

鳞骨在哺乳动物进化过程中的形态变化¹⁾

张法奎

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 北京 100044)

关键词 鳞骨 哺乳动物

内 容 提 要

本文对现代兽类哺乳动物的鳞骨位于围耳骨前方, 并参加脑颅侧壁构成的原因和方式作了试探性的解释——由于脑颅各功能组合部分的生长发育是异时的和异速的。颧弓的较早形成把鳞骨和颌部固结在一起, 而鳞骨的围耳骨突萎缩, 脱离开围耳骨, 又为鳞骨前移提供了方便。鳞骨的顶骨突在因脑的膨大所产生的顶骨和耳部之间的“裂隙”处加入到脑腔侧壁, 与前方的异蝶骨和后方的岩耳骨愈合在一起, 形成了高级兽类哺乳动物类型的脑颅侧壁。

以往, 大多数学者承认哺乳动物可二分为非兽类 (Atheria or Nontheria, Prototherians) 和兽类 (Therians) 两大类群 (Clemens et al., 1979)。划分这两个非正式的、仅次于纲一级的分类单元的分类标准, 除了牙齿特征之外, 脑颅侧壁构造方面的区别是很重要的分类依据。现代兽类哺乳动物的鳞骨是位于围耳骨的前方, 并且是构成脑腔侧壁的成分; 而非兽类哺乳动物的鳞骨则是位于围耳骨的后方, 并且不是脑腔侧壁的构成成分, 它只是附着在脑腔侧壁外表面上的颅骨成分。这样, 兽类和非兽类哺乳动物在鳞骨的位置及其是否参加脑腔侧壁的构成等特征上形成了鲜明的对照 (见张法奎, 1989 图 1, 对比 D、E 和 G.H.)。

在化石记录上, 兽类和非兽类哺乳动物在晚三叠世都已出现, 故一般认为从哺乳动物进化的最早时期, 兽类哺乳动物和非兽类哺乳动物便是泾渭分明的两大进化支系了。在非兽类哺乳动物中, 从古老的毛茛兽类 (morganucodontids) 到白垩纪的三尖齿兽类 (triconodontids,) 鳞骨都是位于围耳骨后方, 未参加脑腔侧壁的构成。在现代兽类哺乳动物 (有袋类和有胎盘类) 中, 鳞骨都是位于围耳骨的前方, 并且是脑腔侧壁的构成成分。在晚白垩世的兽类哺乳动物化石中, 鳞骨也已经是典型兽类哺乳动物状态了 (Kielan-Jaworowska et al., 1979, Clemens, 1979)。比现代兽类哺乳动物原始的, 中生代兽类哺乳动物对称齿兽类 (Symmetrodonta) 和全古兽类 (Eupantotheria) 的鳞骨是什么性质的呢?

Kermack (1963, 1967, 1971) 和 Kielan-Jaworowska (1971) 认为生活于中生代的对称齿兽类动物和全古兽类动物的鳞骨, 和现代兽类哺乳动物的鳞骨是同样性质的。这种意见只是一种理论推想, 并不是由古生物证据所证实了的结论性意见。因为现在还没有

1) 本课题由中国科学院古生物学和古人类学科基础研究特别支持基金资助, 课题号为 9323。

上述两类低级兽类哺乳动物的头骨化石资料。如果由进步的兽类哺乳动物(有袋类和有胎盘类)的鳞骨性质向后推,把低级兽类哺乳动物(对称齿兽类和全古兽类)的鳞骨也看作具有与进步兽类动物相同性质的鳞骨,是不无道理的。但是,如果我们反过来看,用从原始兽类哺乳动物向现代兽类哺乳动物进化的观点来看问题,就可能得出不同的见解。一般认为兽类哺乳动物是起源于原始非兽类哺乳动物的,并且认为它们的原始成员的头骨构造基本上是一样的,这就意味着原始兽类哺乳动物的鳞骨的性质有可能同非兽类的是相同的。如果是这种情况的话,则鳞骨在兽类哺乳动物进化过程中应当有过性质转变发生。

