ก้านครีบเรียกว่า ceratotrichia เพราะว่าเป็นเส้นใย (fibrous) ในปลากระดูกแข็ง ก้านครีบเรียกว่า lepidotrichia เพราะประกอบด้วย dermal scales ที่เปลี่ยนแปลงไปซึ่งเชื่อมปลายคอดปลาย

นอกจากครีบคู่แล้ว ปลาส่วนใหญ่ยังมีครีบเดี่ยว (unpaired หรือ median fins) ซึ่งช่วยป้องกันไม่ให้เกิดการหมุนหรือเฉไปในระหว่างว่ายน้ำอยู่ อีกด้วย ในปลาวัยอ่อนบางชนิด ครีบเดี่ยวจะเกิดเป็นแผ่นยื่นที่ต่อเนื่องกันทั้งด้านบนและด้านล่างรอบปลายหางโดยไม่มีรากคอด ซึ่งแสดงว่าสภาพเช่นนี้อาจจะเป็นสภาพขั้นต่ำก็ได้ ปลาเค็มวัย โดยปกติจะมีครีบบน

(dorsal fins) ๑ หรือ ๒ อัน ครีบหาง (anal fin) ทางด้านล่าง ๑ อันอยู่
ถัดจาก anus หรือ vent ไป และครีบหาง (caudal fin) อีก ๑ อัน ครีบบน
อาจจะลดขนาดลงหรือหายไปหรืออาจจะไม่เป็นชุดเดียวกันก็ได้ ครีบหางอาจจะหายไปโดยเฉพาะ
อย่างยิ่งในปลาที่อาศัยอยู่ตามก้นน้ำ ครีบหางในปลากระดูกแข็ง บางทีก็เปลี่ยนไปเป็นอวัยวะ
ถ่ายสเปิร์มในตัวผู้ หรือไปเป็น ovipositor ในตัวเมีย

ครีบเคี้ยวมีโครงกระดูกที่ประกอบด้วย radials ยาว ๆ (หรือทั้ง basals
และ radials) ซึ่งฝังอยู่ในแผ่นเนื้อเยื่อเกี่ยวพันทางด้านบนของ neural spines หรือทาง
ด้านล่างของ hemal spines ก้านครีบยื่นจาก radials ไปถึงขอบของครีบ

ขาของสี่ขาสัตว์ (TETRAPOD LIMBS) ขาของสี่ขาสัตว์ ทั้งขาหน้าและ
ขาหลัง ประกอบด้วย ๕ ส่วน (ตาราง ๕-๑ และรูป ๕-๑๑) โครงกระดูกที่อยู่ภายในส่วนที่
เป็น homologous กันจะเหมือนกันมาก โดยไม่คำนึงถึงความแตกต่างของคำ เช่น แขน ขา
ปีก และขาใบพาย เป็นต้น การเปลี่ยนแปลงเพื่อปรับตัวนั้น ส่วนใหญ่จะเกี่ยวกับการลดจำนวน
(ยากมากที่จะมีการเพิ่ม) ของกระดูกของมือหรือเท้า



MODERN FIN SKELETON

Fig. 9-10. Pectoral girdle and fin skeleton of a teleost (ribbonfish). Replacement bones are black.

Table 9-1. Homologous segments in anterior and posterior limbs of tetrapods

ANTERIOR LIMB		POSTERIOR LIMB		
Name of segment	Skeleton	Name of segment	Skeleton	
Upper arm (brachium)	Humerus	Thigh (femur)	Femur	
Forearm (antebrachium)	Radius and ulna	Shank (crus)	Tibia and fibula	
Hand (manus)	Wrist (carpus)	Foot (pes)	Ankle (tarsus)	Tarsals
	Palm (metacarpus)		Instep (metatarsus)	Metatarsals
	Digits		Digits	Phalanges

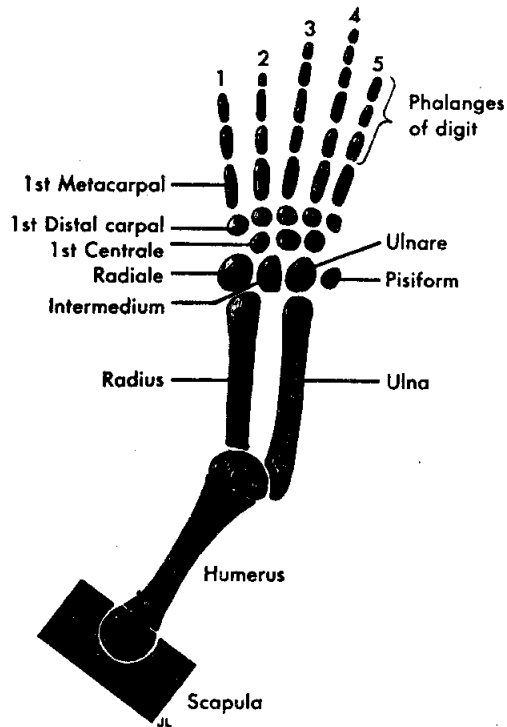


Fig. 9-11. Basic pattern of a right anterior limb, viewed from above, palm down. 1 to 5, First to fifth digits.

สัตว์สี่เท้าชนิดที่ขาโคหลาย
ไปหนึ่งคู่ หรือทั้งสองคู่ พวกที่ไม่มีขาเลย
โคแก่ งูคิน งูส่วนใหญ่ และ lizards ที่
คล้ายงู พวกที่มีแค่ขาหน้าเท่านั้นโคแก่
sirens (urodeles ในครอบครัว Si-
renidae), lizard Bipes (= Chi-
rotos) และพะยูน Lizards นอย-
ชนิดและนกที่บินไม่โค่นอยชนิด จะมีแค่ขาหลัง
เท่านั้น และพวกงูเหลือมจะมีร่องรอยอยู่ภาย
นอก ปลาวาฬจะไม่มร่องรอยของขาหลัง
อยู่ที่ภายนอกเลย แต่บางทีก็มีร่องรอยฝังอยู่
ภายในผนังร่างกาย มีตัวอย่างมากมายที่
ขาเค็ม้วยโคหลายไป แต่มีปุ่มขาคัพจะเกิดขึ้น-
ชั่วคราว และไม่เจริญ

และสัน และยื่นออกมาเป็นมุมฉากกับร่างกาย ท่าทางเช่นนี้พบอยู่ในพวกสัตว์สี่เท้าชั้นต่ำมาก-
มาย แต่ในสัตว์เลื้อยคลานส่วนใหญ่และในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนม โคมีการหมุนของระยางค์เข้า
หาร่างกาย เลยทำให้แกนความยาวของ humerus และ femur เกือบขนานกับกระดูกสันหลัง
มากยิ่งขึ้น ก้นเหยียดหัวเข้าจึงหันไปทางหัว และข้อศอกจึงหันไปทางหาง (รูป ๙-๒๒, A)
ขาที่มีการจัดระเบียบแบบนี้จะช่วยลดการสั่นสะเทือนโคคี่ขึ้นมาก นอกจากนั้นมันยังทำให้กำลัง

ขาของสัตว์สี่เท้ายุคแรกนั้นใหญ่

คานงักระหว่างโครงกระดูกแกนกลางและระยางเพิ่มขึ้นอีกด้วย ซึ่งเป็นผลให้ความเร็วและความ
แคลวคล่องเพิ่มขึ้นมาก การจัดระเบียบเช่นนี้เป็นขั้นที่จำเป็นเพื่อไปสู่การมีสองขาในสัตว์เลี้ยง
คาน

โครงกระดูกของขาหน้า (skeleton of the anterior limbs)

Humerus (กระดูกต้นแขน) Humerus คือกระดูกของแขนส่วนบน หัว
(head) ของกระดูกต้นแขนยึดกับ scapula ใน glenoid fossa ปลายคานนอก
(distal end) ยึดกับ ulna ในแอ่งที่เรียกว่า semilunar notch ในสัตว์ชั้นสูง
กระดูกต้นแขนยังยึดกับ radius อีกด้วย

กระดูกต้นแขนของสัตว์สี่เท้าทั้งหมด จะมีความคล้ายคลึงกันมากกว่าความแตกต่าง
(รูป ๘-๑๒) ความแตกต่างกันในคานความยาว เส้นผ่าศูนย์กลาง และรูปร่าง นั้นเป็นการ
เปลี่ยนแปลงเพื่อปรับตัว เช่นกระดูกต้นแขนที่มีลักษณะแปลกของตัวตุ่น จะมีส่วนขยายสำหรับ
การยึดของกล้ามเนื้อขนาดใหญ่ ๆ ที่ใช้สำหรับขุดดิน

กระดูกต้นแขนมีส่วนต่าง ๆ ดังต่อไปนี้มากมาย คือ tuberosities, ridges,
condyles, และส่วนเกินอื่น ๆ อีก เพื่อเป็นที่ยึดของกล้ามเนื้อระยาง ในบางสปี-
ชีส์จะมีช่อง supracondyloid foramens จำนวน ๑ หรือ ๒ ช่องอยู่ใกล้กับปลายคาน
นอกเพื่อการส่งผ่านของเส้นเลือดและเส้นประสาทไปสู่มือ กระดูกทั้งหมดจะมี nutritive
foramens ซึ่งส่งผ่านเส้นเลือดและเส้นประสาทเข้าไปภายในของกระดูก

Radius และ ulna (กระดูกปลายแขน) Radius และ ulna คือกระดูก
ของปลายแขน Radius คือชิ้นที่อยู่คานหน้า (preaxial หรือ anterior ele-
ment) ซึ่งยึดกับ humerus และ ulna ทางคานลำตัว และยึดกับกระดูกข้อมือทางคานปลาย
ข้างเดียวกับหัวแม่มือ Radius มีน้ำหนักส่วนใหญ่ของร่างกาย Ulna คือชิ้นที่อยู่คาน
หลัง (postaxial element) ซึ่งยึดกับ humerus และ radius ทางคานลำตัว และ
ยึดกับกระดูกข้อมือทางคานปลายข้างเดียวกับนิ้วก้อย Ulna ยาวกว่า radius ท่อน-
กระดูก ulna อาจจะเชื่อมกับ radius ในระหว่างการเจริญของคัพภะ (สัตว์มีกีบเท้า) หรือ
อาจจะไม่เจริญเลยก็ได้ (คางคาว)

