

# 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

张法奎

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所)

**关键词** 似哺乳爬行动物 哺乳动物 脑颅侧壁 进化

## 内 容 提 要

本文对从原始似哺乳爬行动物进化到高级兽类哺乳动物过程中脑颅侧壁所发生的形态演化进行了分析,根据构造上的不同,将这些动物的脑颅侧壁的构造方式划分为四个构造类型,代表四个进化阶段。

在脊椎动物进化过程中,一个明显事实是动物越高级它们的中枢神经系统就越发达,由低级到高级,脑在动物生活中所起的作用愈益重要。脑颅是脑髓的保护性外壳,脑颅与脑二者关系密切,在进化过程中脑的形态若发生变化,脑颅便会相应地发生变化。因为脑组织不保存为化石,所以不能够直接利用化石脑本来研究脑的系统发育。这就给同脑有密切关系的脑颅的研究,附上另一特殊的重要意义。在由原始的似哺乳爬行动物盘龙类到高等的真兽类哺乳动物的进化过程中,脑髓形态构造的复杂性一直在增长,脑的体积也在不断地增大。增大了的脑需要有更好的支持和保护,低级动物的原始脑颅侧壁的不完善性,对于进步了的脑是不适用的,为了适应不断进化着的脑的形态构造的变化,脑颅侧壁在进化过程中经历了一系列形态构造上的变化,脑颅侧壁由不完全一步步地向完全转变,最后到高级兽类哺乳动物脑颅侧壁才完全由骨质构成。

在**低级似哺乳爬行类动物**中,如盘龙类动物,它们的脑颅侧壁就像一般的原始爬行动物的一样,脑颅的侧面缺乏骨质壁,只是在脑颅侧面的后部、靠近枕骨处才有由耳囊成分(前耳骨、后耳骨等)构成脑颅侧壁。而在前耳骨以前的眶蝶区的脑颅侧壁则是软膜质的。上翼骨尚未参加脑颅侧壁的构成,前耳骨前片(anterior lamina of petrosal)也未发育。脑颅侧壁的这种原始状态也保持在恐头兽类(Dinocephalians)、伟鳄兽类(Titanosuchians)、丽兽类(Gorgonopsids)等低级兽孔类动物中,以及异齿兽类(Anomodonts)动物中。直到高级兽孔类(兽头类和犬齿兽类)这种原始状态的脑颅侧壁构造才开始发生变化。

在**高级似哺乳爬行动物**中,由于脑髓的增大、脑颅也随着扩大,作为脑腔顶盖的顶骨的外侧缘便在颞部肌肉的深面向下伸展,以便包裹住膨大了的脑,顶骨的形态由原来的平板状转变为“八”字或“人”字状,而原来作为脑颅侧壁的耳囊成分的位置便相对地下降了,它们只构成脑颅侧壁的下半部分。脑颅不光在高度上增大,在横向上也增宽,围耳骨开始

被压向脑的腹面,卵圆窗 (fenestra ovalis) 可作为标志,它由脑颅侧面开始转向腹面。脑颅侧壁的眶蝶区原是膜质的软组织,有利于脑髓在这部分的膨大。因而与这一位置相对应的脑髓的大脑部分有了明显的膨大,增大了的大脑需要有更好的脑腔侧壁来支持和保护,为适应这种需要,于是眶蝶区的脑腔侧壁就有骨质成分出现,这新的脑腔侧壁构成成分上是翼骨和前耳骨前片。下面将分别对它们加以论述。

上翼骨是腭方软骨的骨化物,它是属于咽颅骨系统的。在爬行类动物中,上翼骨由水平位置的上翼骨体部分和垂直位置的升枝部分组成,在体部与升枝部相结合处,它同脑颅骨底部的基翼骨突起相关节。上翼骨的升枝又称颅柱,指的是它的作用像房屋结构的柱子一样,它的下端立在上翼骨的骨板上,上端支撑着颅顶盖。上翼骨本来是处在脑颅骨外的,由于高级兽齿类动物脑的增大,软的膜质脑腔侧壁便向外侧鼓起,可能上翼骨升枝受到了刺激,便由棒状开始扩展成板状,权作脑腔侧壁,保护已膨大了的脑。上翼骨的这种形态变化是从兽头类动物开始的,但在该类动物中,升枝变为板状的宽度还不大,它与脑腔侧壁也未贴紧,因为在上翼骨和脑颅侧壁之间还存在着相当大的空间——上翼室 (cavum epiptericum)。犬齿兽类动物的上翼骨升枝变得很宽,它的后缘和前耳骨前片也缝合在一起了,上翼室在逐渐变小,上翼骨升枝与脑颅侧壁贴的越来越紧,实际构成为脑腔侧壁的面积越来越大。

