

ANNALES
UNIVERSITATIS MARIAE CURIE-SKŁODOWSKA
LUBLIN—POLONIA

VOL. IV, 16

SECTIO C

22.XII.1949

Z Zakładu Zoologii Ogólnej i Ewulucjonizmu Wydziału Matematyczno-Przyrodniczego U. M. C. S.
Kierownik: prof. dr Henryk Raabe

Robert TOWARNICKI

Znaczenie ssakożębnych (*Theriodontia*) w filogenezie ssaków*)
The Meaning of Theriodonts in Mammals Phylogeny

TREŚĆ — CONTENTS

	strona page
1. Charakterystyka i chronologia ssakożębnych	328
The characteristics and chronology of Theriodonts.	
a) Charakterystyka szkieletu <i>Cynognathus</i>	328
The characteristics of the skeleton of <i>Cynognathus</i> .	
b) Charakterystyka osteologiczno-porównawcza ssakożębnych	331
The comparative osteologic characteristics of Theriodonts.	
c) Geochronologia ssakożębnych	333
The geochronology of Theriodonts.	
2. Kierunki specjalizacyjne ssakożębnych	336
The specializations directions of Theriodonts.	
3. Teoria Reicherta i jej krytyka	347
The Reichert's theory and its critique.	
4. Charakterystyka paleobiologiczna ssakożębnych	355
The paleobiologic characteristics of Theriodonts.	
5. Szlak ewolucyjny ssakożębnych	362
The way of evolution of Theriodonts.	
6. Zakończenie — Conclusion	366
Literatura — Bibliography	370
SUMMARY	373

Gromadę ssaków zwykło się określać jako grupę zwierząt kręgowych, dla której — spośród wielu cech — podaje się stale zdolność karmienia potomstwa przez matkę wydzieloną gruczołów mlecznych. Nic dziwnego, że cecha ta, znana od najdawniejszych czasów jako łatwiej rzucająca się w oczy niż inne później poznane, zwłaszcza anatomiczne

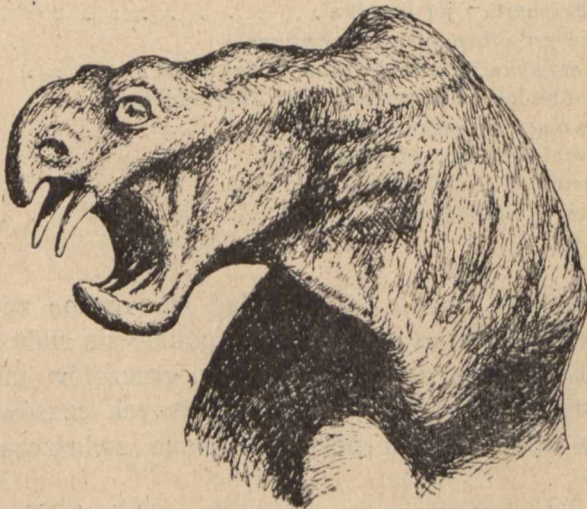
*) Praca niniejsza jest rozszerzonym tematem wykładu habilitacyjnego, wygłoszonego na posiedzeniu Rady Wydziału Matematyczno-Przyrodniczego U. M. C. S. w dniu 8 listopada 1949 r.



cechy, uzewnętrzniła się w samej nazwie, stając się jednocześnie przez to klasyfikacyjnie mało przydatną. Może ona być słuszną dla współcześnie żyjących nam kręgowców, podobnie jak ciepłota ciała, pokrycie skóry włosami, czy też inne cechy zarówno biologiczne jak i morfologiczne —

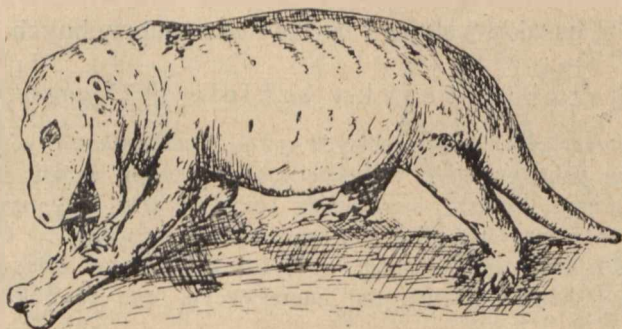


Rys. 1. Gorgonopsyd *Inostrancevia* z Dawitaszwilego wg Bystrowa.
Gorgonopsis *Inostrancevia* from Dawitashwili after Bystrow.



Ryc. 2. Anomodont *Dicynodon* z Dawitaszwilego wg Bystrowa.
The Anomodont *Dicynodon* from Dawitashwili after Bystrow.

np. występowanie błon płodowych u zarodków. Gdybyśmy chcieli jednak dla jakiegokolwiek kręgowca wydobytego ze skał w stanie skamieniałym zastosować którąś z powyższych cech klasyfikacyjnych, to w żadnym wypadku nie mamy podstawy do określenia go na zasadzie powszechnie używanych kryteriów systematycznych jako ssaka. Pozostaje tylko jako kryterium rozpoznawcze szkielet kostny, chociaż i ten nie zawsze przechowuje się w stanie nienaruszonym.



Rys. 3. Cynodont *Cynognathus* wg Osborna.
The cynodont *Cynognathus* after Osborn.

Jeżeli natomiast oprzemy się na kryteriach klasyfikacyjnych, jakie zdobywa osteologia porównawcza, to stajemy wobec zagadnienia istnienia form kręgowców posiadających cechy, z których jedne wyraźnie zbliżają je do jednej grupy kręgowców inne do drugiej. Taką właśnie między innymi grupą wymarłych kręgowców są ssakożębne (*Theriodontia*), uważane przez badaczy za gady posiadające już niektóre cechy ssaków, jak choćby uzębienie, skąd poszła nazwa dla tej grupy (Ryc. 1, 2 i 3). Franz podaje charakterystycznych 13 znamion ssaków, odnalezionych u przedstawicieli tej grupy, a tylko 7 cech gadzich. Wynikałoby z tego, że grupa ta jest bliższa ssakom niż gadom. Dla paleontologa, posługującego się przeważnie materiałem osteologicznym przy zupełnym prawie braku bezpośredniej znajomości stosunków narządów wewnętrznych, jest niezmiernie trudno zdecydować ostatecznie o przynależności systematycznej takiej grupy. Dlatego ta trudność skłoniła naszego najznakomitszego paleontologa Siemiradzkiego (1925) do wydzielenia z gromady gadów podgromady Nadgady (*Metareptilia*). Obok takich form bowiem jak jaszczurki, węże i krokodyle, nieodróżnianych prawie zupełnie aż po nasze czasy, występują formy wyraźnie różniące się od nich zależnie od przystosowania się do środowiska wodnego, lądowego czy powietrznego. Zaniechały one gadziego sposobu czołgania się, a skakały, pływały, latały względnie chodziły z tułowiem unie-

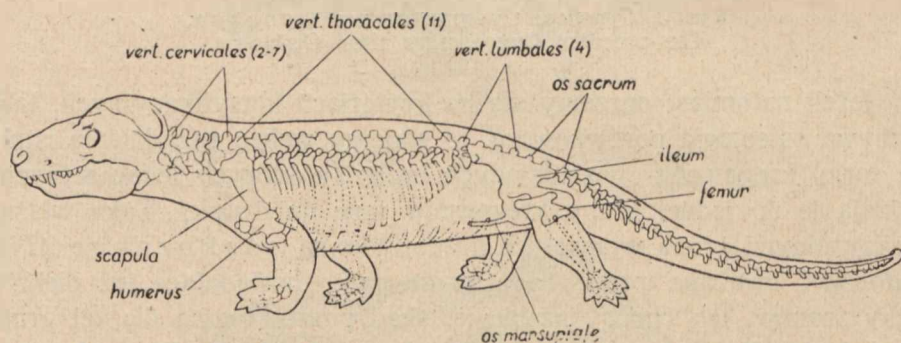
sionym nad ziemią. W związku ze wzmożonym ruchem, istnieć musiała szybsza przemiana materii, a co za tym idzie wytworzenie się korzystniejszej ochrony ciała w celu uniezależnienia go od temperatury środowiska; musiały za tym posiadać stałą ciepłotę. Do tej podgromady zalicza Sie mir a d z k i również interesujące nas *Theriodontia* — ssakożębne, drapieżce lądowe znane z permskiego okresu Transwalu, pustyni Texasu półn. Ameryki i znad Północnej Dżwiny w Z. S. R. R.

Charakterystyka i chronologia ssakożębnych

Charakterystyka szkieletu *Cynognathus*

Śpośród przedstawicieli ssakożębnych rodzaj *Cynognathus* (Ryc. 3 i 4) przypominający swoim pokrojem dość wyraźnie ssaka, najlepiej nadaje się do poznania osteologii tej grupy. Poniższy opis będzie pomocny przy rozpatrywaniu dalszych faktów anatomiczno-porównawczych oraz wypracowaniu wniosków filogenetycznych.

Ten przedstawiciel ssakożębnych, pochodzący z warstw dolno-triasowych, dochodził do 1,5 m długości. Najbardziej interesującym jego odcinkiem szkieletowym

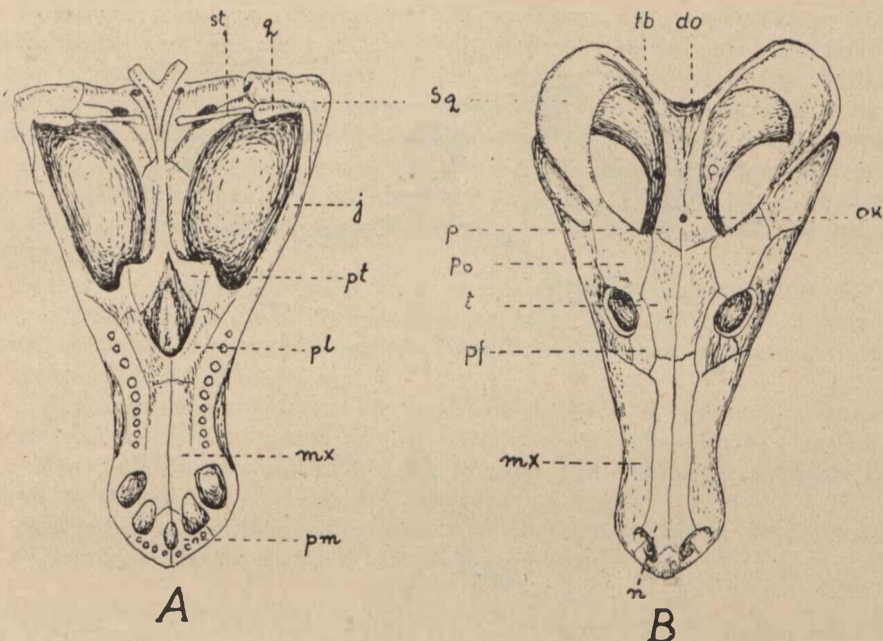


Rys. 4. Rekonstrukcja szkieletu *Cynognathus* z Versluys'a wg Gregoriego i Camp'a.

Reconstruction of the skeleton of *Cynognathus* from Versluys after Gregory and Camp.

jest czaszka, która między kośćmi ciemieniowymi posiada otwór charakterystyczny dla gadów (Ryc. 5 ok). Poza tym składa się ona z całego szeregu elementów kostnych, których brak już u ssaków, a które występują jeszcze u gadów. Takimi kośćmi są: *tabulare* (Ryc. 6 D.tb) i *supraoccipitale* (Ryc. 6 D.so) w ograniczeniu tylnym puszek mózgowej, *postorbitale* (Ryc. 5 B, 6 C. po) i *praeorbitale* (Ryc. 5 B, 6 C. pt). ograniczające od góry oczodół, wreszcie zespół kostny, tworzący żuchwę: największa z nich *dentale* (Ryc. 6 C.d) i mniejsze *coronoidale*, *spleniale*, *angulare* (Ryc. 6 C.an) i *supraangulare* (Ryc. 14 B.sn), *praearticulare* i *articulare* (Ryc. 14 AB.a). Dają się zauważyć również kości typowe dla ssaków jak podniebienie twarde, wytworzone z blaszek poprzecznych kości międzyszczękowej i szczękowej oraz kości podniebieniowych (Ryc. 5, pm, mx, pl), niespotykane u gadów. W tylnej części, po obu stronach

mózgoczaszki znajduje się obszerny dołek skroniowy (Ryc. 6) ograniczony samodzielną kością łuskową (*squamosum*) od zewnątrz i kością ciemieniową (*parietale*) od wewnątrz, która z taką samą kością po stronie przeciwnej zamyka niezmiernie małą w stosunku do trzewioczaszki jamę mózgową, przypominającą swoją proporcją stosunkij istniejące u gadów. Pod dolkiem skroniowym znajduje się olbrzymich rozmiarów szeroki luk jarzmowy, który tworzą oprócz wielkiej kości jarzmowej (*jugale*), również duża kość łuskowa i mniejsza od tamtych zaoczdolowa (*postorbitale*). Tyl



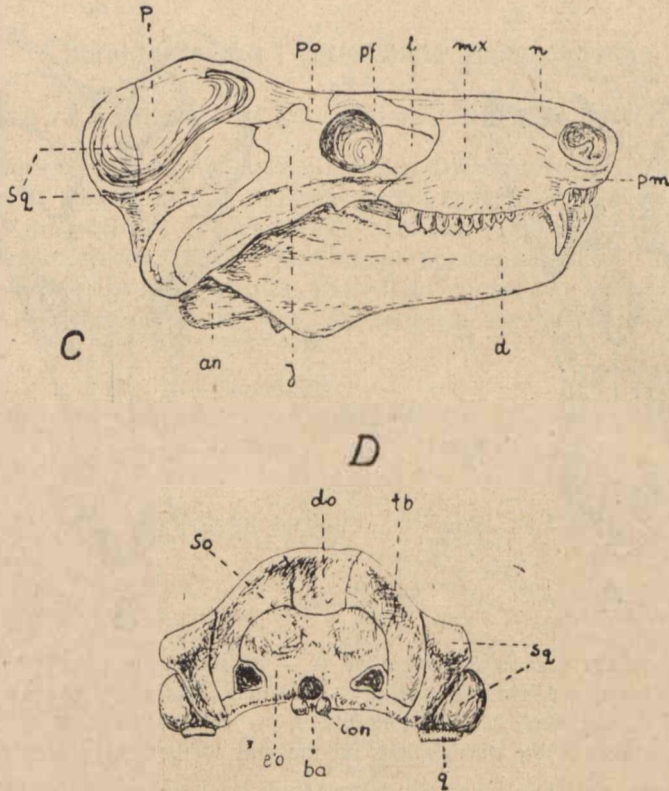
Ryc. 5. Rekonstrukcja czaszki *Cynognathus*, A — od strony brzusznej, B — od strony grzbietowej. Objaśnienia skrótów na końcu tekstu .Z. Romera.

Reconstruction of the skull of *Cynognathus*. A — ventral view, B — dorsal view
The explanations of the abbreviations on the end of the text. From Romer.

puszki mózgowej zamyka kość potylicowa (*occipitale*) zrosnięta z dwu par kości: *exoccipitale*, ograniczające otwór potylicowy, dalej *opisthoticum*, łączące poprzednie kości z *tabulare* i *squamosum*; wreszcie dwu nieparzystych kości: dorsalnie od otworu potylicznego położonej *supraoccipitale* i wentralnie — *basioccipitale*. Przy otworze potylicowym znajdują się dwa kłyckje potylicowe dla zestawienia z kręgosłupem na wzór ssaków (Ryc. 6 cn). Oprócz otworu potylicowego widoczne są po obu stronach *fenestra posttemporalia*, większe niż sam otwór potylicowy. Otwory te bardzo charakterystyczne dla gadów prawdopodobnie służyły dla przejścia naczyń krwionośnych i nerwów mózgowych. W okolicy stawu żuchwowego występują w trzewioczaszce kości: *quadratum* i *quadratojugale*, posiadające powierzchnie stawowe dla tegoż stawu, czego się nie spotyka u ssaków oraz strzemiączko (*stapes*) w postaci cienkiego dość długiego pręcika, leżącego między otworem słuchowym wewnątrzajny.

a kością łuskową (Ryc. 5 A st). Inne kości znajdujące się w trzewioczaszce spotyka się też u ssaków.

Z innych odcinków szkieletowych obok kręgosłupa, którego trzony są jeszcze dwuwklęsłe, zwracają większą uwagę kończyny. Pas barkowy posiada prawie wszystkie elementy występujące u gadów z wyjątkiem *cleithrum*. Przedni brzeg łopatki odchyła się na zewnątrz i tworzy ostry wzdłużny grzebień oraz *acromion* (Ryc. 11 Cac), do którego dolnego końca przylega obojczyk. Pas biodrowy (Ryc. 4 i 12 C) składa



Rys. 6. Rekonstrukcja czaszki *Cynognathus*, widziana C — z boku i D — z tyłu.
Z Romera.
Reconstruction of the skull of *Cynognathus*, C — lateral view and D — behind.
From Romer.

się z zasadniczych trzech kości, z których biodrowa jest silnie spłaszczona i wysunięta ku przodowi, podczas gdy dwie pozostałe, łonowa i kulszowa odsuwają się ku tyłowi, między zaś nimi znajduje się okienko zatłane (*foramen obturatum*). Z miednicą łączy się większa liczba kręgów krzyżowych. Kości ramieniowa i udowa posiadają powierzchnie stawowe na wzór ssaków, mianowicie w proksymalnym ich odcinku wytwarza się główka, wprawdzie nieosadzona na szyjce, w dystalnym zaś odcinku kości ramieniowej widać powierzchnię stawową wyraźnie przedzieloną dolkiem łokciowym. Kości te są już bardziej smukłe i nie są tak masywnie zbudowane jak innych

gadów kopalnych oraz posiadają w odcinkach nasadowych guzy dla przyczepu mięśni. Ogólnie daje się zauważyć zmniejszenie masy kostnej poszczególnych odcinków szkieletowych, które nadaje dużą lekkość i pozwala na szybsze poruszanie się tych zwierząt. Kości w przedramieniu i przedudziu były również smukłe. Panewki stawowe w obu pasach są tak wykształcone, że opatrzone główkowatymi powierzchniami stawowymi kończyny nie ustawiają się względem tułowia pod kątem prostym jak u gadów, ale są podsunięte pod tułów i umożliwiają ruch raczej w płaszczyźnie pionowej jak u ssaków a nie w płaszczyźnie poziomej jak u gadów.

Najbardziej może charakterystyczny dla tej formy jest szkielet dłoni i stopy. Zarówno zespół kości śródrecza jak śródstonia zachowuje się zupełnie identycznie — tak pod względem liczby jak ułożenia, — jak u ssaków. W *carpus* można zauważyć *radiale* i *ulnare* oraz *intermedium*, poza tym dwa *centralia* i cztery *carpalia*, w *tarsis* zaś *fibulare* i *tibiale*, jedno *centrale* i cztery *tarsalia* (Ryc. 13). Liczba falang w przedniej i tylnej kończynie wyraża się formułą 2-3-4-5-3. Jednak w trzecim palcu druga falanga jest bardzo krótka i prawie zupełnie spłaszczona, podobnie jak w czwartym palcu druga i trzecia falanga, skutkiem czego palce są prawie jednakowej długości (Ryc. 13 A, B).

Z dobrze zachowanych resztek daje się dokładnie przestudiować uzębienie tej formy, zróżnicowane na cztery przednie siekacze, które w górnej szczęce są osadzone w kości międzyszczękowej (*intermaxillare*) oraz dziewięć zębów sęczkowych i jeden kiel w obu szczękach (Ryc. 6 C pm).