พื่นที่อยู่ระหว่างกระดูก radius และ ulna คือเอ็น interosseous

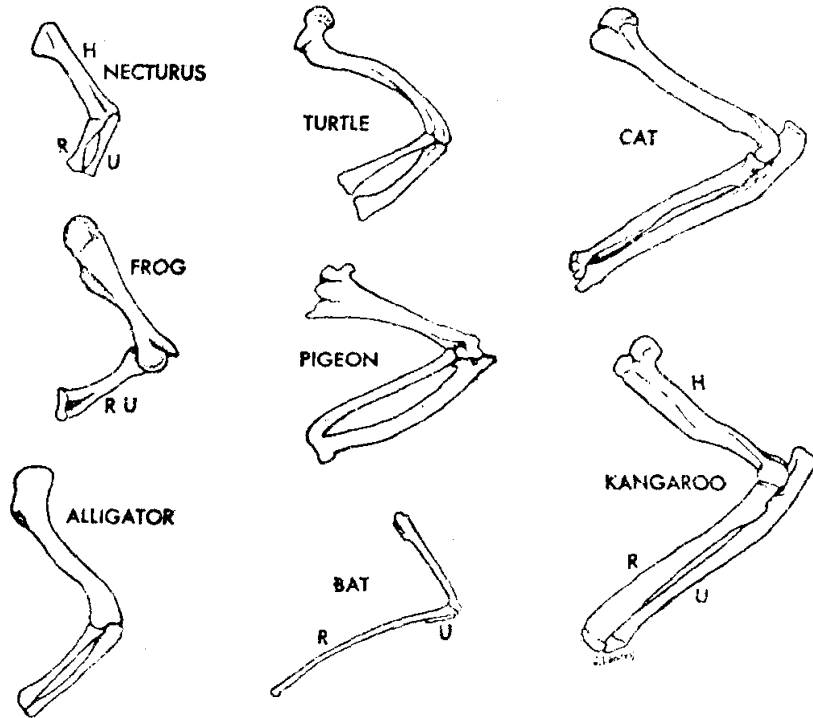


Fig. 9-12. Humerus, radius, and ulna of the left forelimb of representative tetrapods, lateral views. H, Humerus; R, radius; U, ulna. In the frog the radius and ulna have united to form a radioulna, RU. In the bat the ulna is vestigial.

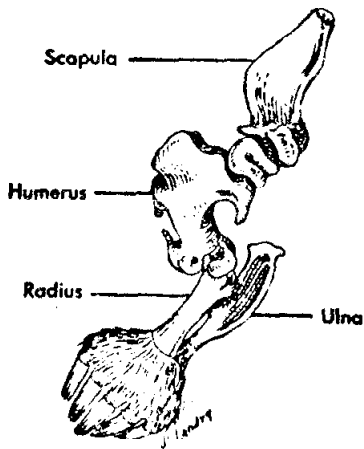


Fig. 9-13. Right anterior limb of a mole, which has been modified for digging. This is a medial view! The palms of the mole turn outward from the body.

ligament ซึ่งบางครั้งก็ ossifies เป็นกระดูกแข็ง ในคน เอ็นนี้จะสมบูรณ์ และอ่อน จงวางปลายแขนและมือของท่าน ลงบนนิวราบและคว่ำมือลง (pronation) แล้วจงหงายมือขึ้น (supination) มีสัตว์น้อยชนิดที่สามารถกระทำเช่นนั้นได้ (เพราะ interosseous ligament) ในกบ เต็มวัย เอ็นนี้จะถูก ossified เสียจน กลายเป็นกระดูกเพียงชิ้นเดียวคือ radio-ulna

Table 9-2. Synonymy of carpal bones

TERMS PREFERRED BY COMPARATIVE ANATOMISTS	NOMINA ANATOMICA*	ANGLICIZED NAMES AND SYNONYMS
Radiale	Os scaphoideum	Scaphoid, navicular
Intermedium	Os lunatum	Lunate, lunar, semilunar
Ulnare	Os triquetrum	Triquetral, cuneiform
Pisiform	Os pisiforme	Pisiform, ulnar sesamoid
Centralia (0 to 3)	Os centrale	Centrale
Distal carpal 1	Os trapezium	Trapezium, greater multangular
Distal carpal 2	Os trapezoideum	Trapezoid, lesser multangular
Distal carpal 3	Os capitatum	Capitate, magnum
Distal carpal 4 } Distal carpal 5 }	Os hamatum	Hamate, unciform, uncinat

*Terms approved by the Eighth International Congress of Anatomists at Wiesbaden in 1965.¹⁹⁴

Manus ข้อมือ (wrist), ฝ่ามือ (palm), และนิ้วมือ (digits) ประกอบกันขึ้นเป็นหน่วยที่ทำหน้าที่ไค คือ มือ (hand หรือ manus) มือของพวกสัตว์สี่เท้า นั้นเป็นแบบเดียวกันหมดคือน่าตั้ง

โครงกระดูกของข้อมือ หรือ carpus จะคงที่มากที่สุดของบริเวณต่าง ๆ ของมือ ในแบบทั่ว ๆ ไป carpus จะประกอบด้วยกระดูกข้อมือ (carpal bones) สามแถวด้วยกันคือ (๑) แถวแรก มี radiale ที่ฐานของ radius, ulnare ที่ฐานของ ulna และ intermedium ที่อยู่ระหว่าง radiale และ ulnare ที่ค้ำข้าง (หรือค้ำหลัง) ของแถวแรก (proximal row) ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมส่วนใหญ่คือกระดูก pisiform ซึ่งเป็น sesamoid bone (๒) แถวกลาง ประกอบด้วย centralia (เอกพจน์ centrale) จำนวน ๑-๓ ชิ้น (๓) แถวปลาย (distal row) ประกอบด้วย distal carpals ๕ ชิ้น โดยให้เป็นหมายเลข ๑ ถึง ๕ เริ่มจากทางค้ำนิ้วหัวแม่มือ (medial หรือ anterior) ในตาราง ๕-๒ คือลิสต์รายชื่อของกระดูกข้อมือ

กระดูกฝ่ามือ (metacarpals) ประกอบกันขึ้นเป็นโครงกระดูกของฝ่ามือ (palm) ในสภาพขั้นต่ำ จำนวนชิ้นของกระดูกข้อมือแถวปลายและของกระดูกฝ่ามือ จะเท่ากับจำนวนนิ้ว (digits)

นิ้วแต่ละนิ้วประกอบด้วยกระดูกนิ้ว (phalanges) เรียงเป็นแถว สุกของกระดูกนิ้วชั้นต่ำที่เริ่มต้นด้วยนิ้วหัวแม่มือ มักจะให้ เป็นหมายเลขดังนี้คือ ๒-๓-๔-๕-๖ ซึ่งเป็นสุกร

ของสัตว์สี่ขาคณะชั้นต่ำ

การเปลี่ยนแปลงของ manus (ยกเว้นในบางกรณี) นั้นเกี่ยวข้องกับ การลดจำนวนของกระดูก โดยการหายไปหรือการรวมกันในการวิวัฒนาการ การเปลี่ยนแปลงที่พบน้อยได้แก่การยาวขึ้นหรือการสั้นเข้าที่ไม่เป็นสัดส่วนของกระดูกบางชิ้น กรณีที่พบน้อยที่สุดได้แก่การเพิ่มจำนวนของกระดูกนิ้ว (phalanges)

ชั้นกระดูกที่แสดงให้เห็นถึงการหายไปหรือการรวมกัน (กระดูกมือ) เป็นพวกแรกคือ centralia กระดูกเหล่านี้โคลดจำนวนลงหรือหายไปทั้งหมดในสัตว์สี่เท้ายุคใหม่ส่วนใหญ่ การรวมกันของกระดูกข้อมือแถวปลายชั้นที่ ๔ และ ๕ (พบบ่อย) กลายเป็นกระดูกชิ้นเดียวคือ hamate bone นิ้วมืออาจจะลดจำนวนลง และกระดูกฝ่ามือที่อยู่ตรงกับนิ้วที่หายไปนั้นก็จะเหลือเป็นเพียงร่องรอยหรือหายไปด้วย

ใน amphibians ยุคใหม่ อย่างน้อยที่สุดก็มีนิ้ว ๕ และกระดูกฝ่ามือ ๕ ชั้น โคลดขนาดลงหรือหายไป (รูป ๔-๔, กข) แต่อย่างไรก็ตาม ร่องรอยของนิ้วที่หายไปหรือกระดูกฝ่ามือของนิ้วนี้ ยังคงเหลืออยู่ในหลายสปีชีส์ของกบ (Rana catesbeiana และ R. temporaria) สมาชิกของ genus Amphiuma มีนิ้วจำนวน ๖-๗ นิ้ว

กระดูกข้อมือหลายชิ้นได้หายไปโดยการรวมกันหรือหายไปใน amphibians ยกตัวอย่างเช่น ในกบและ Necturus ซึ่ง intermediate และ ulnare จะรวมกัน และมี centrale เพียงชิ้นเดียว ส่วน distal carpals นั้นมี ๓ ชิ้น