前耳骨前片这一术语目前用于犬齿兽类动物和毛茛兽类 (Morganucodontids)、三尖齿兽类、多瘤齿兽类 (Multituberculata) 和单孔类动物等,但是在各类动物中的同名物是否是同源的,尚存有疑问。本来似哺乳爬行动物(除了犬齿兽类外)的前耳骨前缘,是以三叉神经凹(又称前耳骨凹 Prootic incisure)为标志的,在三叉神经凹的前内方有一向前背方升起的突起,此即前耳骨的前腹突起。这个突起是软骨颅时期的耳前柱的骨化物,故称耳前柱。这一突起在原始爬行动物中较长,在以后的进化过程中它就逐渐退化,最后成为哺乳类动物的鞍背。在三叉神经凹的后背方也有一个突起,这一突起称前耳骨的前背突,一般认为它是软骨颅时期的上缘带 (taenia maginalis) 的骨化物。这一结构在低级似哺乳动物中不发育,但从犬齿兽类开始,可能是为了保护膨大了的大脑,它扩大为板状,构成三叉神经凹的前方和上方部分的脑腔侧壁,这就是所谓的前耳骨前片。根据传统说法,这一结构是前耳骨的前背突的衍生物,是神经颅的扩大部分 (Watson 1916, Goodrich 1930, De Beer 1937, Olson 1944, Kermack 1963, 1971)。但是 Hopson (1964), Presley & Steel (1976), Presley (1981) 等人从不同方面证明前耳骨前片不是软骨骨化骨,而是膜质骨,是一新生结构。在低级犬齿兽动物中前耳骨前片发育还不大,它的前缘处在上翼骨的内侧,二者缝合在一起。三叉神经的上颌枝 ( $V_2$ ) 和下颌枝 ( $V_3$ ) 一起从上翼骨和前耳骨前片之间的骨缝上穿出颅腔,三叉神经节(半月神经节)位于前耳骨前片的外侧方。这说明低级犬齿兽类动物的前耳骨前片是处在上翼室内侧的,它构成脑腔的侧壁,同时它又构成上翼室的内壁。如果说处在这一进化阶段的前耳骨前片是神经颅的扩大部分似无可。Kemp (1979) 令人信服地证明了原犬鳄兽 (*Procynosuchus*) 的前耳骨前片确是前耳骨前背突的骨化物。然而,至高级犬齿兽类,如三列齿兽类(卞氏兽),前耳骨前片已占据脑颅侧壁的相当大的面积。而且它的前部是贴在上翼骨外侧面上的。这显然表明这一类动物的前耳骨前片是处在上翼室外侧的,它构成上翼室的外侧壁,因为三叉神经节被包在它的内

侧面了。在三列齿兽类动物中, 三叉神经的上颌枝和下颌枝或一起由一个孔出颅 (Hopson 1964), 或者由两个孔分别穿出脑颅外 (Sues 1986), 但是它们的出颅孔都在上翼骨和前耳骨前片的缝合线上。然而此时的三叉神经出颅孔已不同于低级犬齿兽动物的了, 出颅孔已经是位于前耳骨的三叉神经凹之前的一段距离了。由于三叉神经的上颌枝和下颌枝的出颅孔离开三叉神经节有一距离, 两个神经分枝的出颅孔才易于分开。三叉神经的上颌枝和下颌枝各自单独出颅的例子, 在其它犬齿兽类动物中 (*Trirachodon*) 也有。可能这些高级犬齿兽类动物的前耳骨前片的性质与三列齿兽类的是相同的。基于上述理由, Hopson (1964) 认为高级犬齿兽类三列齿兽动物的前耳骨前片是膜质骨, 而不是神经颅的骨化物。现在看来这一观点与 Presley (1976) 的观点是一致的, 因此把高级犬齿兽类动物的、处在三叉神经节外侧方、构成上翼室外壁的前耳骨前片称作蝶封片 (*lamina obturans*) 可能更合适。

