

ZOFIA KIELAN-JAWOROWSKA

Instytut Paleobiologii PAN

al. Żwirki i Wigury 93, 02-089 Warszawa

POCHODZENIE SSAKÓW: ODKRYCIA I KONTROWERSJE

ODKRYCIA

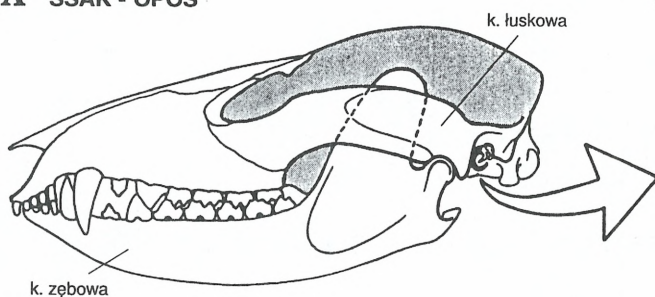
Wyodrębnienie się ssaków z gadów ssakokształtnych (Synapsida) jest uważane za najlepiej udokumentowany przypadek ewolucji wielkoskalowej. Mamy tu do czynienia z przekształceniem jednej gromady w drugą: gadów (Reptilia) w ssaki (Mammalia). Według nowszych poglądów jednakże tradycyjna wspólna gromada gadów obejmuje dwie odrębne gromady: gady ssakokształtne — Synapsida i „gadziokształtne” — Sauropsida, przy czym dla tych ostatnich niekiedy jest zachowywana nazwa Reptilia (np. GAUTHIER i współaut. 1988). Nie zmienia to jednak faktu, że przy wyodrębnianiu się ssaków mamy do czynienia z przejściem od jednej gromady do drugiej, jeśli bowiem nie owa wspólna gromada gadów z podręczników szkolnych, to gromada Synapsida dała początek ssakom. Mimo że, według panującego obecnie poglądu, Synapsida przestały być gadami, w artykule tym używam dla nich tradycyjnej nazwy gady ssakokształtne, która lepiej przemawia do wyobraźni niż spolszczona ich nazwa łacińska synapsydy. Wśród gadów ssakokształtnych grupą najbardziej zaawansowaną były cynodonty, z których wyodrębniły się ssaki.

Obecnie znanych jest około 500 gatunków gadów ssakokształtnych, pochodzących ze wszystkich kontynentów łącznie z Antarktydą. Szkielety ich występują w osadach od drugiej połowy karbonu do środkowej jury, a więc w okresie od około 310 do 170 milionów lat temu. Ponieważ jednak pojawienie się zaczątków pierwszych cech ssaczych miało miejsce we wczesnym permie (około 270 mln lat temu), a najstarsze ssaki pochodzą z osadów późnego triasu (sprzed około 210 mln lat), to można przyjąć, że proces przekształcania się cynodontów w ssaki trwał około 60 milionów lat.

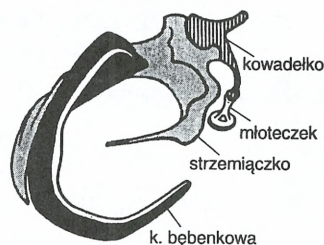
Historia powstania ssaków została bardzo wnikliwie zbadana. Szczególnie dokładnie prześledzono losy kości budujących staw żuchwowy. Od dawna już wiadomo, że kości stawu żuchwowego gadów ssakokształtnych (te same kości budują staw żuchwowy współczesnych gadów i ptaków) u ssaków przekształciły się w kostki słuchowe i przewędrowały do ucha środkowego (rys. 1). Odkrycie tych niezwykłych przekształceń zostało dokonane u współczesnych ssaków przez niemieckiego embriologa, C. Reicherta, już w pierwszej połowie XIX wieku, a dopiero w drugiej połowie XX wieku zostało w pełni potwierdzone na materiale kopalnym (ALLIN 1975). Wykazano też, że kości tworzące jeszcze staw żuchwowy

gadów ssakokształtnych (a więc nim przeszły do ucha) uczestniczyły już w przenoszeniu dźwięków.

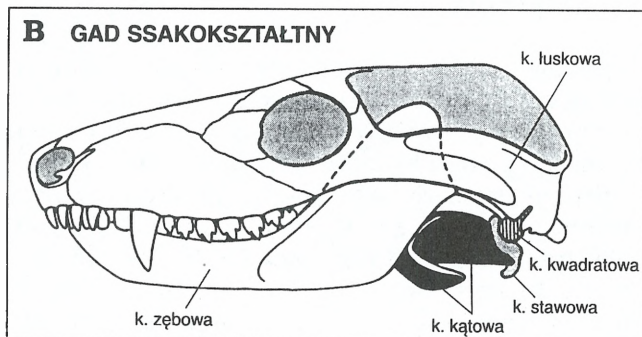
A SSAK - OPOS



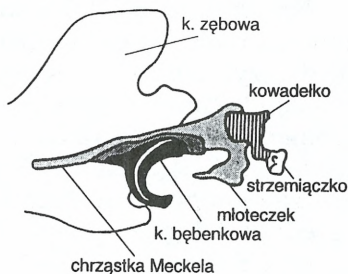
C kostki słuchowe dorosłego osobnika



B GAD SSAKOKSZTAŁTNY



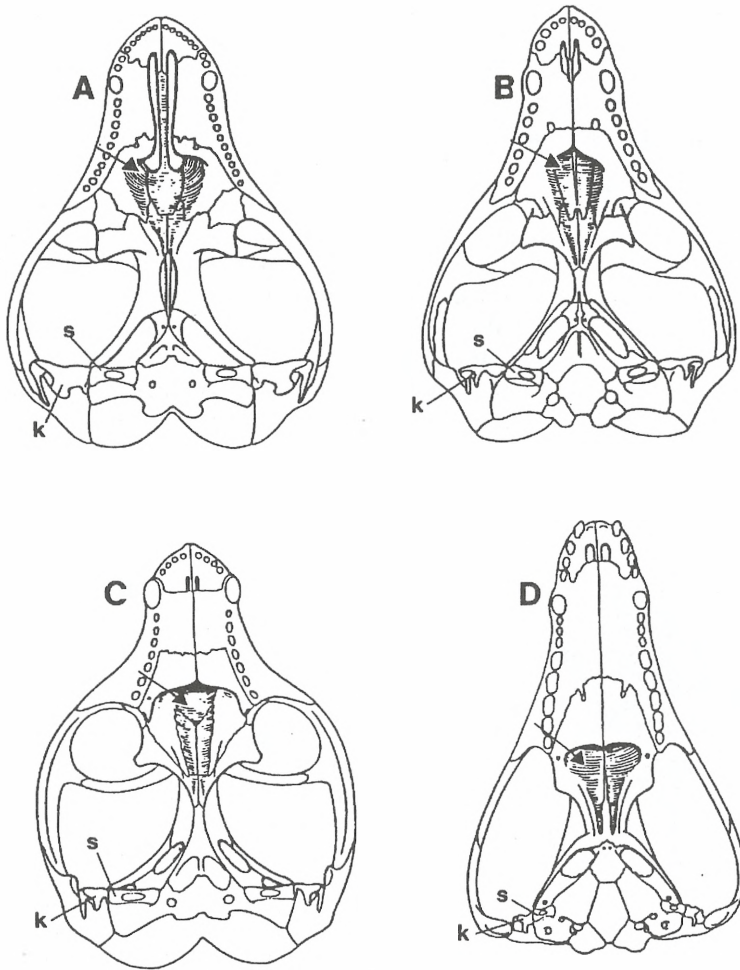
D osesek



Rys. 1. A. Czaszka współczesnego oposa (*Didelphis*), u którego występuje ssaczy staw żuchwowy, między kośćmi żębowa i łuskowa. B. Czaszka cynodonta z rodzaju *Thrinaxodon*, u którego występuje gadi stawy żuchwowy, między kośćmi kwadratową i stawową. C. Kostki ucha środkowego dorosłego oposa, silnie powiększone. D. Tylna część żuchwy oseska oposa, pokazująca, że kostki ucha środkowego we wczesnych stadiach ontogenetycznych nie przemieściły się do ucha, lecz tkwią jeszcze w żuchwie. Na rysunkach B, C i D zastosowano takie samo zacięniowanie do oznaczenia homologicznych kości. Na rysunku D kość prearticular, która następnie zrasta się z kością stawową i tworzy wyrostek donosowy młoteczka, została zaznaczona ciemniejszym zacięniowaniem (wg

HOPSONA 1987).

