

https://dspace.org/

REVISION DU GENREPROTOCYNODON BROOM 1949 ET DISCUSSION DE SA POSITION TAXONOMIQUE

Mendrez, Christiane Helene

1972
BERNARD PRICE INSTITUTE FOR PALAEONTOLOGICAL RESEARCH
http://hdl.handle.net/10539/16034

Downloaded from a DSpace repository. https://dspace.org/

Palaeont. afr., **14.** 19–50. 1972

REVISION DU GENRE *PROTOCYNODON* BROOM 1949 ET DISCUSSION DE SA POSITION TAXONOMIQUE

par

Christiane Hélène Mendrez

(Institut de Paléontologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 8 rue de Buffon, Paris 5e, FRANCE)

SOMMAIRE

Résumé–Summary–Zusammenfassung 19
Introduction 20
Description 20
I Crâne 21
A. Crâne dermique 21
(1) Museau et toit cranien 21
(2) Joue 22
(3) Plafond buccal 23
B. Endocrâne 23
II Mandibule 24
A. Os de membrane 24
B. Os de cartilage 24
III Dentition 25
A. Morphologie dentaire 25
B. Remplacement dentaire 25
Position taxonomique 26
I Problème de terminologie: Bauriamorpha et Scaloposauria 26
II *Protocynodon*. Scaloposaure ou Cynodonte 28
III Situation de *Protocynodon* parmi les Cynodontes 35
IV Situation de *Protocynodon* parmi les Procynosuchidae 37
Conclusion 40
Bibliographie 41

RESUME

La révision de *Protocynodon pricei* Broom 1949 conduit à placer ce genre parmi les Cynodontia Procynosuchidae. Cette étude complète celle de Broom, (1949); elle a permis, en outre, d'observer le mode de remplacement dentaire et, à la suite d'un dégagement plus poussé, la face interne de la base de l'endocrâne. Le terme de Scaloposauria a été choisi, de préférence à Bauriamorpha, pour regrouper Ictidosuchidae, Scaloposauridae, Bauriidae, Ericiolacertidae, Lycideopsidae, Nanictidopsidae et Silpholestidae. D'autre part, après comparaison entre Scaloposauria et Cynodontia puis entre Procynosuchidae et Silphedestidae, il est suggéré que cette dernière famille soit révisée et placée parmi les Cynodontia, comme l'indiquaient Haughton et Brink, en 1954–et Brink, (1960 a)–,plutôt que parmi les Scaloposauria (Bauriamorpha), comme le suggéraient Watson et Romer en 1956.

SUMMARY

On revision of *Protocynodon pricei* Broom 1949, it is concluded that this genus is to be placed amongst the Cynodontia Procynosuchidae. This study completes that undertaken by Broom (1949); it has also enabled us to observe the tooth replacement and, after further preparation, the internal face of the endocranium basis. In preference to the term Bauriamorpha, Scaloposauria has been chosen to include: Ictidosuchidae, Scaloposauridae, Bauriidae, Ericiolacertidae, Lycideopsidae, Nanictidopsidae and Silpholestidae. In addition, after comparison between Scaloposauria and Cynodontia on one hand, and between Procynosuchidae and Silphedestidae on the other hand, the author suggests that the latter family should be reviewed and placed amongst the Cynodontia, as indicated by Haughton and Brink in 1954, and Brink (1960a), rather than amongst the Bauriamorpha, as suggested by Watson and Romer in 1956.

ZUSAMENFASSUNG

Die Neubearbeitung von *Protocynodon pricei* Broom 1949 bringt es mit sich, diese Gattung den Cynodontia Procynosuchidae zuzuschreiben. Dieselbe, die als eine Ergänzung derjenigen Broom (1949) gilt, liess auch die Zahnersetzungsweise und, infolge einer ausführlicheren Freilegung, die innere Seite der Endokraniumbasis zu beobachten. Die Benennung Scaloposauria, nicht Bauriamorpha, wurde vorgezogen, um Ictidosuchidae, Scaloposauridae, Bauriidae, Ericiolacertidae,

(Editor's Note. The numbered footnotes are listed on pp. 42–43, in order. The figures and plate follow at the end of the paper.)

Lycideopsidae, Nanictidopsidae und Silpholestidae zusammenzustellen. Nach einer Vergleichung der Scaloposauria mit den Cynodontia, ferner der Procynosuchidae mit den Silphedestidae, ist die Verfasserin geneigt zu einer Neubearbeitung dieser letzten Familie. Doch gewissen Merkmalen nach kann dieselbe von jetz ab unter den Cynodontia, wie von Haughton und Brink (1954)–und Brink (1960a)–angegeben wurde, nicht unter den Scaloposauria (Bauriamorpha) (siehe Watson und Romer, 1956), gestellt werden.