非兽类哺乳动物中的毛茛兽, 一般认为它们是时代最早、机体构造最原始的哺乳动物。此类动物也是中生代哺乳动物中机体构造了解得最清楚的少有的种类, 它们的脑颅侧壁的构造形式与高级犬齿兽类动物的基本上是一样的。例如, 毛茛兽的眶蝶区的脑腔侧壁也是由上翼骨升枝和前耳骨前片 (蝶封片) 共同组成的, 上翼骨升枝并未退化; 上翼室虽然比犬齿兽类动物的有所减小, 但还是相当大的; 上翼骨的前部和眶蝶骨仍未缝合起来, 它们之间的空缺还是很大的。在这些特征上毛茛兽和高级犬齿兽类动物的是相同的, 它们之间的不同点是毛茛兽的前耳骨前片更大一些, 它把三叉神经的上颌枝和下颌枝包围起来了, 即这两神经枝的出颅孔——假卵圆孔 (*f. pseudovale*) 和假圆孔 (*f. pseudorotundum*) 穿通前耳骨前片 (蝶封片) 出颅, 不再位于前耳骨前片和上翼骨缝合线上了。至于毛茛兽的上翼骨升枝与前耳骨前片之间存在一狭隙这一特征 (Kermack 1981), 可能是标本保存不好的结果, 因为很薄的上翼骨升枝骨片很易受损, 特别是用酸处理标本, 更容易造成这样的结果。中国尖齿兽一般认为与毛茛兽关系是很近的, 它的上翼骨升枝和前耳骨前片就是缝合在一起的。很多的作者称毛茛兽的上翼骨为翼蝶骨, 这是与 Presley et al (1976) 的翼蝶骨是由膜质发生的蝶封片和软骨骨化骨的颞翼 (*ala temporalis*) 两部分组成的概念不相符的, 特别是像毛茛兽的上翼骨升枝与前耳骨前片 (蝶封片) 互相分离的情况下, 上翼骨单独称作翼蝶骨, 显然是不恰当的。这是笔者在此坚持使用上翼骨不用翼蝶骨的原因。三尖齿兽类目前已有头颅化石发现, 正式的描述文章尚未见到, 它们的脑颅侧壁结构基本上与毛茛兽的相同。柱齿兽类 (*Docodonts*) 和模糊兽类 (*Amphilestids*) 尚无头骨化石发现, 关于它们的脑颅侧壁的构造不得而知。

单孔类动物是现生最原始的哺乳动物, 这类动物具有异常的原始特征, 甚至是爬行动物的特征, 同时又具有非常特化的特征。单孔类动物的这种奇特的性质, 使动物分类学家感到为难。关于它们的分类地位, 有不同观点, 当前流行的观点认为单孔类是哺乳类动物双分为兽类 (*Theria*) 和非兽类 (*Atheria*) 两类中的后一类。持这种观点的学者以 K. A. Kermack 为代表。他们认为哺乳类动物的犬齿兽祖先脑颅侧壁中的上翼骨和前耳骨前片, 在兽类哺乳动物和非兽类哺乳动物中遇上了不同的命运。在兽类哺乳动物中, 上翼骨得到发展, 成为脑颅侧壁的主要构成成分之一, 而前耳骨前片则消失不见了。在非兽类动物中, 上翼骨遭到了极大的退化, 只构成脑颅侧壁下方不大的一小部分, 而前耳骨