เนื่องจาก Necturus พร้อมทั้ง amphibians ยุคใหม่อื่น ๆ มีนิ้วมือเพียง ๔ นิ้วเท่านั้น ดังนั้นจึงมักจะถือว่านิ้วแรก (นิ้วหัวแม่มือ) ได้หายไป จากการถือเช่นนี้ กระดูก distal carpals ทั้ง ๓ ชิ้นจึงได้แก่ (เริ่มจากด้าน radial) (รูป ๔-๕) carpal 2, carpal 3, และ hamate (carpals 4 + 5) แต่อย่างไรก็ตาม นิ้วมือที่ ๕ (แทนที่จะเป็นนิ้วหัวแม่มือ) อาจจะหายไป (รูป ๔-๕) ซึ่งในกรณีนี้กระดูก distal carpals ทั้ง ๓ อาจจะแทน prepollex (กระดูกพิเศษชิ้นหนึ่ง ซึ่งบางครั้งจะเกิดขึ้นใกล้ ๆ กับ นิ้วหัวแม่มือหรือ pollex), carpals 1 + 2, และ carpals 3 + 4. (Carpal 5 อาจจะหายไป) ทฤษฎีนั้นตั้งอยู่บนรากฐานแห่งความจริงที่ว่า กระดูกที่ชื่อว่า P ในรูป ๔-๕ นั้น ไม่มีกล้ามเนื้อยึด P ไว้กับนิ้ว และกล้ามเนื้อจากนิ้วแรกและนิ้วที่สองนั้นไปยึดชิ้นที่ ๒ ของ-

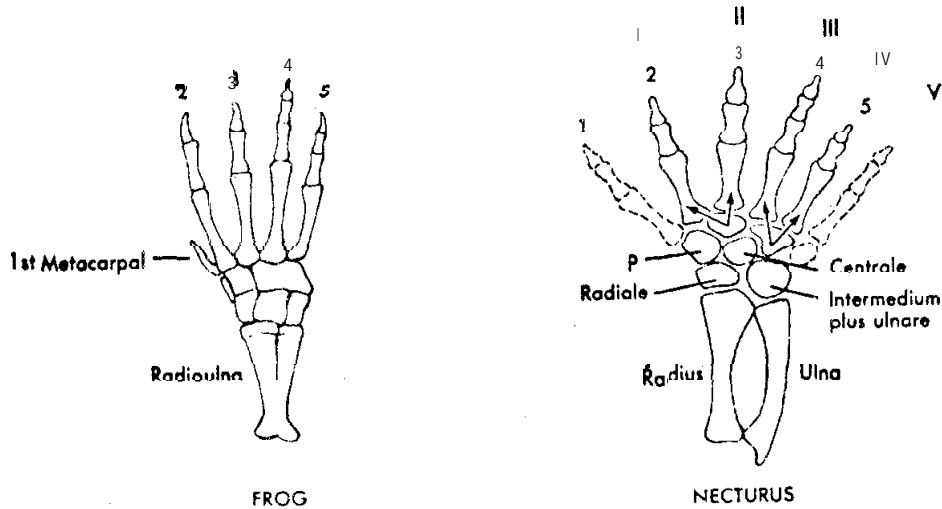


Fig. 9-14. Hands of *Rana catesbeiana* and *Necturus*, dorsal views. Which finger is missing in *Necturus*? The Arabic numerals suggest that the thumb, 1, is missing and the little finger, 5, is present, as in many mammals. The Roman numerals suggest that the thumb, I, is present and the little finger, V, and last distal carpal and metacarpal are missing. Arrows indicate existing muscle attachments. Broken lines represent nonexistent elements, one of which has been lost. P, Prepollex or second distal carpal, depending on interpretation.

กระดูก distal carpals ซึ่งมี ๓ ชั้น (carpal ชั้นที่ ๒ มักส่อว่ามาจากศูนย์สร้างกระดูก ๒ แห่ง)

สัตว์เลื้อยคลาน สัตว์กินแมลง และไพรเมท มีแนวโน้มที่จะคงไว้ซึ่งการมี ๕ นิ้ว ดังนั้นจึงมักจะมีกระดูกฝ่ามือ ๕ ชั้น และมีกระดูกข้อมือครบชุดยกเว้น centralia (รูป ๔-๑๕, เคา, คน) แต่อย่างไรก็ตาม กระดูกข้อมือในจระเข้ได้ลดจำนวนลงเหลือเพียง ๕ ชั้น การคงไว้ซึ่ง centrale เต็มวัยนั้น เป็นลักษณะของสัตว์เลื้อยคลานวัยนั้นมามากมาย รวมทั้งถึงส่วนใหญ่ด้วย Centrale อาจอยู่ในแถวปลายของกระดูกข้อมือ หรือ (เช่นในแมว) อาจจะรวมกับ radiale และ intermedium ไปเป็นกระดูกที่มีจุดกำเนิด ๓ แห่ง (scapholunar) เป็นครั้งแรกที่ทารก (ก่อนเกิด) ของคนจะมี centrale

การเปลี่ยนแปลงเพื่อปรับตัวที่สำคัญ ๆ ของมือ ในการเปลี่ยนแปลงต่าง ๆ ของมือนั้นได้แก่ เพื่อการบิน เพื่อชีวิตในมหาสมุทร เพื่อการมีเท้าไว หรือเพื่อการขุดรู ฯลฯ ซึ่งจะได้อธิบายพอเป็นสังเขป

การปรับตัวเพื่อการบิน การปรับตัวที่เกี่ยวข้องกับการบินในนกนั้น เป็นผลให้มีการหายไปของกระดูกมือบางชิ้น และการรวมกันของชิ้นอื่น ๆ กล้ามเนื้ออก (pectoral muscles) ที่ไปยึดอยู่บน humerus เป็นส่วนใหญ่ นับเป็นตัวให้พลังเพื่อการบิน ส่วนชนที่มักจะฝังอยู่ใน ulna นั้น มีความจำเป็นสำหรับการลอยตัว ดังนั้น มือจึงมีบทบาทน้อยในการบิน (รูป ๔-๖) นอกจากที่กล่าวมาแล้วนี้ ขาของสัตว์สี่เท้าจะมีส่วนประกอบแบบเดียวกัน โดยเฉพาะอย่างยิ่งในคัททะเล มีกระดูกข้อมือ ๒ ชิ้นในแถวแรก (รูป ๔-๗) และ ๓ ชิ้นในแถวปลาย ขณะที่การเจริญเติบโตดำเนินอยู่นั้น กระดูกแถวปลาย ๓ ชิ้นจะรวมกับกระดูกฝ่ามือ ๓ ชิ้น แล้วกลายเป็นกระดูก carpometacarpus เพียงชิ้นเดียว กระดูกชิ้นนี้เกี่ยวข้องกับการบินอย่างไร ยังไม่เป็นที่ทราบ นิ้ว ๓ นิ้ว (คัททะเลของนก terns มี ๔ นิ้ว) ที่ได้รับถ่ายทอดมาจากบรรพบุรุษที่เป็นสี่เท้าคานานั้น มักจะยังคงมีอยู่ และมักจะมีกรงเล็บด้วย จำนวนข้อของกระดูกในแต่ละนิ้วได้ลดจำนวนลง

การบินใน pterosaurs ที่บินได้ซึ่งสูญพันธุ์ไปแล้วนั้น มีส่วนในการเปลี่ยนแปลงของมือที่แตกต่างไปจากของนก กล่าวคือ ๓ นิ้วแรกจะเป็นเพียงขออนาคเล็กเพื่อเกี่ยวติดกับหน้าขา นิ้วที่ ๔ นั้นยาวมาก คือยาวเท่ากับความยาวของร่างกาย และประกอบด้วยกระดูกนิ้วยาว ๆ ๔ ข้อด้วยกัน ซึ่งเป็นโครงยึดที่สำคัญของเยื่อปีก (patagium) สัตว์สี่เท้าคานาเหล่านี้สามารถบินได้นาน แต่ขี้เกียจมากเมื่ออยู่บนดิน

ปีกชนิดนี้ (patagial wing) ยังวิวัฒนาการอยู่ในค้างคาวด้วย กระดูกฝ่ามือและกระดูกนิ้วมือของ ๔ นิ้วสุดท้ายจะยาวมากทั้งหมด (รูป ๔-๘) และอยู่ในเยื่อปีก นิ้วหัวแม่มือที่สั้นนั้นแยกอยู่อย่างอิสระ และใช้เพื่อยึดร่างกายไว้กับพื้นผิวโดยห้อยหัวลง กระดูกข้อมือ ๓ ชิ้นของแถวแรกจะรวมกัน ใน lemurs ที่บินได้ (ซึ่งไม่บิน แต่ร่อน) patagium จะเจริญไม่คอยคี่ แม้วามีจะมีเยื่อซึ่งระหว่างนิ้วก็ตาม แต่นิ้วมือไม่ยาว การมี patagium เกิดขึ้นในสปีชีส์ที่ไม่มีความสัมพันธ์กัน อย่างในกรณีของ pterosaurs และค้างคาวนั้น เป็นตัวอย่างอันหนึ่งของวิวัฒนาการที่เรียกว่า evolutionary convergence

การปรับตัวเพื่อชีวิตในทะเล มือของ ichthyosaurs, plesiosaurs, เต่าทะเลบางชนิด นกเพนกวิน ปลาวาฬ พะยูน แมวน้ำ และสิงโตทะเล แสดงการเป็น convergence ซึ่งเป็นผลของการเปลี่ยนแปลงเพื่อปรับตัวสำหรับชีวิตในทะเล ระบุ-