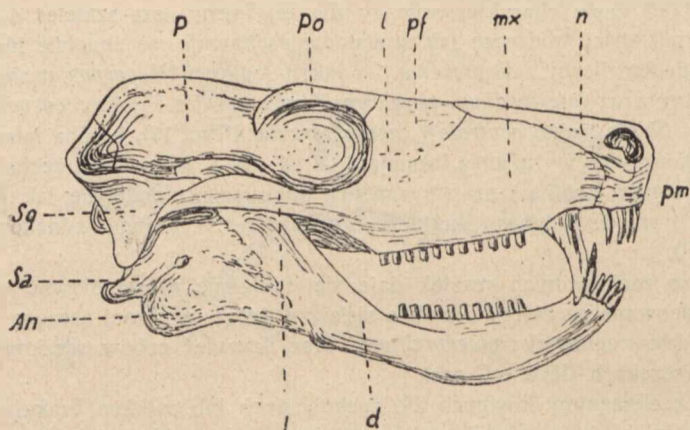
Z innych elementów kostnych źle zachowanych lub całkiem brakujących należy wymienić żebra, które występują na przestrzeni szyi, grzbietu i lędźwi i zestawiają się ruchomo przy pomocy główki i guza z kręgami. Prawdopodobnie posiadały kość torbową, na co wskazuje wyrostek kości łonowej.

Ogólnie można stwierdzić zmniejszenie liczby kości, obserwowane przede wszystkim w czaszce, w okolicy oczodołu i stawu żuchwowego.

Charakterystyka osteologiczno-porównawcza ssakozębnych

Cynognathus jest formą znacznie wyspecjalizowaną. Zajmuje on już końcowe ogniwo form tej grupy, która pojawia się i dochodzi do rozkwitu w permie, a ginie już w triasie (Ryc. 9). Grupę tę tworzą według Romera dwa rzędy o budowie pierwotniejszej (*Theriodontia primitiva* Popl.): *Gorgonopsia* (Ryc. 1) i *Therocephalia* oraz dwa wyspecjalizowane (*Theriodontia triassica* Popl.): *Cynodontia* i *Bauriamorpha* (Ryc. 7). Wszystkie one były drapieżne, jak wskazuje na to uzębienie, złożone z zębów stożkowatych i silnie wykształconych kłów. *Cynognathus* jest przedstawicielem cynodontów i dostatecznie charakteryzuje tę grupę. Macierzystym rzędem dla cynodontów są gorgonopsydy, posiadające w czaszce więcej kości od tamtych, choćby wymienić kość przedciemiennową (*praeparietale*) i zaczolową (*postfrontale*). Cynodonty odznaczają się natomiast brakiem blaszek podniebiennych a zamiast podwójnego kłykcia potylicznego występuje jeden. Większa liczba kości i podniebienie otwarte wskazuje na cechy gadzie a zatem pierwotniejsze w stosunku do ssaczy. Występujące u *Cynognathus* a tym samym wspólne dla wszystkich *Cynodontia*. Jedynie formuła falang u gorgonopsydów i cynodontów pozostaje zgodna z tą jaką posiada *Cynognathus*, w przeciwieństwie do rzędu *Therocephalia*. Posiadały one liczbę falang określoną formułą 2-3-3-3-3, zgodną znów z ssakami (jakkolwiek pod innymi znów względami

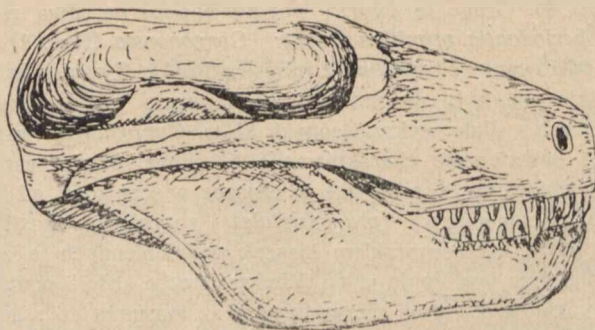
były równie pierwotne jak gorgonopsydy: posiadały bowiem otwarte podniebienie). *Terocephalia* zaś są rzędem macierzystym dla innego bardziej wyspecjalizowanego rzędu: *Bauriamorpha*, występującego podobnie jak cynodonty tylko w triasie. Bauriamorfy i terocefale łączy otwarte podniebienie i zgodna liczba falang; posiadały one już i cechy znacznie wyprzedzające nawet wyspecjalizowane cynodonty, mianowicie brak otworu ciemieniowego oraz połączenie kości zaoczodołowej (*postorbitale*) z łuskową tak, że z dolka skroniowego i oczodołu tworzy się jednolite wklęsnięcie



Rys. 7. Bauriamorf. rekonstrukcja czaszki z boku. Widoczne połączenie dolka skroniowego z oczodołem. Z Romera

The genus *Bauria*. the lateral reconstruction of the skull. It is apparent the connexion of the temporal opening with orbit. From Romer.

Obok cynodontów i bauriamorfów żyła we wczesnym triasie równorzędna im grupa niewielkich rozmiarami kręgowców *Ictidosauria* (Ryc. 8) odpowiadająca wielkością dzisiejszemu szczurowi, które budowa swoją przypominały jeszcze więcej ssaki. Niestety znane one są z bardzo ułamkowych szczątków z południowej Afryki, opisane przez Brom'a. Zbliżały się one budową czaszki do bauriamorfów, przede



Rys. 8. Rekonstrukcja czaszki górnopermskiego iktidosaura z pld. Afryki. Z Romera
The reconstruction of the skull of the upperpermian ictidosaur from South Africa.
From Romer.

wszystkim brakiem otworu ciemieniowego i połączeniem się oczodołu z dolkiem skroniowym. Wykazują one jednak dalszy zanik niektórych kości oczodołowych, występujących u wszystkich poprzednich form: występują u nich również blaszki podniebienne jak u cynodontów. Jedynie w żuchwie występują jeszcze kości znane u ssakożębnych. W zróżnicowanym uzębieniu odznacza się wyraźnie duży kiel oraz cztery przedtrzonowce mniejsze i cztery większe.

Iktidosaury zbliżają się bardzo do prymitywnej grupy *Protodonta*, zaliczanej już przez niektórych autorów do ssaków (Simpson (1935), po których pozostały jedynie żuchwy około 2,5 cm długości, opatrzone następującymi zębami: trzema siekaczami (a nie jak u cynodontów czterema), jednym kłem i wreszcie około dziesięcioma trzonowcami trójściskowymi. Żuchwa jest już kością a nie jak u tamtych zespołem siedmiu kości.

Geochronologia ssakożębnych

Dokładnego obrazu chronologicznego rozwoju ssakożębnych dostarczają wykopaliska, pochodzące z pustyni Karroo w połudn. Afryce, która obfituje w liczne skamieliny tych form. Według Broom'a na przestrzeni eksploatacyjnej wynoszącej 200.000 angielskich mil kwadratowych (3.180.000 km²) znaleziono 1100 czaszek, spośród których opisano 350 gatunków ssakokształtnych gadów — cała masa skalna wedle tego autora kryje około 8.10¹¹ egzemplarzy. Ważność tych wykopalisk określa Broom w sposób następujący: „*Poludniowa Afryka dała pełniejszy obraz ssakokształtnych gadów i bardziej wyraźne przejście do stałocieplnych ssaków niż Ameryka Północna w ewolucji kopytowców... od pliocenu, patrząc na historię ewolucji rodu ludzkiego od małpy, nie znamy tak ważnego faktu historycznego jak od środkowego perinu po górny trias, kiedy grupa gadów z wolna ewoluowała coraz bardziej ku formom podobnym do ssaków*“.

Rozwój historyczny ssakokształtnych gadów przedstawia prawie w zupełności seria Beaufort formacji Karroo, której następujące po sobie poziomy wykazują stopniową specjalizację tych form od pierwotnych gadów aż do ssakożębnych, blisko stojących ssaków.

Seria Beaufort składa się z pięciu poziomów łącznej grubości 8.000 stóp angielskich (2438,4m) (Ryc. 9) określonych nazwami występujących w nich jako skamielina przewodnia szkieletów ssakokształtnych gadów. Seria ta rozpoczyna się najniższym poziomem zawierającym jedynie szczątki pierwotnego niessakokształtnego gada z rodzaju *Pareiasaurus* z dobrze poznanej grupy pierwotnych roślinożernych gadów *Cotylosauria*. Duży ten gad, dochodzący do 2 m długości odznaczał się czaszką typu stęgalnego (bez dolków skroniowych) i potrójnym kłykiem potylicznym, a podporowe ustawienie kończyn pozwalało na posuwanie się chodowe. Następny poziom, najniższy w omawianej serii, zawiera szczątki rodzaju *Tapinocephalus* z grupy *Dinocephalia*, odznaczającego się ciężką budową kośćca i stosunkowo dużą głową (stąd nazwa). Były one przeważnie roślinożerne, na co wskazuje niezróżnicowane uzębienie. Choć i niektóre z nich posiadały uzębienie zróżnicowane i uważane są za mięsożerne. W poziomie tym spotyka się również inne jeszcze mięsożerne jak *Anningiamorpha*, gorgonopsydy i terecefale, cechujące się wyłącznie zróżnicowanymi zębami. Trzy następne z kolei poziomy noszą nazwy od skamielin *Endothiodon*, *Cistocephalus* i *Lystrosaurus*, ssakokształtnych gadów z grupy roślinożernych anomodontów (*Anomodontia*), posiadających zredukowane do górnych kłów uzębienie i wykształcony na

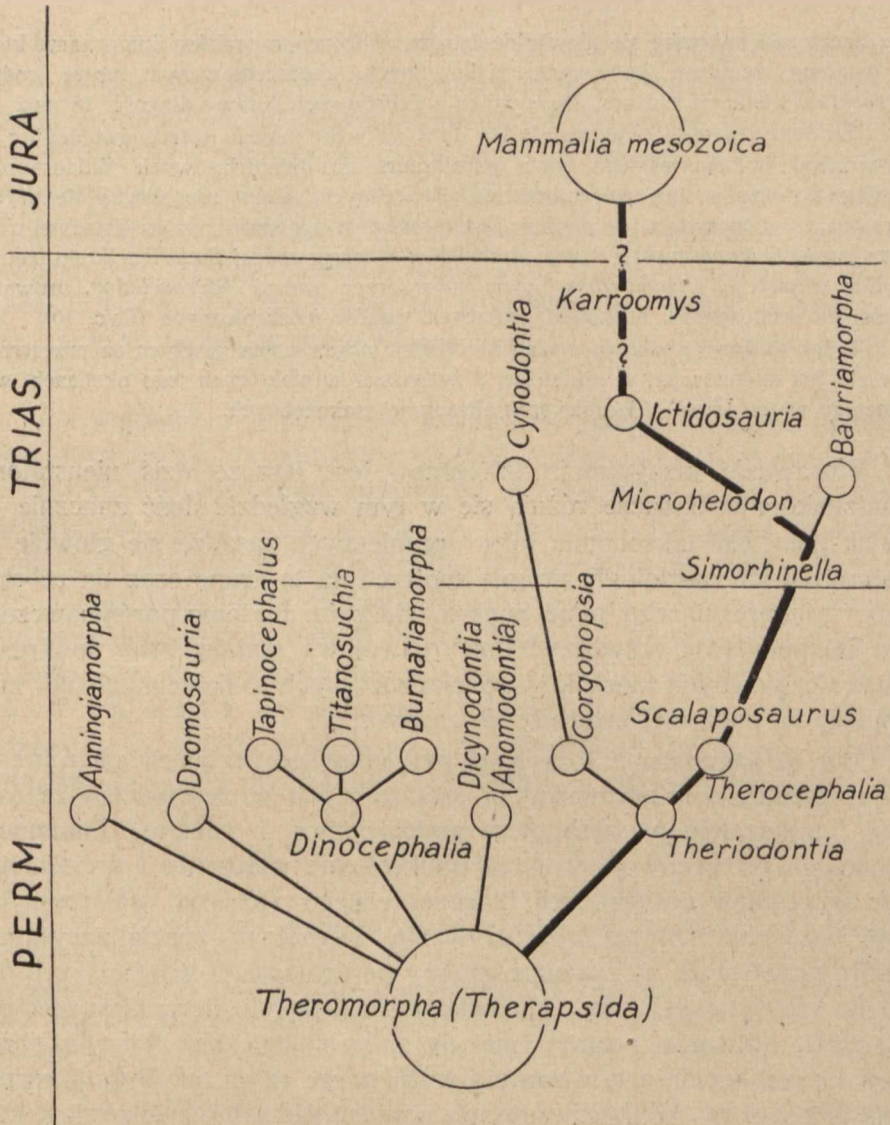
wzór żółwi dziób, a z pokroju przypominające dzisiejsze syreny. Wykazują one szerep przystosowanie do środowiska: od form wyraźnie lądowych jak rodzaj *Dicynodon* (Ryc. 2) przez półwodne do wyraźnie wodnych, co dobrze jest widoczne u rodzaju *Lystrosaurus*. Towarzyszą im ciągle jeszcze mięsożerne gorgonopsydy i terocefale aż po górny perm. Broom wyraża pogląd, że anomodonty ustępowały w tereny bagniste i wodne przed drapieżkami lądowymi jakimi były właśnie gorgonopsydy i tero-

Okres geochronologiczny	Nazwa złoża i jego skamielina przewodnia	Cotylosauria	Theromorpha							Grubość złoża w m.	
			Anningiamorpha	Dinocephalia	Anomodontia	Theriodontia					
						Gorgonopsia	Cynodontia	Therocephalia	Bauriamorpha		Ictidosauria
Dolny Trias	Cynognathus										609,6
Górny Perm	Lystrosaurus										304,8
	Cistocephalus										609,6
	Endothiodon										609,6
	Tapinocephalus										304,8
Środkowy Perm	Pareiasaurus										

Rys. 9. Tabelka ilustrująca rozmieszczenie ssakokształtnych gadów w serii Beaufort formacji Karroo pld. Afryki. Oryg.

Diagram illustrating of the dislocation of Theromorph Reptils in the Beaufort series of the Korrooformation of South Africa. 1-st column — periods; 2-d column — name of bed; the last column — thickness of bed. Orig.

cefale jako też przed zjawiającymi się w piętrze *Cistocephalus* pierwszymi cynodontami. Pojawienie się tych ostatnich zbiega się z wyginięciem lądowych anomodontów z rodzaju *Dicynodon*, które żyją obok cynodontów jeszcze w piętrze *Lystrosaurus*, przy czym dicynodon wymiera, a cynodonty rozwijają się nadal w dolnym triasie, reprezentowanym przez rodzaj *Cynognathus*, który z kolei nadal nazwę piątemu i ostatniemu piętru serii Beaufort.



Rys. 10. Radiacja ssakokształtnych gadów. Grubą kreską zaznaczona gałąź prowadząca ku ssakom mezozoicznym. Orig.
 Diagram showing the relationships among theromorph Reptils. With the thick line is marked the branch leading to the mesozoic Mammals Orig

Piętro ostatnie obejmuje stropowe warstwy permu i spągowe triasu i zawiera szczątki dość różnorodnej fauny gadziej zarówno anapsydnej jak i diapsydnej oraz synapsydnej, reprezentowane właśnie przez wysoko już wyspecjalizowane ssakożębne spośród cynodontów (*Cynognathus*, *Lycorchampsia* i *Cynidiognathus*). W okresie tym wygasa bezpowrotnie linia anomodontów zamknięta ostatnim ogniwem z rodzaju *Kannemayeria* oraz pojawiają się małych rozmiarów cynodonty z rodzaju *Gomphognathus* oraz potomkowie terocefalów-bauriamorfy, posiadające wtórne podniebienie. Pod koniec permu giną cynodonty, a w okres triasowy wchodzi już tylko bauriamorfy

oraz zaczynają pojawiać się niewielkie bardzo zbliżone do ssaków iktidosaury, które są ostatnim ogniwem końcowym ssakozębnych, reprezentowanym przez rodzaj *Kurroomys*, wielkości szczura, znany tylko z zachowanej żuchwy długości 18 mm.

Ten obfity materiał wykopaliskowy daje, na wzór innych, szereg ewolucyjny od pierwotnego dolnopermjskiego gada parejasaura do dolnotriasowych iktidosaurów. Według Broom'a linia rozwojowa ssakokształtnych gadów rozpoczyna się prymitywnymi gorgonopsydami z piętrze *Tapinocephalus*, prowadzi ona w dalszym ciągu przez rodzaj *Scaloposaurus* z grupy terocefalów aż przez rodzaj *Simorhinella* do bauriamorfów w piętrze *Cynognathus*, gdzie znów przez rodzaj *Microhelodon*, prowadzi wprost do iktidosaurów blisko już stojących ssaków mezozoicznych (Ryc. 10).

Na tak ułożonym szeregu można prześledzić obraz zmian zaszłych na przestrzeni przeszło 200 milionów lat w szkieletcie, a zwłaszcza w niektórych jego okolicach, wyznaczając w ten sposób kierunki specjalizacyjne ssakozębnych.

Wprawdzie klasyfikacja tej grupy jest jeszcze dziś nieustalona, a najznakomitsi badacze różnią się w tym względzie dość znacznie, to jednak ponieważ taksonomia form organicznych zasadza się głównie na znajomości ich morfologii, pragnę spojrzeć na tę grupę oraz na zebrane fakty z interesującego mnie punktu widzenia anatomo-porównawczego i na tej podstawie odtworzyć linię rozwojową ssaków oraz podkreślić znaczenie głównych kierunków specjalizacyjnych ssakozębnych dla zrozumienia tej naczelnej gromady kręgowców.

Aby to zagadnienie rozwiązać przedstawiłem najpierw charakterystykę osteologiczno-porównawczą ssakozębnych w zestawieniu ze ssakami i wskazałem na zasadnicze podobieństwa i różnice. Znajomość chronologii tej grupy pozwoli na podkreślenie znaczenia i wyjaśnienia tych szczegółów dotyczących filogenetycznego rozwoju ssakozębnych, które niezbędne są przy rozpatrywaniu kierunków specjalizacyjnych, a które przedstawię na zasadzie analizy porównawczej ważniejszych odcinków szkieletowych. Na podstawie wyznaczonych kierunków specjalizacyjnych odtworzę wzorem metody paleobiologicznej Abel'a obraz życia ssakozębnych, a tym samym wytłumaczę czym one były jako poprzednicy ssaków. W końcu wreszcie przedstawię szlak ewolucyjny, którym kroczyły ssakozębne ku radiacji ssaków.

Kierunki specjalizacyjne ssakozębnych

Wśród dowodów z zakresu morfologii zwierząt, popierających ewolucję najbardziej ważkimi zdają się być fakty dostarczone przez anatomię porównawczą, embriologię porównawczą i paleontologię. Fakty te należy tylko zestawić w szereg rozwojowy, od stosunków prostych do złożonych czy też odwrotnie, a wyłoni się obraz przedstawiający stopniowe przekształcanie się narządów i form zwierzęcych.

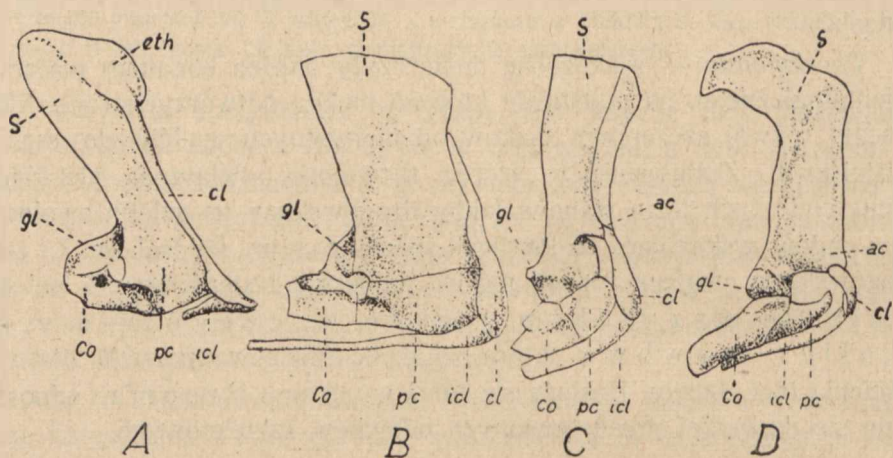
Materiał paleontologiczny dostarcza dowodów zmienności ewolucyjnej w czasie w skali rodowej-filogenetycznej, a więc obszerniejszej niż dowód na materiale embriologicznym oparty, który w skali osobniczej, a więc węższej i niejako skróconej powtarza zgodnie z prawem biogenetycznym rozwój poprzedni z uwzględnieniem oczywiście czynników fizjologicznych dziedziczenia i przystosowania do warunków zewnętrznych, co jest zresztą zgodne z właściwym sformułowaniem tej zasady przez Haeckel'a. Im dokładniej pokrywają się wyniki osiągnięte na obu tych materiałach tym bliższe prawdy mogą być wyprowadzone wnioski.