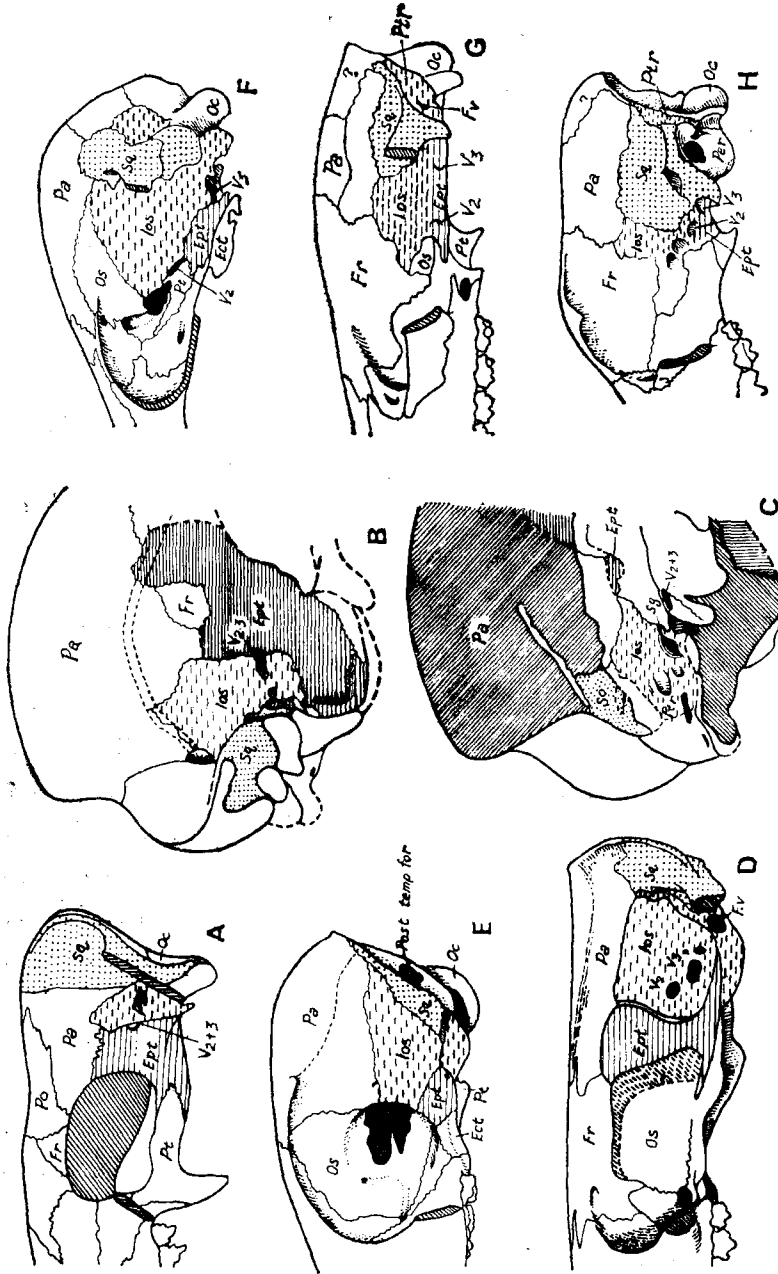


图 1 高级哺乳爬行动物和哺乳动物的脑颅侧壁的结构

Fig. 1 Diagram to show the structure of the sidewall of the braincase: the advanced mammal-like reptiles (A) *Cynognathus*, (B) *Bienotherium*, (C) *Bienotherium* with the internal aspect of braincase in sagittal section; the primitive mammals (D) *Morganicodon*, (E) *Kamptobaatar*, (F) *Ornithorhynchus*, (G) *Didelphis*, (H) *Canis*. Not to scale. (B) and (C) modified from J. A. Hopson, 1964, and the rest of the figs. modified from K. A. Kermack & Z. Kielan-Jaworowska, 1971. The squamosal indicated by heavier dots; the epipterygoid, hatched; the periotic an1 (or) the lamina obturans, fine of dashes. The abbreviations: Ecc, ectotympanic; Ept, epipterygoid; Fr, frontal; Fv, fenestra vestibuli; Los, lamina obturans; Oc, exoccipital; Os, orbitohemoid; Pa, parietal; Pct, tympanic; Pt, pterygoid; Pur, petrosal; Sq, squamosal; V<sub>1</sub> and V<sub>3</sub>, foramina for the maxillary and the mandibular branches of the trigeminal nerve

前片则得到极大的发展,占去了上翼骨升枝原来所占的部分,成为脑颅侧壁成分中最大的成分。但是近年来这种占有主导地位的观点开始受到挑战, Kemp, T. S. (1982, 1983) 和苗德发等 (1986) 从中耳听小骨 (auditory ossicles) 等方面, Archer et al (1985) 和 Kuhne (1973, 1977) 从牙齿特征等方面提出证据,认为单孔类是属于兽类哺乳动物进化线上的,不是非兽类动物。本文作者赞成将单孔类归入兽类哺乳动物进化系统中,但不同意所谓的非兽类动物是哺乳动物<sup>1)</sup>

单孔类动物的脑颅侧壁几乎是完全的了,由于前耳骨前片(蝶封片)和眶蝶骨的扩大,二者之间仅留一很小的缺陷。前耳骨前片极为发育,占去了眶颞区的大部分面积。Kermack 等人把单孔类动物归入非哺乳动物的重要根据之一,就是单孔类动物具有很发达的前耳骨前片这一特征,但是他们忽略了单孔类动物的上翼骨已高度退化这一事实在分类学上的意义。上翼骨退化为位于前耳骨前片腹方的一小骨片,其升枝已消失,因此上翼室应当说是不存在了。因为上翼室本来是指上翼骨升枝与脑颅侧壁之间的空间,当上翼骨升枝已不存在,上翼骨体部(常常称作翼蝶骨)又缩小,位置又低得近乎是颅底的位置,而三叉神经节早已包进脑腔之内了,这种情况怎能还说上翼室存在呢?至多不过说上翼室留有遗迹。单孔类动物的上翼骨升枝和上翼室消失这种特征是与高级兽类哺乳动物(真兽类和后兽类)的是一致的,而非兽类哺乳动物的不同。

Presley & Steel (1976), Presley (1981) 由胚胎学研究证明,单孔类的前耳骨前片是在蝶封膜内形成的膜质骨,不是前耳骨的扩大部分。这和 D. M. S. Watson (1916) 的权威解释相抵触,原因是 Watson 所利用的标本是胎龄较老的标本,蝶封片已经和前耳骨愈合,这使 Watson 把蝶封片看作是前耳骨的扩大部分。而 Presley 发现在胎龄更小的标本上,可以清楚地看到蝶封片骨是独立发生的,它和前耳骨愈合在一起是在较后期胚胎发育中才发生的。承认单孔类动物的前耳骨前片在系统发生史上是较晚时期才出现新生的膜质成分,可以更容易解释上翼骨为何退化。因为膜质的蝶封片在胚胎发育过程中骨化时间较早,软骨内成骨的上翼骨的功用被蝶封片所替代,故此退化了。同理,似乎也能够解释兽类哺乳动物软骨颅侧面的视后柱(pila metoptica)和耳前柱(pila antotica)的消失和不骨化。承认此点也易于我们理解三叉神经出颅孔位置的变化。因为蝶封片在发生中不是由一个骨化中心,而是多个中心形成的,所以在进化过程中三叉神经的上颌枝和下颌枝的出颅孔的彼此分离和移动以及被扩大的蝶封片所包围,这些现象才能出现。