W listopadzie 1995 roku amerykański paleontolog, Timothy Rowe, przedstawił na zebraniu Amerykańskiego Towarzystwa Paleontologii Kręgowców w Pittsburgu bardzo prawdopodobną hipotezę opartą na badaniach embrionów współczesnego oposa (*Monodelphis domestica*) metodą tomografii komputerowej (Rowe 1995). Rowe uważa, że przejście kostek słuchowych do ucha przy wyodrębnianiu się ssaków wiązało się z pojawieniem się kory nowej i z rozrostem mózgu. U embriona oposa wzrost mózgu postępuje jeszcze przez kilka tygodni, po tym jak kostki budujące pierwotny staw żuchwowy osiągają już pełną wielkość, taką jak u osobników dorosłych. Powoduje to, że gdy czaszka, do której należy kość kwadratowa z pierwotnego stawu żuchwowego, powiększa się wskutek rozrostu mózgu, pozostałe kostki związane z tym stawem, a tkwiące w żuchwie (kość stawowa i kątowna), zostają z niej wyrwane przez rosnącą czaszkę; tak uwolnione

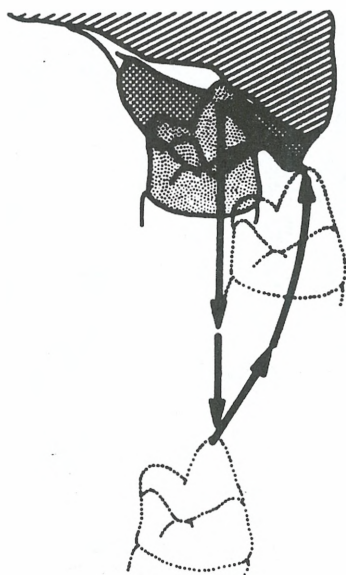


Rys. 2. Porównanie czaszek widzianych od strony podniebiennej cynodontów (A–C) i prymitywnego ssaka (D), pokazujące powstanie twardego podniebienia, oddzielającego jamę nosową od jamy gębowej. A. Późnopermski, prymitywny cynodont *Procynosuchus*, u którego wyrostki podniebienne prawej i lewej kości szczękowej jeszcze nie zrosły się ze sobą i twarde podniebienie jest niekompletne. B. Wczesnotriasowy cynodont *Thrinaxodon*. C. Środkowotriasowy cynodont *Probainognathus*. D. Wczesnojurajski ssak *Morganucodon*.

Strzałki oznaczają położenie nozdrzy wewnętrznych; s — strzemiączko, k — kość kwadratowa. U morganukodona staw zuchwowy jest złożony: występuje staw gądzii, a kość kwadratowa, widoczna na rysunku, nie przekształciła się jeszcze w kowadełko i nie przeszła do ucha środkowego; na zewnątrz od stawu gądziego wykształcił się nowy staw ssaczy, widoczny na rys. 4 D (wg HOPSONA 1987, zmienione).

kości przemieszczają się do ucha środkowego. Kość kwadratowa przekształca się w strzemiączko, kość stawowa w młoteczek, a kość kąтова w kość bębenkową.

Wnikliwie zbadano również zmiany uzębienia i zmiany w budowie czaszki towarzyszące powstaniu ssaków (rys. 2–4). Już u niektórych cynodontów zęby różnicują się na siekacze, kły i zęby policzkowe. W czaszce zachodzą wspomniane wyżej zmiany w budowie stawu żuchwowego i żuchwy oraz pojawia się twarde podniebienie oddzielające jamę nosową od jamy gębowej. Powiększa się też otwór skroniowy czaszki i zostaje ograniczony z boku przez łuk jarzmowy, powstaje grzebień strzałkowy i grzebień skroniowy oraz dwa kłykiec potyliczne. Liczba kości w czaszce ulega zmniejszeniu, zanikają na przykład kości przedczołowa i zaoczodołowa występujące u gadów (rys. 4). Zmianom tym towarzyszą również przekształcenia w szkielecie pozaczaszkowym, takie jak pojawienie się kręgu przeponowego wskazującego na istnienie przepony, zanik żeber na kręgach lędźwiowych i wydłużenie kości biodrowej miednicy. U płazów, gadów współczesnych oraz u prymitywnych gadów ssakokształtnych kończyny są ustawione prostopadłe do osi ciała, a stawy łokciowy i kolanowy są skierowane na boki. U cynodontów rozpoczął się proces stopniowego przesuwania się kończyn pod tułów do pozycji coraz bardziej równoległej do osi ciała, w wyniku czego zwierzęta te zaczęły się bardziej aktywnie poruszać.



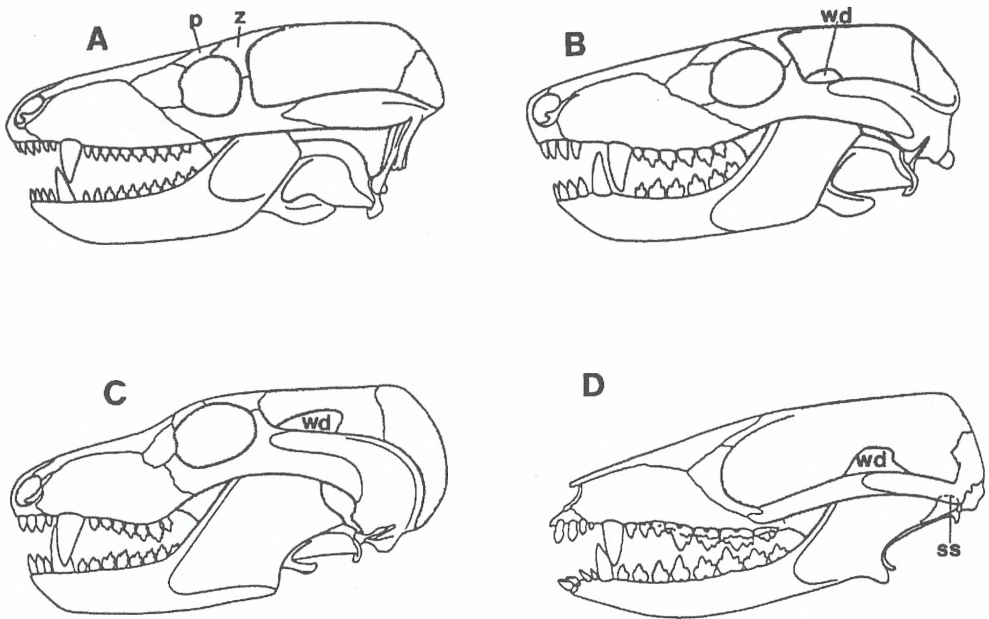
Rys. 3. Schemat pokazujący u prymitywnego ssaka współczesnego (oposa) ruch żuchwy (dolnego zęba trzonowego) w stosunku do szczęki (górnego zęba trzonowego), w widoku od tyłu żuchwy, podczas żucia.

W ten sam sposób, po obwodzie trójkąta, żuchwa poruszała się u najstarszych ssaków, dzięki czemu górne i dolne zęby wchodziły w tak zwany ścisły zgryz. U gadów żuchwa porusza się tylko w kierunku pionowym i zęby nie wchodzi w ścisły zgryz. U niektórych zaawansowanych ssaków ruchy żuchwy uległy przekształceniu; na przykład u gryzoni, podczas cięcia pożywienia żuchwa przesuwa się ku przodowi, z niewielkim odchyleniem ku środkowi.

Uważa się, że cały kompleks tych nowych cech, nabywanych stopniowo przez gady ssakokształtne i najstarsze ssaki, wiązał się ze wzrostem przemiany materii, koniecznym przy stopniowym przechodzeniu od zmiennocieplności (ektotermiczności) do stałocieplności (endotermiczności). Ssaki, aby zachować stałą temperaturę ciała, produkują ciepło (są endotermiczne), przed połknięciem pożywienia żują je w jamie ustnej. Twarde podniebienie oddzielające jamę ustną od jamy nosowej (rys. 2), które pojawia się u cynodontów, umożliwia żucie podczas oddychania. U gadów ssakokształtnych żuchwa poruszała się tylko w kierunku pionowym (tak jak u gadów współczesnych), a zęby górne i dolne tylko luźno wchodziły między siebie. U najstarszych ssaków podczas żucia żuchwa, widziana

z przodu lub z tyłu, wykonywała ruch po obwodzie trójkąta (rys. 3). W wyniku tego u ssaków pojawił się tak zwany ścisły zgryz, a na zębach powstały stałe powierzchnie starć. Ponadto zróżnicowanie zębów na siekacze, kły i zęby policzkowe (przedtrzonowe i trzonowe) i pojawienie się na nich guzków spowodowało wraz ze zmianą ruchów żuchwy lepsze rozdrabnianie pokarmu.

Żucie pożywienia w jamie ustnej wymaga silnego umięśnienia. U wczesnych cynodontów pojawił się mięsień żwacz, który w toku ewolucji stopniowo powiększał swe rozmiary. Spowodowało to rozrost kości zębowej z silnym wyrostkiem dziobiastym, przy jednoczesnej redukcji pozostałych kości żuchwy (tak zwanych kości „gadzych”) (rys. 4). Jednocześnie powiększył się otwór skroniowy czaszki i powstał łuk jarzmowy, zwiększając przestrzeń dla przyczepów rozrastających się mięśni przywodzących. Powstanie u najstarszych ssaków nowego stawu żuchwowego między kością zębową i skroniową spowodowało, że siła uderzenia kości zębowej znacznie się zwiększyła.