Theriodontia — ssakożębne dostarczyły bardzo bogatego materiału paleontologicznego, na podstawie którego można odtworzyć drogę, którą kroczył rozwój szczepowy ssaków od pierwotnych gadów do ssaków dzisiejszych. Zestawienie w szereg rozwojowy zwłaszcza niektórych okolic ciała tych form stanowi jakby drogowskazy na szlaku ewolucyjnym gadów, wskazujące na kierunek specjalizacyjny ku ssakom. Za takie drogowskazy uważam rozwój pasów, napięstka i stępu wraz z palcami a przede wszystkim żuchwę, szczególnie z jej okolicą stawową, która staje się kluczową pozycją dla wyjaśnienia tego szlaku. Posłużę się tutaj wynikami Broom'a, odnoszącymi się do wyżej przedstawionych odcinków szkieletowych.

Pas barkowy

Gady jako zwierzęta wyraźnie lądowe odziedziczyły pas barkowy i miednicowy po pierwotnych płazach, które pierwsze uzyskały nowe wykształcenie się tego odcinka szkieletowego przez przystosowanie się do pelzania podczas którego znaczny ciężar ciała spoczywa na kończynach, naciskając ku sobie obie połowy pasa silnie w środku połączonego. U labiryntodontów (Ryc. 11 A), wymarłych płazów, występuje jedenaście elementów kostnych, z tego pięć parzystych: obojczyk, łopaska, kość krucza i przedkrucza oraz *cleithrum* i jedna nieparzysta kość śródobojczykowa (*interclavicula*) wzmacniająca obie połowy pasa ciasno ze sobą zestawione. O ile jeszcze gady pierwotne (*Cotylosauria*) (Ryc. 11 B) mają taki właśnie pas, wykształcony jak u poprzednich w jednolitą, prawie poziomo ułożoną płytę, to już u form nieco późniejszych poruszających się z tułowiem uniesionym nad ziemią, zmiennym ruchem kończyn, połączenie owo staje się bardziej luźne. W związku z ruchliwymi kończynami wytwarza się panewka stawowa (*fossa glenoidalis*), zezwalająca na dowolne ruchy kończyn bez znacznego wyginania kręgosłupa jak to ma miejsce u pelzających form. Anomodonty i cynodonty (Ryc. 11 C) posiadają na wydłużonej łopasce wyrostek *acromion* i grzebień, jako miejsce przyczepu mięśni wprawiających w ruch tylko kończyny, przeciwnie jak to się dzieje u gadów pierwotnych, które w czasie ruchu przenosiły ku przodowi cały staw barkowy łącznie z całą kończyną bez zmiany jej położenia w tym stawie. Wykształcona dla ruchów wolnych samej kończyny panewka stawowa przesuwana się

u ssakozębnych z pozycji bocznej bardziej ku tyłowi, co stoi w związku z podporowym charakterem i ruchem krocznym kończyny. Daje się zauważyć u wyżej wymienionych form brak *cleithrum*. Spośród dziś żyjących ssaków pewne podobieństwa z ssakozębnymi spotykamy u stekowców, u których występują zasadniczo te same elementy pasa. jednak odziedziczona prawdopodobnie od cynodontów kość przedkruca jest mniejsza, traci związek z łopatką oraz nie bierze skutkiem tego udziału w wykształceniu panewki stawowej, którą tworzą u nich tylko łopátka i zredukowana kość krucza. Z istniejącego u anomodontów i cynodontów *foranem supracoracoideale* (Ryc. 11 D) tworzy się obszerne wcięcie, przerywające właśnie to połączenie kości



Rys. 11. Zestawienie ewolucji pasów barkowych. A — płaz kopalny *Eryops*, B — pelikosaur *Ophiacodon*, C — ssakokształtny gad *Kannemeyeria*, D — stekowiec *Ornithorhynchus*. Z Romera.

The evolution of the shoulder girdle. A — fossil amphibian *Eryops*, B — pelycosaur *Ophiacodon*, C — theromorph *Kannemeyeria*, D — monotrem *Ornithorhynchus*. From Romer.

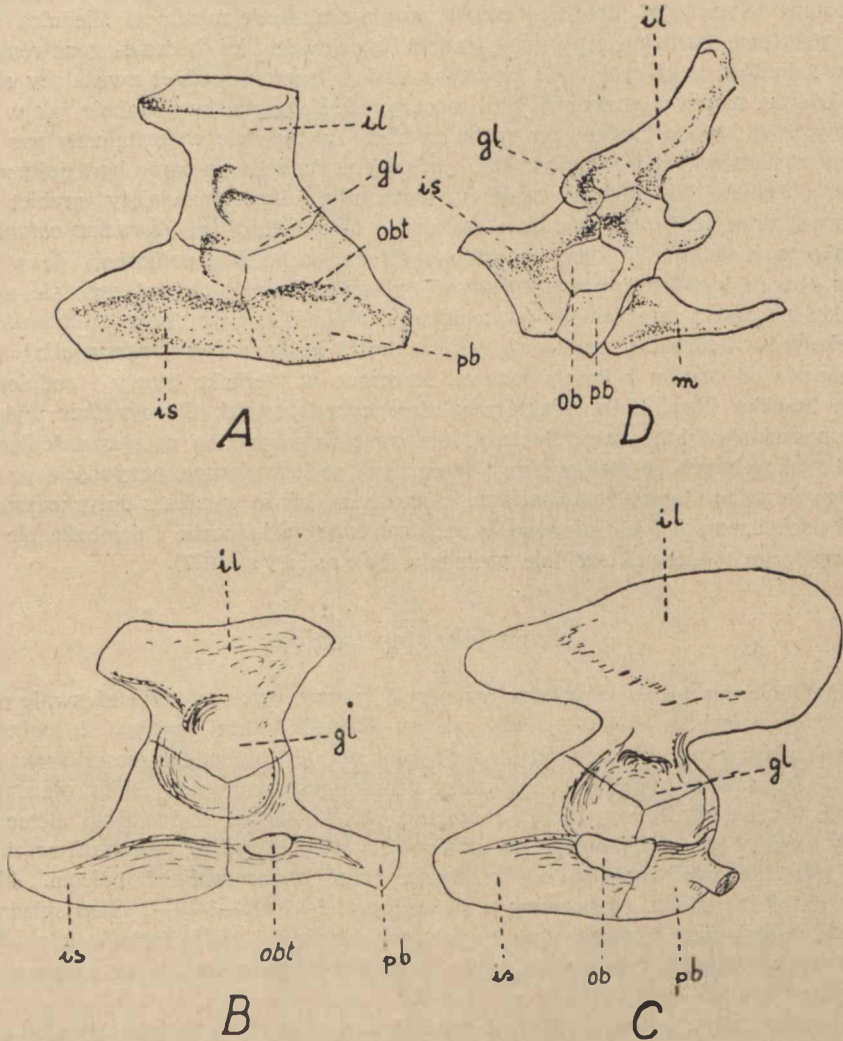
przedkrucej z łopatką. U torbaczy natomiast kość przedkruca i śródojczykowa ulegają redukcji, przez co związek obu połów pasa staje się wyraźnie luźny a zachowuje się on tylko w obojczykach, w następstwie czego zwiększa się ruchliwość kończyn i podporowe ich ustawienie.

Ten szereg rozwojowy podkreśla bezsprzecznie przejściowe przystosowanie się pasa barkowego od pelzającego do biegającego sposobu poruszania się i wskazuje na to, że w rozwoju rodowym tych zwierząt nastąpiła zmiana ruchu od pelzającego sposobu poruszania się pierwotnych czworonogów do szybkiego biegu. Również kość krucza zredukowana do małego wyrostka (*processus coracoideus*) uwypukla ten proces ewolucyjny.

Tak ułożony szereg rozwojowy wyjaśniający pochodzenie pasa barkowego ssaków od gadów potwierdzają pewne badania ontogenetyczne, a mianowicie znaleziona u torbacza *Trichosurus* zaraz po urodzeniu dobrze rozwinięta kość krucza sięgająca mostka (Broom 1900).

Pas miednicowy

Podobnie jak pas barkowy służy pas miednicowy do utrzymania ciężaru ciała w większym jeszcze stopniu niż kończyny przednie oraz usprawnienia ruchu tylnych kończyn. Stąd pas ten jest bardziej masywnie zbudowany, po pierwsze jako miejsce przyczepu bardzo silnych mięśni, po drugie wchodząc przy pomocy kręgów krzyżowych w bezpośredni związek z kręgosłupem o wiele silniej niż to ma miejsce w pasie barkowym. Ruch za tym kończyn tylnych przenosi się tutaj wprost na szkielet osiowy.



Rys. 12. Zestawienie ewolucji pasów miednicowych. A — kotylosaur *Diadectes*, B — pelikosaur *Dimetrodon*, C — cynodont *Cynognathus*. D — stekowiec *Ornithorhynchus*. Z Romera.

The evolution of the pelvic girdle. A — cytylosaur *Diadectes*. B — pelycosaur *Dimetrodon*, C — cynodont *Cynognathus*, D — monotrem *Ornithorhynchus* From Romer.

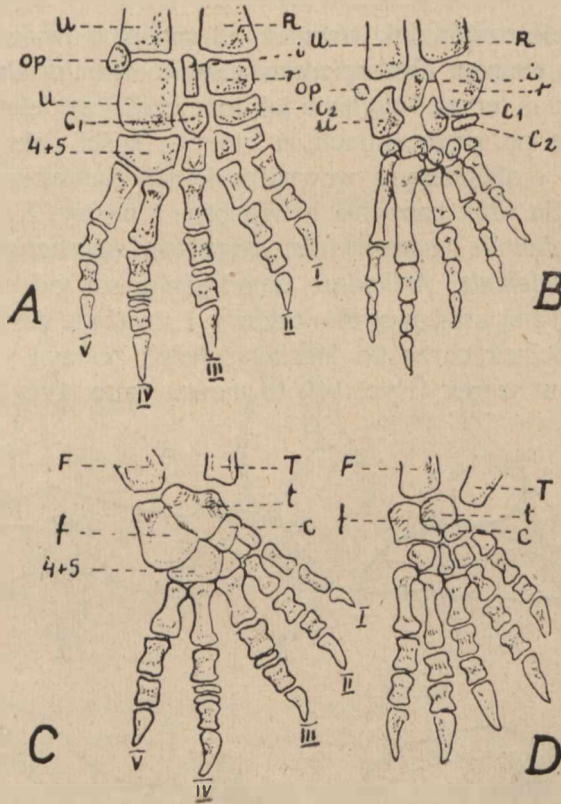
Podobnie jak przy pasie barkowym musimy tutaj na pierwszym miejscu umieścić w szeregu rozwojowym miednicę zwierząt, które pierwsze rozpoczęły tryb życia lądowy. I tak u stegocefalów spotykamy w pasie miednicowym wszystkie zasadnicze trzy elementy kostne: kość biodrową z szerokim grzbietem, zwróconym ku tyłowi, kość kulszową kształtu półksiężycowatego i wreszcie kość łonową zaokrągloną (Ryc. 12 A). Są one ułożone w jednej płaszczyźnie i tworzą silną, zrośniętą w jednolitą, podobnie jak w pasie barkowym poziomo leżącą płytę. Gady pierwotne, u których granice między poszczególnymi kośćmi zanikły, posiadają w kości łonowej otwór *foramen obturatorium*, część zaś biodrowa skierowana jest już pionowo w kierunku kręgosłupa (Ryc. 12 B), przez co zanika poziome ułożenie miednicy. Miednica przyjmuje położenie bardziej skośne od grzbieto-głowowego ku bocznie-ogonowemu jak u anodontów, u których kość biodrowa posiada szeroki grzbiet zwężający się jak u ssaków ku panewce stawowej. Stoi to oczywiście w związku podobnie jak w pasie barkowym ze zmianą czołgowego ruchu na bieg. Tak właśnie wykształcony pas miednicowy posiadają cynodonty (Ryc. 12 C), u których staje się on coraz bardziej podobny swoim pokrojem do miednicy ssaków, wykazując silnie rozwinięty grzbiet kości biodrowej oraz cechą już wyraźnie ssaczą — okienko zatłane (*foramen obturatum*). Okienko to, u ssaków za życia przesłonięte błoną, pochodzi z połączenia się w jeden otwór otworu łono-kulszowego (*foramen puboischiodicum*), znajdującego się między tymi kośćmi oraz z samodzielnie występującego w kości łonowej *foramen obturatorium*. U stekowców i torbaczy występują jeszcze kości torbowe (*ossa marsupialia*) zestawiające się od przodu z kością łonową, sterzące w kierunku głowy i podpierające ścianę brzucha (Ryc. 12 D). Niektóre właśnie cynodonty jak *Cynognathus* wykazują ślady posiadania takich kości. Szczegół ten może wskazywałby na słuszność łączenia nawet ssakozębnych ze stekowcami i torbacznymi w jedną grupę, oczywiście pod warunkiem, że są to utwory homologiczne. Tymczasem, jak to wynika z dotychczasowych badań pochodzenie ich jest niejasne, a podobne twory u kolczatki i dziobaka nie mają nic wspólnego z torbą, której nie posiadają (Versluys, 1927).

Napięstek, stęp i palce

Podobnie jak na rozwój pasów tryb życia lądowy wycisnął również swoje piętno na rozwoju napięstka, stępu i palców gadów. Dlatego i tutaj musimy się cofnąć do dawnych płazów jako do tych, od których gady przyjęły w spadku ten odcinek szkieletowy. Stegocefale posiadały napięstek charakterystyczny wszystkim płazom nie zupełnie jeszcze skostniały, raczej chrzęstny, składający się z dwunastu elementów, między którymi nie było powierzchni stawowych. Były to *radiale*, *intermedium*, *ulnare*, cztery *centralia*, pięć *carpalia*, odpowiadające tyłuż *metacarpalia* i palcom. Liczba falang, określana jako niestała, wyraża się wzorem: 2—2 (3)—3—4—3. Stęp składał się z *tibiale*, *intermedium*, *fibulare*, również czterech *centralia* i pięciu *tarsalia* odpowiadających również tyłuż *metatarsalia* i palcom. Liczba falang wyrażała się następującym szeregiem liczb: 2—2—3—4—3.

U pierwotnych gadów ilość elementów w napięstku ulega zmianie: zmniejsza się liczba *centralia* do dwu a *carpalia* do czterech (prawdopodobnie przez zrost czwartego i piątego). Liczba palców kończyny przedniej wyraża się formułą: 2—3—4—5—3(4). W stępie daje się zauważyć większa redukcja elementów niż w napięstku; ilość kostek zmniejsza się o pięć — pozostaje bowiem *fibulare* zrośnięte silnie w kość piętową (*calcaneus*), *centrale* proksymalnie zrośnięte z kością skokową (*astragalus*)

oraz *intermedium*, jedno *centrale* i trzy *tarsalia* (również prawdopodobnie zredukowane przez zrost czwartego i piątego). Los *tibiule* jest niepewny, mogło się zrosnąć z *intermedium* w kość skokową, albo może łącznie z drugim *centrale* utworzyło *naviculare* (Broom 1922). Ilość falang wyraża się takimi samym szeregiem liczbowym jak w kończynie przedniej (Ryc. 13 A, B). Formuła 2-3-4-5-3 staje się dla gadów typową (Broom 1913).



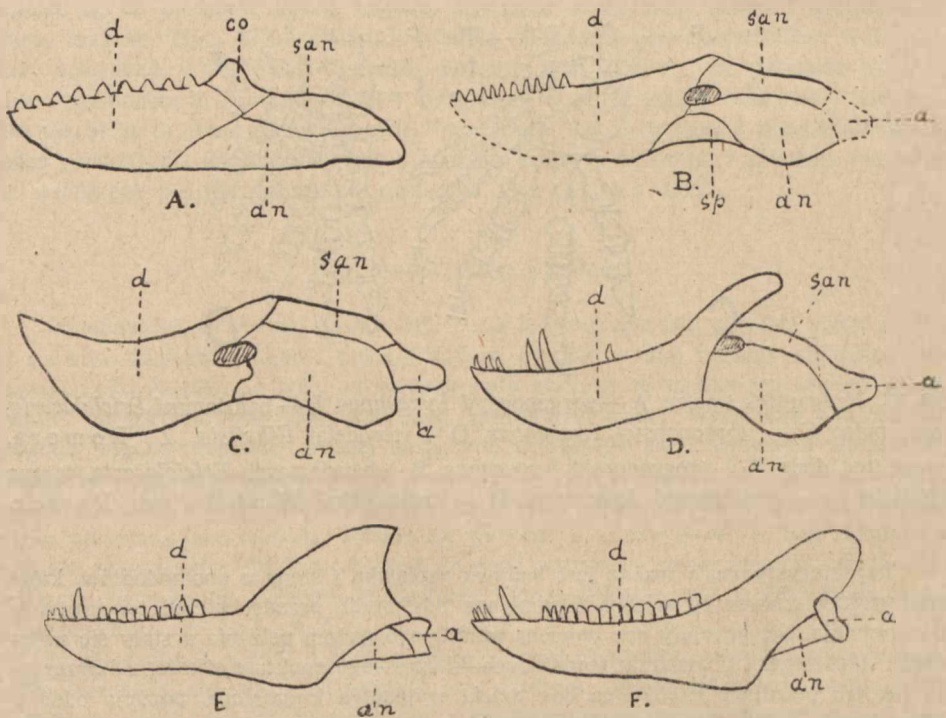
Rys. 13. Nadgarstek i palce. A — gorgonopsyd *Lycuonops*, B — bauriamorf *Eriolacerta*, stęp i palce C — gorgonopsyd *Lycuonops*, D — terocefal *Whaitsia*. Z Romera. Carpus and digits A — gorgonopsid *Lycuonops*, B — bauriamorph *Eriolacerta*, tarsus and digits C — gorgonopsid *Lycuonops*, D — therocephal *Whaitsia*. From Romer.

Charakterystyczną i ważną jest budowa napięstka i stępu u anomodontów, które wśród gadów wytyczyły własną i odmienną od innych przedstawicieli tej gromady drogę rozwoju. Nie przyjęły one bowiem właściwego gadom pelzania a stały się zwierzętami stąpającymi. U zwierząt stąpających, które swego punktu ciężkości nie przerzucają tak jak pelzające z boku na bok dzięki wyginaniu kręgosłupa, pozycja odnóży z odstawionej na bok, przenosi się pod tułów, a dłoń i stęp zwracają się ku przodowi. Napięstek składa się z takich samych elementów, jakie występują u gadów pierwotnych, również tak samo i stęp. Jedynie w palcu trzecim i czwartym obu kończyn u anomodontów zwraca uwagę skrócenie długości falang przy niezmnieszonej ich

liczbie, co zachowują jeszcze w dalszym ciągu cynodonty (*Scynognathus tigriceps*, *Cynognathus*). Wreszcie u bauriamorfów redukuje się liczba falang do stanu 2—3—3—3—3 (Ryc. 13 CD), która to formuła jest już u ssaków stałą, a którą łącznie z elementami napięstka i stępu przejmują stekowce i torbacze (Broom 1913).