多瘤齿兽类动物也是一类起源不明、分类地位长期不定的低级哺乳动物,发现于蒙古的保存完美的头骨标本显示出,多瘤齿兽与单孔类动物的头骨有许多特征是相似的,因而认为这两类动物有较近的亲缘关系,同属于非兽类哺乳动物 (Kielan-Jaworowska 1970, 1971; Kermack & Kielan-Jaworowska 1971; Clemens & Kielan-Jaworowska 1979) 这一观点获得了普遍接受。多瘤齿兽脑颅侧壁的眶蝶区与单孔类动物的一样,也是前耳骨前片非常发达,上翼骨(翼蝶骨)极度退化,眶蝶骨也很发育。多瘤齿兽的鳞骨曾被

1) 本文是笔者一篇题为《脑颅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》一文的手稿的一部分。该文讨论了似哺乳类和哺乳类动物的脑颅侧壁的形态演化,根据构造,将它们分为四种类型;从功能形态上对鳞骨的系统发生过程作了分析;对高级兽类哺乳动物鳞骨的独特性质的产生作了解释;对中生代哺乳动物的脑颅侧壁和生殖方式作了探讨,提出了哺乳动物分类系统新见解。

认为与毛茛兽、犬齿兽类动物的一样,是位于脑颅侧面最后部分的,鳞骨的内侧方与脑颅外壁紧贴在一起,将围耳骨掩蔽起来的。而单孔类动物如鸭嘴兽的鳞骨与脑颅壁之间有一大的后颞孔存在,围耳骨(岩耳骨)在鳞骨后方有一点外露部分。但 Kielan-Jaworowska (1986) 又指出她原来标明是髻骨(tabular)的,位于鳞骨后方的枕骨板成分可能是围耳骨的乳突,如果是这样的话,则多瘤齿兽的鳞骨和围耳骨的性质就同兽类的相近了,而不同于非兽类哺乳动物(毛茛兽)的。与考虑单孔类分类地位时的理由一样,笔者也认为多瘤齿兽是兽类哺乳动物。

**低级兽类哺乳动物** 原有的基本组成类群是对称齿兽类(Symmetrodontids)和全古兽类(Eupantotherians)动物,笔者认为单孔类和多瘤齿兽类动物也是属于低级兽类哺乳动物的(见注1)。前两类群动物的分类地位的确定,主要是根据牙齿构造特征。据 Archer et al (1985) 的研究,单孔类的牙齿构造可与全古兽类的相比较,是属于兽类哺乳动物性质的。多瘤齿兽类动物的牙齿虽常与非兽类哺乳动物如毛茛兽的牙齿相对比,但这对比从来就没有令人满意过。相反,多瘤兽的牙齿的进步性质被当作兽类哺乳动物性质的,似无什么重要的障碍。有证据表明较进步的低级兽类哺乳动物的下颌骨,已不存在颌纳槽(trough of postdentary),因此可以认为它们的关节骨已脱离开下颌,成为中耳内三块听小骨之一。相同的推断在多瘤齿兽中已得到证实(Miao et al, 1986),我们还可以作进一步推论,即较进步的低级兽类的内耳构造可能也与多瘤齿兽类和单孔类动物的相似,因为内耳与中耳的构造和功能是互相紧密匹配的。至于脑颅侧壁的结构,像前耳骨前片(蝶封片)、上翼骨(翼蝶骨)、鳞骨、围耳骨等,因目前尚无化石资料,无从谈论。不过我们可以推测它们的性质是同单孔类和多瘤齿兽类动物的相近的,当然这有待于将来的化石材料来证实。

**高级兽类哺乳动物(真兽类和后兽类以及它们的直接共同祖先类群)**的脑颅的眶颞区主要是由翼蝶骨和鳞骨构成的,围耳骨仅占据脑颅侧壁的后方不大的一部分。按照传统观点,兽类哺乳动物的翼蝶骨是同爬行动物的上翼骨同源的,而前耳骨前片消失了,但 Presley et al (1976) 证明翼蝶骨是一复合骨,它的上部是由蝶封膜骨化而成的,与前耳骨前片相当;它的腹部是软骨内成骨的,是上翼骨的一新生构造。这一解释便使原来认为的兽类和非兽类哺乳动物的脑颅侧壁构造性质的对立状态消失了。低级兽类哺乳动物的上翼骨和蝶封片(前耳骨前片)虽然在位置上与高级兽类的是一致的,同是上下关系,但二者尚未愈合成一块骨,这在单孔类是明确的,在多瘤齿兽中不肯定。因此如果在单孔类和多瘤齿兽类中使用翼蝶骨这一术语,它应包括上翼骨和前耳骨前片,不能把上翼骨单独称作翼蝶骨。高级兽类脑颅侧壁的特有特征是鳞骨成为脑腔侧壁的构成成分,而不仅仅是附着于脑颅壁外面的头骨成分了;它的位置位于围耳骨的前方而不是后方,是它的后缘而不是前缘与围耳骨(岩耳骨)相接,它的前缘与翼蝶骨缝合在一起。关于鳞骨向前移动,后颞孔消失的问题,笔者已作了解释(注1),并将另文发表。