Rys. 4. Seria czaszek cynodontów (A–C) i prymitywnego ssaka (D), pokazująca stopniowe powiększanie się kości zębowej kosztem redukcji kości „gadzych” i pojawienie się na kości zębowej wyrostka dziobiastego (wd).

A. Późnopermski prymitywny cynodont *Procynosuchus*, około 1 m długości. B. Wczesnotriasowy cynodont *Thrinaxodon*, około 50 cm długości. C. Środkowotriasowy cynodont *Probainognathus*, mniejszy od królika. D. Wczesnojurajski ssak *Morganucodon*, nieco mniejszy od szczura. Kości przedczołowa (p) i zaoczodołowa (z), występujące u cynodontów, u ssaków (D) zanikły. U morganukodona między kością zębową i łuskową występuje ssaczy staw żuchwowy (ss), przylegający od strony zewnętrznej do stawu gadziego (wg HOPSONA 1987, zmienione).

Pojawienie się przepony zwiększyło efektywność działania systemu oddechowego, co było bardzo ważne dla lepszego spalania pożywienia. Wreszcie zapo-

czątkowanie u cynodontów przesuwania się kończyn pod tułów (choć nawet u najstarszych ssaków są one jeszcze nieco odwiedzione) spowodowało sprawniejsze poruszanie się, tak pod względem zużycia energii, jak i szybkości ruchów.

Ponieważ przekształcenie cynodontów w ssaki trwało wiele milionów lat, powstaje pytanie, w którym miejscu należy postawić granicę między cynodontami i ssakami. Jest oczywiste, że granica ta musi być umowna. Większość paleontologów uważa za ssaki formy, u których wykształcił się nowy staw żuchwowy między kością skroniową czaszki i kością zębową żuchwy; w takim też rozumieniu używam pojęcia ssak w niniejszym artykule. Istnieją jednak i inne propozycje, na przykład aby wszystkie gady ssakokształtne (synapsydy) uznać za ssaki, lub aby tylko ssaki właściwe (Theria), do których należą torbacze i łożyskowce, uważać za ssaki, czy też wreszcie aby za ssaki uznać wszystkie ssaki współczesne (ssaki właściwe i stekowce), ich najbliższego wspólnego przodka oraz wszystkie formy pośrednie między nimi (Rowe 1988). Ta ostatnia definicja jest często krytykowana, ponieważ jest sprawą przypadku, że na przykład stekowce przetrwały do dzisiaj, a inne grupy prymitywnych ssaków mezozoicznych, na przykład multituberkulaty (zwane też wieloguzkowcami) lub dokodonty wymarły. Gdyby ze względu na inny układ łądów i mórz lub inny klimat w przeszłości Ziemi stekowce wymarły, a jakaś inna grupa ssaków mezozoicznych przetrwała, gromada ssaków obejmująca współcześnie istniejące formy i ich wspólnego przodka musiałaby zostać inaczej zdefiniowana. Wydaje się jednak, że definicje jednostek systematycznych nie powinny ulegać zmianie w zależności od dosyć przypadkowego z punktu widzenia ewolucji przeżywania zaliczanych do nich grup.

Według przyjmowanej przeze mnie definicji ssaków, najstarsze ssaki, na przykład morganukodonty, do których należy dobrze zbadany rodzaj *Morganucodon*, miały złożony staw żuchwowy (rys. 2D i 4D). Oznacza to, że wykształcił się u nich już nowy staw ssaczy między kością skroniową i zębową, jednakże kości dawnego stawu gadziego (między kośćmi kwadratową i stawową) nie przeszły jeszcze do ucha środkowego i funkcjonowały nadal jako staw przylegający dośrodkowo do stawu ssaczego. Te dwa stawy tworzyły wspólny staw, w budowie którego uczestniczyły cztery kości (kwadratowa i skroniowa ze strony czaszki oraz kąтова i zębowa ze strony żuchwy).

W ewolucji gadów ssakokształtnych, a zwłaszcza cynodontów, obserwuje się stopniowe zmniejszanie rozmiarów (rys. 4). Wczesno- i środkowopermskie gady ssakokształtne miały rozmiary od 2–5 m długości. Jeden z najstarszych znanych cynodontów, późnopermski *Procynosuchus* mierzył 1 m długości. Znany, wczesnotriasowy cynodont *Thrinaxodon* miał długość 50 cm, środkowotriasowy cynodont *Probainognathus* był mniejszy od królika, najstarsze zaś ssaki, pojawiające się w późnym triasie, były wielkości myszy lub szczura. W ewolucji większości znanych linii kręgowców łądowych (np. w ewolucji różnych grup ssaków kopytnych w trzeciorzędzie) obserwuje się odwrotną tendencję — stopniowe zwiększanie rozmiarów. CROMPTON (1968) spekulował, że zmniejszanie się rozmiarów cynodontów może być związane z przechodzeniem przez nie od ektotermiczności do endotermiczności oraz ze zmianami klimatycznymi. Można przypuścić, że cynodonty początkowo były półendotermiczne, to znaczy, że będąc już uwłosione (dołki na kościach pyska wskazują, że występowały u nich włoski czuciowe,

a jeśli miały one włoski czuciowe, to być może były już i uwłosione), miały zdolność utrzymania stałej temperatury ciała przez pewien czas, natomiast zapewne nie wyrobiły jeszcze mechanizmów szybkiego oziębiania ciała. Mechanizmy takie jak: pocenie się, głębokie wentylowanie płuc przez dyszenie, rozszerzanie naczyń krwionośnych skóry i inne występują u współczesnych ssaków właściwych, lecz brak ich u stekowców. W późnym permie panował na Ziemi zimny klimat. Od końca permu i w ciągu triasu klimat stawał się coraz cieplejszy, zmieniając się w gorący w jurze. Jeżeli cynodonty, tak jak stekowce, umiały utrzymywać stałą temperaturę ciała, lecz nie umiały pozbywać się nadmiaru ciepła, ich aktywność w ciepłym klimacie musiała być ograniczona. Duże zwierzęta, jeżeli nie są zdolne do pozbycia się nadmiaru ciepła, które produkują podczas pracy, mogą w gorącym lub nawet w ciepłym klimacie łatwo zginąć z przegrzania. Małe zwierzęta łatwiej oziębiają swoje ciało niż duże i tym można wytłumaczyć, że cynodonty w toku ewolucji zmniejszały swoje rozmiary. Gdy pod koniec triasu klimat stał się gorący, jedyną szansą na przeżycie ssaków było drastyczne zmniejszenie ich rozmiarów i przejście do aktywności podczas nocy. Dobrze rozwinięte zmysły węchu i słuchu ssaków mezozoicznych, o rozwoju których wnioskujemy z budowy odlewów mózgu i regionu usznego czaszki, świadczą, że pierwsze ssaki prowadziły nocny tryb życia.

Nie należy zapominać, że lądy ery mezozoicznej były zdominowane przez dinozaury, a w okresie triasowym również przez spokrewnione z nimi tekodonty. W tym świecie, pełnym wielkich, groźnych drapieżników, być małym i prowadzić nocny tryb życia znaczyło być dobrze przystosowanym. Zapewne dlatego ssaki pozostały małymi nocnymi zwierzętami przez całą erę mezozoiczną, to jest przez pierwsze dwie trzecie swej historii. Dopiero 65 mln lat temu, pod koniec okresu kredowego, gdy z powierzchni Ziemi zniknęły dinozaury, niektóre ssaki (np. liczne kopytne) zaczęły stopniowo obejmować w posiadanie nisze otwartych terenów, okupowane dawniej przez dinozaury i powiększać swe rozmiary. Ale zaledwie 30% współczesnych ssaków przystosowało się do dziennego trybu życia, reszta, 70% jest nadal aktywna nocą, co niewątpliwie jest dziedzictwem ich zwyczajów z ery mezozoicznej.

KONTROWERSJE

Przedstawione w poprzedniej części podsumowanie współczesnych poglądów na pochodzenie ssaków jest ogólnie przyjęte przez paleontologów, których opinie różnią się w szczegółach. Na czym polegają więc kontrowersje na temat pochodzenia ssaków, zaanonsowane w tytule niniejszego artykułu? Otóż nie ma zgodności na temat stosunków rodowych między różnymi grupami ssaków mezozoicznych i współczesnych oraz na temat czy ssaki są monofiletyczne (to znaczy wyodrębniłyby się z cynodontów jako jedna linia rozwojowa), czy też polifiletyczne (co znaczy, że różne grupy ssaków wyodrębniłyby się niezależnie z różnych, co najmniej dwóch grup cynodontów).

Pogląd o polifiletycznym pochodzeniu ssaków panował w paleontologii w latach sześćdziesiątych i wyznawcą jego był między innymi wybitny paleontolog amerykański, George Gaylord Simpson. W ciągu ostatniego dwudziestopięciole-

cia dzięki nowym odkryciom poglądy na temat stosunków między wczesnymi ssakami oraz mono- lub polifiletyczne pochodzenie ssaków uległy znacznym zmianom, jednakże nadal nie ma na ten temat pełnej zgodności.