Żuchwa

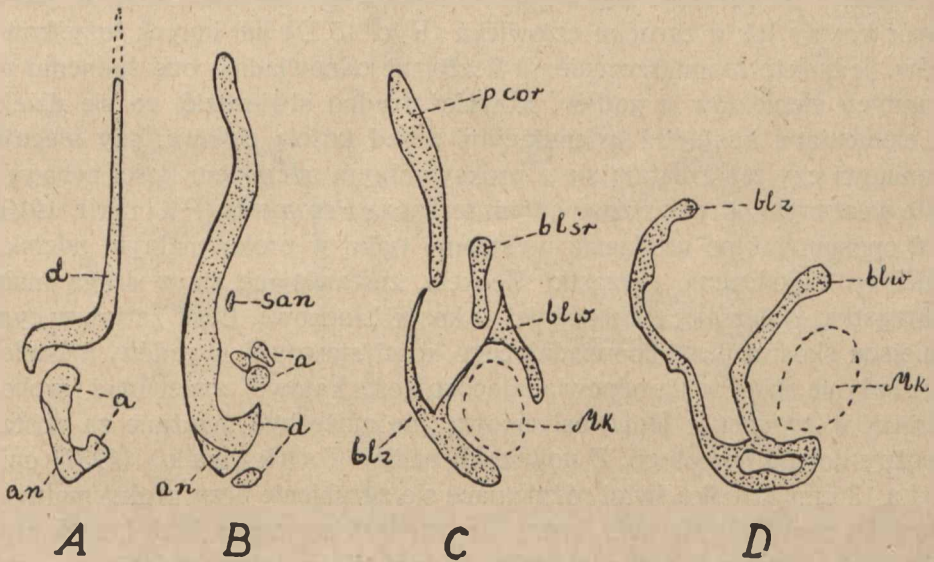
Żuchwa i jej rozwój, jak również jej sposób powiązania z mózgozaszką stanowi element dostarczający najwięcej materiału do rozważań na interesujący nas temat. Podobnie jak inne części szkieletu, gady odziedziczyły żuchwę po stegocefalach, u których kości pokrywowe są zupełnie zrosnięte i obejmujący wewnątrz kanał żuchwowy, zawierający chrząstkę Meckela oraz naczynia krwionośne i nerwy. Kanał ten otacza siedem kości: *dentale*, *coronoidale*, *ungulare*, *supraungulare*, *goniule*, *spleniule* i *postspleniule*. *Articulare* wyodrębnia się od nich wyraźnie, posiada płaszczyznę stawową dla żuchwy i uważane jest za skostniały proksymalny odcinek chrząstki Meckela. Jeżeli zestawimy żuchwy gadów kopalnych w szereg (Ryc. 14), to można zauważyć, że liczba kości



Rys. 14. Zestawienie ewolucji żuchw ssakokształtnych. A, B — kotylosaury, C — anomodont, D — terocefal, E, F — cynodonty. Wg Brooma.

The evolution of the mandible of Theromorph Reptils. A, B — cotylosaurs, C — anomodont, D — therocephal, E, F — cynodonts. After Broom.

wchodzących w skład żuchwy ulega zmniejszeniu skutkiem stopniowego ich zaniku (Broom 1915). Pozostają kość stawowa (*articulare*) i kątowna (*angulare*), jako bardzo małe i samodzielne kości. Kość zębowa (*dentale*) staje się wielką kością i przykrywa bocznie zespół zanikających kości, upodabniając się w ten sposób do żuchwy ssaków. Na kości zębowej wytwarza się w górnej części wyrostek wieńcowy (*processus coronoideus* — u ssaków skroniowy), który u *Cynognathus* dochodzi do znacznych rozmiarów. U stekowców i torbaczy kość zębowa zajmuje już całą



Rys. 15. Zestawienie przekrojów żuchwy u *Cynognathus* A — w pobliżu stawu żuchwowego, B — odcinka dystalnego. C — zarodek dydelfa 1/2 cm dług., przekrój w okolicy wyrostka skroniowego, D — zarodek ludzki, wczesny, przekrój w okolicy zębów trzonowych. Wg. Brooma i Fuchsa.

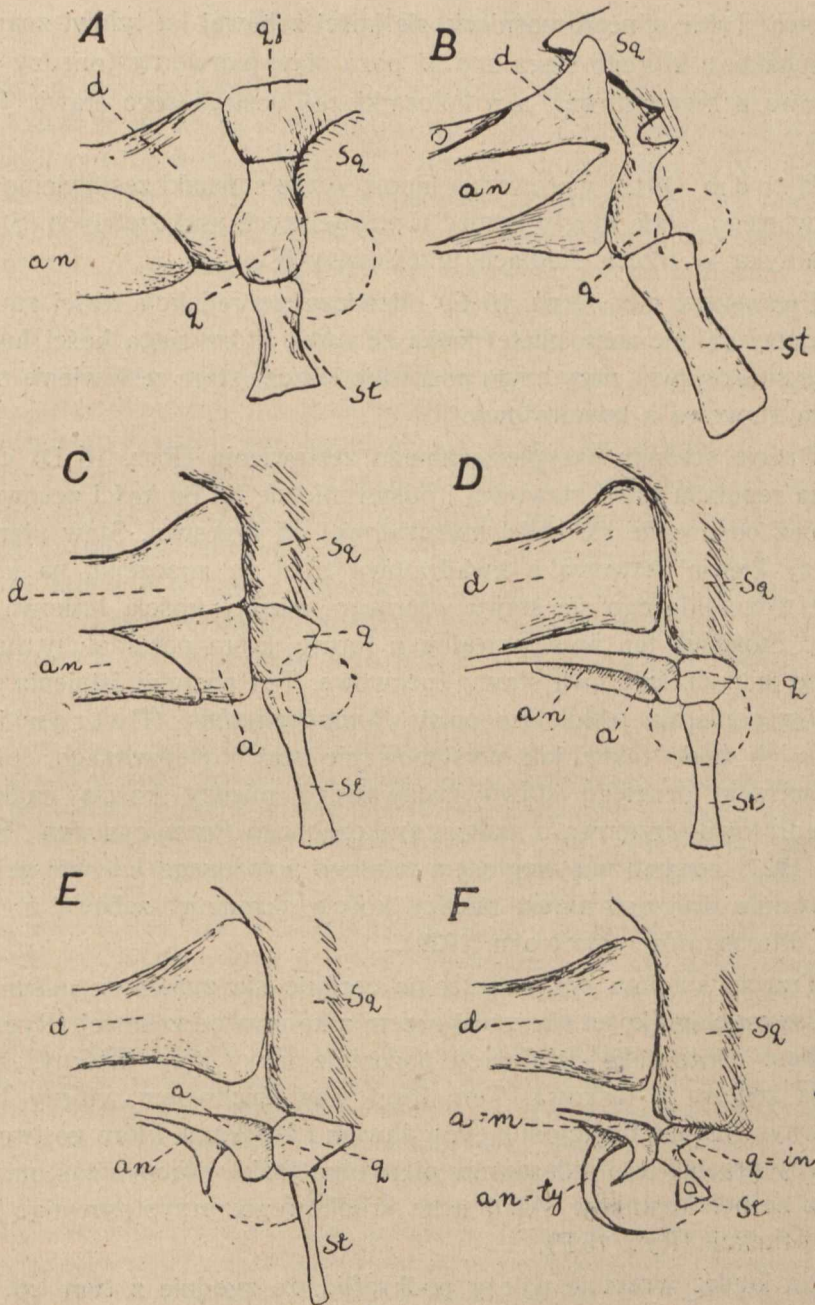
Comparison of sections of mandible in *Cynognathus*. A — nearly the mandibular articulation, B — distal territory of this section. C — embryo of the opossum 1/2 cm long, the section in the region of processus coronoideus. D — embryo of the man, early, the section in the region of molars. After Broom and Fuchs.

żuchwę. Nie udało się dotychczas bezspornie stwierdzić czy żuchwa ssaków składa się tylko z jednej kości, kości zębowej, czy też powstała z większej ich liczby. Ssaki bowiem posiadają w tylnym odcinku żuchwy odciągnięte ku górze dwa wyrostki: stawowy (*pr. articularis*) i skroniowy osadzony na ramieniu (*ramus mandibulae*), który tworzy z przednim ramieniem opatrzoną w zęby kąt prosty, a na wierzchołku którego daje się czasem wyróżnić wyrostek kątowny (*pr. angularis*). Czy wyrostki te są homologiczne kościom tej samej nazwy u gadów trudno na podstawie dotychczasowych faktów z całą pewnością stwierdzić. Materiał embrio-

logiczny jest jeszcze za szczupły i fragmentaryczny oraz dość trudny w interpretacji, aby mógł dostarczyć dostatecznego dowodu na wyjaśnienie tego problemu. U zarodków ssaków, nawet blisko stojących ssakozębnym, jak torbacze, nie udało się odszukać poszczególnych elementów składowych żuchwy gadów, których zawiązki w myśl prawa biogenetycznego możnaby się spodziewać znaleźć. Jeżeli wprawdzie zestawi się przekrój poprzeczny żuchwy cynodonta (Ryc. 15 AB) z takimże przekrojem 1,5 cm zarodka oposum (Ryc. 15 C) daje się zauważyć u tego ostatniego przekrojone kostniejące blaszki, które się nie zrosły w jeden twór kostny jak u zarodka człowieka (Ryc. 15 D) lub innych łożyskowców. Jednakże rozmieszczeniem i liczbą nie odpowiadają one żadnemu ze znanych elementów u gadów. Również trudno stwierdzić, co się dzieje z elementami kostnymi ustępującymi przed kością zębową, czy ulegają zanikowi czy też zrastają się z proksymalnym odcinkiem kości zębowej. We wczesnym okresie rozwojowym torbacza *Perameles* (Palmer 1913) i u oposum tuż po urodzeniu występuje tylko w proksymalnym odcinku żuchwy zakończenie chrząstki Meckela, zestawiające się z drugą małą chrząstką, zmieniającą się później w kostki słuchowe. Brak zatem w tym miejscu skostnienia, odpowiadającego kości stawowej u gadów, a istnienie jedynie skostnienia odpowiadającego kości kątowej, zmienionej i wchodzącej w związek z błoną bębenkową, nie może być uważane za dostateczny dowód homologii. Z nowszych badań Tsukavaki (1937) opisał u 13 mm zarodka świni różnicujące się zgrubienie przy proksymalnym odcinku chrząstki Meckela, które jest zawiązkiem przyszłych kostek słuchowych. Związek ten u zarodka 18 mm ulega schrzęstnieniu a u zarodka 27 mm rozpada się na kostki słuchowe. Jednak i ten fakt jako fragmentaryczny nie rozstrzyga homologii tej okolicy czaszki.

Staw żuchwowy

Również i ten odcinek szkieletowy gady odziedziczyły po wcześniejszych formach, u których staw żuchwowy występuje między kością stawową a kwadratową. Takie stosunki występują u stegocefalów, u gadów pierwotnych, a także spotykamy je u ssakozębnych. U *Dicynodon* (Ryc. 16 A) staw żuchwowy leży między kością stawową a kwadratowo-jarzmową, kość zębowa jest oddalona jeszcze od kości łuskowej bardzo znacznie. U *Cunognathus* (Ryc. 16 B) kość łuskowa tworzy wyrostek do przodu skutkiem odsunięcia się kości kwadratowo-jarzmowej, która już nie zestawia się u tej formy z kością stawową, kość zębowa wydłuża się znacznie ku tyłowi, chociaż nie sięga kości łuskowej; staw zaś żuchwowy znajduje się tylko jeszcze między kością stawową a kwa-



Rys. 16. Schemat przedstawiający przekształcanie się proksymalnego odcinka żuchwy w kostki słuchowe. A — anomodont, B — cynodont, C, D, E — hipotetyczne stadia przejściowe, F — ssak. Wg Brooma.

The schema demonstrating the transformation of proximal territory of the mandible in the ear ossicles. A — anomodont, B — cynodont, C, D, E — hypothetical stadia of transformation, F — mammal. After Broome.

dratową. Takie silne rozrośnięcie się kości zębowej ku tyłowi znane jest u dziobaka, u którego sięga ono aż poza staw pierwotny (między kością stawową a kwadratową), a u kolczatki zaś dosięga tego stawu (N a e f 1925).

B r o o m (1912) wprowadza hipotetyczne stosunki zestawienia stawu żuchwowego, jakie mogły istnieć u późniejszych ssakozębnych. Stosunki te zamyka w trzech stadiach przejściowych.

Pierwsze z nich (Ryc. 16 C) odznacza się redukcją kości stawowej na korzyść silnie rozrośniętej kości zębowej, która sięga kości łuskowej i z nią się zestawia, przy czym pozostaje jeszcze stare zestawienie między kością stawową a kwadratową.

Drugie stadium przypuszczalnego zestawienia (Ryc. 16 D) cechuje dalsza redukcja kości stawowej i odsuwanie się jej od kości zębowej, jak również odsuwanie się kości kwadratowej od łuskowej. Staw pierwotny między kością stawową a kwadratową traci na znaczeniu na korzyść silniej rozwijającego się stawu wtórnego, między kością łuskową a zębową. Stosunek ten występowałby u formy, która posiadałaby funkcjonujące jednocześnie dwa stawy żuchwowe. Ten postulat istnienia dwóch stawów popierają późniejsze opisy *Gomphognathus* (Petronijewiç 1925) lub takie fakty jak występowanie stawu pierwotnego, leżącego wewnątrz drugiego stawu żuchwowego między kością nadkałową i kwadratowo-jarzmową u małego ssakozębnego *Permocynodon* (S u s z k i n 1927) zewnątrz względem tamtego położonego lub wreszcie występowanie drugiego stawu między kością skroniowo-zębową u niektórych iktidosaurów (B r o o m 1929).

Trzecie stadium przypuszczalne cechuje się zupełnym odsunięciem w dalszym ciągu kości stawowej razem z kątową od zębowej (Ryc. 16 E) skutkiem czego jako działający pozostaje nowy staw wtórny, między kością zębową a łuskową. Ten drugi staw żuchwowy wtórny łącznie z dawnym już nie funkcjonującym stawem i kostkami, które go tworzyły, miałyby przejąć od iktidosaurów pierwotne ssaki, włączyć zaś unieczynniony zespół kostny w skład ucha środkowego, przystosowując go do nowej funkcji (Ryc. 16 F).

Na koniec wreszcie należy podkreślić, że zgodnie z tym co zostało wyżej przedstawione, można ogólnie stwierdzić, że w poszczególnych odcinkach szkieletowych zaznacza się redukcja liczby elementów kostnych, co wraz z ich wysmukleniem prowadzi do zmniejszenia ogólnej masy kostnej i nadaje szkieletowi lekkość ruchów.

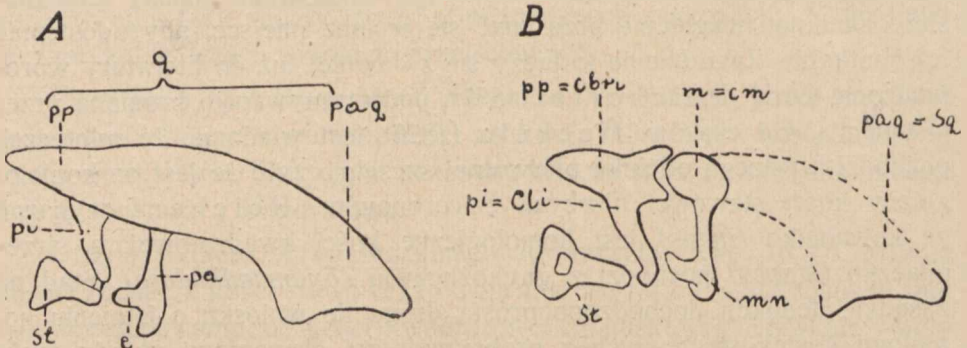
Teoria Reicherta i jej krytyka

Wyżej przedstawiony szereg rozwojowy żuchwy i stawu żuchwowego wskazuje na to, że staw żuchwowy ssaków jest nowym nabytkiem i wystąpił między kością łuskową i zębową, które dotąd były od siebie znacznie oddalone. Kości, które wypełniały przestrzeń między nimi musiały zaniknąć względnie przesunąć się w inne miejsce, aby udostępnić ich spotkanie. Zagadnienie to łączy się z dawniej już do literatury wprowadzoną teorią Reicherta (1837), podtrzymywaną i broniąną przez Gaupp'a. Od czasów Meckel'a (1820) jest wiadome, że młoteczek pochodzi z tylnego odcinka pierwotnej szczęki, czyli, że jest on homologiczny kości stawowej niższych czworonogów. Reichert wykazał, że kowadelko (*incus*) jest homologiczne kości kwadratowej, a strzemiączko (*stapes*) pochodzi z gnykożuchwia (*hyomandibulare*). Stąd na zasadzie dedukcji dochodzono prostą drogą do wniosku o istnieniu homologii kostek słuchowych z proksymalnymi elementami układu żuchwowego gadów a w dalszej konsekwencji, że pierwotny staw żuchwowy gadów leży u ssaków między kostkami słuchowymi, stawiając w ten sposób podstawy pod filogenezę tego stawu (Gegenbaur 1870).

Przeciw takiemu tłumaczeniu występował już dawniejsi badacze i odrzucali tę teorię. Wspomnę tylko o dwóch. Pierwszy Drüner (1904) u zarodka 15-dniowego myszy zbadał stosunki rozwojowe w okolicy stawu żuchwowego i doszedł do stwierdzenia następujących faktów: przede wszystkim u kręgowców występuje dwojakiemu rodzaju staw żuchwowy jeden między kością stawową i kwadratową, cechujący wszystkie prawie kręgowce poza ssakami i drugi cechujący wyłącznie ssaki, a występujący między kością łuskową i zębową. Dalej podkreśla, że daje się zauważyć w filogenezie ssaków brak z jednej strony przejścia między jednym stawem a drugim, z drugiej zaś strony brak przejścia wyjaśniającego w jaki sposób zestawienie kwadratowo-stawowe weszło w służbę ucha środkowego, a na jego miejsce pojawił się nowy staw łuskowo-zębowy. Wreszcie w stadium wczesno-zarodkowym nie można wprawdzie wyróżnić stawu między młoteczką a kowadelkiem, ponieważ wszystko zawarte jest w jednolitej masie pierwotnej niezróżnicowanej chrząstki; nie mniej jednak z położenia jej w stosunku do nerwów i naczyń można stwierdzić odmienne ułożenie tych kostek względem stawu żuchwowego płazów ogoniastych i gadów. Wohec tego staw między młoteczką a kowadelkiem uważa za nowy nabytek ssaków, zaś właściwy staw żuchwowy ssaków za homologiczny takiemu samemu u pozostałych kręgowców, oczywiście i kość żuchwowa (*mandibula*) odpowiada nie samej kości zębowej (*dentale*) ale zespołowi połączonych zawiązków kości tworzących układ żuchwowy niższych kręgowców. Pomimo to jednak pozostaje niewyjaśniony fakt pierwotnego połączenia chrząstki Meckel'a z trzonem młoteczka

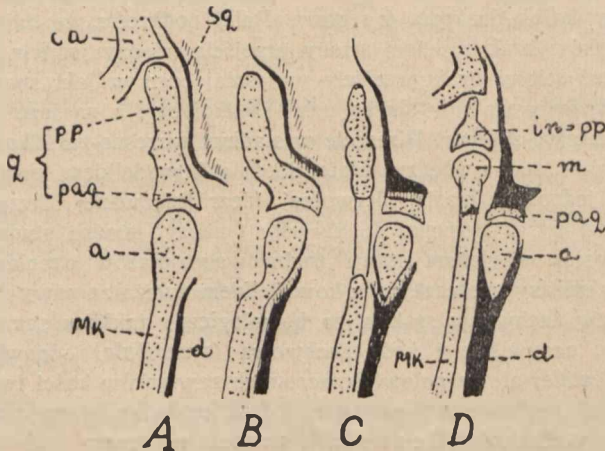
Drugi Fuchs (1909) podaje cały szereg trudności, które jego zdaniem nie dadzą się rozwiązać w oparciu o tę teorię, a które powstały stąd, że w ustaleniu homologii nie brano pod uwagę stosunku składników szkieletowych do otaczających miękkich części jak naczynia krwionośne i nerwy, a kierowano się jedynie położeniem

ich wśród innych elementów szkieletowych. Badacz ten opracowując szeroko materiał embriologiczny dochodzi do odmiennych wniosków niż Gaupp i stwierdza, że nie może być mowy o wytworzeniu się nowego stawu żuchwowego, ale raczej o przesunięciu się dawnego stawu, co wiąże się przede wszystkim z rozwojem puszki mózgowej, a dalej udoskonaleniem telereceptora akustycznego przez wykształcenie się dodatkowych kostek, które według niego nie są w całości homologiczne z kostkami



Rys. 17. Pochodzenie kostek słuchowych. A — gad, B — ssak. Wg Fuchsa.
The descending of the ear ossicles. A — reptil, B — mammal. After Fuchs.

znanymi u niessaków. Pierwszy zawiązek kowadełka i młoteczka (Ryc. 17 B) powstaje u ssaków z trzech elementów: *corpus incudis* i *crus breve incudis*, z których tworzą się kowadełko oraz *corpus mallei*. Wszystkie one należą do szkieletu żuchwowego, element zaś czwarty pochodzi z łuku gnykowego i jako trzon młoteczka *manubrium mallei* wchodzi w skład młoteczka. Jeżeli się to teraz porówna ze stosunkami u gadów (Ryc. 17 A) to u nich w kości kwadratowej wyróżniają się dwie okolice: stawowa i przeduszna, która to ostatnia posiada jeszcze dwa wyrostki dodatkowe przedni i tylny



Rys. 18. Rozwój stawu żuchwowego. A — typ gadzi, B, C — hipotetyczne stadia przejściowe, D — ssak. Wg Fuchsa.
The development of the mandibular articulation. A — reptil, B, C — hypothetical stadia of transformation, D — mammal. After Fuchs.