总结上述,脑颅侧壁在似哺乳爬行动物和哺乳动物中的形态演化过程可划分为四个进化阶段,每阶段的脑颅侧壁的构造方式各有特点,自是一种类型。

1. 低级似哺乳爬行动物进化阶段,以围耳骨型脑颅侧壁构造方式为代表。处在这一进化水平的脑颅侧壁,仅在后部有围耳骨成分,而在前耳骨之前的脑颅侧壁是膜质的软组织,不是骨质的。上翼骨升枝处在脑颅外、不扩大为板状参加脑腔壁的构成。三叉神经由

前耳骨凹出颅。鳞骨位于围耳骨后方,不参加脑颅侧壁的构成。盘龙类和兽孔类(兽头类和犬齿兽类除外)动物的脑颅侧壁属于这一类型。

2. 高级似哺乳爬行动物进化阶段,以上翼骨型脑颅侧壁构造方式为代表。处于这一进化水平的脑颅侧壁,除了有围耳骨之外,又有了扩大的上翼骨升枝和前耳骨前背突(前片)或新生的膜质发生的蝶封片(也称前耳骨前片)来构成脑颅侧壁。上翼骨升枝与眶蝶骨之间还存在有较大的空缺无骨质壁。上翼室开始被骨质外壁包围,趋向封闭,上翼室空间缩小。三叉神经从前耳骨凹出颅,或从上翼骨升枝和蝶封片(前耳骨前片)间的缝合线上出颅,也可能穿通蝶封片出脑颅。鳞骨位于围耳骨之后,不参加脑腔侧壁的构成。后颞孔存在。进步的兽头类动物和犬齿兽动物的脑颅侧壁构成方式属于这一类型,非兽类哺乳动物(包括毛茛兽类、三尖齿兽类,柱齿兽类?和 *Amphilestids* 类?)的脑颅侧壁也属于这一类型。

3. 低级兽类哺乳动物进化阶段,以蝶封片(前耳骨前片)型脑颅侧壁构造方式为代表。处在这一进化水平的脑颅侧壁已接近于完全,仅在眶蝶骨和蝶封片之间还留有一不大的空缺。眶蝶骨扩大了,蝶封片(前耳骨前片)极度扩大,占据了眶颞区的大部分面积,向前扩大,占去了上翼骨升枝原有的位置,与眶蝶骨相接;后方与围耳骨愈合在一起。上翼骨高度退化,缩小为蝶封片下方、靠近颅底部的一小片骨。上翼室退化。三叉神经上颌枝和下颌枝的出颅孔或在蝶封片上,或在蝶封片和上翼骨相接处。鳞骨仍然未参加脑腔侧壁的构成,但它的下部支持方骨的部分退化,其后缘与枕骨板脱开,围耳骨的乳突部分开始外露于头颅侧面的后边处。后颞孔还存在。单孔类和多瘤齿兽类的脑颅侧壁属于这一类型,对称齿兽类和全古兽类的可能也是这一类型的。

4. 高级兽类哺乳动物进化阶段,以鳞骨型脑颅侧壁构造方式为代表。处在这一进化水平的脑颅侧壁全由骨质成分所封。眶颞区主要由翼蝶骨和鳞骨构成,围耳骨(岩耳骨)仅占最后边一小部分,鳞骨已向前移到围耳骨前方,后颞孔消失。上翼骨和蝶封片愈合为翼蝶骨,上翼室不存在。三叉神经的上颌枝和下颌枝的出颅孔一般在翼蝶骨上。真兽类和后兽类的脑颅侧壁属于这一类型,它们的直接共同祖先类群(*Metatherian-Eutherian grade*)的动物的脑颅侧壁的构造方式可能也是这一类型的。

本文经周明镇教授、童永生和王伴月同志批阅,戴加生先生绘图,笔者表示衷心感谢。

(1988年7月8日收稿)

### 参 考 文 献

- archer, M., T. F. Flannery, A. Ritchie, R. E. Molnar, 1985: First Mesozoic mammal from Australia—An early Cretaceous monotreme. *Nature*, 318, 363—366.
- Broom, R., 1914: On the structure and affinities of the Multituberculata. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 33, 115—134.
- Broom, R., 1938: On the structure of the skull of the cynodont, *Thrinaxodon liorhinus* Seeley. *Ann. Trans. Mus.*, 19, 263—269.
- Clemens, W. A. & Z. Kielan-Jaworowska, 1979: Multituberculata. In Lillegraven, J. A., Z. Kielan-Jaworowska, and A. Clemens (eds.), *Mesozoic mammals, the first two thirds of mammalian history*. University California Press, Berkeley. 59—72.
- Crompton, A. W., 1964: On the skull of *Oligokyphus*. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, Geology, 9, 69—82.