对称齿兽或全古兽类,而更可能是这两类动物的鳞骨都不同于现代兽类哺乳动物的。当然,如果原始兽类哺乳动物是从犬齿兽类爬行动物中独立发生的话,那么它们的鳞骨也有可能从一开始就具有进步兽类哺乳动物性质的鳞骨。但是我们有理由¹⁾证明这种可能性是不会发生的,因为原始兽类哺乳动物离开爬行动物还不远,它们的生殖方式还不是胎生的,它们的鳞骨位置还不可能从围耳骨后方转移到围耳骨前面,并参加脑腔侧壁的构成。

单孔类动物是既原始又特化的哺乳动物,一般认为它们是非兽类哺乳动物,但是也有人(Gregory, 1947; Kuhne, 1973, 1977; Kemp, 1982, 1983; Archer et al., 1985; Miao et al., 1986)认为它们是兽类哺乳动物系统进化线上的成员。笔者在本文也将持后一种观点,根据单孔类动物的脑腔侧壁是属于低级兽类哺乳动物类型的¹⁾,即它们的脑腔侧壁构成成分中的蝶封片(lamina obturans),也称作前耳骨前片(anterior lamina of petrosal),高度发育占据了脑腔侧壁的大部分面积,而上翼骨已经十分退化,居于蝶封片的下面,很靠近颅底部。上翼室(cavum epiptericum)基本上消失了。鳞骨跨踞在围耳骨的外面,未参加脑腔侧壁的构成。其它骨学特征,如辅下颌骨(postdentary bones)已完全脱离开下颌,成为中耳的构成成分,由三块听小骨组成的听骨链已经形成等,Kemp(1982, 1983)已作了很好的分析和论证,这里不再赘述。Archer et al(1985)对单孔类动物的牙齿是属于兽类哺乳动物性质的已作了论证,认为澳宝兽(*Steropodon galmani*)的牙齿是前三楔齿式(Tribosphen)的,与全古兽类动物的牙齿相近。单孔类动物的鳞骨是附着在脑腔侧壁外面的,未参加脑腔侧壁的构成,这是同非兽类哺乳动物的鳞骨相同的,是低级兽类哺乳动物保留的原始特征。但是单孔类动物的鳞骨位置,已与非兽类哺乳动物的有些不同了,即鳞骨不是位于围耳骨之后,而是跨踞在围耳骨(包括前耳骨前片)的外面,围耳骨最后缘露在鳞骨后面(见张法奎,1979,图1中的F),这似乎是鳞骨发生位移的征兆。这一特征对于我们思考鳞骨在兽类哺乳动物从低级向高级进化过程中位置发生移动是有启发作用的。

如果单孔类哺乳动物被当作低级兽类哺乳动物(相当于全古兽类或者对称齿兽类)进化阶段的动物的话,那将意味着鳞骨的性质转变,是发生在低级兽类哺乳动物向高级兽类哺乳动物演变过程之中的。对于鳞骨在各类哺乳动物中的位置的不同,前人已有明确的记述,而对于鳞骨如何从围耳骨后方位移到围耳骨的前方,并且由脑腔侧壁外的头骨成

1) 本文是笔者一篇题为《脑腔侧壁的系统发育与中生代哺乳动物高级分类单元的系统安排》的未刊稿(1985)的一部分,该文讨论了似哺乳类和哺乳类动物的脑腔侧壁的形态演化,根据构造把它们分为四种类型;从功能形态上对鳞骨的系统演变过程作了分析;对高级兽类哺乳动物鳞骨的特殊性质的产生作了解释;对中生代哺乳动物的脑腔侧壁和生殖方式作了推测,提出了哺乳动物分类新见解。

分转变为脑腔侧壁的构成成分,这一重大形态变化,笔者未闻有解释。由于现在还没有化石资料可供我们利用,本文只能作一推测性解释。

对于鳞骨在哺乳动物进化过程中,所发生的上述性质的变化,拟将从以下三方面来阐述:

1. 在兽类哺乳动物从低级到高级进化过程中,它们脑髓的构造和体积有显著变化,脑髓的体积增大引起了脑腔的扩大和脑颅侧壁的重组。

2. 脑颅各部分在生长发育过程中的异时性和异速性,以及颧弓在生长发育过程中的保守性。

3. 鳞骨的形态变化与兽类哺乳动物听觉进化的关系。

从原始似哺乳爬行动物到现代兽类哺乳动物整个进化过程中,随着脑的发育,脑颅侧壁经历了一系列变化,笔者根据脑颅侧壁的构造特点,曾把这些动物的脑颅侧壁构造分为四个类型,或四个发育阶段(注一)。一、低级似哺乳动物类型,特征是脑颅侧壁的眶颧区只有围耳骨,在围耳骨之前的眶颧区没有骨质侧壁成分存在。二、高级似哺乳爬行动物类型,特征是脑颅侧壁的眶颧区有上翼骨,这个原来是处于脑颅外面的头骨成分,参加了脑腔侧壁的构成。三、低级(兽类)哺乳动物类型,特征是上翼骨退化,脑颅侧壁的眶颧区几乎都被新生的膜质成分——蝶封片所占据。四、高级(兽类)哺乳动物类型,特征是鳞骨,这块从总鳍鱼类开始出现的、在漫长的进化过程中一直处在脑颅骨外的头颅成分,也参加到脑腔侧壁的构成中来了。由此可知,本文重点讨论的鳞骨形态变化是发生在低级兽类哺乳动物向高级兽类哺乳类型转变阶段的。

至于鳞骨本身的形态变化过程,现在可以从低级似哺乳爬行动物开始叙述。我们知道从最原始的盘龙类动物开始颧孔就出现了,从此原始的基干爬行类动物头颅侧面颊区的完整的颊盖就开始“破裂”,作为颊盖的主要成分的鳞骨的面积,将随着颧孔的发育而不断地缩小。伴随着颧孔的出现,颧弓也就产生了。下颧弓主要由颧骨和鳞骨的颧突组成。在高级似哺乳爬行动物中,鳞骨与后眶骨在颧孔上方的连接,被发育着的颧孔给“冲破”。同时因为脑腔的扩大,脑颅顶盖的顶骨向下扩展,鳞骨在脑颅侧面的高度下降了,这一点在非兽类哺乳动物中表现得更为显著。鳞骨在由低级兽类哺乳动物向高级兽类哺乳动物转变中,它的位置从原来位于围耳骨后方移到围耳骨的前方,并且变成脑腔侧壁的构成成分。从上述可以看到,不管鳞骨形态怎么变化,它作为收颌肌(the external adductor muscle)的附着处的基本功用,是始终保持不变的,特别是鳞骨颧突作为颧弓的基本组成成分一直保持未变,这可能是由于颧弓在动物吃食中起着重要作用的缘故。从系统演化观点来看,从原始的盘龙类到现代真兽类动物,颧弓本身的结构虽然也有变化,但总的来说,颧弓在系统演化过程中是一很稳定的结构。

在脊椎动物中,动物越高级,脑越发达,脑在动物生活中的作用越重要,脑化(brainization)程度越高。在个体发育过程中,羊膜类脊椎动物脑的发育较早、较快,在幼雏出蛋壳或幼仔产生前,脑和它的外壳——脑颅已基本完成发育,头骨基本上都骨化了。然而现生的兽类哺乳动物的新生幼仔,却常在不同程度上表现出不成熟,它们的新生幼仔在出生后,还需要有相当长的时间继续进行生长发育。这种幼态滞延现象(neoteny)在我们人类中表现最为突出(De Beer, 1958),新生儿的头颅骨尚未发育完全,还留有未骨化的

凶孔,许多骨缝尚未愈合,这种状态为脑的继续发育和增大提供了可能性。由于功能的原因,头骨骨缝愈合的时间有早有晚,这样头颅的骨块就出现分区分组现象(functional sets, Cheverud, 1982)。例如头颅后面的几块骨共同愈合在一起,成为枕骨板,这与同头部运动有关的颈项部肌肉的附着有关。鳞骨和围耳骨以及中耳腔壁的骨块组合在一起,与听觉有关。鳞骨通过它的颧突与颧骨共同构成颧弓,这两块膜质骨在胎儿头骨骨化期的较早时期便骨化形成一体,这可能是对幼仔出生后就要吃食的一种适应,特别是像有袋类和有些真兽类动物的新生幼仔需要悬挂(吸附)在母亲的乳头上(可能早期真兽类动物也是这样的),这种行为习性需要面颅和脑颅之间具有较坚固的联结,而更可能是在系统发生史上古老的颧弓在个体发育过程中的重演。由于颧弓在胎儿时期较早的被骨化,鳞骨便被连到面颅上,这样联结的结果,使鳞骨在脑颅增大时,不能随同其它颅骨成分同步增长了,因为鳞骨被早已骨化了的颧弓拉住了。