INTRODUCTION

Protocynodon pricei Broom 1949, petit spécimen de la zone à *Cistecephalus* a déjà été brièvement décrit par Broom en 1949 qui le considérait (p. 194) comme un Cynodonte primitif. De même, Brink et Haughton, en 1954 (p. 157), font de *Protocynodon* un Cynodonte primitif de la famille des Silphedestidae, avec doute cependant pour ce qui est de l'attribution à cette famille.

Par contre, ce genre a ensuite été classé par Watson et Romer en 1956 (p. 76), dans les Bauriamorpha "*Incertae sedis*". Cette idée fut reprise par Lehman, en 1961 (*in* Traité de Paléontologie de Piveteau, p. 246–270).

Type: Le genre *Protocynodon* n'est représenté que par un crâne très écrasé dorsoventralement et dont la partie ventrale a, de plus, été déplacée vers la gauche par rapport à la partie dorsale. Ce crâne est ainsi plus ou moins réduit à deux faces: l'une dorsolatérale gauche, l'autre ventrolatérale droite. Lorsque nous en avons commencé la révision, le spécimen était encore recouvert d'une couche importante de gangue dans les régions palatale, orbitaires et temporales. Le dégagement de ces dernières montra que les arcades zygomatiques et orbitaires, ainsi que les parois latérales de l'endocrâne, avaient été en grande partie érodées. La région postérieure de l'hémimandibule gauche manque également. Quant à l'hémimandibule droite, à peu près complète, elle est écrasée sur le palais dont elle masque la partie antérieure. La région occipitale aussi est fortement altérée, surtout du côté gauche.

Ce spécimen a été recueilli par S. C. Kitching en octobre 1947, à Ferndale, Graaff-Reinet, province du Cap, Afrique du Sud, dans un niveau de la partie inférieure de la zone à *Cistecephalus*[1].

Le type de *Protocynodon pricei* est conservé au Bernard Price Institute for Palaeontological Research (Johannesburg, Afrique du Sud), sous les numéros: F. 650/M. 16, correspondant respectivement au catalogue de fouille et au catalogue de musée.

Diagnose générique: Cynodonte procynosuchidé de petite taille, à crâne peu large, à museau long et région temporale courte, à orbites moyennes et fosses temporales courtes, à grands frontaux élargis antérieurement, à processus postérieurs des préfrontaux et antérieurs des postorbitaires moyennement larges, à orifice pinéal situé approximativement à mi-longueur du pariétal, à crêtes ptérygoïdiennes orientées parasagittalement, à dentaire moyennement long dont la branche montante, de faible hauteur, est cependant bien individualisée. La lame réfléchie de l'angulaire est à peine détachée du reste de la mandibule; sa surface est encore importante et sinueuse. Le splénial, peu élevé, ne participe pas au bord inférieur de la mandibule.

La formule dentaire supérieure la plus probable est: 5I 2pC 1C 9PC.

DESCRIPTION

Le crâne devait avoir un aspect plus ou moins triangulaire, à narines (*nar.*) allongées antéro-postérieurement (l'allongement a dû, en réalité, être moindre que la déformation du crâne ne le laisse supposer), à orbites moyennement grandes et à fosses temporales assez courtes.

Dimensions: (en mm.)

Longueur maximale du crâne	env. 57,5
Largeur maximale du crâne	env. 33,5
Distance entre le bord antérieur du prémaxillaire et le carré	env. 52
Distance entre le bord antérieur du prémaxillaire et le niveau du bord antérieur de l'orbite	env. 28
Distance entre le bord antérieur du prémaxillaire et le niveau du bord antérieur de la fosse temporale	env. 38,5
Largeur interorbitaire minimale	13,5
Largeur intertemporale minimale	env. 7,5
Longueur des nasaux sur la ligne médiane	23
Largeur postérieure maximale des nasaux	env. 18
Longueur des frontaux sur la ligne médiane	14,5
Largeur de la suture fronto-nasale	env. 11,5
Largeur maximale des frontaux	env. 12,5
Largeur des frontaux d'un point de suture fronto-préfronto-postorbitaire à son symétrique	env. 10,5
Longueur des pariétaux sur la ligne médiane	env. 10,5
Longueur antéorbitaire des préfrontaux	env. 5,5
Longueur des lacrymaux sur la face	env. 8,5
Longueur totale de la dentition maxillaire (en admettant l'existence de deux précanines)	env. 25
Diamètre mésiodistal de la canine principale supérieure	2
Diamètre mésiodistal de la plus grande postcanine supérieure	1,7
Longueur maximale de la mandibule	env. 51,5
Longueur du dentaire	env. 43,5
Hauteur de la branche montante du dentaire	env. 12

Figuration:

Les figures correspondent à des reconstitutions du spécimen. Pour faciliter les comparaisons entre faces latérales de différents genres, c'est la face gauche qui a été représentée, dessinée en partie, par

symétrie, d'après la face droite, mieux conservée. La face externe de la mandibule a été reproduite d'après l'hémimandibule droite tandis que la face interne l'a été suivant l'hémimandibule gauche.