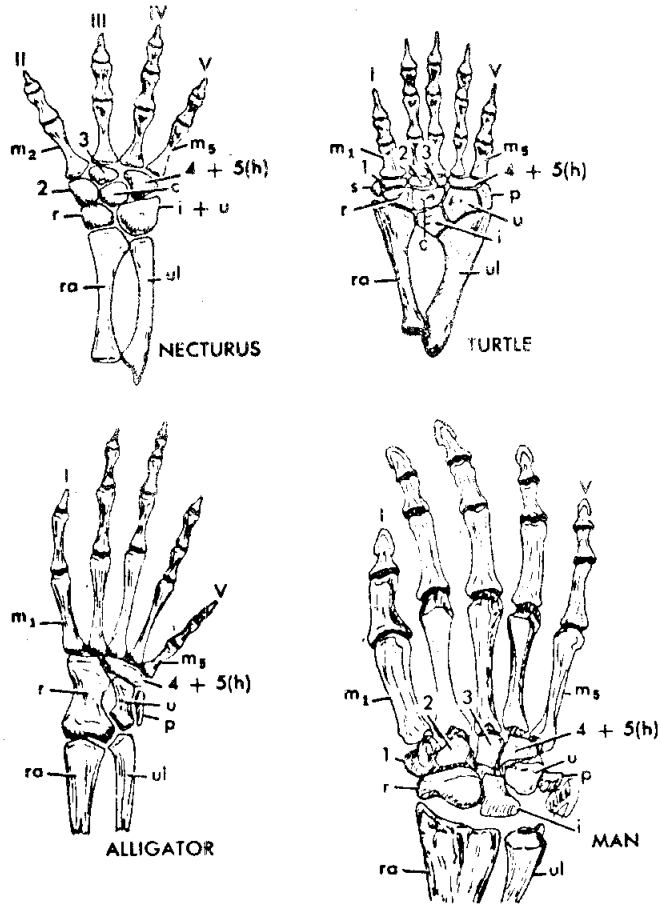


Fig. 9-15. Right hand of necturus, turtle, alligator, and man, dorsal views. *c*, Centrale; *h*, hamate; *i*, intermedium; *m*₁, *m*₂, and *m*₃, metacarpals; *p*, pisiform; *r*, radiale; *ra*, radius; *s*, radial sesamoid; *u*, ulnare; *ul*, ulna; 1 to 5, distal carpals; I to V, digits. The alligator has an additional distal carpal that cannot be seen in dorsal view.

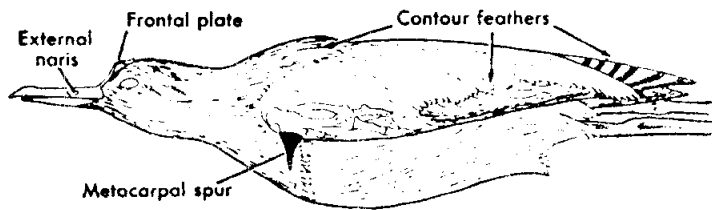


Fig. 9-16. Mexican Jaçana, showing the skeleton of the manus within the wing.

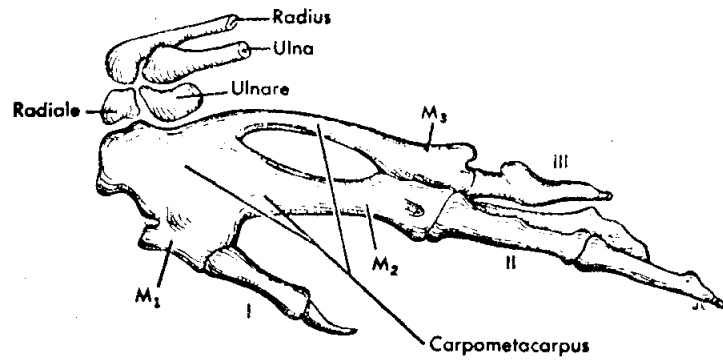


Fig. 9-17. Left manus of a bird. I to III, Digits; M₁ to M₃, metacarpals fused at their bases with three carpals to form a carpometacarpus. For position of the manus in the wing, see Fig. 9-16.

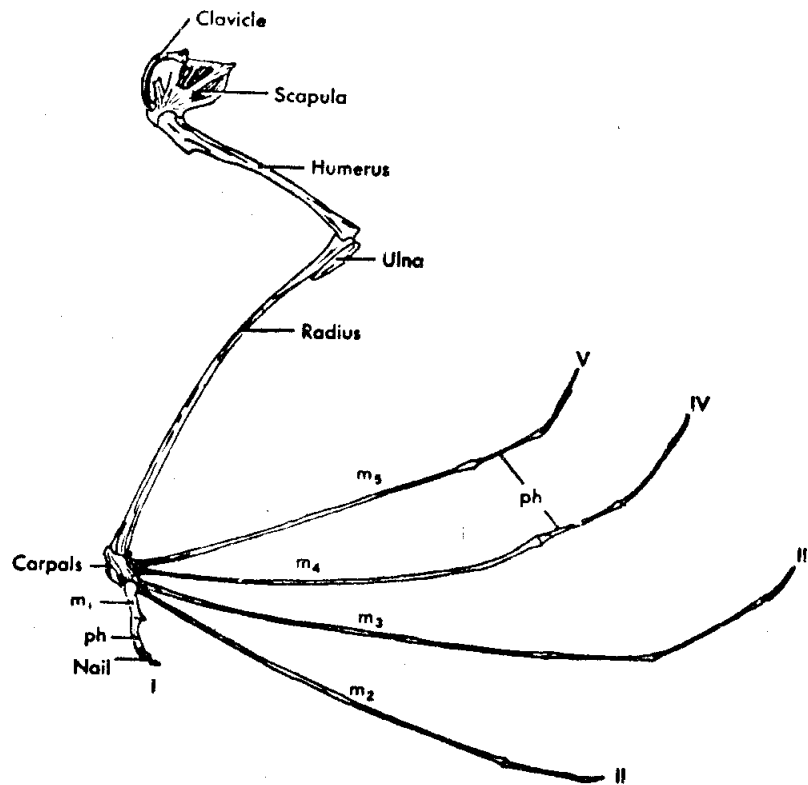
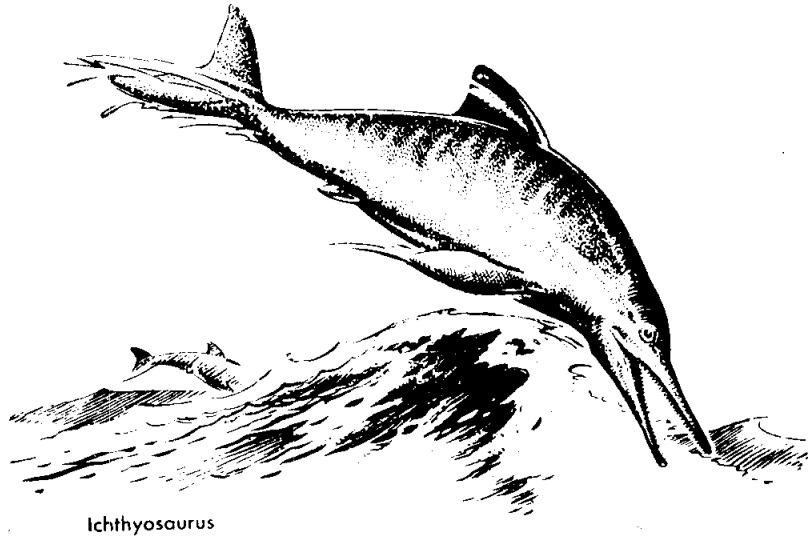
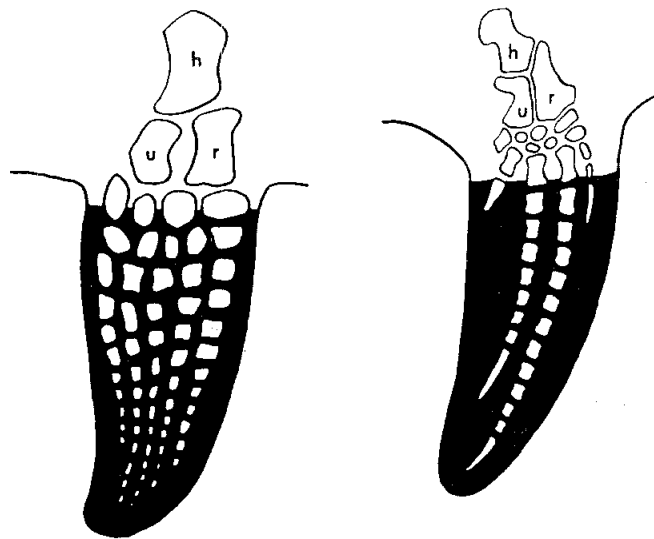


Fig. 9-18. Right pectoral girdle and anterior limb of a bat. m₁ to m₅, Metacarpals, ph, phalanges; I to V, digits.



Ichthyosaurus

Fig. 9-19. Jurassic and Cretaceous ocean-dwelling reptile, ranging up to 10 feet or more in length. (From Colbert: *Evolution of the vertebrates*, ed. 2, New York, 1969, John Wiley & Sons, Inc.)



A. ICHTHYOSAUR

B. DOLPHIN

Fig. 9-20. Convergent evolution in anterior limbs. **A**, Extinct, water-dwelling reptile. **B**, Water-dwelling mammal. **h**, Humerus; **r**, radius; **u**, ulna.