我们知道头骨的生长是以异速方式进行的,头颅骨各部分的生长时间的早晚和速度,以及生长的方向是不同的。脑颅与脑的关系十分密切,在个体发育和系统发生过程中,脑的生长发育是脑颅形态变化的原动力,脑颅骨适应脑的形态变化而变化的。在哺乳动物的个体发育过程中,脑比身体的其余部分发育得早,相应地脑颅骨也比躯体骨骼的生长发育要早(Moore, 1981),即是说脑颅的生长是依从中枢神经(脑)的生长发育规律的。但是,位于脑颅底面的颅底轴骨(basicranial axis)是例外的,因为从系统发生上看,它们是脊椎骨的衍生物(Jarvik, 1980),其生长方式是不遵循中枢神经的生长发育规律的,而是按照躯体的生长发育规律,它们的生长发育在胚胎发育的早期进行得缓慢,但是它们的生长发育时间较长。颅底轴骨像脊椎骨一样,它们的生长主要是在前后方向上增长,在左右方向上和背腹方向上的增长不大(Hoyte, 1973),这样生长的结果使脑颅的前后径明显增长,这是胎儿和幼儿的头总是比较圆,而成年个体的头总是较长的原因。

由于颅底轴骨的后期增长,使位于颅底轴后部两侧的骨化较早的耳囊成分,随同颅骨后面的枕骨板一同被推向后,这样脑颅侧面眶颧区的前后距离增大了。但是位于脑颅侧面的鳞骨已不能同围耳骨等脑颅侧面的骨壁成分一起向后移动,因为这时鳞骨和颧骨二者共同构成的颧弓已经骨化了,虽然它们在前后方向上也增长,但增长量有限,没有脑颅的前后径增长大,这样鳞骨好像被颧骨拖住了似的,它虽未向前移动,可是由于相对位移的结果,鳞骨实际上向前移动了。上述鳞骨的位移过程,在实际的系统发生史上,是要经过很长的历史时期才能完成的。

鳞骨的位置向前移动的另一可能原因是与兽类哺乳动物的听觉进化有关的。随着原始兽类哺乳动物中耳的日臻完善,原来位于下颌的关节骨和作为悬器的一部分的方骨,它们迅速地微型化,变为中耳腔内的听小骨,这时作为支托方骨-方颧骨组合的鳞骨的方骨突就失去了功用,无存在的必要了,自然要缩小和消失。鳞骨的方骨突的消失,给爬行动物类型的方骨后耳膜(postquadrate tympanum)向前移动,与原来位于下颌的哺乳动物类型的耳膜相会提供了条件。爬行动物的方骨-关节骨式的原始颌关节的消失,必然得有哺乳动物类型的鳞骨-齿骨式的新的颌关节来代替它。于是,较鳞骨的方骨突更靠前的鳞骨颌关节突自然就得到进一步地加强,而鳞骨的后部则逐步退化。这一过程可能是随脑腔的扩大,整个耳区由原来的颅侧位置转至颅底位置而发生的。内耳的进一步完善,特别

是乳突部的增大,中耳腔的逐步完善化,以及收颌肌的进化,可能都有重要的影响。

以上叙述了鳞骨向前移动的原因,现在让我们进一步考虑鳞骨是以怎样的方式向前移动的。如果我们以鸭嘴兽作例子来设想鳞骨向前移动,假如鳞骨的背、腹围耳骨突起一同向前移动,而围耳骨从鳞骨内侧面大的后颞孔向后移动的话,似乎这种相对运动很难作大距离移动。因为两骨在作相对位移时,鳞骨的附着是个大问题,这是由于位于颞部的收颌肌的存在,它们会阻碍鳞骨作过大的位移的。除非像针鼹的鳞骨那样,鳞骨的背、腹围耳骨突向前伸展,扩展了的鳞骨将颞部的收颌肌罩在鳞骨的内面。但是这种情况下,颞部的收颌肌在很大程度上被限制在差不多是水平方向上,这种特别的结构只适用于针鼹那种特殊的吃食方式,而对一般哺乳动物是不适宜的。因为普通哺乳动物在吃食时,下颌要作适当幅度的上下运动,牵引下颌运动的收颌肌的作用力的方向也得是上下方向的才有效。即便按照上述方式鳞骨向前移动,也很难想像鳞骨能够加入到脑腔侧壁的构成中去,因颞部肌肉的存在是无法逾越的障碍。多瘤齿兽的鳞骨与脑颅骨结合面相当大,它们的后颞孔不像单孔类动物的那样在鳞骨的内侧面,而是像爬行动物的那样位于原始位置。因此更难设想多瘤齿兽类动物的鳞骨会向前移动。