W artykule tym nie omawiam wszystkich grup ssaków mezozoicznych (np. dokodontów), które stoją na marginesie prowadzonej tu dyskusji. Grupą kontrowersyjną i przysparzającą najwięcej kłopotu są multituberkulaty, ale o nich nieco później.

Za najprymitywniejsze ssaki są uznawane morganukodonty, zaliczane dawniej do trykonodontów. Ze wszystkich ssaków morganukodonty najbardziej zbliżają się do cynodontów tak budową czaszki, jak i szkieletu pozaczaszkowego. Cechą prymitywną jest występowanie u morganukodontów złożonego stawu żuchwowego, co oznacza, że kości pierwotnego stawu żuchwowego (gadziego) nie przewędrowały jeszcze do ucha. Pojedyncze zęby morganukodontów pojawiają się w późnym triasie, natomiast z wczesnej jury są znane dobrze zachowane ich czaszki (rys. 2D i 4D) i szkielety pozaczaszkowe.

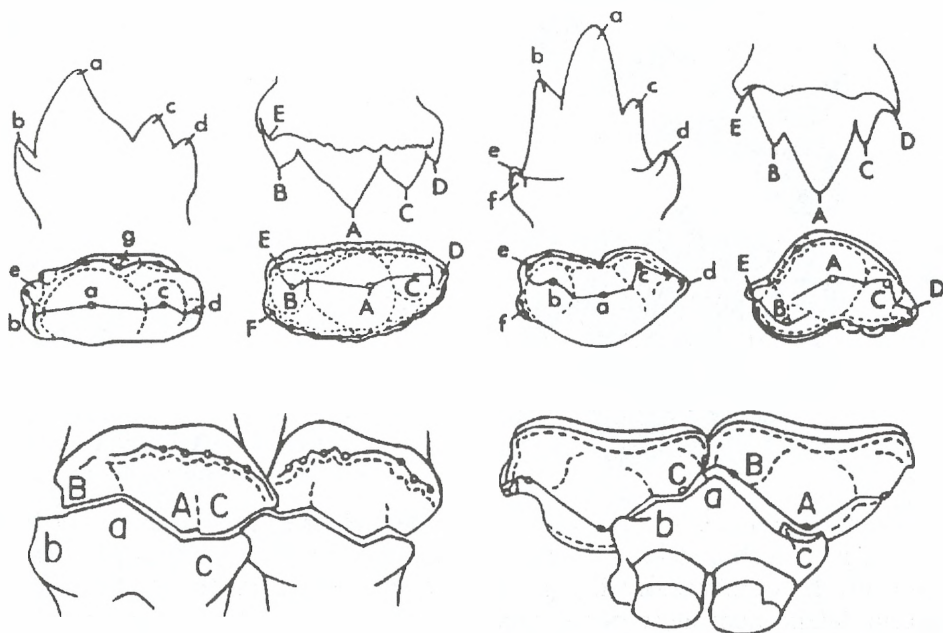
W tych samych warstwach co morganukodonty występują zęby innej grupy drobnych, wymarłych ssaków — symetrodontów. Symetrodonty różnią się od morganukodontów tym, że trzy główne guzki na zębach policzkowych są ustawione u nich jak na rogach trójkąta, gdy u morganukodontów są ustawione w jednej linii, w kierunku przodotylnym, tak jak u cynodontów (rys. 5). Podczas zgryzu wierzchołki dolnych i górnych zębów symetrodontów wchodziły między siebie. CROMPTON i JENKINS (1973) sugerowali, że zęby morganukodontów i symetrodontów różnią się tylko nieznacznie i wskazują, że obie grupy wywodzą się od bliskiego, wspólnego przodka.

Symetrodonty, które wymarły w późnej kredzie, są uważane za najprymitywniejszych przedstawicieli ssaków właściwych (Theria), z nich wyodrębniły się jurajskie Eupantotheria, z których z kolei powstały współczesne ssaki właściwe.

Obecnie przeważa tendencja, aby nazwę ssaki właściwe stosować tylko dla wspólnego przodka torbaczy i ssaków łóżyskowych i wszystkich form, które od niego się wywodzą. HOPSON (1994) zaproponował nazwę Holotheria dla całej grupy ssaków o zębach dolnych i górnych ustawionych w stosunku do siebie jak „odwrócone trójkąty”, a więc obejmującej nie tylko torbacze i łóżyskowce lecz również symetrodonty i eupantotheria. Niezależnie od tego jaką terminologię przyjmujemy, nie ulega wątpliwości, że grupa ssaków wywodząca się od symetrodontów a kończąca się na torbaczach i ssakach łóżyskowych jest monofiletyczna.

Powstaje pytanie, jaka jest pozycja systematyczna stekowców? Jak wiadomo współczesne stekowce (rys. 6), jedyne znane ssaki jajorodne, różnią się od ssaków właściwych zarówno anatomią, jak i fizjologią. Stekowce, reprezentowane dzisiaj tylko przez trzy rodzaje: dziobaka i dwie kolczatki, zachowują w pasie barkowym kość kruczą i śródoberżny, które nie występują u innych ssaków współczesnych, mają żebra szyjne i kończyny skierowane na boki, a nie przesunięte pod tułów, jak u ssaków właściwych. Wszystkie trzy rodzaje stekowców są silnie wyspecjalizowane, są to formy grzebiące, a dziobak ponadto prowadzi półwodny tryb życia. Stekowce są bezzębne i mają szczęki opatrzone dziobem rogowym. Zęby pojawiają się tylko w rozwoju embrionalnym dziobaka a potem zanikają. Kopalne dziobaki były uzębione.

Mimo różnic między stekowcami a ssakami właściwymi nie ulega wątpliwości, że stekowce to ssaki, ponieważ mają gruczoły mleczne, ciało pokryte włosami, w skład żuchwy wchodzi tylko jedna kość — żębowa, zestawiająca się stawem z kością skroniową czaszki, a w uchu środkowym występują trzy kostki słuchowe. Wszystkie te cechy są charakterystyczne dla ssaków, nie występują u innych kręgowców z wyjątkiem może włosów, które być może występowały już u niektórych cynodontów; utwory włosopodobne wykształciły się też niezależnie u pterozaurów.

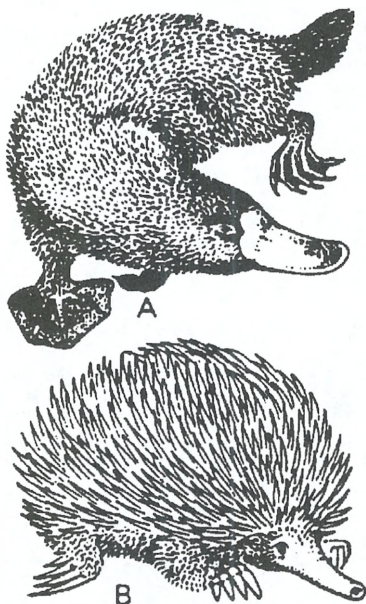


Rys. 5. Porównanie dolnych i górnych zębów morganukonodonta (*Morganucodon*) (z lewej) i wczesnego symetrodonta (*Kuehneotherium*) (z prawej), należące do najprymitywniejszych ssaków właściwych.

Małe litery oznaczają guzki na dolnych trzonowych, a duże litery na górnych trzonowych. U morganukodontów guzki są ułożone podłużnie, u symetrodontów tworzą one zaczątkowy trójkąt. Górny szereg — widok zębów z boku, środkowy — widok zębów od strony powierzchni żujących, dolny — widok górnych i dolnych zębów z boku w pozycji zgryzu. U morganukodontów najwyższy guzek zęba dolnego uderza w zagłębienie w zębie górnym, u symetrodontów wchodzi on między dwa zęby górne, co powoduje lepsze cięcie pokarmu. Z zębów symetrodontów drogą przekształceń powstały tak zwane zęby trybosfeniczne, charakterystyczne dla kredowych ssaków właściwych. Podobieństwo budowy zębów morganukodontów i wczesnych symetrodontów wskazuje, że grupy te powstały od bliskiego wspólnego przodka (wg CROMPTONA i JENKINSA 1973).

W roku 1985 ukazała się praca paleontologów australijskich (ARCHER i współaut. 1985) z opisem fragmentu żuchwy z zębami trzonowymi kopalnego dziobaka z wczesnej kredy nazwanego *Steropodon*. W dwa lata później, na podstawie odlewu *steropodona* otrzymanego z Australii wspólnie z kolegami amerykańskimi, A. W. Cromptonem i F. A. Jenkinsem, opublikowaliśmy pracę (KIELAN-JAWOROWSKA i współaut. 1987), w której argumentowaliśmy, że zęby

steropodona mogły powstać z zębów Eupantotheria. Jeżeli rzeczywiście tak było, to stekowce winny być zaliczone do Theria sensu lato (Holotheria wg Hopsona) i oddzieliłyby się od głównej linii prowadzącej do torbaczy i łożyskowców przypuszczalnie w późnej jurze.