(*pr. accessorius inferior et anterior*). Pierwszy z nich odpowiada według tego badacza *crus longum incudis* zawiązka kostek słuchowych ssaków, należy jednak do okolicy gnykowej i w okolicy pierwszej pary skrzelowej wchodzi w obręb kości kwadratowej, czyli łuku żuchwowego. Drugi przedni wyrostek złączony z *extracolumella* należy do tego łuku gnykowego i łączy się jako *manubrium mallei* z *corpus mallei* w jeden utwór zwany młoteczką. Oczywiście nie można tutaj mówić o dorsalnym przesunięciu stawu żuchwowego w stosunku do położenia tego stawu u niessaków, jak to przedstawia Gaupp, ponieważ ontogenetycznie staw ten powstaje na szczycie pierwszej pary kieszonki skrzelowej i u gadów bywa niejednokrotnie przesunięty w tył czaszki. Natomiast możliwe jest według Fuchsa przesunięcie boczne. Stąd to pierwotny staw żuchwowy niessaków (Ryc. 18 A) odchyła się u ssaków od swego pierwotnego położenia, a jego elementy chrzęstne przechodzą w obręb kości okrywowych — łuskowej i zębowej, u których powierzchnie stawowe właśnie pochodziły z kości stawowej i kości kwadratowej (mianowicie jej części stawowej), pozostała zaś część chrząstki Meckel'a podsuwa się do części przedusznej kości kwadratowej dając materiał na *corpus mallei* (Ryc. 18 D).

Wyczerpującej odpowiedzi w obronie stanowiska teorii Reichert'a udzielił Gaupp (1913) w obszernej rozprawie na powyższy temat, opierając się na faktach anatomicznych i ontogenetycznych.

Przede wszystkim zauważa on, że rozwój kostek słuchowych młoteczka i kowadełka ssaków pochodzi tak samo jak kość kwadratowa i stawowa ssaków z jednolitej niezróżnicowanej masy blastemu, z której później dopiero w procesie chrzęstnienia i kostnienia rozwijają się homologiczne elementy żuchwowe względnie słuchowe. Dalej zwraca uwagę na położenie kowadełka ssaków i stwierdza, że leży ono kaudalnie za główką młoteczka, co stoi u nich w związku z przesunięciem się pęcherzyka słuchowego, gdy tymczasem kość kwadratowa u niessaków jest ustawiona dorsalnie nad kością stawową. Takie też dorsalne położenie kowadełka nad młoteczką spotyka się jeszcze u kolczatki. Jest to dostatecznym dowodem, według niego, że zachowało się tutaj pierwotne położenie stawu.

Innym argumentem potwierdzającym tę teorię jest występowanie u płazów i gadów kostki nadkatowej (*goniale*) skórniego pochodzenia, która odpowiada u ssaków wyrostkowi przedniemu młoteczka (*pr. anterior mallei*) i jest dodatkowym elementem w zespole kostek słuchowych (Voit 1923 *pr. longus mallei*; Naef — *pr. folianus* 1925). Ten wyrostek przedni młoteczka ssaków (*pr. anterior mallei*) opisany przez rozmaitych autorów pod różną nazwą (*pr. gracilis, folianus, longus*) znany jest jako bardzo dobrze wykształcony w niektórych grupach ssaków (*Monotremata, Marsupialia, Insectivora, Edentata* i *Chiroptera*) podczas gdy u innych jest zredukowany (Weber 1927). Ostatnio znalazł go u gryzoni na przykładzie niektórych egipskich gatunków Wasif (1946).

Młoteczek ssaków nie jest za tym czystą kością stawową (*articulare*), co jako składnik żuchwy spotyka się u jaszczurek i niektórych płazów.

Istnieje tedy prawdopodobieństwo, że kostki słuchowe u ssaków powstają nie z trzech zawiązków a z czterech, czego dowodzą badania Freudenberger'a (1927), który znalazł u jednodniowych białych myszy cztery kostki u dorosłych zaś tylko trzy. Akcesoryczny element zrasta się z młoteczką podobnie jak to Voit obserwuje na wyrostku długim młoteczka. Freudenberger znajduje poza tym jeszcze u nietoperzy w zasadzie cztery kostki słuchowe, dodatkową między kowadełkiem a młoteczką.

Podobne do dawnych teorii stanowisko reprezentuje także wspólnie de Beer (1937), który uważa, że wyrostek przedni młoteczka ssaków jest pierwotną częścią młoteczka, powstałą ze zrostu kostniejącej chrząstki Meckela oraz kosteczki przedstawowej (*praearticulare*), która to całość zrasta się następnie ze skostniałą już wcześniej główką młoteczka.

Wreszcie z porównania czaszki pierwotnej (*chondrocranium*) ssaków i niessaków wynika, że koniec stawowy chrząstki Meckela odpowiada końcowi stawowemu żuchwy niessaków. W takim przypadku pewne kostki skórne leżące przy stawie żuchwowym gadów zostają wyłączone z układu żuchwowego i przechodzą u ssaków w służbę aparatu słuchowego. Potwierdzają to również obserwacje Voit'a (*angulare* odpowiada *annulus tympanicus*) i Naef'a (*angulare* odpowiada *tympanicum* kolczatki).

Zapatrywanie, że proksymalny odcinek żuchwy wyłączył się z całego układu żuchwowego i przeszedł w obręb okolicy słuchowej, potwierdza sama budowa żuchwy i jej rozwój. Zostało bowiem stwierdzone, że chrząstka Meckel'a u większości czworonogów posiada dwa ośrodki skostnienia, jeden proksymalny jako stawowy (*articulare*) i drugi dystalny (*mentomandibulare*) z wyjątkiem płazów, u których koniec stawowy przez całe życie pozostaje chrzęstny. Z sześciu zasadniczych skórných kości, okrywających chrząstkę Meckel'a dwie wiążą się z zębami (*dentale* okrywa zewnątrz chrząstkę Meckel'a, *spleniale* od wewnątrz) oraz pozostają w dystalnej części żuchwy. Pozostałe kości (*complementare*, *angulare*, *supraangulare* i *goniale*) nie wchodzą w związek z zębami i okładają proksymalny odcinek żuchwy pierwotnej. W ten sposób kości skórne tworzą kanał (*canalis primordialis*), wewnątrz którego biegnie chrząstka Meckel'a, nerw żuchwowy i *chorda tympani*.

Jedynie u płazów współczesnych chrząstka Meckel'a odgrywa jeszcze zasadniczą rolę w budowie żuchwy, ponieważ skutkiem wykształcenia się tylko niektórych kości okrywowych (*articulare* i *mentomandi-*

bulare), stanowi ona trzon całej żuchwy. Traci ona jednak już na znaczeniu u stegocefalów dzięki wykształceniu się pełnej liczby kości okrywowych, ściśle ze sobą zespolonych. Podobne stosunki spotyka się i u owodniowców, u których chrząstka Meckel'a nie wypełnia już całego pierwotnego kanału żuchwowego, otoczonego przez kości okrywowe. U *Sauropsida* w żuchwie pozostaje jeszcze jako stała liczba sząściu kości okrywowych, układających się w linii poziomej, u ssakozębnych natomiast wykształca się w proksymalnym odcinku kości zębowej zwrócony ku górze wyrostek (*pr. ascendens*). Tak więc z jednolitej żuchwy stegocefalów wyodrębnia się u *Sauropsida* część przednia i tylna, zachowujące względem siebie pewną samodzielność, co u ssakozębnych wyraziło się w silnym rozroście na wzór ssaków części dystalnej żuchwy przy jednocześnie znacznej redukcji części proksymalnej (Ryc. 14).

U ssaków dookoła chrząstki Meckel'a powstają trzy kości okrywowe: właściwa żuchwa (*mandibula = dentale*), bębenkowa (*tympanicum = angulare*) oraz wyrostek przedni młoteczka (*pr. anterior mallei = goniale*). Ze skostniałego odcinka proksymalnego chrząstki Meckel'a tworzy się trzon młoteczka (*corpus mallei = articulare*). Żuchwa ssaków odpowiada przedniemu uzębionemu odcinkowi żuchwy gadów, gdy tymczasem proksymalny odcinek wyłącza się z układu żuchwowego i razem z kością kwadratową wchodzi w skład kostek słuchowych. Wyrostek kości zębowej gadów, który u cynodontów jest bardzo silny należy uważać za ramię żuchwy (*ramus mandibulae*). Tak u jednych jak i drugich wyrostki te służą jako miejsca przyczepów mięśni żujących. U ssaków wykształca się na ramieniu wyrostek stawowy (*pr. condyloideus*) dla zestawienia się z kością łuskową oraz wyrostek drugi, skroniowy (*pr. coronoideus*).

Dla zagadnienia żuchwy jest również ważny fakt, że występujący u niessaków *m. depressor mandibulae*, odwodzący żuchwę zanikł i został zastąpiony przez mięśnie podstawy jamy gębowej. Stoi to w przyczynowym związku z tym, że u ssaków tylny właśnie odcinek gadziej żuchwy został wyłączony z układu żuchwowego. W miejsce zatem odwodzących mięśni działających na proksymalny odcinek żuchwy musiały przyczepić się inne mięśnie do dystalnego odcinka żuchwy, to jest do kości zębowej. Jest za tym możliwe i prawdopodobne, że cofnięcie się mięśni odwodzących ku tyłowi i oddalenie się ich od mięśni podstawy jamy gębowej nastąpiło jeszcze przed wyłączeniem tylnej części żuchwy, a więc wtedy, kiedy kość stawowa leżała wraz z sąsiednimi kośćmi jeszcze w układzie żuchwowym.

Niemniej i topografia nerwów przyczynia się do lepszego zrozumienia tego stanu. U niessaków wchodzi do pierwotnego kanału żuchwowego cały pień nerwu żuchwowego (*n. mandibularis*) łącznie z odchodzącym

od niego nerwem językowym (*n. lingualis*) w przeciwieństwie do ssaków, u których wchodzi do kanału żuchwowego dystalny odcinek nerwu żuchwowego (*n. alveolaris inferior*) już bez nerwu językowego, który odzilił się przed wniknięciem nerwu żuchwowego do kanału żuchwowego. Stąd wniosek, że kanał żuchwowy ssaków nie powstał przez obłożenie kośćmi okrywowymi, że nie leży w kanale kości zębowej (*canalis alveolaris inferior dentalis*) i że nie ma nic wspólnego z pierwotnym kanałem żuchwowym (*canalis primordialis*) występujący tylko u niessaków i utworzonym ze wszystkich kości okrywowych żuchwy gadziej. Stąd dalszy wniosek, że żuchwa ssaków obejmuje mniejszy odcinek niż gadów i odpowiada tylko dystalnemu odcinkowi tych ostatnich.

Jeżeli chodzi o aparat słuchowy kręgowców to wyróżnia się trzy jego typy: spirakularny (Dombrowski) = amfibialny (Gaupp), plikalny (Domb.) = sauropsidalny (Gp) i sifonialny (Domb.) = mammalny (Gp). Współczesne *Sauropsida* posiadają aparat słuchowy zbudowany z kolumienki usznej (*colunella auris*), która jest tworem podwójnym (*distelidium*) zbudowanym ze starszej wewnętrznej części strzemiączka (*stapes*) homologicznej kolumience płazów oraz słupka zewnętrznego (*extracolumella*), który jest młodszym nabytkiem, wywodzącym się z górnego odcinka łuku gnykowego (*ventrohyale*). Również i stosunek *chorda tympani* do tego aparatu wskazuje na związek topograficzny z gnykowymi i żuchwowymi elementami szkieletowymi. U płazów *chorda tympani* w początkowym swoim odcinku biegnie medialnie od stawu żuchwowego na wewnętrzną stronę chrząstki Meckel'a i na tym przebiegu nie włącza się jeszcze w aparat słuchowy, co jest dowodem, że u nich elementy gnykowe i żuchwowe nie biorą udziału w budowie tego aparatu. Natomiast dopiero u *Sauropsida* wchodzi *chorda tympani* w związek z elementem gnykowym (*ventrohyale*) przez kolumienkę zewnętrzną, a u ssaków już włącza się ona w aparat słuchowy, co jest dowodem, że ten lateralny odcinek aparatu słuchowego jest elementem żuchwowym, pochodzącym z kości stawowej i kątowej.

Nowy staw żuchwowy utworzył się przed dawnym kwadratowo-stawowym bez udziału jego składników. Przemawiają za tym następujące fakty: 1) położenie takie same wyrostka kości zębowej (*pr. ascendens*) względem tego samego stawu u gadów jak też 2) położenie stawu żuchwowego względem stawu między kowadełkiem i młoteczką. Późniejsi autorowie (Naef 1925, Dabelow 1927, 1928) są wprawdzie zdania, że wtórny staw powstaje lateralnie względem pierwotnego, przesunięcie to jednak musiało nastąpić później, ponieważ skutkiem rozrastania się puszki mózgowej i dodatkowych narządów aparatu słuchowego kłykiec żuchwowy został zepchnięty ku przodowi, między kość jarzmową i łu-

skąwą. Przemawia za tym jeszcze fakt, że u dziobaka nowy staw leży na miejscu swego pierwotnego powstania, a więc lateralnie względem pierwotnego (D a b e l o w). Późniejsze przesunięcie się wtórnego stawu żuchwowego na ogół jest znane, i nawet w grupie blisko stojących gątków może być rozmaite, jak to u naczelnych stwierdził v a n H a n s e n (1931).

Przy wytworzeniu się nowego stawu żuchwowego ssaków należy uwzględnić dwa procesy a) odłączenie się kości zębowej od proksymalnego odcinka żuchwy i b) przybliżenie się kości zębowej do kości łuskowej (Ryc. 16 D E F).

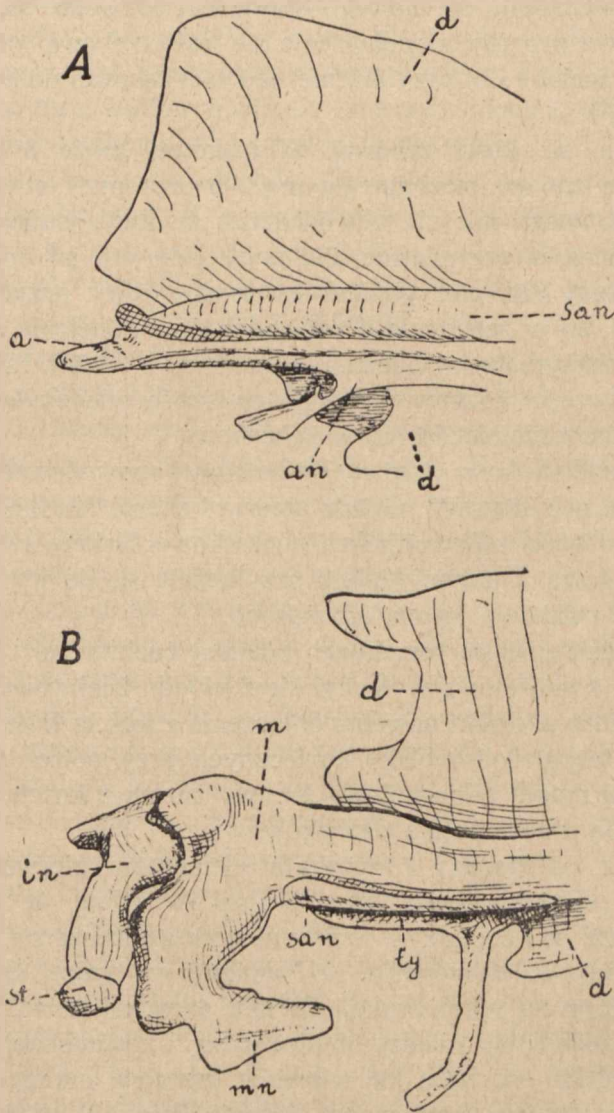
Odłączenie się kości zębowej od łuskowej może być zrozumiałe w związku ze zmianą mechanizmu mięśniowego przy otwieraniu gęby. Na miejscu dawnego mięśnia odwodzącego żuchwy, istniejącego u nieszaków, wchodzi w grę mięśnie dna jamy gębowej, jak mięsień skrzydlaty zewnętrzny (*m. pterygoideus externus*), który przyczepia się do kości zębowej, co w rezultacie doprowadza do oddzielenia się tej części żuchwy od proksymalnego odcinka (L u b o s c h 1929). Odłączenie się proksymalnej części żuchwy nastąpiło na szwie między kością zębową a kątową, która przemieniła się w bębenkową.

Przybliżenie się kości zębowej do łuskowej spowodował wytworzony jednolity woreczek śluzowy między obiema kośćmi. Mięśnie, które przyczepiają się do kości zębowej pełnią początkowo funkcję związania kości zębowej z łuskową, a potem dopiero przyłączają się do wyrostka stawowego żuchwy i działają na nią odwodząco.

Pełne oddzielenie się przedniego odcinka żuchwy od tylnego, który wraz z kością kwadratową wyłączył się z układu żuchwowego, nastąpiło zanim kość zębowa, dzięki nowemu połączeniu z kością łuskową, usprawniła się dostatecznie od ruchów koniecznych przy pobieraniu pokarmu. Dopiero potem mogła tylna połowa żuchwy razem z kością kwadratową wejść w służbę przewodzenia dźwięków.

Dowody z ontogenezy i topografii elementów pierwotnego stawu żuchwowego zebrane obficie przez G a u p p'a zdają się popierać poważnie hipotezę B r o o m'a o wtórnym wykształceniu się stawu żuchwowego u ssaków. Stanowisko to popiera w tymże czasie jeszcze P a l m e r, który na rekonstrukcji 28 mm zarodka torbacza *Perumeles* opisuje staw żuchwowy między młoteczką i kowadełkiem. Chrzastka Meckel'a przedłuża się tutaj ku tyłowi w kształcie młoteczki i tworzy z kowadełkiem staw o powierzchni falistej (Ryc. 19). Kość bębenkowa leży po stronie brzusznej i podobnie jak chrzastka M e c k e l'a jest osłonięta z boku przez kość zębową. Chrzastka M e c k e l'a w przedniej swej części kostnieje, a młoteczek pozostaje chrzęstny, co wskazuje na

zróźnicowanie się pierwotnej chrząstki na dwa odcinki (zgodnie z tym, co G a u p p twierdził o podziale układu żuchwowego na dwa odcinki, proksymalny i dystalny). Bardzo charakterystycznie wygląda u tego zarodka kość bębenkowa, mająca kształt widełek, co zbliża ją do stosunków u cynodonta, u którego kość kąтова ma również kształt widełek o mniej-



Rys. 19. Zestawienie porównawcze proksymalnego odcinka żuchwy A — cynodonta, B — torbacza *Perameles*. Wg P a l m e r a.

The comparison of the proximal territory of mandible A — of cynodont, B — embryo of marsupial *Perameles*. After P a l m e r.

szym jednak rozwarciu niż u torbacza; pozwala to na przyjęcie homologii kości kątowej ssakożębnych z kością bębnową ssaków.