I–CRANE

A. CRANE DERMIQUE

1. Museau et toit cranien

Le museau est moyennement long; la surface en paraît lisse.

Museau

Les prémaxillaires (Pmx)

Le prémaxillaire gauche est érodé tandis que le droit est conservé, sauf à l'extrême pointe du museau. L'extrémité postérieure de la lame médiale est conservée entre les nasaux et est bien développée. L'extension postérolatérale du prémaxillaire est masquée par le maxillaire.

Le nombre des incisives est incertain du fait qu'on ne peut suivre la suture prémaxillaire-maxillaire entre les alvéoles: on observe, à droite, et d'avant en arrière, une dent brisée, quatre dents complètes et, juste avant la canine, une autre dent brisée presque au ras de l'alvéole, située à l'emplacement du "diastème" décrit par Broom (1949, p. 192). Il est possible qu'une incisive manque à l'avant. Il y aurait donc soit 6, soit plutôt 7 dents en avant de la canine (le premier nombre est celui accepté par Broom, (*ibid.*), qui interprète les 6 dents comme étant des incisives et admet l'absence de précanines)[2]. Ces 7 dents correspondent probablement à 6 incisives (= nombre indiqué par Broom) et 1 précanine (= diastème *cf.* Broom), ou à 5 incisives et 2 précanines.

Les septomaxillaires (Smx)

Tandis que le septomaxillaire gauche est très mal conservé, à droite, cet os est en assez bon état. Le septomaxillaire est moyennement long et étroit. Le septum horizontal subsiste partiellement à droite. Le foramen septomaxillaire (*f. smx*), de faibles dimensions, est situé au niveau du bord postérieur de la narine.

Les maxillaires (Mx)

A gauche, la région postérieure du maxillaire est détruite. Au contraire, à droite, le maxillaire est entier. Le maxillaire est bien développé dans sa partie antérieure et recouvre largement le prémaxillaire, bordant latéralement les trois alvéoles qui précèdent la canine. Vers l'arrière, sa hauteur augmente progressivement jusqu'à réduire la surface apparente du nasal à une bande étroite, au niveau de la troisième postcanine, soit approximativement à mi-distance entre le bord postérieur de la narine et le bord antérieur de l'orbite. Ensuite, il y a diminution de la hauteur du maxillaire, progressive au début puis brutale, laissant alors le nasal former une aile atteignant le lacrymal.

Enfin, le maxillaire se prolonge vers l'arrière en s'amincissant. Sa limite postérieure se situe à peu près au niveau du premier tiers de l'orbite. A la base du maxillaire, on observe des orifices, plus ou moins alignés parallèlement au bord inférieur de cet os, pour la sortie des rameaux du V. Au dessus de la canine, un orifice plus important est doublé d'un orifice accessoire un peu inférieur.

Le maxillaire porte onze ou douze dents suivant l'interprétation que l'on donne des deux dents qui précèdent la canine.

Les nasaux (Na)

Les nasaux sont longs, caractère que Broom notait, en 1949, comme typiquement cynodonte. Moyennement larges à l'avant, les nasaux se rétrécissent fortement au tiers de leur longueur pour s'élargir au niveau du deuxième tiers en formant une aile en contact avec le lacrymal[3]—ce contact est une caractéristique apparemment constante des Cynodontes, tandis que toutes les lignées de Thérocéphales *s.l.* (Pristerosauria et Scaloposauria) ont ces deux os plus ou moins largement séparés par le préfrontal et le maxillaire—leur maximum de largeur se situant au niveau du point de rencontre naso-lacrymo-maxillaire. Puis les nasaux se rétrécissent fortement le long de la ligne naso-préfrontale, pour ne présenter au contact des frontaux qu'une largeur à peu près égale à celle qu'ils avaient au premiers tiers de leur longueur. Chaque nasal se termine alors en pointe vers l'arrière. L'ensemble de la suture naso-fronto-préfrontale forme un W dont les nasaux constituent les deux pointes basales.

Les lacrymaux (La)

Le lacrymal gauche est en partie érodé, mais le droit est bien conservé. Broom (1949, p. 192) le considérait comme relativement petit. Il s'étend, vers l'avant, plus loin que le préfrontal, et son contact avec le nasal sépare largement maxillaire et préfrontal (voir note [3]). A droite, l'orifice lacrymal est visible et s'ouvre sur le bord antéro-interne de l'orbite. Une cassure le prolonge en avant.