Rys. 6. Współczesne stekowce:
A. Dziobak — *Ornithorhynchus anatinus*. B. Kolczatka — *Tachyglossus aculeatus*.

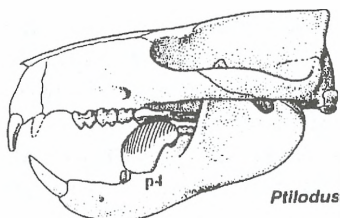
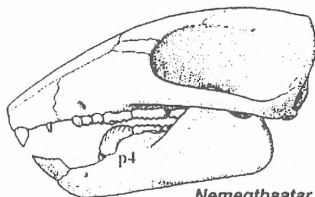
W latach osiemdziesiątych i wczesnych dziewięćdziesiątych ukazało się kilka prac porównujących budowę czaszki i jej ukrwienie w różnych grupach ssaków mezozoicznych i współczesnych (np. ROUGIER i współaut. 1992). W pracach tych wykazano daleko posunięte podobieństwo unaczynienia głowy wczesnych ssaków właściwych i stekowców a także wymarłej grupy ssaków — multituberkulatów, potwierdzając pogląd o ich wspólnym pochodzeniu.

Jak już wspomniałam, grupą, która przysparza najczęściej kłopotu badaczom stosunków filogenetycznych między wczesnymi ssakami, są właśnie multituberkulaty, zawdzięczające nazwę budowie zębów pokrytych licznymi, jednakowej wysokości guzkami. Multituberkulaty pierwsze wśród ssaków przystosowały się do roślinożerności, chociaż część z nich była wszystkożerna.

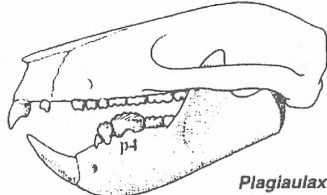
Grupa ta wykazuje w budowie żuchwy i uzębienia powierzchowne podobieństwo do gryzoni (rys. 7). Mają one siekacze przystosowane do odgryzania twardego pokarmu (jak u gryzoni), za nimi występuje przerwa (diastema) i seria zębów przedtrzonowych i trzonowych pokrytych guzkami. Budowa powierzchni starć na zębach wskazuje, że podczas cięcia pokarmu żuchwa przesuwiała się do tyłu. Jest to jedyny przypadek wśród ssaków, gdyż na przykład u owadożernych i drapieżnych zęby tną pokarm przy ruchu żuchwy ku górze i ku środkowi (rys. 3), u parzystokopytnych przy dośrodkowym ruchu żuchwy i nieco ku górze, a u gryzoni przy ruchu żuchwy do przodu. To że multituberkulaty „żuły do tyłu” spowodowało, że mięśnie poruszające żuchwę przyczepiały się na niej bardziej z przodu niż u wszystkich innych ssaków, co wpłynęło na inne proporcje czaszki

(GAMBARYAN i KIELAN-JAWOROWSKA 1995). U ssaków właściwych przednia część oczodołu ma kostne dno lecz jest otwarta od góry (rys. 8), u multituberkulatów ta część oczodołu jest otwarta od dołu lecz ma kostny „dach”. U ssaków właściwych wyrostek zaoczodołowy znajduje się na kości czołowej, gdy u multituberkulatów jest położony daleko w tyle, na kości ciemieniowej. Wyrostek kłykciowy żuchwy u multituberkulatów stanowi część jej tylnego, zaokrąglonego brzegu i w przeciwieństwie do ssaków właściwych nie tworzy wyodrębnionego

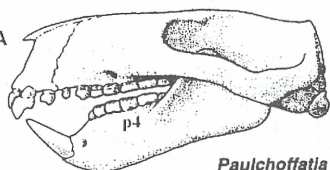
CIMOLODONTA

*Ptilodus**Nemegtbaatar*

PLAGIAULACOIDEA

*Plagiaulax*

PAULCHOFFATOIDEA

*Paulchoffatia*

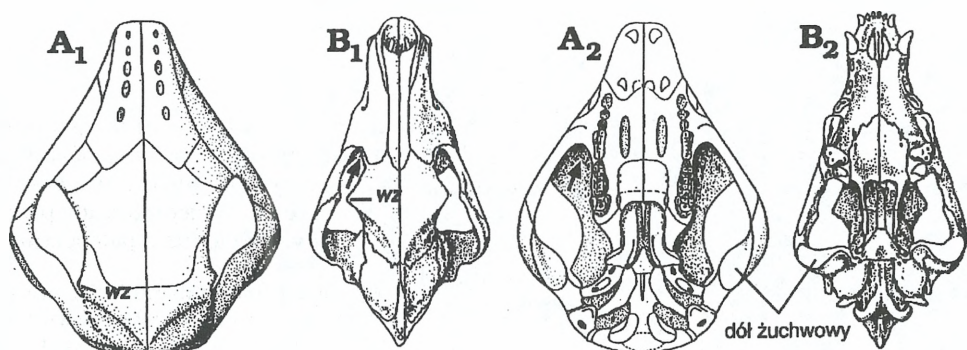
Rys. 7. Czaszki multituberkulatów: *Paulchoffatia* pochodzi z późnej jury (kimerydu), *Plagiaulax* z granicy jury i kredy, *Nemegtbaatar* z późnej kredy, a *Ptilodus* z paleocenu.

W ewolucji multituberkulatów czwarty dolny przedtrzonowy (p4) powiększa rozmiary i przybiera postać zaokrąglonego ostrza, pokrytego serią grzebieni. Zmianom tym towarzyszy redukcja pozostałych dolnych przedtrzonowych oraz powiększanie się diastemy. Z późnego triasu oraz z wczesnej i środkowej jury skamieniałości zaliczane do multituberkulatów są reprezentowane jedynie przez ułamki pojedynczych zębów, których przynależność systematyczna nie jest pewna (wg KIELAN-JAWOROWSKIEJ i NESSOVA 1992).

wyrostka. Dół żuchwowy większości ssaków właściwych jest wklęsły i skierowany poprzecznie, u multituberkulatów jest płaski, odsunięty od puszki mózgowej i wydłużony w kierunku przodotylnym. Czaszka multituberkulatów jest spłaszczona grzbieto-brzusznie, gdy u ssaków właściwych bocznie. Pozostałe różnice, takie jak na przykład prosty ślimak w uchu multituberkulatów (zwinęty u ssaków właściwych) oraz położenie dołu żuchwowego bardziej w tyle niż u ssaków właściwych, należy interpretować jako zachowanie u multituberkulatów cech prymitywnych (prosty ślimak występuje również u morganukodontów, a zagięty lecz nie zwinęty u stekowców).

W szkielecie pozaczaszkowym multituberkulatów obserwujemy mieszaninę cech prymitywnych (jak np. obecność kości torbowych, żeber szyjnych i między-objczyka) i zaawansowanych. Miednica multituberkulatów jest bardzo wąska, a dolne brzegi kości łonowych i kulszowych zrastają się ze sobą tworząc grzebień, co wskazuje, że kości miednicy nie mogły rozchodzić się na boki podczas porodu. Na tej podstawie wyciągnęłam wniosek (KIELAN-JAWOROWSKA 1979), że multituberkulaty były żyworodne i przychodziły na świat bardzo małe, zapewne w bardzo niskim stopniu zaawansowania anatomicznego, podobnie jak współczesne torbacze.

Multituberkulaty przypominają ssaki właściwe budową kości udowej. U jednych i u drugich głowa kości udowej jest umieszczona na długiej szyjce i występuje wysoki krętarz większy. Krętarz mniejszy ma jednakże zupełnie odmienną budowę w obu grupach. Ponadto u multituberkulatów na grzbietowej stronie kości udowej w punkcie rozchodzenia się szyjki i krętarza wielkiego występuje guzek podkrętarzowy — struktura ta nie jest znana u innych ssaków.



Rys. 8. Porównanie czaszek multituberkulata — *Nemegtbaatar* (A) i ssaka łożyskowego — psa (B).

A₁, B₁ — widziane od strony grzbietowej, A₂, B₂ — od strony podniebiennej. Proszę zwrócić uwagę na różnice w budowie przedniej części oczodołu, dołu żuchwowego i położenia wyrostka zaoczodołowego (wz) na kości czołowej u ssaków łożyskowych i na kości ciemieniowej u multituberkulatów. Strzałka w B₁ pokazuje kostne dno przedniej części oczodołu, w A₂ — dach przedniej części oczodołu (wg KIELAN-JAWOROWSKIEJ, w druku).