ย่างคู่หน้าของสัตว์เหล่านี้ได้กลายเป็นใบพาย (paddles) ระวังนั้นแบน สั้น และแข็งแรง และในหลายสปีชีส์ จำนวนของกระดูกนิ้วได้เพิ่มขึ้นมาก ใน Ichthyosaurus ใบพายที่อาศัยอยู่ในน้ำ (รูป ๙-๑๙ และ ๙-๒๐) ซึ่งเป็นสัตว์เลี้ยงกลานขนาดใหญ่ของมหาสมุทร มีกระดูกนิ้วมือมากถึง ๒๖ ข้อต่อ ๑ นิ้ว หรือมากกว่า ๑๐๐ ชิ้นในมือข้างเดียว ปลาโลมาก็มีการเปลี่ยนแปลงแบบเดียวกันนี้ แต่อย่างไรก็ตาม ชิ้นกระดูกที่อยู่ภายในขาใบพาย (flipper) ของพวกที่ว่ายน้ำอื่น ๆ จะคล้ายกับแบบฉบับของสัตว์สี่เท้าชั้นต่ำมาก (ปลาวาฬที่มีจะงอยปาก รูป ๙-๒๑) สัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนมที่อาศัยอยู่ในน้ำบางชนิด ไม่ได้ทิ้งร่องรอยของซากุหลังไว้ให้เห็นเลย (รูป ๙-๒๒)

การปรับตัวเพื่อการมีเท้าไว (SWIFT-FOOTEDNESS) สัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนมที่มี ๕ นิ้ว (ทั้งมือและเท้า) มักจะเป็น plantigrade นั่นคือมีเท้าแบนราบ ฝ่ามือ ข้อมือ และนิ้วมือ (และกระดูกฝ่าเท้า และข้อเท้า) ทั้งหมดนี้จะวางอยู่บนพื้นไม่มากนัก (รูป ๙-๒๓, ลิง) นี่คือนิ้วตัวอย่างของชั้นต่ำ สัตว์กินแมลง ลิง เพร คน หมี และสัตว์อื่น ๆ อีกบางชนิด จะเดินและวิ่งในลักษณะเช่นนี้

สัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนม ซึ่งนิ้วหัวแม่มือได้ลดขนาดลงหรือหายไป (กระท่าย สัตว์ทะเล สัตว์กินเนื้อมากมาย ฯลฯ) มักจะเป็น digitigrade นั่นคือ นิ้วหนักของร่างกายจะตกอยู่



Fig. 9-21. Forelimb and pectoral girdle of a beaked whale. A remarkable resemblance to basic pattern remains, despite the fact that the limb has been modified to become a flipper. (Courtesy American Museum of Natural History, New York, N. Y.)

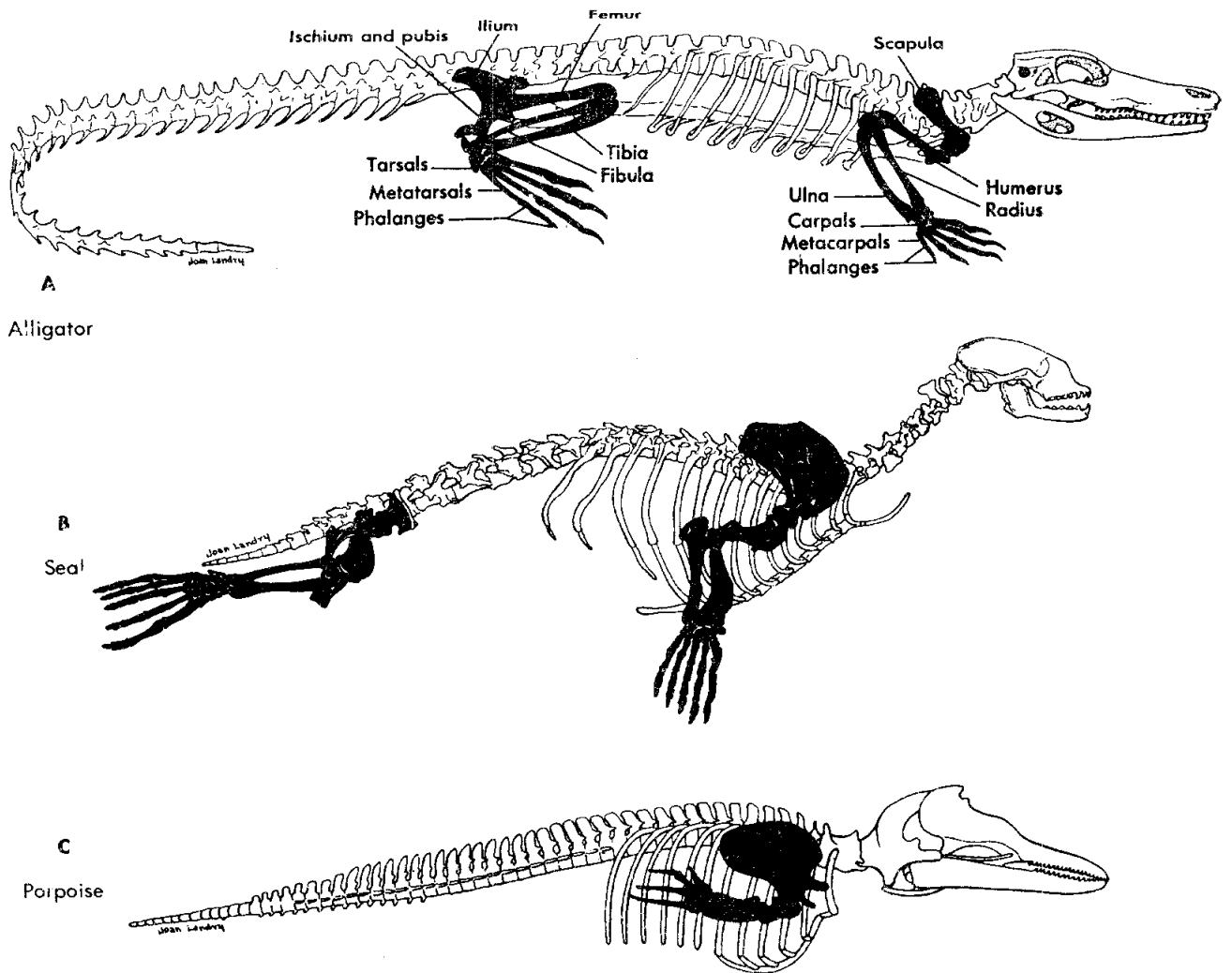
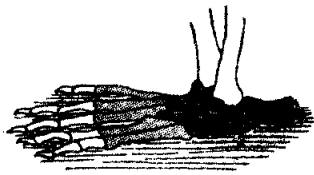


Fig. 9-22. A, Skeleton of a land-dwelling amniote. B and C, Skeletal adaptations for life in the water. Appendicular skeleton is shown in black. B is a "wriggling seal" (*Phoca*).

บนปลายของกระดูกฝ่ามือ (และกระดูกฝ่าเท้า) นิ้วของสัตว์พวกนี้จะแยกอยู่บนพื้นไม่มากนัก
 ส่วนข้อมือ (และข้อเท้า) จะยกสูงขึ้น (รูป ๔-๒๓, สุนัข) สัตว์ที่เป็น digitigrade จะมี "สปริง" ในการเดินมากกว่า และมักจะวิ่งได้เร็วกว่าสัตว์ที่เป็น plantigrade นอกจากนั้นมันยังเดินได้เงียบกว่า และคล่องแคล่วด้วย

การเปลี่ยนแปลงมากที่สุด ในการลดจำนวนของนิ้ว ของ และการเดินบนนิ้วที่เหลืออยู่จะพบได้ในพวก ungulates (สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมที่มีกีบเท้า) สัตว์เหล่านี้เดินบนปลาย-

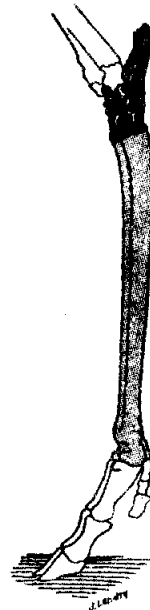
นิ้วมือ (และนิ้วเท้า) (รูป ๔-๒๓, กวาง)
 ซึ่งตามปกติจะมีจำนวน ๓, ๒, หรือแม้แต่
 ๑ นิ้ว น้อยมากที่จะมีถึง ๔ นิ้ว กรง
 เล็บที่ปลายของนิ้วจะหนาและแข็ง กลาย-
 เป็นกับเท้า (hoofs) ที่เหนียวมาก ซึ่ง



MONKEY

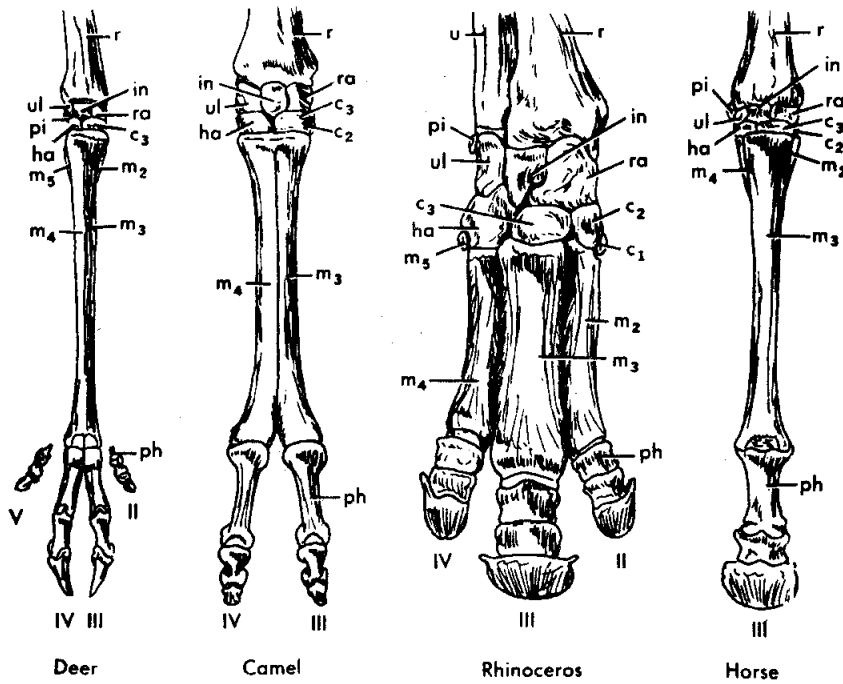


DOG



DEER

Fig. 9-23. Plantigrade, digitigrade, and unguligrade feet, from left to right. Ankle bones are black and metatarsals are gray.



ARTIODACTYLS

PERISSODACTYLS

Fig. 9-24. Right manus in several ungulates as seen from in front. c_1 to c_3 , Distal carpals 1 to 3; *ha*, hamate (distal carpal 4 + 5); *in*, intermedium; m_2 to m_5 , metacarpals 2 to 5; *ph*, first phalanx; *pi*, pisiform; *r*, radius; *ra*, radiale; *u*, ulna; *ul*, ulnare; I to V, digits.