Boonstra(1938)记述包氏兽(*Bauria cynops*)一文中的插图5上,显示出鳞骨的顶骨突参加了脑腔壁的构成,这是一很有趣的现象,值得我们重视。直到目前为止,我们还不知道在犬齿兽类和非兽类哺乳动物中鳞骨有加入脑腔壁的事实,低级兽类哺乳动物中也未发现有这样的实例¹⁾。包氏兽的鳞骨加入脑腔壁给我们思考鳞骨是如何加入到脑腔侧壁打开了思路。在化石爬行动物头骨上、常常发现在顶骨和枕骨板之间存在一不骨化带,这不骨化带即在鳞骨的顶骨突附近,鳞骨由此处侵入脑腔壁并且变为脑腔侧壁的构成成分是不可能的。假如以此为借鉴来设想鳞骨是怎么样加入到脑腔侧壁中去、并变成为脑腔侧壁的次生构成成分的话,则是:鳞骨的顶骨突起(背方围耳骨突起)加入脑腔侧壁,并扩大其面积,发展为高级兽类动物的鳞骨体,而后颞孔之下的部分鳞骨则自行退化,并脱离围耳骨和枕骨板。后颞孔因此不复存在,为鳞骨的前移开了方便之门。结果围耳骨在此处暴露出来,这部分围耳骨便是高级兽类动物的岩耳骨乳突。外表上看乳突部分在鳞骨的后方,鳞骨相对地向前移动了。这一现象大约发生在哺乳动物由低级兽类向高级兽类过渡的进化过程中,这可由现生的和化石兽类动物证明。在这重要进化时期,由于胎儿的脑髓早期发育的速度加快,脑体积迅速增大,致使软颅的耳部和颅顶盖、以及眶蝶部之间产生了大的“裂隙”,这给鳞骨的顶骨突起侵入脑腔侧壁,并扩大其面积变成为次生脑腔侧壁的重要构成成分创造了条件。鳞骨的顶骨突加入脑腔侧壁之后,随着进化历史的前进,鳞骨顶骨突逐渐发展为鳞骨体,它向腹面和前面扩展,前方与膜质的异蝶骨相遇,并缝合在一起,后方同岩耳骨相接,愈合在一起。如此高级兽类哺乳动物类型的脑腔侧壁就出现了。

以上是笔者提出的兽类哺乳动物的鳞骨形态演化的可能方式的设想,可以从现生兽类哺乳动物的胚胎发育过程中找到依据。在真兽类动物(例如猪)的胚胎发育过程(Thyng, 1906)中,头骨骨化的早期,鳞骨位于耳囊的外侧靠上的部位,它由鳞骨体部分

1) 据 Hopson, J.A. and Rougier, G.W. (1993) *Vincelestes neuquenianus* 的鳞骨开始参加脑腔侧壁的构成。

和颞突部分组成。鳞骨颞突与位于它前方的颞骨相连接,位于后方的鳞骨体这时还不小,它盖在尚未骨化的耳囊的背部。这时鳞骨体与它上方的顶骨侧缘之间存在着很大的间距,这给鳞骨将要形成脑腔侧壁的部分的扩大提供了空间和移动的可能性。随着胚胎发育鳞骨体的下缘向腹方伸展,呈突起状,称作鼓缘(the margo tympanicus, Henle),在以后的发育过程中,这一突起将在耳囊的前方向下方扩展到颅骨的腹面。鳞骨体这样的发育方式,可能是鳞骨的背方围耳骨突起的系统演化过程中形态变化的反映。