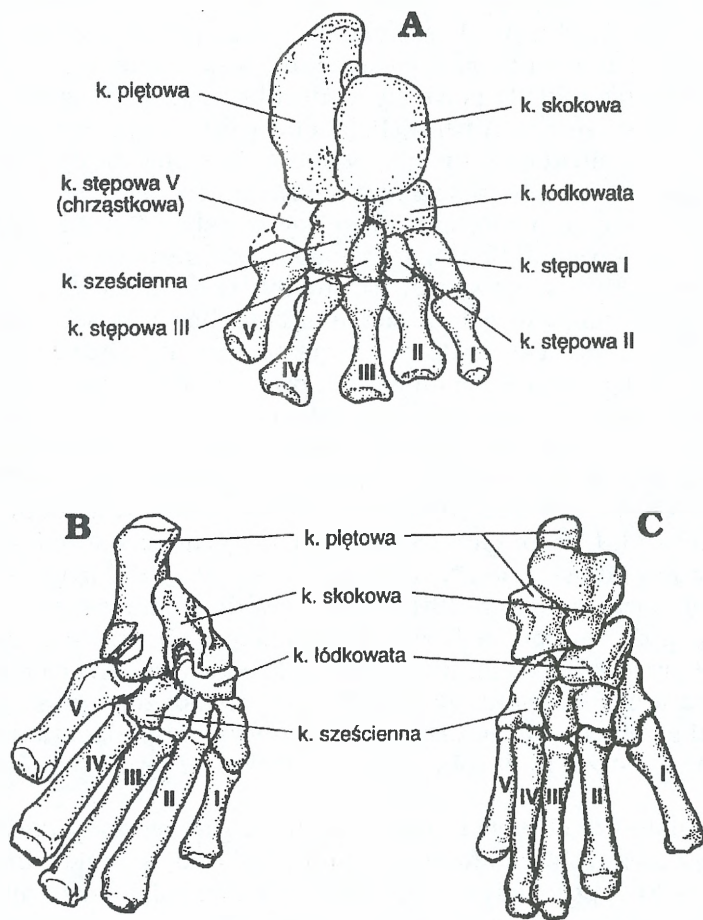
Multituberkulaty różnią się od wszystkich ssaków układem kości stępu. Podobieństwo dotyczy budowy kości piętowej, opatrzonej u multituberkulatów i ssaków właściwych wydatnym guzem piętowym, poza tym jednakże układ kości stępu jest w obu grupach odmienny. W roku 1929 GRANGER i SIMPSON przedstawili pierwszą rekonstrukcję stępu multituberkulatów, w której dystalny koniec kości piętowej nie stykał się z żadną inną kością, będąc niejako „zawieszony w powietrzu” (por. rys. 9 dla zrozumienia układu kości stępu multituberkulatów). W rekonstrukcji Grangera i Simpsona piąta kość śródstopia nie stykała się z kością piętową i była między nimi przerwa). Rekonstrukcja ta opierała się na tym, że u multituberkulatów kość piętowa nie styka się dystalnie z kością sześcienną (jak u innych ssaków), a fasetka dla kości sześciennej jest położona

skośnie na przyśrodkowej powierzchni kości piętowej, w pobliżu jej dystalnego końca. Rekonstrukcja Grangera i Simpsona została podważona dopiero niedawno w oparciu o materiały zebrane przez polsko-mongolskie wyprawy paleontologiczne na pustyni Gobi (KIELAN-JAWOROWSKA i GAMBARYAN 1994). W pracy tej wykazaliśmy (rys. 9B), że kość piętowa kontaktowała się z piątą kością śródstopia, a stopa była odwiedziona od długiej osi guza piętowego o 30° ku bokowi. Taka budowa stępu nie występuje u żadnych innych ssaków. Wysunęliśmy też przypuszczenie, że gdy piąta kość stępowa (*os tarsale* V), charakterystyczna dla prymitywnych gadów, zanikła w linii cynodontów prowadzącej do ssaków, wykształciły się dwa typy budowy kości stępu (rys. 9). W linii morganukodontów — ssaków właściwych kość sześcienna (*cuboideum*) przesunęła się ku bokowi, wchodząc w kontakt z dystalną częścią kości piętowej; w linii prowadzącej do multituberkulatów dystalna powierzchnia kości piętowej weszła w kontakt z piątą kością śródstopia, a fasetka na kości piętowej dla kontaktu z kością sześcienną przesunęła się na przyśrodkową powierzchnię kości piętowej.

Nie ma zgodności co do tego, kiedy powstały multituberkulaty. W osadach późnego triasu i wczesnej jury Europy i Ameryki Północnej występują pojedyncze zęby zagadkowej rodziny Haramiyidae. Zęby te są podobne do zębów multituberkulatów, od których różnią się tym, że mają guzki na zębach różnej wysokości. W październiku 1996 na zjeździe Amerykańskiego Towarzystwa Paleontologii Kręgowców w Nowym Jorku Farish A. Jenkins przedstawił doniesienie o odkryciu szczęk i żuchw haramiyidów w utworach triasowych Grenlandii (JENKINS i współaut. 1996). Zdaniem autorów tego doniesienia układ zębów i sposób żucia haramiyidów był inny niż u multituberkulatów i nie ma powodu aby sądzić o ich bliskim pokrewieństwie. Pogląd ten nie został jednak przez uczestników zjazdu powszechnie przyjęty. Z osadów wczesnej i środkowej jury jest znanych zaledwie kilka fragmentów zębów, zaliczanych z zastrzeżeniem do multituberkulatów. Pierwsze niewątpliwe multituberkulaty pochodzą z późnej jury, z kimerydu Portugalii (rys. 7 — *Paulchoffatia*) (HAHN 1993). Występują tam liczne żuchwy i fragmenty czaszek z zębami. U form tych występują trzy górne siekacze (dwa u późniejszych multituberkulatów), w jednym rodzaju występuje też górny kiel, który zanikł u wszystkich późniejszych multituberkulatów, diastema jest znacznie krótsza niż u form późniejszych, a liczba przedtrzonowych większa. Na czwartym dolnym zębie przedtrzonowym, który u form kredowych i trzeciorzędowych jest wykształcony w postaci zaokrąglonego, bocznie spłaszczonego ostrza ze skośnie ustawionymi grzebieniami, u form jurajskich występuje dodatkowo rząd guzków, pokazując że „ostrza” multituberkulatów powstały z zębów o dwóch rzędach guzków.

Pozycja multituberkulatów w obrębie ssaków jest kontrowersyjna. Badacze zajmujący się filogenezą wczesnych ssaków traktują multituberkulaty jako albo: 1. grupę siostrzaną wszystkich pozostałych ssaków (multituberkulaty wyodrębniłyby się od cynodontów niezależnie od innych ssaków); 2. grupę siostrzaną stekowców i ssaków właściwych (multituberkulaty wyodrębniłyby się wcześniej niż stekowcowe, które byłyby zaliczone do *Theria sensu lato*); 3. grupę siostrzaną stekowców (obie grupy razem tworzyłyby grupę siostrzaną ssaków właściwych); i 4. grupę siostrzaną ssaków właściwych (stekowce wyodrębniłyby się wcześniej niż multituberkulaty).

Jedną z przyczyn różnorodnych poglądów na pozycję filogenetyczną multituberkulatów w obrębie ssaków jest to, że większość analiz filogenetycznych wczesnych ssaków opiera się na badaniu tylko jednej cechy, lub w najlepszym razie kilku cech (np. na odtworzeniu ukrwienia głowy). Analizy te nie uwzględniają wszystkich, różnorodnych cech, które dopiero łącznie mogłyby przedstawić bardziej obiektywny obraz stosunków między wczesnymi ssakami. Trzy ważne cechy charakterystyczne dla multituberkulatów były dotychczas pomijane w analizach filogenetycznych (KIELAN-JAWOROWSKA w druku). Są to omówiony wyżej układ mięśni na czaszce związany „żuciem do tyłu” i związana z tym budowa czaszki (rys. 8), budowa kości stępu (rys. 9) oraz omówiona niżej budowa mózgu.



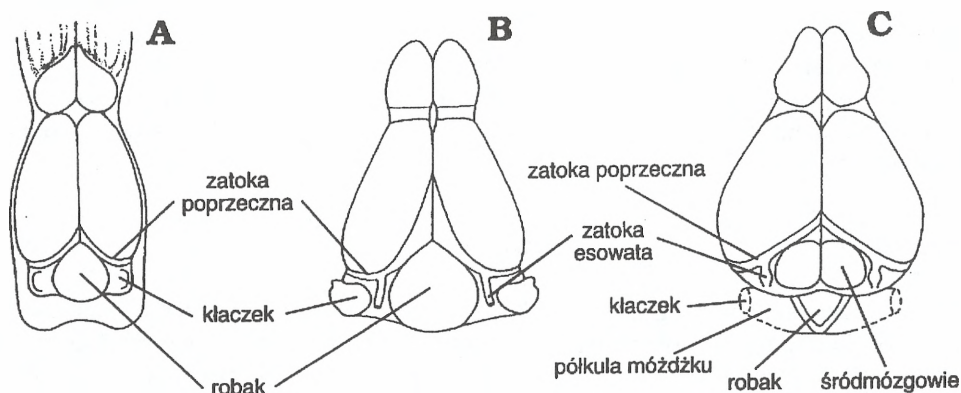
Rys. 9. Porównanie kości stępu cynodontów i ssaków.