- Crompton, A. W., 1972: The evolution of the jaw articulation of cynodonts. In K. A. Joysey & T. S. Kemp. Studies in vertebrate evolution, 231—251, Oliver & Boyd, Edinburgh.
- De Beer, G. R., 1937: The development of the vertebrate skull. Clarendon Press, Oxford.
- Fourie, S., 1974: The cranial morphology of *Thrinaxodon liorhus*. *Ann. S. Afr.*, 65, 337—400.
- Gregory, W. K., 1910: The orders of mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 27, 1—524.
- Gregory, W. K., 1924: The origin of the mammalian alisphenoid bone. *Jour. Morph. Physiol.*, 39(2), 435—463.
- Griffiths, M., 1978: The biology of the monotremes. Academic Press New York, San Francisco, London.
- Hopson, J. A., 1964: The braincase of the advanced mammla-like reptile *Biceanotherium*. *Postila*, 87, 1—30.
- Hopson, J. A., 1969: The origin and adaptive radiation of Mammal-like reptiles and non-theria mammals. *Ann. N. Y. Acad. Science*, 167, 199—216.
- Kemp, T. S., 1979: The primitive cynodont *Procynosuchus*: functional anatomy of the skull and relationships. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, (B)285, 73—122.
- Kemp, T. S., 1982: Mammal-like reptils and origin of mammals. Acad. Press. London, New York et al.
- Kemp, T. S., 1983: The relationships of mammal. *Zool. J. Linn. Soc.*, 77, 353—384.
- Kermack, K. A., 1967: The relationship of early mammals. *Jour. Linn. Soc. (Zool)*, 47, 241—249.
- Kermack, K. A. et al., 1981: The skull of *Morganucodon*. *Zool. J. Linn. Soc.*, 71, 1—158.
- Kermack, K. A. & Z. Kielan-Jaworowska, 1971: Theria and Atheria mammals. In D. M. Kermack and K. A. Kermack (eds.), Early mammals, p. 103—115. Supplement I to the *Zool. J. Linn. Soc.*, 50, Academic Press.
- Kielan-Jaworowska, Z., 1971: Skull structure and affinities of the Multituberculata, in Kielan-Jaworowska, Z., ed., Results Polish—Mongol. *Palacons. Expeds.*, pt. II: *Palacontologia Polonica*, 21, 35—49.
- Kielan-Jaworowska, Z., R. Presley and C. Poplin, 1986: The cranial vascular system in taeniolabidoid multituberculata mammals. *Philosophical Transactions, Royal Society of London*, (B) 313, 525—602.
- Kuhne, W. G., 1973: The systematic position of monotremes (mammalia). *Z. Morph. Tiere*, 75, 59—64.
- Kuhne, W. G., 1956: The Liassic therapsida *Oligokyphus*. London, British Museum (Nat. Hist.).
- Lillegraven, J. A., Z. Kielan-Jaworowska, W. A. Clemens, 1979: Mesozoic mammals: the first two-third of mammalian history, pp. 311. Univ. California Press, Berkeley, Los Angeles and London.
- Miao Desui & J. A. Lillegraven, 1986: Discovery of three ear ossicles in a 'multituberculata' mammal. *National Geographic Research*, 2(4), 500—507.
- Mendrez, Ch. H., 1972: On the skull of *Regisaurus jacobi*, a new genus and species of Bauriamorpha Watson and Romer (=scaloposauria Bostra 1953), from the Lystrosaurus Zone of South Africa. In K. A. Joysey and T. S. Kemp (eds), Studies in vertebrate evolution, 191—212.
- Moore, W. J., 1981: The mammalian skull. pp. 369. Cambridge Univ. Press.
- Muller, J., 1934: The orbitotemporal region of the skull of the mammalia. *Arch. Neerl. Zool.*, 1, 118—259.
- Novacek, M. J., 1986: The skull of Leptictid insectivorans and the higher-level classification of eutherian mammals. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 183(1), 1—112.
- Presley, R. & L. D. Steel, 1976: On the homology of the alisphenoid. *Jour. Anat.*, 121, 441—459.
- Presley, R., 1981: Alisphenoid equivalents in placentals, marsupials, monotremes and fossils. *Nature*, 294, 668—670.
- Romer, A. S. 1956: The oesology of the reptiles. Chicago Univ. Press.
- Simpson, G. G., 1971: Mesozoic mammals revisited. In D. M. Kermack & K. A. Kermack. (eds), (1971), Early mammals. Supplement 1 to the *Zool. J. Linn. Soc.*, 50, Acad. Press., 181—198.
- Starck, D., 1974: The development of the chondrocranium in primates. In Luckett, W. P. et al, Phylogeny of primates.
- Sues, Hans-Dieter, 1986: The skull and dentition of two tritylodontid synapsidas from the lower Jurassic of Western North America. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 151(4), 217—268.
- Watson, D. M. S., 1916: The monotreme skull: a contribution to mammalian morphogenesis. *Phil. Trans. R. Soc.*, (B)207, 311—374.