รับน้ำหนักของร่างกายเอาไว้ กระดูกฝ่ามือที่ตรงกับนิ้วที่หายไปจะลดขนาดลงหรือหายไปด้วยเช่นกัน ส่วนกระดูกฝ่ามือที่เหลืออยู่จะมีขนาดยาวและมักจะรวมกัน (รูป ๙-๒๔, กวาง อูฐ และมา) แม้ว่าจะมีสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมพวก digitigrade ที่วิ่งเร็วอยู่มากก็ตาม แต่สัตว์มีกีบเป็นพวกที่วิ่งได้เร็วที่สุด (โดยส่วนรวม) เท้าของสัตว์พวกนี้เปลี่ยนแปลงไปอย่างมาก สำหรับการวิ่งและการทำหน้าที่อย่างดีในการไต่ไปบนหินผา แต่การเปลี่ยนแปลงนี้ก็ทำให้นิ้วมือและนิ้วเท้าของมัน ไม่มีประโยชน์ในค่านอื่น ๆ เลย

ขั้นตอนการวิวัฒนาการตามลำดับ จาก plantigrade ขึ้นต่อไปจนถึง unguligrade ขั้นสูงที่สุดนั้น อาจจะแสดงให้เห็นได้โดยการวางนิ้วมือและฝ่ามือคว่ำลง (prone) บนโต๊ะ โดยให้ส่วนปลายแขนตั้งฉากกับผิวโต๊ะ ลักษณะเช่นนี้เป็นการแทนท่าทางของ plantigrade ใต้อย่างคร่าว ๆ การยกฝ่ามือให้พ้นพื้นโต๊ะโดยที่นิ้วมียังคงวางอยู่บนโต๊ะ เป็น

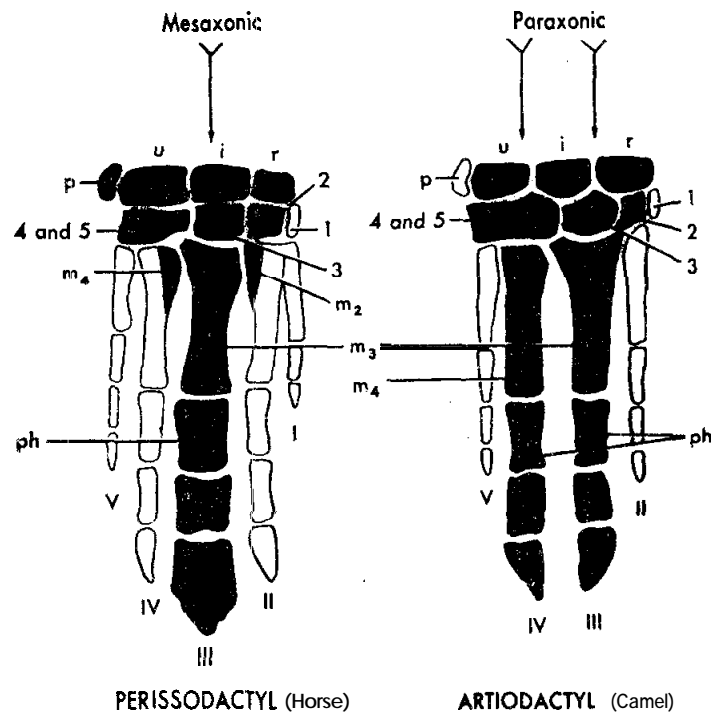


Fig. 9-25. Mesaxonic and paraxonic manus of representative ungulates, showing elements lost (white) and retained (black) and indicating distribution of body weight through wrist and digits. The horse and camel are used as specific examples, and the number of bony elements are correct for these animals. i, intermedium; m₂ to m₄, second, third, and fourth metacarpals; p, pisiform; ph, first phalanx; r, radiale; u, ulnare; 1 to 5, distal carpals; I to V, digits.

การแสดงผลทางของ digitigrade อย่างคร่าว ๆ สภาพแบบ unguligrade อาจ จะแสดงให้เห็นได้โดยการวางแค้เพียงปลายนิ้วมือลงบนโต๊ะ แล้วจึงยกนิ้วหัวแม่มือขึ้นก่อน ต่อไป ก็นิ้วก้อย แล้วก็นิ้วชี้ และในที่สุดก็นิ้วนาง คงเหลือไว้แค่นิ้วกลางเพื่อรับน้ำหนักของร่างกาย อย่างเช่นในม้ายุคใหม่ พวกนิ้วที่ยกขึ้น (ไม่แตะพื้นโต๊ะ) นั้นแทนนิ้วที่ไถลคานกลางหรือหายไป โดยลำดับ ใน ungulates

ม้า ได้เปลี่ยนแปลงตามลำดับชั้นเหล่านี้ โดยเริ่มต้นจาก Eohippus ยุคแรกซึ่ง มีนิ้วมือ ๔ นิ้ว และวิวัฒนาการถึงขั้นสุดท้ายอยู่ใน Equus ยุคใหม่ซึ่งมีเพียงนิ้วเดียว แม้ว่าจะมีการ เปลี่ยนแปลงของมือของม้ายุคใหม่ไปมากก็ตาม แต่แถวแรกของกระดูกข้อมือ (รูป ๔-๒๔) ก็ยังมี อยู่ครบ ส่วนแถวปลายจะหายไปเฉพาะข้อแรกเท่านั้น พร้อม ๆ กับการหายไปของนิ้วที่ ๑, ๒, ๔, และ ๕ นั้น กระดูกฝ่ามือที่ ๑ และที่ ๕ ก็ได้หายไปด้วย ส่วนที่ ๒ และที่ ๔ นั้นไถลคานกลางเป็นเพียงเส้นเท่านั้น กระดูกฝ่ามืออื่นที่ ๓ ซึ่งสัมพันธ์กับนิ้วที่ ๓ จะยาว

การวิวัฒนาการในระหว่าง ungulates นั้น ดูเหมือนว่าจะแยกออกเป็นสอง- สายที่ไม่ขึ้นต่อกัน ในสายที่นำไปสู่ artiodactyls (สัตว์ที่มีนิ้วคู่) น้ำหนักของร่างกาย จะเฉลี่ยเท่ากันระหว่างนิ้วที่ ๓ และ ๔ ดังนั้นจึงเกิดกับ "แยก" (รูป ๔-๒๖) ขึ้น เท่าเช่น นี้เรียกว่าเป็น paraxonic เพราะน้ำหนักของร่างกายคคอยู่บนแกนขนานทั้งสอง (รูป ๔-๒๔, ๒๖) Artiodactyls ในปัจจุบันมีนิ้วเป็นจำนวนคู่ ในสายวิวัฒนาการที่นำไปสู่ per- issodactyls นั้น น้ำหนักของร่างกายจะไปคคบนนิ้วที่ ๓ คือนิ้วกลาง นี้คือเท้าชนิด me- saxonic (รูป ๔-๒๕, ม้า) Perissodactyls ส่วนใหญ่มิมีนิ้วเป็นจำนวนค้ แต่บาง- ชนิดก็มี ๔ นิ้ว ความหมายของ perissodactyls คือเท้าที่เป็น mesaxonic ไม่ ใช่อำนาจของนิ้ว

การปรับตัวเพื่อการจับและถือด้วยนิ้ว (GRASPING) (รูป ๔-๒๗) สัตว์- เลี้ยงถูกรับน้ำหนักจำนวนมาก สามารถงอมือตรงข้อที่อยู่ระหว่างฝ่ามือกับฐานของนิ้วมือได้ เช่น สัตว์ทะเลสามารถนั่งบนบั้นเอาจของมัน และแหอาหารที่ถืออยู่ระหว่างมือทั้งสองซึ่งจะงอในลักษณะ เช่นนี้ และจะหันฝ่ามือเข้าหากัน คุณสมบัติพิเศษต่อไปก็คือ สามารถม้วนนิ้วมือ (ยกเว้นนิ้วหัว แม่มือ) รอบวัตถุเช่นคินสอได้ โดยที่คินสอจะถูกยึดไว้อย่างเหนียวแน่นในมือเดียว อันนี้กระทำ ได้โดยการงอนิ้วตรงแต่ละข้อของนิ้ว ซึ่งสภาพเช่นนี้จะพบได้เฉพาะในไพรเมทเท่านั้น

ขั้นสุดท้ายในการวิวัฒนาการของมือของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนม ได้แก่การเจริญของ นิ้วหัวแม่มือที่ opposable (คือนิ้วที่สามารถจะไปแตะปลายของนิ้วอื่น ๆ แต่ละนิ้วได้) ได้อันนี้กระทำได้โดยการจักระเบียบของข้อตรงฐานนิ้วหัวแม่มือที่พบกับฝ่ามือให้เป็นรูปอานม้า โดยจัดให้นิ้วหัวแม่มือพาดมกับนิ้วชี้กว้างขึ้น ๆ และโดยการวิวัฒนาการของกล้ามเนื้อ adductor pollicis (กล้ามเนื้อของนิ้วหัวแม่มือ) อันแข็งแรง Opposability ที่แท้จริงนั้นปรากฏขึ้นเป็นครั้งแรกในไพรเมตที่ยังมีชีวิตอยู่ของสิงโลกเก่า (Old World) แม้กระนั้นก็ตาม มือของพวกเหล่านี้ก็ไม่สามารถจะทำหน้าที่ได้เต็มที่เท่ากับที่ได้วิวัฒนาการในคน สิงโลกใหม่ (New World) และ anthropoid apes ต่างก็ไม่มีนิ้วหัวแม่มือที่ opposable ได้อย่างสมบูรณ์ ในการวิวัฒนาการมือแบบนี้ ทำให้บรรพบุรุษของคนและค่อมาก็คือคน สามารถ

ประดิษฐ์เครื่องมือที่ได้เปลี่ยนแปลงให้มีประสิทธิภาพยิ่งขึ้นเรื่อย ๆ โดยเริ่มต้นจากหินซึ่งทำให้เป็นชิ้นเครื่องมือจากการออกแบบ จนกระทั่งถึงเครื่องคำนวณไฟฟ้า (electronic computer) ดังที่ John Napier ได้กล่าวไว้ว่า "อุปกรณ์ของคนยุคแรกนั้นก็ (หรือเลว) พอ ๆ กับมือที่ได้ประดิษฐ์อุป-

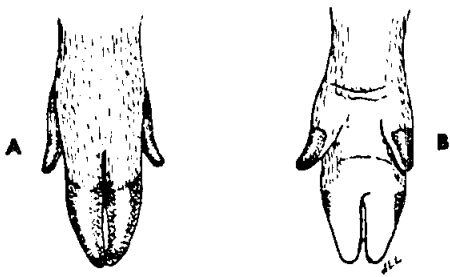


Fig. 9-26. Foot of fetal pig. There is a cleft between the digits. Thus the hoof is "cloven." A, As seen from in front; B, as seen from behind.