最后应当着重说明的是,鳞骨之所以能在由低级兽类哺乳动物向高级兽类哺乳动物过渡时期发生异位(heterotopy)——从围耳的后方转到其前方,并且加入脑颅壁变为脑颅侧壁的组成成分,其更深层原因,或者说是先决条件,是生殖方式的转变,即从卵生进化为胎生。因为由卵生生殖方式进化为胎生生殖方式后,动物在一定程度上摆脱了自然界的条件限制,不一定非得在其生殖季节,某一特定的短时间内完成孵化不行。原因是真兽和有袋类动物的子宫内的胚胎,和产出后的幼仔(特别是有袋类的袋内生活的早产儿),依赖母亲供给的营养(血液、乳汁等)和保护(温度、湿度、天敌侵害等)生存有了保障,幼仔和胚胎的生长发育时间可以长些,时间宽松了,生活条件对临产胎儿的发育成熟程度的要求也宽容多了,因此头骨的骨化可以延迟些,这就为脑的发育增大提供了条件,也为脑的保护外罩颅骨的形态演变提供了条件。

本文手稿于1987年写完后,请刘玉海、张国瑞等同志阅过,作者对他们的帮助表示感谢。

(1993年9月7日收稿)

参 考 文 献

- 张法奎,1989: 似哺乳类爬行动物和哺乳类动物脑颅侧壁构造类型的演替。古脊椎动物学报, 27(3), 209—218。
- Archer, M., Flannery, T.F., Ritchie, A., 1985: First Mesozoic mammal from Australia—An early Cretaceous monotreme. *Nature*, 318, 363—366.
- Boonstra, L.D., 1938: On a South African mammal-like reptile, *Bauria Cynops*. *Anat. Anz.*, 80, 266—284.
- Cheverud, J. M., 1982: Phenotypic, genetic, and environmental morphological integration in the cranium. *Evolution*, 36(3), 499—516.
- Clemens, W.A., and Kielan-Jaworowska, Z., 1979: Multituberculata. In: Lillegraven, J. A., Kielan-Jaworowska, Z., and Clemens, W.A.(eds), *Mesozoic Mammals. The first two-thirds of mammalian history*, pp. 99—149. University of California Press, Berkeley.
- De Beer, G.R., 1958: *Embryos and ancestors*. Clarendon Press, Oxford.
- Gregory, W.K., 1947: The monotremes and the palimpsest theory. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 88(1), 7—52.
- Hopson, J.A. and Rougier, G.W., 1993: Braincase structure in the oldest known skull of a therian mammal: Implications for mammalian systematics and cranial evolution. *Am. J. Sci.*, 293, 268—299.
- Hoyte, D.A.N., 1971: Mechanisms of growth in the cranial vault and base. *J. Dent. Res.*, 50, 1447—61.
- Jarvik, 1980: *Basic structure and evolution of vertebrates*. Academic Press, London.
- Kemp, T.S., 1982: *Mammal-like reptiles and the origin of mammals*. Academic Press, London.
- Kemp, T.S., 1983: The relationships of mammals. *Zool. J. Linn. Soc.*, 77, 353—384.
- Kermack, K.A., 1963: The cranial structure of the triconodonts. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.*, B, 246, 83—103.
- Kermack, K.A., 1967: The interrelationships of early mammals. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, 47(311), 241—249.

- Kermack, K.A. and Kielan-Jaworowska, Z., 1971: Therian and non-therian mammals. In: Kermack, D.M. and Kermack, K. A. (eds), *Early Mammals*, pp. 103—115. Supplement 1 to the Zool. J. Linn. Soc., **50**, Academic Press.
- Kielan-Jaworowska, Z., Eaton, J. G. and Bown, T. M., 1979: Theria of metatherian-eutherian grade. In: Lillegraven, J. A., Kielan-Jaworowska, Z., and Clemens, W. A. (eds), *Mesozoic Mammals. The first two-thirds of mammalian history*, pp. 182—191. University of California Press, Berkeley.
- Kielan-Jaworowska, Z., 1971: Skull structure and affinities of the Multituberculata. *Palaeontol. Polonica*, **25**, 5—41.
- Kuhne, W.G., 1973: The systematic position of monotremes (mammalia). *Z. Morphol. Tiere*, **75**, 59—64.
- Miao Desui, and Lillegraven, J.A., 1986: Discovery of three ear ossicles in a multituberculata mammal. *Matl. Geogr. Res.*, **2**(4), 500—507.
- Moore, W.J., 1981: *The mammalia skull*. Cambridge University Press, p.369.
- Thyng F.W., 1906: Squamosal bone in tetrapodous vertebrata. *Proc. Bost. Soc. Nat. Hist.*, **32**, 387—425.
- Watson, D.M.S., 1916: The monotreme skull: a contribution to mammalian morphogenesis. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.*, (B) **207**, 311—374.