W miarę jak nasze poznanie ontogenezy kostek słuchowych staje się pełniejsze a stosunki znane u anomodontów pokrywają się częściowo z danymi ontogenetycznymi, teoria Reichert'a zdaje się nabierać coraz więcej słuszności. Przekształcenie się tylnego odcinka żuchwy w nowy aparat można prześledzić u ssakożębnych na rozmaitych szczeblach rozwoju rodowego (Ryc. 16). Kość stawowa kwadratowa i niektóre kości pokrywowe żuchwy straciły na spójności i rozmiarach i przesunęły się na nowe miejsce (Broom 1904). Pewne światło na takie przemieszczenie rzuca stosunek tych kostek do błony bębnowej. Błona bębnowa przyczepia się zawsze do kości kwadratowej, a później przy pomocy małego ścięgienia do tylnego odcinka żuchwy. Z tego wynika, że kości te przez zmianę położenia zatrzymały wpływ na błonę bębnową i w ten sposób mogą przenosić drgania, do czego konieczne jest połączenie kości kwadratowej (kowadełka) ze strzemiączkiem. Tak prawdopodobnie mogło być u niektórych ssakożębnych. W związku z tym późniejsi badacze uznali występujący u ssaków *pr. folianus* za zmienione *goniale* (*dermaticulare*) zaś *annulus tympanicus* za odpowiednik kości kątowej (van Kampen 1927) a strzemiączko gadów za homologiczne z kolumienką gadów, (podczas gdy istniejąca u tych ostatnich kolumienka zewnętrzna redukuje się u ssaków — van der Klaauw 1923).

Charakterystyka paleobiologiczna ssakożębnych

Znajomość stosunków osteologicznych nie wystarcza jeszcze, aby móc wytworzyć sobie obraz czym były ssakożębne w odniesieniu do obu gromad kręgowców, zajmując między nimi stanowisko jakby pośrednie, ponieważ wszyscy przedstawiciele tej grupy są nam znani tylko w resztkach kopalnych i nie możemy obserwować żadnej blisko z nimi spokrewnionej formy nam współczesnej, aby poznać ich życie. Nie mniej na podstawie analizy paleobiologicznej stworzonej przez Abel'a można odtworzyć niektóre warunki życia tych zwierząt możliwie najbardziej ściśle, jak tylko pozwalają nam dotychczasowe wiadomości. Posłużę się tutaj myślą przewodnią wytkniętą przez Poplewskiego.

Ssakożębne zostały dlatego tak nazwane, że były to zwierzęta wyposażone w zęby wykazujące duże podobieństwo do uzębienia ssaków. Podobieństwo to wskazuje na zbliżenie się tych grup do pewnego stopnia na płaszczyźnie stosunku ich do pokarmu. Obie grupy posiadają uzębienie heterodontyczne w odróżnieniu od homodontycznego, występującego głównie u gadów, u których wszystkie zęby mają kształt stożka. Taki kształt zęba umożliwia zwierzęciu pochwylenie i przytrzymanie pokarmu,

nie pozwala mu natomiast rozdzielić go na części i przeżuć w jamie gębowej. Uzębienie zatym homodontyczne składające się ze stożkowatych zębów jest jednocześnie uzębieniem haplodontycznym—chwytnym tylko. Heterodontyzm powstaje przede wszystkim przez różnicowanie dalszych bocznych zębów w ten sposób, że na zębie stożkowym pod jego szczytem w przedniej i tylnej jego części tworzy się po jednym małym stożku i stąd ząb taki staje się trykonodontyczny w odróżnieniu od przednich, które zachowują charakter zębu haplodontycznego. Powstanie wyraźnego heterodontyzmu wiąże się z powstaniem trykonodontyzmu, co w dalszym ciągu pozostaje w łączności ze zróżnicowaniem się funkcjonalnym uzębienia. Przednie zęby pozostają chwytne, gdy tymczasem tylne trykonodontyczne tworzą ostry brzeg najeżony stożkami na wzór piły. Takimi zębami zwierzę może już przecinać pokarm, łamać, dzielić na części i połykać porcjami. Udogodnienie w pobieraniu pokarmu stworzone przez heterodontyzm jest już pewnym postępowaniem w stosunku do haplodontycznych gadów, ale niezupełnie — nie mogą go one bowiem jeszcze dokładnie przeżuwać w jamie gębowej, rozcierać i miażdżyć, muszą pobierać zatym pokarm łatwiej strawny, a więc mięsny tak samo jak haplodontyczne gady. Pokarm mięsny aczkolwiek łatwiejszy w eksploatacji białka niż roślinny, jest jednak trudniejszy w zdobyciu. Stąd trykonodontyzm pozostaje nadal związany z drapieżnym trybem życia, przekazanym mu w spadku przez haplodontycznych przodków.

Dlatego ssakozębne były niewątpliwie zwierzętami drapieżnymi, którym taki nabytek jak heterodontyzm pozwolił zapewne na poznanie nowego, smacznego źródła pokarmowego jakim jest szpik kostny, do którego dostać się można jedynie, posiadając właśnie takie trykonodontyczne łamacze.

Zdolność ćwiartowania pokarmu i łamania kości naraża zęby na wielki nacisk tak, że muszą one być mocno osadzone w zębodołach szczęk. Wytwarza się typ tekodontyczny uzębienia, które u ssaków jest reprezentowane bez wyjątku w odróżnieniu od uzębienia akro- i pleuroodontycznego, cechującego się brakiem korzeni a przeważającego u gadów. Heterodontyzm, trykonodontyzm i tekodontyzm stają się ścisłymi znakami, charakteryzującymi uzębienie ssaków i ssakozębnych, a jeżeli się przyjmie znalezione i opisane u niektórych z tej grupy formy wykazujące dwugarniturowość uzębienia — difiodontyzm byłby już czwartą cechą charakterystyczną.

Tak zróżnicowane uzębienie doskonale przystosowane do gryzienia (ale jeszcze nie do żucia) musi być wprawione w ruch silną muskulaturą, działającą na staw żuchwowy i posiadającą w jego okolicy przyczepy. Analiza tego stawu rzuca pewien snop światła na jego ewolucję. Żuchwa

gadów jest tworem złożonym z całego szeregu kości okrywowych i kością stawową zestawia się z kością kwadratową, dość luźno zestawioną z mózgowczą. Staw żuchwowy u gadów leży zatem między tymi właśnie kośćmi, które malejąc tracą swoją samodzielność pierwotną. Żuchwa ssaków jest uproszczona i występuje w niej tylko jedna kość zębowa, na której znajduje się staw dla zestawienia się z mózgowczą, na której znów odpowiedni staw występuje na kości łuskowej. Obserwuje się zatem skrócenie żuchwy u ssaków w stosunku do żuchwy gadów i dalej, w związku z tym, przesunięcie się stawu żuchwowego ku przodowi. Staw żuchwowy jest stawem zawiasowym i jako taki przypomina dźwignię jednoramienną, której punkt obrotu znajduje się w samym stawie. Siła działająca na jedno ramię jest jak wiadomo wprost proporcjonalna do długości ramienia drugiego w momencie utrzymania równowagi. Żuchwę można uważać za jedno z ramion dźwigni, skrócenie się jej zatem powoduje zmniejszenie siły, działającej na drugim ramieniu. Zwierzęta posiadające taką szczękę pokonują opór przy łamaniu kości z mniejszym wysiłkiem, są bowiem odciążone o ciężar własny długiej żuchwy. Stąd to mięśnie przywodzące żuchwę pracują o wiele oszczędniej u ssaków niż u gadów. Nowy staw żuchwowy ssaków wykazuje postęp względem gadów, lepiej bowiem wykorzystuje działanie dźwigniowe przy zmniejszonym wkładzie energii.

Na szczelbu ssakożębnych jesteśmy świadkami zmiany sposobu pobierania pokarmu. Najstarsze czworonogi były zwierzętami mięsożernymi, chwyciły bowiem zwierzęta i połykały je żywe.

Współczesne gady, jak krokodyle i węże, wprowadzić połykają, ale przeważnie przed tym zabijają swoje ofiary. Ssakożębne posiadały już zdolność kruszenia pokarmu dzięki wykształconym w łamacze zębom bocznym, jakkolwiek nie posiadały jeszcze zdolności żucia, związanego z występowaniem trzonowców o kilku korzeniach i pofałdowanej koronie i osadzonych mocno i głęboko w zębodołach. Rozwinięcie się zdolności żującej prowadzi dalej wprost do wzmożenia przemiany materii i wytworzenia się stałocieplności (D ö d e r l e).

Zmieniony sposób pobierania pokarmu u ssakożębnych wiąże się bezsprzecznie z utworzeniem się wtórnego stawu żuchwowego. Staw pierwotny pod wpływem sił idących od nowego stawu przesunął się medialnie głębiej i przystosował się do odbierania fal dźwiękowych. Ten telereceptor akustyczny, który do szczytowego rozwoju doszedł u ssaków, miał wysoki stopień rozwoju już u cynodontów (S i m p s o n 1933), którym zresztą E v a n s (1931) przypisuje posiadanie głosu.

Zmieniony wreszcie mechanizm żuchwowy u ssaków odbił się też na odmiennym wykształceniu mięśni przywodzących żuchwę. Pojedyn-

czy u gadów mięsień skroniowy, u ssaków rozszczepia się na dwa, głębszy — skroniowy oraz powierzchowny — żwacz, który rozpoczyna się na łuku jarzmowym i biegnie po zewnętrznej stronie żuchwy. Zróżnicowanie się dalsze mięśni przywodzących żuchwy powoduje zatem z kolei silniejsze wykształcenie się łuku jarzmowego służącego im za początek. Podobny związek między muskulaturą a budową czaszki obserwuje u niedźwiedzi Stark (1935).

Również łuk jarzmowy u ssakozębnych wykształca się silnie i na wzór ssaków. Składa się on z kości jarzmowej i wyrostka jarzmowego kości łuskowej i stanowi dolne ograniczenie dołka skroniowego. Wykształcenie się łuku staje się zrozumiałe jeżeli się zestawi czaszki gadów od stęgalnej, posiadającej tylko otwory dla oczu i nozdrzy (typ anapsydny) aż do posiadających oprócz tamtych jeszcze jeden lub dwa otwory skroniowe (Cope 1892, Williston 1904, Versluys 1919). Przez powstanie tych otworów wykształcają się dwa łuki (typ diapsydny): górny złożony z kości zaoczodołowej i łuskowej oraz dolny z jarzmowej i łuskowej. Jeden z tych łuków może się nie wykształcić i wtedy istnieje albo górny łuk (typ parapsydny) albo dolny (typ synapsydny). Ssakozębne posiadają właśnie czaszkę typu synapsydnego, która ze względu na występowanie jednego łuku, zbudowanego z elementów homologicznych, do znanych u ssaków, zbliża te grupy do siebie, stąd też ssakozębne tworzą ze ssakami wspólną grupę *Synapsida*.

Omówione wyżej zjawiska odnoszące się do użębienia i stawu żuchwowego łącznie z samą żuchwą wskazują na zdolności ssakozębnych do pobierania pokarmu stałego i jego rozdrabniania. Materiał osteologiczny dostarcza także dowodów wskazujących i na mechanizm pobierania pokarmów płynnych a więc na zdolność picia, przez co rozumie się zdolność pobierania płynów z głową zwieszoną w dół i otworem gębowym leżącym często poniżej żołądka. Przedni odcinek przewodu pokarmowego działa jak lewar, w momencie wytworzenia się wewnątrz ciśnienia ujemnego. Ciśnienie to musi panować także w jamie gębowej, która winna być tak zbudowana, aby wykluczała dostęp powietrza w chwili wytwarzania takiego ciśnienia.

U większości gadów jama gębowa jest połączona z jamą nosową szparą podniebienną (*fenestra palatinalis*), położoną między kośćmi skrzydlatymi. U niektórych form mogą one łączyć się szwem z sobą i razem z lemieszem tworzyć podniebienie pierwotne oraz zamykać od strony brzusznej jamę nosową w ten sposób, że ograniczają od przodu nozdrza wewnętrzne przednie, przez które jama nosowa łączy się jeszcze z jamą gębową. Takie ułożenie nie sprzyja wytworzeniu się ciśnienia ujemnego w jamie gębowej, ponieważ przez takie nozdrza komunikuje ona z po-

wietrzem atmosferycznym na zewnątrz ciała. U niektórych form gadów (krokodyli) kości szczękowe jak i międzyszczękowe posiadają horyzontalnie rozwinięte blaszki kostne, które zamykają wytworzone nozdrza wewnętrzne przednie i biegnąc pod podniebieniem pierwotnym łączą się w tyle z kośćmi podniebiennymi, ograniczając w ten sposób kanał, który przedłuża nozdrza przednie ku tyłowi, kończące się jako nozdrza wewnętrzne tylne. Wytwarza się zatem podniebienie wtórne, które przesuwając nozdrza ku tyłowi.

Takim podniebieniem odznaczają się właśnie ssaki, których tylne nozdrza komunikują już nie z jamą gębową a wprost z gardzielą. Jama gębowa jest zupełnie odcięta od powietrza zewnętrznego i łatwo w niej stworzyć pożądaną przy picciu ciśnienie ujemne. Ssanie jest również pewnym rodzajem picia, ponieważ mechanizm jego jest zupełnie analogiczny; zwierzęta, które ssą muszą posiadać tak samo podniebienie wtórne i nozdrza tylne. Do wytworzenia ciśnienia ujemnego w jamie gębowej służy jeszcze muskulatura policzków i warg, bez której nie mogłaby zupełnie działać jako pompa ssąca.

Ssakozębne były zwierzętami, z których jedne posiadały już podniebienie wtórne inne miały jeszcze szparę podniebienną lub nozdrza przednie. Nie wszystkie one posiadały zatem warunki morfologiczne, zezwalające na pobieranie pokarmu płynnego, nie mogły pić względnie ssać. Tylko bauriamorfy i cynodonty były wyposażone w takie podniebienie, mogły więc pić i ssać na sposób ssaków. Jeżeli jeszcze istniała muskulatura policzków i warg (co można przypuszczać z braku rzeźby na kościach twarzowych, spotykanej u krokodyli i gadów pierwotnych) i gdyby można upewnić się, że posiadały gruczoły mleczne, cóż stałoby na przeszkodzie, by zaliczyć je do ssaków zgodnie z aktualnymi kryteriami taksonomicznymi, mimo ich niektórych cech gadzich? Wobec braku takiego dowodu musimy faktowi anatomicznemu oddać pierwszeństwo przed nieznaną czynnością w roztrząsaniu przynależności systematycznej. Stąd tak trudno powiedzieć coś bardziej pewnego o iktidosaurach z powodu niekompletnego zachowania ich szkieletów, pozwalającego na odszukanie potrzebnych cech w stawie żuchwowym i podniebieniu.

Idąc w dalszym ciągu drogą tego rodzaju analizy dochodzi się do wniosku, że oddzielenie jamy gębowej od nosowej zwiększa objętość tej ostatniej tak, że staje się ona telereceptorem węchowym dla zwierząt makrosmatycznych, kierujących się węchem na znaczną odległość. Ssaki są w przeważnej części makrosmatykami dzięki olbrzymiej jamie nosowej, a być może, że były takimi i niektóre ssakozębne dzięki również wielkiej jamie nosowej, zwiększonej przez powstanie podniebienia wtórnego.

Wykorzystanie każdego telereceptora staje się wtedy celowe, jeżeli się wiąże ze zdolnością swobodnego poruszania głową czyli z wyodrębnieniem jej od tułowia, przez wytworzenie szyi i odpowiednich kłykci potylicznych. W ten sposób możnaby poszczególne zjawiska powiązać ze sobą w przyczynowy i korelacyjny szereg i tym samym ściślej określać kierunek rozwoju filogenetycznego.

Ze względu na to, że trudno analizować jednak wszystkie fakty, w oparciu jedynie o wyniki obcych badań i zagłębiać się w szczegóły, wśród których można zagubić zasadniczą linię rozwojową ssaków, dla tego poza omówionymi wyżej znanionami czaszki jak uzębienie, staw żuchwowy i podniebienie przeanalizuję jeszcze jedynie charakter kończyn.

U gadów spotykamy się z postawą czworonożną i dwunożną. Ta ostatnia w stosunku do pierwszej jest późniejsza i wynika na skutek pojawienie się pewnych zmian w budowie miednicy. Postawa czworonożna może być albo czolgowa albo podporowa, polegająca na tym, że zwierzę unosi tułów ponad ziemię i opiera go na kończynach, na których z kolei opiera się cały ciężar ciała. Najbardziej celowe będzie dla postawy podporowej takie ułożenie kończyn, żeby podsuwały się one pod tułów, co zmniejszy wysiłek mięśni poruszających kończynami, w porównaniu do postawy rozkroczonej. Postawie podporowej towarzyszy wysmuklenie kończyn oraz zgrabniejszy pokrój, a kierunek specjalizacji w tej postawie zaznacza się przeważnie w pasach, nadgarstku i stopie.

U gadów oba pasy mają kształt płyt, składający się zazwyczaj z kilku elementów kostnych. Do tych pasów przyczepiają się kończyny w miejscach stawowych, panewkowato wgłębionych. Cały ciężar ciała w podtrzymywaniu tułowia kieruje się na owe pasy, które z kolei przenoszą go na kończyny, zwłaszcza w momencie unoszenia się nad ziemię. Takie podniesienie tułowia nad ziemię, oparcie go na kończynach oraz zdolność przesuwania się naprzód już w takiej podniesionej, nieczolgowej postawie staje się łatwiejsze, jeżeli poszczególne elementy składowe pasów staną się względem siebie bardziej przemieszczalne. Pasy tracą wtedy charakter płyt i poszczególne kości przybierają kształt bardziej smukły, a nawet zanikają, zwłaszcza w pasie przednim.

Pas barkowy posiada elementy pochodzenia chrzęstnego głębiej położone i bardziej powierzchownie występujące elementy pochodzenia skórniego. Te ostatnie wzmacniają głębiej leżący pas chrzęstny. Gady, które nie używają kończyn przednich do podpory (kameleon, dinozaury) zatracają obojczyk i międzyobojczyk a także kość przedkrczą. Ssaki w większości posiadają jeszcze bardziej zredukowany pas barkowy, złożony tylko z dwu elementów, łopatki i obojczyka. Kość zaś krczą, która zachowuje się u wszystkich gadów, redukuje się u ssaków do małego wyrostka zróżnicowanego z łopatką. Redukcja ta wiąże się ze specjalnością kończyny przedniej w innym kierunku jak tylko podporowym i idzie w parze z większą ruchliwością samej kończyny. Najmniejsze stosunkowo różnicowanie można stwierdzić w pasie miednicowym, gdzie istnieją zasadnicze elementy kostne, przy czym kość łonowa zmniejsza się i wraz z kulszową, przemieszcza się bardziej ku tyłowi. Pas tylny pozostaje prawie niezmienny u ssaków, co wskazuje, że praca tylnych kończyn nie uległa zmianie ani dalszej specjalizacji.

Ssakożębne posiadają w pasie przednim prawie wszystkie znane u gadów elementy. Posuwanie się tych zwierząt niewiele różniło się od gadziego, choć z wyżej może uniesionym tułowiem. Jedynie przesunięte ku tyłowi panewka stawowa tego pasa, przysuwająca kończynę bliżej tułowia, ułatwiała utrzymanie postawy wzniesionej, co znów z kolei sprawiło, że zwierzęta te poruszając się nie rozstawiały tak szeroko kończyn jak gady, a tułów wisiał między nimi jak u ssaków. Pas tylny zachowuje również swoje elementy, całość jednak przyjmuje położenie wzdłużne na wzór ssaków przez przesunięcie się kości biodrowej przed panewkę stawową zaś kości kulszowej ku tyłowi poza panewkę, jako też silne skrócenie kości łonowej. Ułatwia to postawę wzniesioną i krokowe posuwanie się naprzód oraz powoduje odmienne wykształcenie muskulatury, która ma swoje początki na miednicy. Ogólnie można powiedzieć, że ssakożębne przejęły postawę wzniesioną i rozpoczynały pierwsze próby posuwania się w tej postawie.