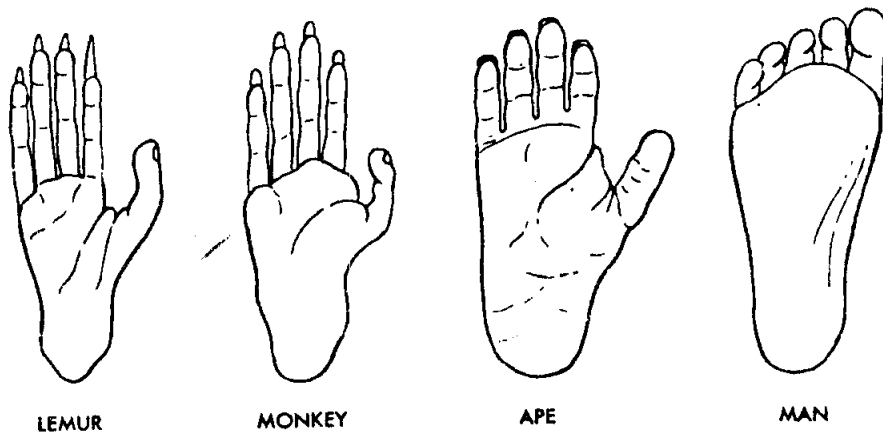


Fig. 9-27. Modifications of the foot of selected primates. The big toe of man is not opposable.

Table 9-3. Comparison of skeletal elements of manus and pes

MANUS*	PES, WITH SYNONYMS	
Radiale	Tibiale	Talus or astragalus†
Intermedium	Intermedium	
Ulnare	Fibulare	Calcaneus
Pisiform		
Centralia (0 to 3)	Centralia (0 to 3)	Navicular
Distal carpal 1	Distal tarsal 1	Entocuneiform
Distal carpal 2	Distal tarsal 2	Mesocuneiform
Distal carpal 3	Distal tarsal 3	Ectocuneiform
Distal carpal 4 } Hamate	Distal tarsal 4 }	
Distal carpal 5 }	Distal tarsal 5 }	Cuboid
Metacarpals (1 to 5)	Metatarsals (1 to 5)	
Digits (I to V)	Digits (I to V)	

*For synonyms, see Table 9-2.

†Often incorporates the intermedium.

กรณีนี ๆ " และแน่นอนว่าจะคงมีการวิวัฒนาการของสมองควบคู่กันไปด้วย สัตว์ใด ๆ ก็ตาม แม้ว่าจะมีสมอง แต่หาไม่มีมือที่เป็น prehensile (สามารถจับได้) เสียแล้ว ก็ไม่สามารถจะวิวัฒนาการให้การมีชีวิตอยู่บนโลกได้

โครงกระดูกของขาหลัง กระดูกของขาหลังของสัตว์สี่เท้า สามารถจะเปรียบเทียบ ข้อต่อข้อ กับของขาหน้าได้ แม้ว่าข้อเท้าจะไม่มีส่วนที่เทียบได้กับกระดูก pisiform ก็ตาม (ตาราง ๔-๑ และ ๔-๓) Patella (สะบ้าเข่า) ซึ่งเป็น sesamoid bone นั้นทำหน้าที่ป้องกันข้อเข่าของนกและสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม

ความแตกต่างระหว่าง กระดูกต้นขา (femurs), กระดูกแข้ง (tibias), และกระดูกน่อง (fibulas) ของสัตว์สี่เท้า ๆ จะมีลักษณะอย่างเดียวกับความแตกต่างของกระดูกที่เทียบกันได้กับของปลายักษ์ กระดูกน่องบางส่วนหรือทั้งหมดอาจรวมเข้ากับกระดูกแข้ง (รูป ๔-๒๔, กุญ และ กข) หรืออาจลดขนาดลงเป็นเส้น (นกแก้ว รูป ๔-๒๔) หรืออาจหายไปเลย อย่างเช่นในสัตว์มีกีบเท้า (รูป ๔-๒๔, กวาง) ในนก กระดูกแข้งจะเชื่อมกับแนวแรกของกระดูกข้อเท้าเพื่อเป็น tibiotarsus ส่วนกระดูกฝ่าเท้าจะเชื่อมกับแนวปลายของกระดูกข้อเท้าเพื่อเป็น tarsometatarsus ข้อของข้อเท้าที่อยู่ระหว่าง tibiotarsus และ tarsometatarsus ทำให้ข้อนี้งอได้

นิ้วของเท้าอาจจะมากกว่าหรือน้อยกว่านิ้วของมือในสัตว์ตัวเดียวกันได้ ใน amphibians ส่วนใหญ่จะมี ๔ นิ้วมือ แต่ ๕ นิ้วเท้า สมเสร็จมี ๔ นิ้วมือ และ ๓ นิ้วเท้า

เท้าของนกมีนิ้วเท้าที่ทำหน้าที่ได้จำนวน ๔, ๓, หรือ ๒ นกน้ำมักจะมีนิ้วเท้าที่มีเขี้ยวอยู่ เช่นเดียวกับสัตว์เลื้อยคลานที่อาศัยอยู่ในน้ำ และสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมที่เป็นกึ่งน้ำ (semiaquatic) (เช่น เคาทะเล และ nutria เป็นต้น) นิ้วหัวแม่เท้า (hallux) เป็น opposable ในไพรเมทหลายชนิด ยกเว้นในคนเรา (รูป ๔-๑๓) สุนัขกระต่ายขึ้นเท้า มักจะเป็นดังนี้ ๒-๓-๔-๕-๕

จุดกำเนิดของระยางค์ ระยางค์แรกของสัตว์มีกระดูกที่เป็นบรรพบุรุษนั้นมีลักษณะอย่างไร? นี่เป็นหนึ่งในคำถามที่ทำให้งงงวยของเขาคือในการศึกษาจุดกำเนิดของสัตว์มีกระดูกสันหลัง ส่วนใหญ่ของระบบและอวัยวะต่าง ๆ ที่มีอยู่ในร่างกายของสัตว์มีกระดูกสันหลังนั้น จะเริ่มด้วยการเป็นโครงสร้างอย่างง่าย ๆ ในพวกโบราณก่อน แล้วจึงผ่านการเปลี่ยนแปลงมา โดยสำคัญ มากขึ้น ๆ เป็นที่แน่นอนว่าระยางค์มีความเป็นไปได้เช่นเดียวกับการเปลี่ยนแปลงในบรรพบุรุษ การขาดแคลนความรู้เฉพาะที่เกี่ยวกับลักษณะของระยางค์แรก ซึ่งแยกออกมาจากสายที่ขาดแคลนทรากแข็ง (fossils) ของสัตว์มีกระดูกสันหลังยุคแรก ได้มีการค้นพบตัวอย่างของปลาโบราณมากมาย แต่ปลาเหล่านี้คือบรรพบุรุษของปลายุคใหม่จริง ๆ หรือ? พวกมันแยกออกมาจากสายใหญ่ของสายวิวัฒนาการหรือ? เราจะเชื่อได้หรือไม่ว่าพวกมันคือหลักฐานของลักษณะของระยางค์แห่งบรรพบุรุษ? เหล่านี้คือคำถามที่เราไม่สามารถจะตอบได้ในปัจจุบัน จะกล่าวถึงสมมติฐาน ๓ ประการดังต่อไปนี้

Fin fold hypothesis กล่าวว่า ครีบเกิดมาจากส่วนยื่นของผนังร่างกายด้านข้างที่ต่อเนื่อง ซึ่งต่อมาจะขาดช่วงตรงส่วนกลางของลำตัว ทำให้ปลาในยุคต่อมา มีครีบอกและครีบสะโพก เช่นเดียวกับใน Cladoseleche (รูป ๔-๔) ที่น่าสนใจในทางประวัติ ก็คือ gill arch hypothesis ของ Gegenbaur ถ้าเป็นไปตามสมมติฐานนี้ กระดูกของครีบอาจจะมีเกิดจากการเปลี่ยนแปลงของ pharyngeal cartilages และโครงกระดูกของครีบจะมาจาก การขยายของกระดูกครีบ ตำแหน่งของกระดูกของครีบอก อยู่ถัดจากเหงือกอันสุดท้ายในปลาบางชนิด และความคล้ายคลึงกับกระดูกเหงือก ทำให้เกิดสมมติฐานนี้ขึ้น มีหลักฐานที่น่าเชื่อถือมากที่โต้แย้งสมมติฐานนี้ ทำให้หยุดไม่ได้ สมมติฐานที่ค่อนข้างใหม่และเชื่อถือได้มากกว่านั้นคือ spiny fin hypothesis ใน acanthodians บางชนิด (รูป ๔-๕) ระยางค์อกและสะโพกต่างก็เป็นสมาชิกของกลุ่ม spiny