A HYPOTHESIS ON THE EVOLUTIONARY ORIGIN OF THE SQUAMOSAL BONE IN THE THERIAN MAMMALS

Zhang Fakui

(*Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology,
Academia Sinica, Beijing 100044*)

Key words Mammalia; squamosum; evolution

Summary

In the structure of the sidewall of braincase of mammals, the advanced therians (Metatheria and Eutheria) are characterized by their peculiar property of the squamosal, which is located in the front of the petrosal and takes part in the construction of the side wall of the braincase, but all the rest of the mammals have a squamosal, which is located in the back of the petrosal without taking part in the construction of the sidewall of the braincase.

The atherians and the therians have both inherited the squamosal from the cynodontid ancestry, the primitive property of the squamosal in the atherian lineage have been maintained from the beginning (the Late Triassic, Morganucodontids) to the end (Cretaceous, Triconodontids). In the therian lineage, the lower therians have the same squamosal as the atherians, however, the higher therians have a peculiar squamosal, so, the change of the property of the squamosal may take place in the evolutionary phase from the lower therian mammals (Symmetrodonta, Eupantotheria, Multituberculata and Monotremata) to the advanced therian mammals (Metatheria, Eutheria and their direct common ancestry).

The causes of the emerging of the peculiar property of the squamosal in the evolutionary course of the therian lineage may be as follows:

1. The expanding of the brain during the evolutionary course of the therian

lineage caused the sidewall of the braincase to reform.

2. The growth of the various parts of the skull is of the allometry and heterochrony. In the development of the embryo the vault and the base of the braincase grow in accordance with two different fashions (the neural and somatic patterns) of growth respectively.

3. The development of the audition in the evolutionary course of the therian lineage results in advancing of the squamosal in morphology.

In the evolutionary course of the therian mammals, the articular malleus broke away from the mandible, reduced in size, became as one of the auditory ossicles in the middle ear cavity, and turned into auditory function only, and lost the function of supporting the mandible simultaneously. In the same time the posterior flange supporting the incus (quadrate in reptiles) of the lower part of the squamosal lost its function of the supensorium and degenerated, and consequently the posterior part (mastoid) of the petrosal exposed on the lateral surface of the skull; while the antero-lateral flange articulating with the mandible (dentary in reptiles) of the lower part of the squamosal augmented. But the upper part of the squamosal expanded greatly under the musculus temporalis and took part in the construction of the sidewall of the braincase.

Two main patterns of growth appear to occur typically in the mammalian body. The central nervous system and its adnexa grow rapidly during the prenatal and the early postnatal life and accomplish most of their growth well before the rest of the body; the main bulk of body follows a more protracted development. As the brain grows too fast a large gap appears on the lateral side of the embryonic braincase between the parietal and the squamosal, this facilitated the squamosal expanding, moving and taking part in the construction of the sidewall of the braincase.

The zygomatic arch consisting of the jugal and the jugal process of the squamosal is conservative in the phylogenetic development since the therapsids occurred, but its ossification takes place early in the embryonic development in mammals. Because the time of development of the skull in the advanced therians has been prolonged, the braincase still grows further after the zygomatic arch ossified, particularly the growth of the basicranial axis progresses obviously in the anteroposterior length.

That zygomatic arch grows slowly in the later period of the embryonic development and its growth can not catch up with that of braincase results in the moving of the squamosal forward relatively to the braincase. After passing through a long run of generations in the evolutionary course, the squamosal has extended and reached to the front of the petrosal.

The lamina obturans (the anterior lamina of the petrosal) occurred later in the phylogenetic development and also ossified later in the development of embryo. When the squamosal occupied the position in front of the petrosal the lamina obturans was segregated from the petrosal, with the result that the lamina obturans united with the squamosal. In this way the transformation of the sidewall of braincase in the therian lineage was accomplished.