A — nie oznaczony cynodont ze środkowego triasu, u którego zachowała się chrząstkowa piąta kość stępu (która u innych cynodontów i u ssaków zanikła). B — paleoceński multituberkulat *Eucosmodon*. C — współczesny ssak właściwy — opos. I-V kości śródstopia. Kiedy w ewolucji prowadzącej do ssaków piąta kość stępu zanikła, u multituberkulatów piąta kość śródstopia weszła w kontakt z kością piętową, gdy u ssaków właściwych kość sześcienna weszła w kontakt z kością piętową (wg KIELAN-JAWOROWSKIEJ w druku).

Jak wzmiankowałam wyżej, „żucie do tyłu” wśród ssaków występuje tylko u multituberkulatów, lecz jest charakterystyczne dla kilku grup cynodontów, występuje na przykład u tak zwanych trawersodontów i u trylodontów. Nie ma

jednakże podstaw aby sądzić, że multituberkulaty wyodrębniły się od cynodontów, które „żuły do tyłu”. Z drugiej strony wśród ssaków właściwych, z pierwotnego sposobu żucia, w którym podczas cięcia pokarmu żuchwa poruszała się ku górze i nieco tylko ku środkowi, powstały bardzo różnorodne typy żucia, na przykład typ charakterystyczny dla gryzoni, w którym żuchwa podczas cięcia posuwa się do przodu z lekkim tylko odchyleniem ku środkowi. Jeżeli u ssaków właściwych mogły wytworzyć się tak różnorodne sposoby cięcia pokarmu, można sobie wyobrazić, że żucie charakterystyczne dla multituberkulatów mogło powstać z typu występującego na przykład u niektórych trykonodontów. Druga z podanych tu cech — układ kości stępu multituberkulatów jest odmienny niż u wszystkich innych ssaków i jest prawdopodobne, że tego typu stęp i stopa powstały niezależnie od stępu, który rozwinął się u ssaków właściwych przy przekształcaniu się cynodontów w ssaki.

Mózg ssaków właściwych charakteryzuje się poprzecznym rozrostem mózdzku i wykształceniem półkul mózdzku. U prymitywnych ssaków właściwych śródmózgowie nie jest przykryte przez półkule mózgu, lecz odsłonięte na stronie grzbietowej. Mózg multituberkulatów ma inną budowę (rys. 10). Środkowy płat



Rys. 10. Rekonstrukcja mózgu niektórych prymitywnych ssaków, wykonana na podstawie naturalnych odlewów wewnętrznych puszek mózgowych.

A. Trykonodont *Triconodon*. B. Multituberkulat *Chulsanbaatar*. C. Prymitywny ssak łożyskowy *Barunlestes*. A, B — typ kryptomezencefaliczny. C — typ eumezencefaliczny (wg KIELAN-JAWOROWSKIEJ 1986).

mózdzku (robak) rozrasta się do przodu i zakrywa śródmózgowie, natomiast brak jest wyodrębnionych półkul mózdzku (KIELAN-JAWOROWSKA 1986). Mózg tego typu co u multituberkulatów występuje również u późnojurajskiego trykonodonta (rys. 10) z rodziny Triconodontidae. Budowa mózgu morganukodontów nie została zrekonstruowana, jednakże z budowy czaszki, w której występuje namiot kostny oddzielający jamę mózdzku od półkul mózgowych, można wnioskować, że mózdzek był rozwinięty lecz krótki, co przypomina bardziej stosunki u prymitywnych ssaków właściwych niż u multituberkulatów.

Budowa mózgu wskazuje więc na pokrewieństwo multituberkulatów z trykonodontami z rodziny Triconodontidae lecz nie z morganukodontami. Trykonodonty są źle poznane i nie jest wykluczone, że obejmują kilka niezależnych grup. Mają one podobnie jak multituberkulaty żuchwę z tyłu zaokrągloną, bez wyrostka kąтового, natomiast układ kości stępu nie jest u nich znany. W jednej rodzinie trykonodontów stwierdzono, że tylne zęby (potocznie zwane trzonowymi) są wymieniane, co jest cechą prymitywną i nie zgadza się z definicją zębów trzonowych.

Paleontolog chiński, Desui Miao, odkrył kostki słuchowe zachowane w czaszce wyspecjalizowanego paleoceńskiego multituberkulata z Chin — *Lambdopsalis* (MIAO 1988). Według Miao kostki słuchowe multituberkulatów mają taką samą budowę, jak u innych ssaków, lecz są w stosunku do nich odwrócone i wyrostki młoteczka (rękojeść oraz wyrostek donosowy), które u ssaków współczesnych są skierowane ku przodowi, u multituberkulatów miałyby być skierowane ku tyłowi.

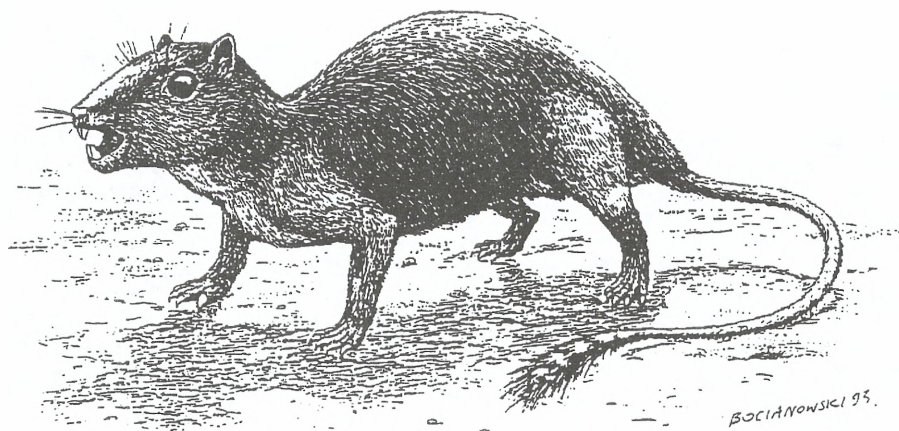
W roku 1995 odkryto niezależnie kostki słuchowe multituberkulatów z późnej kredy Mongolii przez zespół polsko-norweski i przez zespół amerykański. Te nowe odkrycia (HURUM i współaut. 1996, oraz ROUGIER i współaut. w druku) wykazują, że rekonstrukcja położenia kostek słuchowych multituberkulatów dokonana przez Miao była błędna. W rzeczywistości w grupie tej kostki słuchowe miały takie samo położenie, jak u ssaków współczesnych, co wskazuje, że kostki te przeszły do ucha w historii ssaków zapewne tylko raz, u wspólnych być może bardzo odległych przodków multituberkulatów, stekowców i ssaków właściwych.

WNIOSKI

Ustalenie pozycji filogenetycznej multituberkulatów w obrębie ssaków ma kluczowe znaczenie dla ustalenia, czy ssaki są monofiletyczne czy polifiletyczne. Jeżeli bowiem multituberkulaty wyodrębniłyby się z innej grupy cynodontów niż pozostałe ssaki, to ssaki byłyby difiletyczne. Jeżeli jednak multituberkulaty są grupą siostrzaną stekowców lub ssaków właściwych, to ssaki są monofiletyczne. Jedną z trudności w rozwikłaniu tego problemu jest to, że nie wiemy, kiedy multituberkulaty powstały.

Cechy anatomiczne nie pozwalają na jednoznaczne ustalenie pokrewieństw multituberkulatów. Budowa kości stępu i stopy multituberkulatów jest odmienna niż u wszystkich innych ssaków i przemawiałaby raczej za ich odrębnym wyodrębnieniem się z cynodontów. Budowa innych elementów szkieletu pozaczaszkowego, na przykład budowa kości udowej z dobrze wyodrębnioną głową na wysokiej szyjce i z wysokim krętarzem wielkim oraz obecność guza piętowego są bardzo zbliżone do tych elementów u ssaków właściwych. ROWE (1988), który uznał, że multituberkulaty są grupą siostrzaną ssaków właściwych, oparł swoją analizę między innymi na budowie szkieletu pozaczaszkowego, jednakże analiza ta była dosyć powierzchowna. Ponadto budowa stępu i stopy multituberkulatów zostały zrewidowane dopiero w sześć lat po ukazaniu się pracy Rowe (KIELAN-JAWOROWSKA i GAMBARYAN 1994). W pracy tej przytoczyliśmy dowody głównie

w oparciu o budowę kończyn tylnych na to, że kończyny multituberkulatów były silnie odwiedzione (rys. 11). W roku 1995 ukazała się w czasopiśmie *Nature* praca autorów amerykańskich, P. Sereno i M. McKenny, którzy opisali kość ramienną i część szkieletu barkowego multituberkulata z kredy Mongolii. Kość ramienna nie wykazywała skręcenia, charakterystycznego dla stekowców i gadów współczesnych, w związku z czym autorzy wyciągnęli wniosek że multituberkulaty miały kończyny parasagitalne, tak jak współczesne ssaki właściwe i że parasagitalność powstała w ewolucji ssaków tylko raz u wspólnych przodków multituberkulatów i ssaków właściwych.