Utrzymanie równowagi w postawie wzniesionej jest bardzo trudne i zmusza zwierzę do mocnego stawiania dłoni i stopy na ziemi; zwierzę nie może podnosić zbyt wysoko kończyn przy posuwaniu się i musi je raczej szybko przesuwać w płaszczyźnie pionowej równoległe do płaszczyzny strzałkowej, a nie wykonywać półobrotowy ruch kończyną jak przy postawie czołgowej. W momencie kiedy tułów opiera się na kończynach, przylegają one blisko do tułowia, a ruch w stawach pasów polega tylko na przesuwaniu kończyn ku tyłowi i przodowi. Staw łokciowy i kolanowy przesuwiają się również bliżej tułowia, przy czym staw łokciowy kieruje się ku tyłowi a kolanowy ku przodowi, cały ciężar ciała spływa na dłonie i stopy oparte na ziemi. Przy postawie czołgowej rozstawione szeroko palce stwarzają większą płaszczyznę tarcia między nimi a ziemią. Palce skrajne ustawiają się prostopadle do głównej osi kończyny, wewnętrzne ustawiają się w kierunku tej osi i działają na dłoń i stopę hamująco. Czołgające się gady posiadają takie właśnie ułożenie dłoni i stopy, a najdłuższy palec czwarty zwiększa siłę tarcia. Nierówna długość palców wyraża się w różnej liczbie falang, maczej niż u ssaków, u których dochodzi do zrównania liczby falang, a tym samym i długości palców. Zmniejszenie liczby falang i skrócenie palców zmniejsza płaszczyznę tarcia i ułatwia szybsze posuwanie się i przenoszenie ciała. Palce na mniejszej przestrzeni stykają się z ziemią, cały ciężar ciała spływa na palec trzeci znajdujący się na głównej osi kończyny, który staje się silniejszy i przybiera na znaczeniu; zwierzę może się unosić na palcach, a nawet stąpać na ich końcach.

Ssakożębne posiadają albo liczbę falang równą ssakom jak hauriamorfy lub gadom jak cynodonty; w tym jednak ostatnim przypadku drugie falangi trzeciego i czwartego palca oraz falanga palca czwartego skracają się do bardzo płaskich krążków tak, że następuje wyrównanie długości tych palców względem sąsiednich. Wynika z tego, że ssakożębne zatracają stawianie stóp na sposób gadzi, a używają ich jedynie jako płaszczyzn podporowych dla kończyn, utrzymujących tułów ponad ziemią.

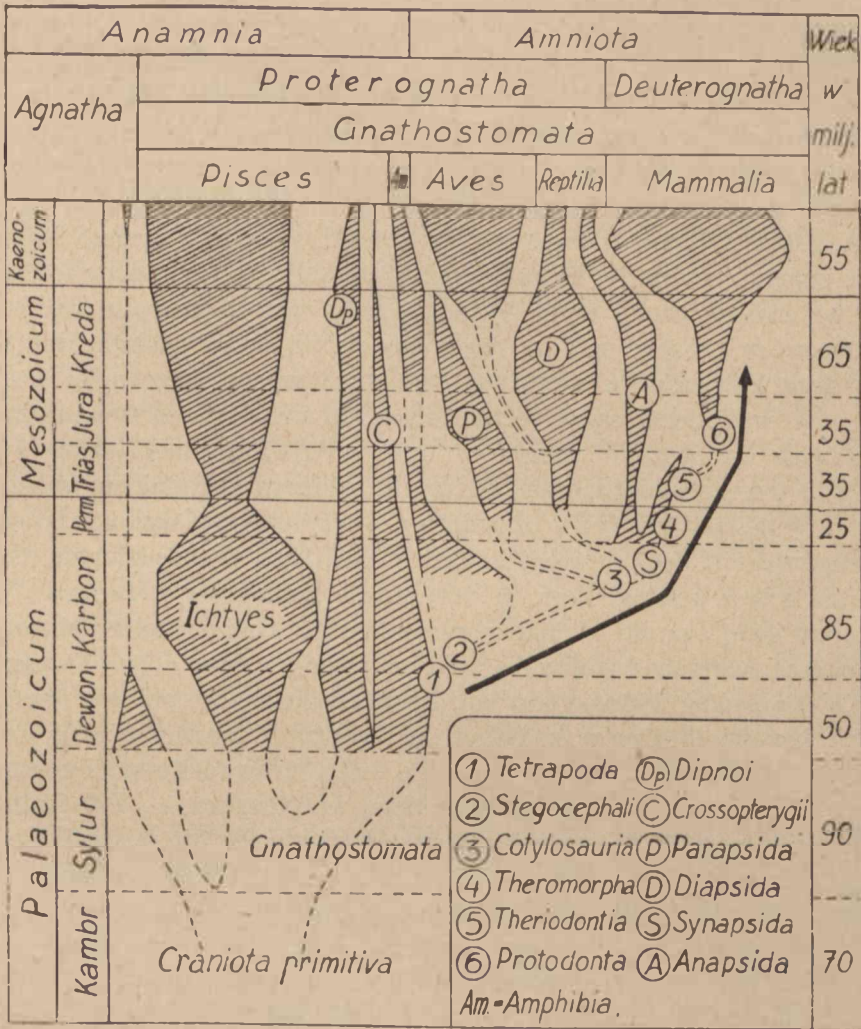
Charakter podporowy stopy i dłoni poza skróceniem palców wyraża się jeszcze w redukcji elementów nadgarstka i stępu. Zestawienie tych elementów dość luźne u gadów uzyskuje u ssaków ściślejsze zespolenie, tworząc w ten sposób mocną podstawę w oparciu kończyn o ziemię. Wykształcony u gadów staw metatarsalny przesuwa się poza obręb stępu, wykształcając u ssaków nowy staw skokowy. Ssakożębne wykazują charakter pośredni i nie mają już wprawdzie stawu metatarsalnego lecz skokowy, jednak istnieje jeszcze zachowanie swobody kostek na wzór gadzi.

Na podstawie tak przeprowadzonej analizy można stwierdzić u ssakożębnych dwie ważne cechy biologiczne wspólne ze ssakami, mianowicie specjalizacja w kierunku ćwiartowania pokarmu i picia oraz posuwanie się z tułowiem wzniesionym nad ziemię. Kierunki te wyznaczają szlak, po którym kroczył rozwój szczepowy ssaków.

Szlak ewolucyjny ssakożębnych

Zebrane resztki kopalne zwierząt na odcinku dziejów skorupy ziemskiej są prawie zawsze niespornym dowodem zmienności czasowej różnorodnych form organicznych i pozwalają śledzić na dość znacznej przestrzeni czasu rozwój poszczególnych ich cech. Szeregi ewolucyjne, ilustrujące zmienność czasową obserwowanej cechy, wytyczają niejako szlak ewolucyjny jednych form ku drugim i dają obraz szczepowego rozwoju tych form. Aby taki szlak wyznaczyć dla ssakożębnych, trzeba się cofnąć daleko wstecz, prawie do momentu, kiedy pojawiły się pierwsze kręgowce i na tak długim odcinku odszukać te znamiona, które utrwalając się, stawały się drogowskazami wytyczającymi wyraźny kierunek ku ssakom, a w ten sposób odtworzyć genezę tych ostatnich (Ryc. 20).

Kręgowce pojawiły się już w bardzo dawnych okresach historii ziemi i początki ich tkwią jeszcze w głębokich mrokach tej historii, jednak już w niedługim czasie wyraźnie odróżniamy takie formy, które są podobne do ryb i takie, które posiadają cztery wyróżniające się na tułowiu kończyny chodne. Dzieje się to jeszcze prawie w początkowych okresach geologicznych, w których zarysowały się pierwsze lądy, kiedy w dewonie oceany tworzyły olbrzymie koleby, a wzdłuż linii brzeżnych lądów i wysp powstawały słodkowodne limany, kolebka ryb kwastopletwych — *Crossopterygii*. Nie dały one wielkiego bogactwa form tak jak współczesne im ryby chrząstnoszkieletowe, a z radiacji ich pozostały po dziś dzień nieliczne gatunki ryb dwudysznych (*Dipnoi*) Australii, Afryki i Ameryki Południowej, same zaś być może dotrwały w niedostępnych głębinach Oceanu Indyjskiego jak znana nam dopiero od dziesięciu lat *Latimeria*. Ryby te, aczkolwiek same niezbyt liczne, stworzyły szeroką bazę, na której rozwinęły się wszystkie czworonogi (*Tetrapoda*) obejmujące pozostałe kręgowce. W tym to okresie zmienia się oblicze lądów, nadchodzi okres węglowy. Rozwija się bujna vegetacja drzewiastych rodniowców, pokrywając zieloną szatą rozległe wybrzeżne mokradła. W takim bagiennym środowisku pod koniec tego okresu obok ryb dwudysznych przystosowanych do życia poza środowiskiem wodnym pojawiają się pierwotne płazy — *Stegocephali*, szeroko rozprzestrzenione w permie. W silnie opancerzonej czaszce stegocefalów występują znamiona odzie-



Rys. 20. Tablica geochronologiczna czaszkowców. Strzałka wskazuje szlak ewolucyjny czworonogów ku ssakom. Oryg.

Geochronologic diagram of the Craniota. The arrow shows the way of evolution from Tetrapoda to the Mammals. The last column shows the age of periods in millions years.

dziczone po kwastopłetywych, jak brak dołka skroniowego (przekazany z kolei płazom), a z ich kwastów (*archipterygium*) wytworzyły się kończyny. W wyniku coraz dalszych przystosowań do nowego środowiska, wśród gąszczów leśnych paproci *Glossopteris* i lasów szpilkowych *Woltzia* pojawiły się wreszcie zwierzęta o cechach już wyraźnie gadzich: prajaszczury *Cotylosauria*, przystosowane w zupełności do życia lądowego. Były to zwierzęta roślinożerne, o masywnym szkielecie kostnym, skąd pochodziły ich bardzo ociężałe ruchy.

Z pośród licznych cech, którymi charakteryzowała się ta grupa gadów, budowa sklepienia czaszki nabiera szczególnego znaczenia przy śledzeniu drogi rozwoju szczepowego ssaków. Kotylosaury posiadały bowiem czaszkę anapsydną (stegalną) i dlatego uważać je z tego względu należy za typ wyjściowy dla innych gadów. Dały one początek czterem głównym gałęziom gadów, charakteryzującym się każda odmiennym typem czaszki. I tak gałąź z typem parapsydnym czaszki stworzyła grupę zwierząt, które zupełnie wymarły. Druga gałąź o typie diapsydnym prowadzi również do wielkiej grupy wymarłych gadów, z pośród których przetrwały od obecnych czasów jedynie rzędy krokodyli, węży i jaszczurek oraz wyznacza kierunek ku wyraźnie odmiennie wyspecjalizowanej gromadzie ptaków. Trzecia gałąź odznaczająca się anapsydnym typem czaszki przetrwała do naszych czasów w mało zróżniczkowanej formie żółwi. Czwartą wreszcie niezmiernie ważną dla naszego zagadnienia gałąź gadów o synapsydnym typem czaszki wytworzyły gady ssakokształtne — *Theromorpha* (Cope), które przekazały swój typ w dziedzictwie ssakozębnym a te z kolei ssakom. W ten sposób ssakozębne przerzuciły charakterem swej czaszki niejako pomost między ssakokształtnymi gadami a ssakami, tworząc z jednymi i drugimi wspólną dużą grupę *Synapsida*.

W tej grupie synapsydów obejmującej więcej niż połowę przedstawicieli kopalnych gadów znajdują się zwierzęta prowadzące dość rozmaity tryb życia. Dla nas ważne są te, które prowadziły tryb życia naziemny i wywodzą się od anapsydnego kotylosaura — *Pareiasaurus*, żyjącego w permie. W postawie jego obserwuje się już postawę podporową, wprawdzie niezgrabną jeszcze, ale z nieznacznie uniesionym tułowiem nad ziemią. Kotylosaury rozwinęły się w dwóch kierunkach, jeden z nich prowadzi do wyspecjalizowanej i szybko wymierającej grupy pelykosaurów, drugi zaś reprezentują ssakokształtne gady, które przez duże podobieństwo stanowią jakby pomost między gadami a ssakami i stąd są zwane także *Therapsida* (Broom). Rozkwit ich przypada w chłodnym klimacie permskim i dolnotriasowym. Grupa ta obejmuje rozliczne formy, z których jedne, jeszcze dość prymitywne, żyły w środkowym i górnym permie, bardzo szybko wymarły i rzadko sięgały następnego okresu i bardziej już wyspecjalizowane, których okres przypada na formację triasową. W permie żyły zatem anomodonty, gorgonopsydy i terocefale, w triasie zaś cynodonty i bauriamorfy oraz zaczęły pojawiać się iktidosaury. Były to zwierzęta ruchliwe w porównaniu z poprzednimi, co stało w związku z ciągłą zmianą miejsca w poszukiwaniu pokarmu; zmniejszona masa ciała i delikatnie wykształcony szkielet wskazuje na wzmożenie aktywności ruchów. Najbardziej z pośród nich przypominały ssaki pokrojem cynodonty i iktidosaury. Karmiły się one

innymi mniejszymi kręgowcami lub owadami, rozwijając w ten sposób właściwości ssaków na platformie zbliżenia się do rodzaju pokarmu. Zmiana pokarmu nie była bez znaczenia dla dalszego rozwoju ssakożębnych, co właśnie wyraziło się w zmianie stawu żuchwowego. Nowy staw wraz z jednolitą kością żuchwową stworzył nowe warunki dla pobierania pokarmu twardszego, który trzeba było łamać i miażdżyć. Iktidosaury żyły razem z ssakożębnymi bauriamorfami i z nimi posiadają wiele cech wspólnych jak choćby zanik kości zaoczodołowej i przedczołowej oraz brak otworu ciemieniowego, cechy wyraźnie jeszcze występujące u cynodontów. Iktidosaury to już prawie ssaki.

Również i ogniwo iktidosaurów od strony ssaków jest niezupełnie dokładnie znane. Niektóre cechy anatomiczne jak występowanie tych samych elementów w pasie barkowym, szczególnie kości kruczej, przedkruczej i śródbojczykowej u nich i u młodej kolczatki, wskazują na to, że najbliższe im mogą być tylko stekowce. Wprawdzie współcześnie z iktidosaurami żyje w górnym triasie ssak *Tritylodon*, należący do wieloguzkowców (*Multituberculata*), cechujących się obecnością licznych guzków tej samej wielkości ułożonych w kilku szeregach na trzonowcach. (Jednak jego czaszka w dużym stopniu uszkodzona, jako najstarszy o znaczeniu dokumentarnym okaz, nie może dać dostatecznego wyjaśnienia związku również z resztką tylko żuchwy *Karroomys*, ponieważ brak właśnie rozstrzygającego w tym wypadku zachowanego stawu żuchwowego).

Szczupłe wiadomości z zakresu ssaków mezozoicznych nie dostarczają wyczerpującego materiału na wykazanie związków między ich zespołami a ssakami kenozoicznymi lepiej nam znanymi. Dlatego słusznie powiada zgodnie z N a e f e n i P o p l e w s k i (1937), że przodków torbaczy należy wraz z łożyskowcami szukać wśród trójguzkowców (*Trituberculata* s. *Pantherotheria*), a stekowce przedstawiają samodzielny pień wyrosły podobnie jak i tamte wprost na wspólnym pniu ssakożębnych. Nie znamy jeszcze dotąd dokładnie ani czasu, ani miejsca narodzin ssaków. Może nim była pustynia G o b i, prawdopodobnie w okresie triasowym, może jakiś inny punkt ziemi stał się ich kolebką. W każdym razie pierwsze ssaki były niewątpliwie zwierzętami drobnymi, takimi jak cynodont czy iktidosaur — *Karroomys* lub ssak *Tritylodon*. Wszystkie one zapewne odznaczały się zwiększeniem aktywności z czym związany był progresywny rozwój kończyn i ich mięśni. Ponieważ jednak stopień aktywności zależy od temperatury środowiska, stąd konieczne stało się wytworzenie izolującej pokrywy włosa prowadzące w rezultacie do stałości ciepłości, która przyczynia się do znacznej intensyfikacji wszystkich procesów życiowych. Rozszerzył się znacznie zakres materiałów pokar-

inowych dzięki zróżnicowaniu uzębienia. Zwinność ciała i wykształcenie się telereceptorów ostrzegały przed bliskim zetknięciem się z wrogiem. Stąd wykształcenie doskonalsze telereceptora akustycznego wyciska wyraźne piętno na ewolucji ssaków. Z rozwojem zmysłów idzie dalej w parze silny rozwój mózgowia, świadczący o wyższym poziomie inteligencji niż współczesne im gady, co silnie zaważyć mogło na szali w rozgrywce w walce o byt. Niemiejsze wreszcie znaczenie w tej walce odegrał rozwój żyworództwa i zdolności karmienia potomstwa mlekiem. Przeprowadzenie jednak linii demarkacyjnej między formami, które stały bliżej dzisiejszych ssaków a tymi, które stały bliżej gadów, jest możliwe jedynie gdy weźmie się za kryterium stopień wykształcenia żuchwy wraz z jej stawem.

Zakończenie

Chocież wiele faktów przemawia za tym, że ssaki pochodzą od gadów, a zwłaszcza stekowce z dużą pewnością są w prostej linii ich potomkami, to jednak istnieje cały szereg cech podrywających ten związek, jak występowanie gruczołów skórnych lub włosów, dających się przedstawić jako utwory pochodne od linii bocznej płazów. Parzyste kłykiec potyliczne, brak kości międzyobojęczykowej, mniejsza liczba falang to również cechy szkieletu wskazujące na podobieństwo raczej do płazów. Stąd to dawni morfologowie jak Huxley szukali punktu wyjściowego dla ssaków u płazów. Obok tych faktów istnieją takie, które mimo pozornej homologii narządów gadów i ssaków nie dają się wytłumaczyć, jak początek lewego łuku aorty u gadów w prawej komorze, podczas gły u ssaków w lewej. Również ucho środkowe ssaków posiada inaczej wykształcone kosteczki słuchowe (*tristelidium*) niż u gadów (*distelidium*) i trudno sobie wyobrazić jak mogły się one rozwinąć z odrębnych części już wysoko zróżnicowanego ucha gadów. Wreszcie u ssaków staw skokowy występuje między kośćmi przedudzia i stępu, gdy u gadów metatarsalnie. Między obecnie żyjącymi gadami a ssakami istnieje zatem cała przepaść różnic. Może jedynie niektóre żółwie obecnością pojedynczego łuku jarzmowego przypominają ssaki, ale znów brak zębów nie pozwala na łączenie ich z ssakami, dla których zęby dotąd są zasadniczym kryterium ewolucji.

Wiele jednak nowych faktów potwierdzających pochodzenie ssaków od gadów dostarczyła paleontologia i ontogeneza właśnie stawu żuchwowego. Mimo żmudnych i licznych poszukiwań na temat homologii kości żuchwowych i kostek słuchowych fakty dotychczas nagromadzone nie są moim zdaniem jeszcze dostatecznie wyczerpane i zagadnienie to pozostaje w dalszym ciągu otwarte. Słabym miejscem zagadnienia filogenezy stawu żuchwowego i kostek słuchowych jest konieczność sztutowania pewnych stadiów przejściowych hipotetycznymi stosunkami i to zarówno w obozie przyjmującym pochodzenie kostek słuchowych i stawu żuchwowego ssaków od żuchwy pierwotnej gadów, jak też i u ich przeciwników. Stosunki hipotetyczne, a więc oparte na zasadzie dedukcyj-

nego rozumowania nie mogą dać tej siły przekonywania, co metoda indukcyjna, oparta na fakcie. Na materiale embriologicznym ssaków i gadów musi się stwierdzić istnienie tych samych elementów żuchwowych, które występują u dorosłych i prześledzić bardzo szczegółowo ich zróżnicowanie się, co wobec znacznie uproszczonych stosunków istniejących u zarodków jest dość trudne i nie dało dotąd pomyślnego rezultatu. Również materiał paleontologiczny musi wypełnić lukę między bauriamorfami i iktidosaurami z jednej strony a ssakami mezozoicznymi z drugiej na platformie zróżnicowania się stawu żuchwowego. Odnalezienie takich form kopalnych rozwiązałyby to zagadnienie w zupełności. Jakkolwiek jednak zagadnienie filogenezy stawu żuchwowego jest w dalszym ciągu otwarte, niemniej jednak ssakozębne wykazały na płaszczyźnie tego stawu kierunek rozwojowy ku ssakom i wskazały, że rozwiązanie problemu pochodzenia ssaków wiąże się z genezą tego stawu. Staw żuchwowy stawowo-kwadratowy cechuje wszystkie owodniowce z wyjątkiem współczesnych ssaków, posiadających staw zębowo-łuskowy. Stąd to stosunek ten staje się pozycją kluczową rozwiązującą zagadnienie linii demarkacyjnej między gadami i ssakami.