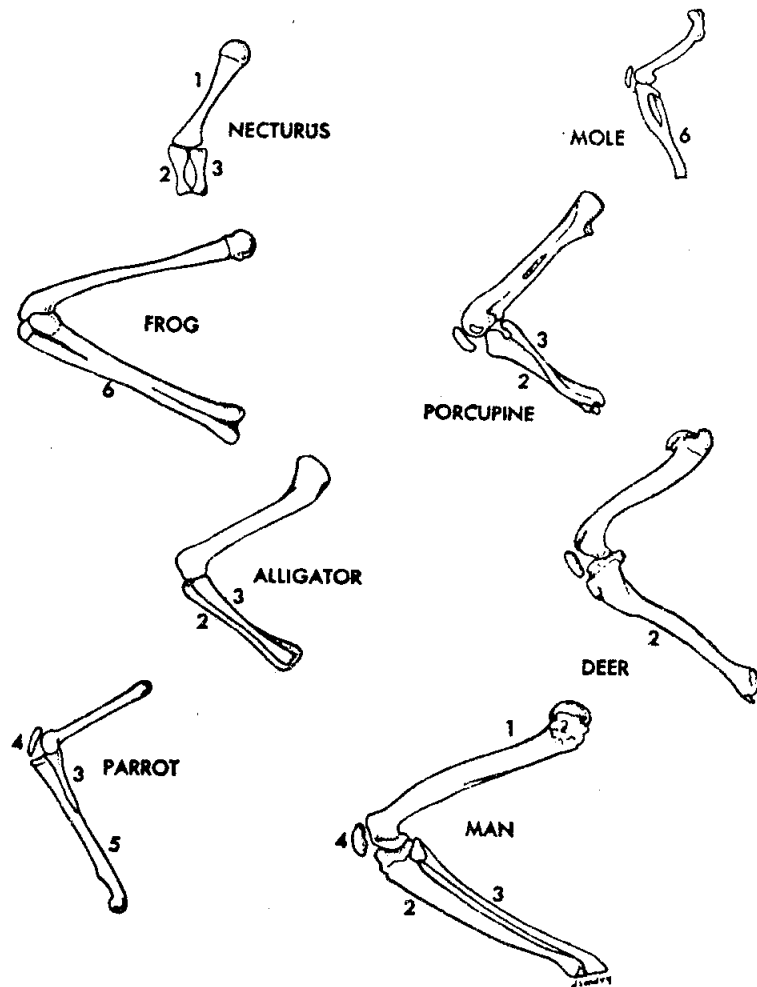


Fig. 9-28. Left thigh and shank bones of representative tetrapods, lateral views. 1, Femur, 2, tibia; 3, fibula; 4, patella; 5, tibiotarsus; 6, tibiofibula.

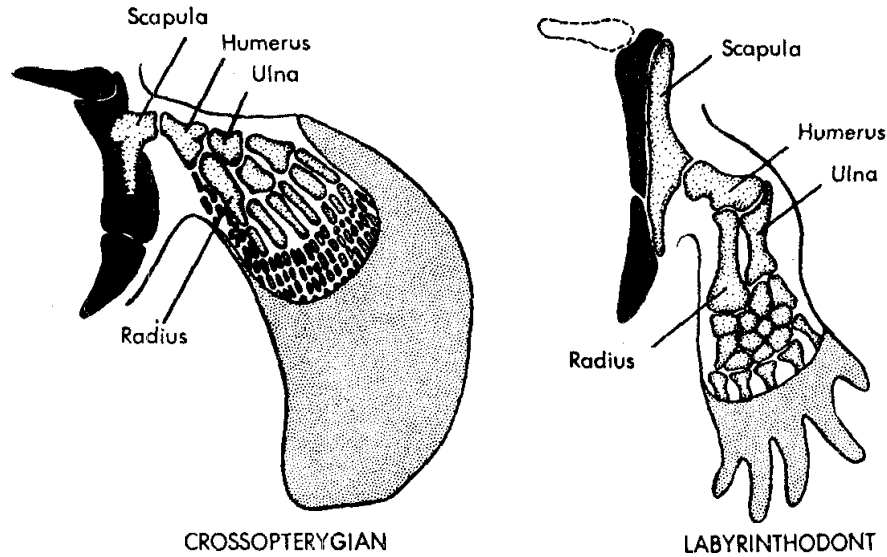


Fig. 9-29. Fin of crossopterygian fish and limb of primitive tetrapod, oriented to show similarity of skeleton. Dermal bones are black and replacement bones or cartilage are stippled. Dotted line represents missing element. The "ulna" and "radius" of the crossopterygian are enlarged radials.

appendages ซึ่งมีอยู่ตลอดความยาวของลำตัว และน่าจะทำหน้าที่ให้ร่างกายอยู่นิ่งได้ มีเยื่อที่เป็นเนื้อติดอยู่กับ spine แต่ละชิ้น ถ้าระยางทั้งหมดของกลุ่มนี้ไต่หายไปยกเว้นข้างหน้า ๑ คู่ และข้างหลัง ๑ คู่ ก็จะทำให้เกิดเป็นครีบคู่ของครีบอกและครีบสะโพกขึ้น

ไม่มี achordate ที่รู้จักกันดี ที่จะมีโครงสร้างซึ่งจะกลายมาเป็นครีบของสัตว์มีกระดูกสันหลังเลย แม้ว่าจะคิดในแง่ใดก็ตาม เจ็อนง่าที่จะนำไปสู่จุดกำเนิดของครีบที่หน้าเชื่อถือได้นั้นอาจจะซ่อนอยู่ในความมืดมนของเวลาไปตลอดกาลก็ได้

จุดกำเนิดของแขนขาของสัตว์สี่เท้า แม้ว่าปัญหาเกี่ยวกับจุดกำเนิดของครีบก็อาจจะไม่มีทางแก้กันอย่างเป็นที่พึงพอใจใดก็ตาม แต่จุดกำเนิดของแขนขาของสัตว์สี่เท้าไม่เป็นเช่นนั้น หลักฐานทั้งหมดชี้ให้เห็นว่า จุดกำเนิดของสัตว์สี่เท้านั้นมาจากปลา ดังนั้นเราจึงต้องสรุปว่าครีบคู่ของปลาโบราณบางชนิดจะต้องเป็นจุดกำเนิดของแขนขาของสัตว์สี่เท้า จึงมีปัญหาก่เกิดขึ้นว่า โครงกระดูกของครีบของปลายุค Devonian ที่รู้จักกันนั้นได้วิวัฒนาการไปเป็นแขนขาจริงหรือ? การตอบปัญหานี้ เราจะย้อนไปสู่ปลา crossopterygians ที่มีครีบเป็นเนื้อ (lobe-finned) ซึ่งคล้ายกับสัตว์สี่เท้าพวกแรกในลักษณะอื่น ๆ อีกมาก

โครงกระดูกพื้นฐานครีบของ *crossopterygian* ยุคแรกนั้น มีความคล้ายคลึงกับของแขนขาของสัตว์สี่เท้ามาก (รูป ๔-๒๔) ใน *crossopterygians* กระดูกชั้นเดียว (เราจะเรียกว่า "humerus") ซึ่งทางคานโคนยึดกับ scapula และทางคานปลายยึดกับกระดูกคู่หนึ่ง (เราจะเรียกว่า "radius" และ "ulna") การหายไปของก้านครีบและการเปลี่ยนแปลงไปอีกเล็กน้อยของครีบที่อยู่ทางคานปลายของ radius และ ulna นั้นก็เพื่อสร้างพื้นฐานของแขนขาของสัตว์สี่เท้า กระดูกรองรับครีบก็เหมือนกับกระดูกรองรับขาของสัตว์สี่เท้าเรียบร้อยแล้ว

เป็นไปได้ว่าครีบของ *crossopterygian* ถูกใช้เป็นสิ่งค้ำจุนสำหรับพัก่อนอยู่ที่ก้นน้ำโดยไม่ต้องรับน้ำหนักใด ๆ เลย การเปลี่ยนแปลงไปเล็กน้อยทำให้ช่วยในการเดินบนก้นน้ำที่เป็นโคลนหรือทรายที่อยู่ใกล้ฝั่งได้ ปลาที่มีชีวิตอยู่หลายร้อยสปีชีส์กระทำเช่นนี้ รวมทั้งปลามีปอดในออสเตรเลียด้วย ปลาที่มีชีวิตอยู่บางชนิดเคลื่อนที่ไปบนดินโคลนที่หลายฟุตในเวลากลางคืน บางชนิดไต่ไปตามพื้นแข็งด้วยครีบขนาดเล็ที่มีความคล้ายคลึงกับมือมาก

แรงกดดันที่ขั้วใส่ให้สัตว์มีกระดูกสันหลังขึ้นไปสูบก้นนั้นจะต้องคาดคะเน (เอา) เอาจะเป็นเพราะว่าบนบกนั้นมีศัตรูน้อยกว่า หรือเพราะว่ามีภาระการแก่งแย่งอาหารกันน้อยกว่า หรือเพราะว่าบนบกมีอาหารอุดมสมบูรณ์ อาจจะมีแรงขั้วกันให้ละทิ้งบ่อน้ำหรือแม่น้ำที่กำลังขาด - แคลลง หรือสัตว์อาจจะบุกรุกเข้าไปในสิ่งแวดล้อมที่ติดต่อกันเมื่อไรก็ได้ที่ไม่มีสิ่งใดขัดขวาง การอธิบายจะเป็นอย่างไรก็ตาม ก็ดูเหมือนว่าแทบจะหลีกเลี่ยงไม่ได้ว่า แขนขาของสัตว์สี่เท้าจะต้องวิวัฒนาการมาจากครีบของปลาที่มีครีบเป็นเนื้อ (lobe-finned fish) ไม่ช้าก็เร็ว