Rys. 11. Rekonstrukcja postawy późnokredowego multituberkulata *Nemegtbaatar*, wykazująca odwiedzione położenie kończyn (wg KIELAN-JAWOROWSKIEJ w druku).

W kolejnej pracy (GAMBARYAN i KIELAN-JAWOROWSKA w druku) wykazaliśmy jednak, że brak skręcenia kości ramiennej nie świadczy o parasagitalności, ponieważ nie skręcona kość ramienna występuje u żab, które mają kończyny odwiedzione oraz u licznych grzebiących ssaków łozyskowych, u których w związku z podziemnym trybem życia nastąpiło wtórne odwiedzenie kończyn. Porównując budowę stawu barkowego, kości ramiennej i stawu łokciowego czworonogów lądowych ustaliliśmy listę cech kości ramiennej, które występują u czworonogów o pierwotnie odwiedzionych kończynach. Okazało się, że wszystkie te cechy występują u multituberkulatów. Wydaje się, że parasagitalność w ewolucji ssaków powstała tylko raz u ssaków właściwych, natomiast multituberkulaty w ciągu całej ich ewolucji zachowały odwiedzione położenie kończyn.

ROWE (1988) nie uwzględnił w swojej analizie budowy mózgu. Tymczasem budowa mózgu multituberkulatów jest inna niż u ssaków właściwych (rys. 10). W mózgu stekowców występują zaczątkowe półkule mózdzku, a więc jest to mózg zbliżony do typu występującego u ssaków właściwych, a odmienny od mózgu multituberkulatów. Mózg multituberkulatów wskazuje na pokrewieństwo z jedną rodziną trykonodontów, lecz przemawia przeciw ich pokrewieństwu ze ssakami właściwymi.

Z drugiej strony analiza budowy czaszki różnych grup ssaków oraz układu nerwów i naczyń krwionośnych głowy potwierdzają jednolitość budowy wszy-

stkich ssaków, wskazując pośrednio na ich monofiletyczne pochodzenie. Podobnie występowanie identycznego układu kostek słuchowych u multituberkulatów, stekowców i u ssaków właściwych wskazuje, że kostki te w historii ssaków przeszły do ucha tylko raz, u wspólnych przodków tych trzech grup, co również przemawia za monofiletycznym pochodzeniem ssaków.

Mimo więc że sprawa mono- czy polifiletycznego pochodzenia ssaków nie może być w tej chwili zupełnie jednoznacznie rozstrzygnięta, najnowsze badania przemawiają raczej za monofiletyzmem i taka jest w roku 1996 opinia większości specjalistów w tej dziedzinie.

ORIGIN OF MAMMALS: DISCOVERIES AND CONTROVERSIES

Summary

Transition from reptiles to mammals is considered by palaeontologists to be the best-documented example, in the fossil record, of an evolutionary sequence connecting two classes. It is argued that the most striking feature of the evolutionary changes at the reptile-mammal transition, that took place during the Late Permian and Triassic periods, was progressive decline in individual size of the mammal-like reptiles (synapsids). Possibly, these changes could be explained by the temperature control mechanism of the synapsids and early mammals.

In all jawed vertebrates except mammals, the jaw joint is between the quadrate of the skull and the articular of the lower jaw. In the first half of the 19th century embryologists demonstrated that the mammalian ear ossicles: stapes, incus and malleus, were, respectively, homologous to the reptilian columella auris, quadrate and articular, while the ectotympanic bone of mammals was homologous to the angular of reptiles. It has only recently been explained on palaeontological evidence how the transformation of reptilian jaw elements into ear ossicles could have occurred. The development of the dentary squamosal articulation, characteristic of mammals, was important for both the auditory function and increase in mandibular strength.

Palaeontologists agree that mammals originated from an advanced group of synapsids — the cynodonts. Controversies concerning the origin of mammals are related to the debated interrelationships between early mammals. The stumbling block in establishing these relationships is the position of the multituberculates, an extinct, early offshoot of mammals. Multituberculates flourished during the Late Jurassic through the Eocene and were the first mammals adapted to herbivorous and omnivorous niches. Early and Middle Jurassic multituberculates are known only from fragments of isolated teeth, the multituberculate nature of which is not certain. Discoveries of multituberculate ear ossicles and studies on reconstruction of their cranial vasculature suggest a close relationship between multituberculates and all other mammals. The brain structure, as inferred from the endocranial casts, allies multituberculates with one family (Triconodontidae) of the so called triconodonts — primitive mammals (apparently not a monophyletic group). On the other hand, the postcranial skeleton, especially foot structure may suggest a separate origin of multituberculates from cynodonts, and if so, mammals would be polyphyletic. However, the lack of uncontested Early and Middle Jurassic multituberculates speaks against such a hypothesis. In the present state of knowledge, the monophyletic origin of mammals appears more probable and is supported by most palaeontologists.

LITERATURA

- ALLIN E. F., 1975. *Evolution of the mammalian middle ear*. Journal of Morphology 47, 403–437.
- ARCHER M., FLANNERY T. F., RITCHIE A., MOLNAR R. E., 1985. *First Mesozoic mammal from Australia*. Nature 318, 363–366.
- CROMPTON A. W., 1968. *The enigma of the evolution of mammals*. Optima, September 1968, 138–151.
- CROMPTON A. W., JENKINS F. A. Jr., 1973. *Mammals from reptiles: a review of mammalian origins*. Annual Review of Earth and Planetary Sciences, Vol. 1, 131–155.

- GAMBARYAN P. P., KIELAN-JAWOROWSKA Z., 1995. *Masticatory musculature of Asian taeniolabidoid multituberculate mammals*. Acta Palaeontologica Polonica 40, 45–108.
- GAMBARYAN P. P., KIELAN-JAWOROWSKA Z., w druku. *Sprawling versus parasagittal posture in multituberculate mammals*. Acta Palaeontologica Polonica.
- GAUTHIER J., KLUGE A. G., ROWE T., 1988. *Amniote phylogeny and the importance of fossils*. Cladistics 4, 105–208.
- GRANGER W., SIMPSON G. G., 1929. *A revision of the Tertiary Multituberculata*. Bulletin of the American Museum of Natural History 56, 601–676.
- HAHN G., 1993. *The systematic arrangement of the Paulchoffatiidae (Multituberculata) revisited*. Geologica & Palaeontologica 27, 201–214.
- HOPSON J. A., 1994. *Synapsid evolution and the radiation of non-eutherian mammals*. [W:] D. R. PROTHERO D. R. SCHPCH (red.), *Major Features of Vertebrate Evolution*. Short Courses in Paleontology, 7, 190–219.
- JENKINS F. A. JR., AMARAL W. W., GATESY S. M., SHUBIN N. H., 1996. *The haramiyid dentition and multituberculate origins*. Journal of Vertebrate Paleontology 16, Supplement to Number 3, Abstracts, 43A.
- KIELAN-JAWOROWSKA Z., 1986. *Brain evolution in Mesozoic mammals*. Contributions to Geology, University of Wyoming, Special Paper 3, 21–34.
- KIELAN-JAWOROWSKA Z., 1979. *Pelvic structure and nature of reproduction in Multituberculata*. Nature 177, 402–403.
- KIELAN-JAWOROWSKA Z., w druku. *Characters of multituberculates neglected in phylogenetic analyses of early mammals*. Lethaia.
- KIELAN-JAWOROWSKA Z., CROMPTON A. W., JENKINS F. A. JR., 1987. *The origin of egg-laying mammals*. Nature 326, 871–873.
- KIELAN-JAWOROWSKA Z., GAMBARYAN P. P., 1994. *Postcranial anatomy and habits of Asian multituberculate mammals*. Fossils and Strata 36, 1–92.
- MIAO D., 1988. *Skull morphology of Lambdopsalis bulla (Mammalia, Multituberculata) and its implications to mammalian evolution*. Contributions to Geology, University of Wyoming, Special Paper 4, 1–104.
- ROUGIER G. W., WIBLE J. R., HOPSON J. A., 1992. *Reconstruction of the cranial vessels in the Early Cretaceous mammal Vincelestes neuquenianus: implications for the evolution of the mammalian cranial vascular system*. Journal of Vertebrate Paleontology, 12, 188–216.
- ROUGIER G. W., WIBLE J. R., NOVACEK M. J., w druku. *Middle-ear ossicles of Kryptobaatar dashzevegi (Mammalia, Multituberculata): Implications for mammalian relationships and the evolution of the auditory apparatus*. American Museum Novitates.
- ROWE T., 1988. *Definition, diagnosis, and origin of Mammalia*. Journal of Vertebrate Paleontology 8, 241–264.
- ROWE T., 1995. *Brain heterochrony and origin of the mammalian middle ear: new data from high resolution X-ray CT*. Journal of Vertebrate Paleontology, 15, Supplement to No. 3, Abstracts, 50A.
- SERENO P., MCKENNA M. C., 1995. *Cretaceous multituberculate skeleton and early evolution of the mammalian shoulder girdle*. Nature 377, 144–147.