Poznanie spośród ssakokształtnych gadów ciekawej grupy ssakozębnych, żyjących na przelomie między okresem permskim a triasowym rzuciło wiele światła na zrozumienie pochodzenia ssaków. Ssakozębne bowiem przypominały ssaki nie tylko swym pokrojem ale również całym szeregiem szczegółów niejednokrotnie mało zwracających uwagę a mających zasadnicze znaczenie. Rozpatrując tę grupę zwierząt z punktu widzenia osteologiczno-porównawczego można, zestawiając niektóre okolice szkieletu w szeregi ewolucyjne, odczytać historię rozwoju rodowego ssaków. Staje się wtedy bowiem jasne, że wiele cech właściwych tylko ssakom w odróżnieniu od niessaków jest wynikiem ewolucyjnego procesu, iakiemu uległa ta grupa ssakokształtnych gadów.

Ssakozębne odbiegły wyraźnie od gadziego sposobu pobierania pokarmu, połykania ofiary w całości, a wykształciły zdolność rozdrabniania pokarmu, którą wyłącznie posługują się ssaki. Zmiażdżony pokarm ulegał szybszemu strawieniu, w następstwie czego i przemiana materii była szybsza oraz z tymi procesami związane szybsze wytwarzanie energii. To z kolei doprowadziło do stałocieplności, ponieważ następujące po sobie impulsy termiczne bez przerwy łączyły się w jednolitą falę,

utrzymująca ciepłotę ciała na stałym poziomie. Dzięki stałocieplności stał się możliwy rozwój zarodka w łączności z organizmem matczynym.

Przemiana zatem trybu życia gadów na tryb życia ssaków, jakiej dokonały ssakożębne zasada się przede wszystkim na zmianie sposobu pobierania pokarmu. I tak jak porzucenie środowiska wodnego a związa- nie się na stałe ze środowiskiem lądowym stało się przyczyną radiacji czworonogów, tak niewątpliwie zaniechanie sposobu chwytania i poły- kania w całości ofiary a wykształcenie przez ssakożębne przystosowanie do ćwiartowania i miażdżenia pokarmu doprowadziło do nowej radiacji — r a d i a c j i s s a k ó w, przekazując im w ten sposób nową broń w walce o byt.

Przemiana ta siłą faktu wyraziła się w ewolucji aparatu żuchwowego wyjaśnionej dzięki poznaniu ssakożębnych. Konstrukcja nowej żuchwy i nabycie nowego stawu żuchwowego, umożliwiającego użycie bardziej ekonomicznie siły mięśni żujących pokarm, niż to posiadały gady, prze- sunęły dawny staw żuchwowy w zasięg narządu o zupełnie nowej czyn- ności. Proksymalny odcinek żuchwy gadów wraz z jej dawnym stawem uległ aromorfozie w sensie Siewiercowa (1938) w kierunku prze- kształcenia się w kostki słuchowe podobnie jak uzyskanie zdolności od- dychania powietrzem atmosferycznym było aromorfozą wypuklin wo- reczkowatych początkowego odcinka przewodu pokarmowego kręgow- ców. Potwierdza to Romer (1933) pisząc: „Historia kostek słuchowych jest jednym z najlepszych przy- kładów przekształcenia się czynnościowego kości u kręgowców“.

Dlatego kierunek specjalizacyjny wyrażony w ewolucji żuchwy i jej stawu uważam za punkt centralny przemian ewolucyjnych, podczas gdy inne mają charakter drugorzędny jako dodatkowe i zależne od pojawienia się zasadniczego kierunku. Żuchwa, a zwłaszcza staw żuchwowy, wyty- cza wyraźną linię demarkacyjną między ssakami i niessakami. Stąd uważam za słuszne, aby staw żuchwowy sta- wowo - k w a d r a t o w y, co się wyraża symbolem „A + Qu“ stał się cechą diagnostyczną dla nie- ssaków, zaś staw żuchwowy zębowo łuskowy, co się wyraża symbolem „Dn + Sq“ stał się diagno- styczny dla ssaków. Na tej zasadzie można podzielić kręgowce szczękouste (*Gnathostomata*) na dwie grupy: pierwsza Pierwożu- chwe — *Proterognatha*, obejmujące z bezowodniowców ryby i płazy oraz z owodniowców gady i ptaki i druga Wtóróżuchwe — *Deuterognatha*, obejmująca tylko ssaki. Podział ten miałby też i to praktyczne znaczenie, że nie cecha biologiczna (ssanie), ale morfologiczna

stałaby się podstawą systemu, co pozwoli na dokładniejsze określenie przynależności systematycznej szczątków kopalnych i może stać się pomocniczym szczegółem rozpoznawczym obok dotychczas w przypadku ssaków mezozoicznych używanego określenia na podstawie szczegółów budowy zębów.

Ssaki zatem należałoby określić według tego, co wyżej powiedziano, jako stałocieplne owodniowce, które obok innych cech taksonomicznych posiadają czaszkę monozygalną typu synapsydnego o deuterognatycznej żuchwie z wtórnym stawem żuchwowym.

OBJAŚNIENIE SKRÓTÓW NA RYSUNKACH
EXPLANATION OF THE ABBREVIATIONS IN FIGURES

a	— articulare	ok	— oko ciemieniowo
an	— angulare	op	— os pisiforme
blśr	— blaszka środkowa żuchwy zarodka ssaka	p	— parietale
blw	— blaszka wewnętrzna takiej samej żuchwy	pa	— processus accessorius anterior
blz	— blaszka zewnętrzna takiej samej żuchwy	pb	— pubis
bo	— basioccipitale	pc	— praecoracoideum
ca	— capsula auditiva	pcor	— processus coronoideus
cbri	— crus breve incudis	pf	— praefrontale
cl	— clavicula	phh	— pharyngohyale
cli	— crus longum incudis	pi	— processus accessorius inferior
co	— coracoideum	pl	— palatinum
con	— condylus	pm	— praemaxillare
cth	— cleithrum	po	— postorbitale
c ₁ , c ₂	— centrale primum et secundum	pp	— pars praearicularis quadrati
d	— dentale	pq	— palatoquadratum
do	— dorsooccipitale	pqa	— pars articularis quadrati
e	— extracolumella	pt	— pterygoideum
F	— fibula	q	— quadratum
f	— fibulare	qj	— quadratojugale
g	— goniale	R	— radius
gl	— cavum glenoidale	r	— radiale
i	— intermedium	san	— supraangulare
icl	— interclavicula	so	— supraoccipitale
il	— ileum	sp	— spleniale
in	— incus	sq	— squamosum
is	— ischium	st	— stapes
j	— jugale	T	— tibia
l	— lacrimale	t	— tibiale
m	— malleus	tb	— tabulare
Mk	— cartilago Meckeli	ty	— membrana tympani
mn	— manubrium mallei	U	— ulna
ms	— os marsupiale	u	— ulnare
mx	— maxillare		
n	— nasale		
ob	— foramen obturatum		
obt	— foramen obturatorium		

cyfry rzymskie przy palcach oznaczają ich kolejność

cyfry arabskie oznaczają kolejność kostek carpalia i tarsalia

BIBLIOGRAFIA — BIBLIOGRAPHY

1. de Beer — The development of the Vertebrates Skull. Oxford 1937.
2. N. A. Bobrinskij — Kurs zoologii. Tom II. Chordowye Moskwa.
3. Broili F. u. Schroeder J. — Beobachtungen an Wirbeltieren der Karrooformation S. B. Bayer. Akad. Wiss math-natur Abt. Jahrgang 1934 i 1935.
4. Boas J. E. V. — Phylogenie der Wirbeltiere Die Kultur der Gegenwart. Teil III. Abteilung IV, Band 4. Lipsk 1914.
5. Broom R. — The Mammals like Reptils of South Africa and the origin of Mammals. London 1932.
6. Broom R. — On the origin of the cheiropterygium. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. Vol. 43, 1913.
7. Broom R. — Observations on the developement of the Marsupial skull. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales. Vol. 34, Part 2. 1909
8. Broom R. — On the Structure of Reptilian Tarsus. Proc. zool. Sc. London 1922.
9. Broom R. — On the Structure of the Skull in the Carnivorous Dinocephalian Reptiles. Proc. zool. Sc. London Vol. 4, 1923.
10. Broom R. — The structure of the internal ear and the relations of the basicranial nerves in Dicynodon and the homologies of the Mammalian ossicles. Proc. zool. Soc. London Vol. 1. 1912.
11. Broom R. — Origin of Mammals. Philos. Tranaction Royal Soc. London Vol. 206 B. 1915.
12. Broom R. — On the structure of the theriodont mandible and on its mode of articulation with the skull. Proc. zool. Sc. London Vol. 1. 1904.
13. Broom R. — On the origin of the mammalian digital formula. Anat. Anzeiger. Vol. 43, 1913.
14. Broom R. — On the origin of the mammalian corpus and tarsus. Traanct. Soth African Philos. Sc. Vol. 15, 1904.
15. Cope E. D. — Os the homologon of the posterior cranial arches in the Reptilia Tranact. Americ. Philos. Sc. Vol. 17, 1892.
16. Dabelow A. — Über Art u. Ursachen der Entstehung des Kiefergelenkes der Säugetiere. Morphol. Jahrb. Bd. 59. 1928.
17. Dabelow A. — Zur Frage des sekundärer Kiefergelenkes. Verh. anat. Ges. Kiel. Bl. 36, 1927. Anat. Anzeiger 63. Erg. T 1927.
18. Dawitaszwili Ł. S. — Kurs Paleontologii. Moskwa—Leningrad 1941.
19. Dombrowski B. — Über emige Gesetzmässigkeiten im Aufbau des schalleitenden u. Kieferapparates der Tetrapoden. Zeitschr. f. Anat. Entwickl. Bd. 75, 1924.
20. Döderle L. — Betrachtungen über die Entwicklung der Nahrungsaufnahme bei Wirbeltieren. Zoologica. Heft 59.
21. Drüner L. — Über Anatomie u. Entwicklungsgeschichte des Mittelohres beim Menschen und bei Maus. Anat. Anzei. Bd 24, 1904.

22. Ewans L. Th. — The development of the Cochlea in the Gecko, with special reference to the cochlea-lagena ratio and its bearing on vocality and social behaviour. *Anat. Rec.* Bd. 64. 1931.
23. Franz V. — *Geschichte der Organismen*. Fischer Jena 1924.
24. Freudenberg C. R. — Some peculiar auditory ossicles. *Science*. Vol. 65, 1927.
25. Fuchs H. — Über den Unterkiefer und die Unterkiefernerven Arrauschildkröte (*Podocnemis expansa*). Nebst Bemercungen zur Kiefergelenksfrage. *Zeitschr. Anat.* Bd. 94, 1931.
26. Fuchs H. — Über das articulare mandibulae bipartitum einer Echse (*Physignathus Leuseni*). Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie des Unterkiefers u. zur Kiefergelenksfrage. *Morphol. Jahrb.* Bd. 67.
27. Fuchs H. — Über die Bezeichnungen zwischen Theromorpha Cope's bzw. den Therapsiden Broom's und den Säugetieren. *Zeitschrift f. Morphol. u. Antrop.* Bd. XIV. 1911.
28. Fuchs H. — Die Knorpelbildung in Deckknochen nebst Untersuchungen und Betracht über Gehörknöchelchen. Kiefer und Kiefergelenk der Wirbeltiere. *Arch. f. Anat. u. Entwickl.* Supplement 1909.
29. Gaupp E. — Die Reichertsche Theorie. *Arch. f. Anat. u. Entwickl.* Supplement, 1913.
30. Gaupp E. — Die Nithomologie des Unterkiefers in der Wirbeltierreihe. *Verh. anat. Ges.* 19. Vers. (Sprawozd. I kongr. anat. w Genewie) *Anatomischer Anzeiger* Erg. H. 1905.
31. Grodziński Z. — *Pochodzenie ssaków*. Kosmos. Seria B. 1926
32. Hartmann-Weinberg — *Das Neurocranium und seine Evolution* *Bull. Ac. Sci. USSR*, 1933.
33. von Hausen H. O. — Über die relative Lage des Kiefergelenkes zum Schädel der Primaten. *Zeitschr. Morphol. Antrop.* Bd. 29, 1931.
34. Huene F. — Die südafrikanische Karoo-Formation als geologisches und faunistisches Lebensbild. *Fortschr. Geol. Pale.* Heft 12, 1926.
35. Ihle J. W., P. N. von Kampen, H. F. Nierstrasz J. Versluys, G. Chr. Hirsch — *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere*. Berlin 1927.
36. Jaeckel O. — *Das Mundskelett der Wirbeltiere*. *Morphol. Jahrb.* Bd. 55. 1925
37. Jaeckel O. — Über die Klassen der Tetrapoden *Zool. Anzeiger* Bd. 34. 1909 B.
38. Kaszkarow D. N., Stanczewskij W. W. — *Kurs zoologii pozwoonocznych żywotnych*. Moskwa—Leningrad 1940.
39. Kemal Wassif — Processus anterior of Rodents malleus. *Nature*. Vol. 157. 1. 1946.
40. Kingsley J. S. — The oscicula auditus. *Tufts College Studies* Vol. 1. No. 6, 1900.
41. Kuhn O. — *Die Phylogenie der Wirbeltiere auf paleontologischer Grundlage*. Fischer Jena 1938.
42. Lubosch W. — Über den streptognathen Schädel von *Caprimulgus* nebst Bemerkungen über seine Bedeutung für die Reichertsche Theorie. *Morphol. Jahrb.* Bd. 63, 1929.
43. Maller G. — *Das Mundskelett der Wirbeltiere*. *Morphol. Jahrb.* Bd. 56. 1926.
44. Marinelli W. — Grundriss einer funktionellen Analyse des Tetrapodenschädels *Paleobiol.* Bd. 2. 1929.

45. Naef A. — Notizen zur Morphologie u. Stammesgeschichte Biolog. Zentr. Bl. 45, 1925. 3. Das Kiefergelenk d. Säugetiere u. sein Verhältniss zum Hammerambosskelenk.
46. Ogniew S. I. — Zoologia pozwonoczných. Moskwa 1945.
47. Osborn H. F. — The Reptilian Subclasses Diapsida and Synapsida.
48. Palmer R. W. — Notes on the lower jaw and ear ossicles of a foetal *Perameles* Anat. Anzeiger Bd. 43, 1913.
49. Petronijević R. — O dvostrukoј artikulaciji donje vilice kod najprimitivnijih sisara i sisarskih reptila. Glasnik soc. sci. nat. croat. T. 38 -39. 195—6.
50. Petronivics — Comparison between the lower jaws of the Cynodont Reptiles *Gomphognathus* and *Cynognathus*. Proc. Zool. Soc. London 1918, 1919.
51. Poplewski R. — Świat ssaków. !.wów—Warszawa 1937
52. Rigney M. W. — The Morphology of the skull of *Galesaurus planiceps* and related forms. Journ. of Morphol. Vol. 63, 1933.
53. Romer A. S. — Vertebrate Paleontology. Chicago 1936.
54. Szarski H. — Pochodzenie płazów. Kosmos Seria B. 1948. Zeszyt 1.
55. Simpson G. G. — The first Mammals. Quart. Rev. Biol. Vol. 10, 1935.
56. Simpson G. G. — The ear region and the foramina of the Cynodont skull. Amer. J. Sci. Vol. 26, 1933.
57. Suchkin P. P. — On the modifications of the mandibular and hyoid arches and their relations to the brain-case in the early Tetrapoda Paleontol. Zeitschr. Bd. VIII. Heft 4. 1927.
58. Szmalhausen I. I. — Osnovy sravnitelnoj anatomii pozwonoczných żywotnych. Moskwa 1947.
59. Stark D. — Kaumuskulatur u. Kiefergelenk der Ursiden. Morph. Jahrb. Bd. 76. 1935
60. Tsukawaki T. — Über die Entwicklung des Meckelschen Knorpels mit besonderer Berücksichtigung der Bezielung zwischen dem Meckelschen Knorpel und dem Gehörknöchelchen. Jap. J. ind. Sci. Anat. Vol. 8, 1937.
61. Wallisch W. — Das Kiefergelenk: Zeitschrift f. ges. Anat. Abt. I. Zeitschr. f. Anat. u. Entwickl. 1922. Bd. 64.
62. Watson D. W. S. — The bases of classification on the Theriodontia. Proc. zool. Soc. London 1921.
63. Watson D. W. S. — On some Reptilian lower jaws. Annales Mag. nat. Hist. Ser. 8. Vol. 10. 1912. A.
64. Weber — Die Säugetiere. Jena 1927.
65. Williston S. V. — The temporal arches in the Reptilia. Biolog. Bull. Vol. 7. 1904.
66. Worthman F. — Zur Mechanik des Kiefergelenkes. Anat. Anzeig Bd. 1922.
67. Veit O. — Das Problem der Entstehung des squamodentale Kiefergelenken der Säugetiere Z. f. d. Grundfragen d. Med. u Odontologie. Paradenium Bd. 2, 1930.
68. Versluys J. — Über die Phylogenie der Schläfengrubes u. Jochbogen bei den Reptilia. Festschr. f. Max Fürbringer. Sitzungber. d. Heidelberger Akad. d. Wiss. Mathem. natur. Klasse Abt. B. 1919.
69. Voit M. — Über einige Befunde in der Gegend des Gelenkteiles des primordialen Unterkiefers der Wirbeltiere. Cerh. anat. Ges. 32 Versam. Heidelberg 1923. Anat. Amzeig. 57. Erg. H.

Pozycje 20, 32, 34, 40, 44, 47, 49, 57, 60, 65 : 67 były niedostępne w oryginalu i są mi znane jedynie z referatów.

S U M M A R Y

The Mammals have taken their name from the sucking-phenomenon being universal in this group of till now living Vertebrates. This function cannot be transported automatic on the fossil forms. The arising of morphological features, functionally confluensives in direction of ability to the drinking relatively to the its special fom — sucking; they are not limited only to the classis of Mammalia. It is known the theromorph group of Reptils — *Theriodontia* which after Franz has morphological features of the sceleton indicating to the similarity as well to Mammals as Reptils. In present work the author assumes that till now lasting classifications criteria are not sufficient for fossil forms and these features can be founded only in sceleton morphology.

On the ground of the well known facts from bibliography, the author describes the genus *Cynognathus* and characterizes the Reptils and Mammals features in *Theriodontia*. In continuation, grounding on the geochronology of *Theromorpha* analyses the author the directions of specilization as the leading threads of the way of the evolution to Mammals.

In the midst of these specializations the author considers for the most important the evolutionary row of the mandible and the mandibular articulation. Sequently on the ground of the known from bibliography compaartive-anatomic facts the author inspects the till now maintaining Reichert—Gaupp's, Fuchs's and Broom's theories about the phylogeny of mandibular articulation and indicates the lacks as well of the methods as facts of mentioned theories. The phylogeny of mandibular articulation is still the open problem in consideration of the non sufficient evident material as well embryonic as paleontologic. In consequence the authors of those theories cannot dissolve themselves from suggestion of introducing hipothetical temporary forms. In spite of it, the author affirms in present work that Mammals developed indisputably the second mandibular articulation and — inpedently of the later explanation of its evolution — in the Mammals appears only as functional the second mandibular articulation.

With use of paleobiological analysis after Abel the author supports the thesis of Polish erudite Poplewski that appearing of second mandibular articulation is a result of functional changes in succesive passage from animal food to the vegetal what manifests the dentition and biomechanics of this articulation.

The way of evolution of the Vertebrates beginning from Silur shows in these groups of forms which played in Mammals phylogeny a part of sign-posts. This way runs in the shade of phylogenetic tree coming to the initiating of the starting point of theriodont forms which leads to the mesozoic Mammals.

In conclusion the author lays stress that the facts known from bibliography show on explicit outlining demarcation line between Mammals and rest of Vertebrates. This line as enough sharp boundary is marked through the primordial mandibular articulation functioning between bones *articulare quadratum* and hence denoted with the symbol „A + Qu“ and through the second articulation between *dentale squamosum* indicated through symbol „Dn + Sq“. Grounding on this basis the author proposes the dividing of Vertebrates group *Gnathostomata* into two groups: *Proterognatha* having primordial mandibular articulation and *Deuterognatha* having the second articulation. According with this distinction the Mammals were stenothermic *Anniota* distinguishing with deuterognathic mandibular articulation.

Introduction of this distinction which is a consequence of critical review of the problem of phylogeny of Mammals, creates in author's opinion one more criterion the most helpfull in definition of systematic of fossil forms beside till now used criterion which was only dentition.