## SUCCESSION OF THE STRUCTURAL TYPES OF THE SIDEWALL OF BRAINCASE IN MAMMAL-LIKE REPTILES AND MAMMALS

Zhang Fakui

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

**Key words** Mammal-like reptiles, mammals; sidewall of braincase; Evolution

### Summary

The structure of the sidewall of the braincase in mammal-like reptiles and mammals is reviewed; there are four recognized patterns in them; each represents a successive evolutionary level of the structure of the sidewall of braincase in the evolutionary course from the primitive pelycosaurs to the extant eutherians:

1. In the first stage of the lower mammal-like reptiles, the type of the periotic of the sidewall of braincase may be taken as the sign of this evolutionary level of the mammal-like reptiles. On the sidewall of braincase, there are only the bones of the ear capsule, the epipterygoid stands outside the cavum epiptericum, not expanding as a plate and not taking part in the sidewall of braincase, the anterior lamina of the petrosal has not yet developed. The trigeminal nerves go out of the braincase through the prootic incisure. The squamosals locate behind the periotic and take no part in the structure of the sidewall of braincase. The patterns of the structure of the sidewall of braincase of the Pelycosauria and the Therapsida (except for the therocephalians and the cynodontids) may be attributed to this type of the sidewall of braincase.

2. In the stage of the advanced mammal-like reptiles, the epipterygoid type of the sidewall of braincase may be taken as the sign of the evolutionary level of the mammal-like reptiles. On the sidewall of braincase, besides the periotic, the expanded ascending process of the epipterygoid and the anterior lamina of the petrosal (including the antero-dorsal process of the prootic and the lamina obturans—Presley 1976) also take part in the structure of the sidewall of braincase. There remains a larger gap between the ascending process of the epipterygoid and orbitosphenoid. The cavum epiptericum has been enclosed by the osseous wall and begins to reduce. The trigeminal nerves ( $V_2 + V_3$ ) come out of the braincase through the prootic incisure or the seam between the ascending process of the epipterygoid and the anterior lamina of petrosal, or the fenestra ovalis (fenestra pseudoovalis) and the fenestra rotunda (fenestra pseudo-rotunda) in the lamina obturans. The squamosal locates in the back of the periotic and takes no part in the structure of the sidewall of braincase. The patterns of the sidewall of braincase of the advanced therapsids (therocephalians and cynodontids) and the Atheria (morganucodontids, triconodontids, docodontids, amphilestids?, but except for multituberculats and monotremes) may be attributed to this type of the sidewall of braincase.

3. In the stage of the lower therian mammals, the type of the lamina obturans of the sidewall of braincase may be taken as the sign of the evolutionary level of the mammals. The

entire sidewall of the braincase is nearly to be complete and leaves a little gap between the lamina obturans (anterior lamina of the petrosal) and the orbitosphenoid. The lamina obturans (anterior lamina of the petrosal) has very well developed and occupied most of the area of the orbitotemporal, and the epipterygoid has lost its ascending process and became a small one under the lamina obturans. The cavum epiptericum has degenerated. The trigeminal nerves ( $V_2 + V_3$ ) come out of the braincase through the fenestra ovalis (fenestra pseudovalis) and the fenestra rotunda (fenestra pseudorotunda), which locate in the lamina obturans or near by the sutural line between the epipterygoid and the lamina obturans. The squamosal still does not partake in the structure of the sidewall of braincase, but its lower part begins to degenerate, so a part of the petrotic has occurred of the surface of the sidewall of braincase. The post-temporal fenestra remains. To this type of the sidewall of braincase the patterns of the structure of the sidewall of braincase of the Monotremes and the Multituberculata belong, and that of the Symmetrodonta and Eupantotheria may be attributed.

4. In the stage of the advanced theria mammals, the squamosal type of the sidewall of braincase may be taken as the sign of the evolutionary level of the mammals. The sidewall of braincase is already complete and consists mainly of the alisphenoid and the squamosal, the petrosal contributes only a little part of it. The squamosal has taken in the structure of the sidewall of braincase and moved to the front of the petrosal. The post-temporal fenestra lost. The epipterygoid and the lamina obturans fused into the alisphenoid. The cavum epiptericum vanished. The maxillary branch and mandibular branch of the trigeminal nerve come out of the braincase through the fenestra ovalis and the fenestra rotunda located within the alisphenoid generally. The patterns of the structure of the sidewall of braincase of the placentals and the marsupials and their direct common ancestor—the Metatherian-Eutherian grade may to this type of the sidewall of braincase.