Toit cranien

Les préfrontaux (Pfr)

Le préfrontal gauche n'est conservé que partiellement tandis que le droit l'est en entier. Si le préfrontal est peu développé vers l'avant, il s'étend largement vers l'arrière entre frontal et postorbitaire pour former avec ce dernier le bord supérieur de l'orbite. Son extrémité postérieure atteint presque le niveau de départ de l'arcade postorbitaire.

Les frontaux (Fr)

Les frontaux forment un ensemble plus long que large; chaque frontal est, comme l'avait remarqué Broom, en 1949 (p. 192), ". . . presque trois fois plus long que large et est séparé de l'orbite par le préfrontal et le postorbitaire jointifs". Leur largeur maximale se situe à l'avant,

peu après la limite naso-frontale. Ils se rétrécissent ensuite doucement, pour s'élargir en formant une pointe latérale entre préfrontal et postorbitaire et diminuer à nouveau jusqu'à leur suture avec les pariétaux. Cette suture est brève comme chez les Thérocéphales *s.l.* et les Cynodontes dans leur ensemble. Les frontaux participent à un peu plus du tiers de la longueur de la région intertemporale.

Les postorbitaires (Ptorb)

Les postorbitaires ne semblent pas avancer à plus du tiers postérieur de l'orbite, tandis que, vers l'arrière, ils s'étalent presque jusqu'à la moitié de la longueur du pariétal, considérée sur la ligne médiane, soit, approximativement, jusqu'au niveau du bord antérieur du foramen pinéal (*f. pi*).

Des deux côtés, les postorbitaires sont brisés, mais, à droite, une empreinte dans la gangue semble montrer que le postorbitaire allait rejoindre le jugal pour former une barre postorbitaire complète.

L'absence de postfrontal, caractère commun aux Scaloposauria et aux Cynodontia, ne peut donc pas ici servir d'argument pour prouver l'appartenance de *Protocynodon* à l'un ou l'autre groupe.

Les pariétaux (Pa)

Les pariétaux sont assez courts, leur longueur correspond environ au cinquième de la longueur de la face supérieure du crâne, prise sur la ligne médiane. Quant à leur largeur, elle semble exagérée du fait de l'écrasement et de l'absence de la région supérieure.

La région supérieure est fortement érodée, n'offrant à l'étude qu'une section dissymétrique où la suture sagittale est visible en arrière du canal pinéal, lui-même situé à peu près à mi-longueur du pariétal. Les grands diamètres de ce canal permettent de supposer que l'orifice pinéal devait être assez important.

Les pariétaux forment la plus grande partie du bord interne et le bord postéro-interne de la fosse temporale, séparant largement postorbitaire (*Ptorb*) et squamosal (*Sq*). Sur le côté droit du pariétal, une gouttière indique, probablement, le trajet de la *vena capitis lateralis (v.c. l)*. Une partie de l'insertion de l'épiptérygoïde (*Ept*) est également visible.

Il est impossible de savoir si le pariétal participait à la face occipitale.

Face occipitale

La face occipitale

La face occipitale est très altérée dans sa région supérieure et latérale gauche. L'angle formé par la face supérieure du crâne et la face occipitale, de même que le degré de concavité de cette dernière ne peuvent être appréciés. A droite, il est cependant possible de distinguer quelques structures:

L'interpariétal (Ipa)

La section de l'interpariétal en vue dorsale et un fragment de ce même os, conservé à droite, montrent qu'il devait être assez large. Sa limite avec le supraoccipital (*Soc*) est, par contre, peu nette et, comme son bord supérieur manque, sa hauteur ne peut être appréciée.

Les tabulaires (Tab)

Le tabulaire droit est bien développé et s'étale largement sur la face occipitale, entourant presque complètement une fosse posttemporale de taille réduite.

2. Joue

Les jugaux (Ju)

Le jugal gauche est brisé. A droite, le jugal s'avance en pointe entre le maxillaire et le lacrymal, jusqu'à la moitié de la longueur extraorbitaire de ce dernier. Il forme le bord externe, peu épais, de l'orbite et envoie verticalement vers le haut un processus; ici, ce processus n'est pas entièrement conservé, mais en raison de la grande largeur de sa base, il devait, sur le spécimen complet, participer de façon importante à la barre postorbitaire.

En arrière, le jugal est également incomplet, mais une empreinte sur la face mésiale de l'apophyse zygomatique du squamosal semble montrer que le jugal doublait entièrement cette barre et atteignait le carré (*Q*). Il semble avoir été plus épais que Broom ne l'a décrit et représenté en 1949 (p. 194 et p. 192, fig. 5).

Les squamosaux (Sq)

Les extrémités antérieures des apophyses zygomatiques des squamosaux sont détruites des deux côtés et on ne peut juger de leur extension.

Le squamosal droit, le mieux conservé, forme sur la face occipitale une aile offrant un large contact avec le tabulaire. En raison d'une cassure, l'encoche pour le carré est accentuée dans sa région supérieure.

Le squamosal forme, en outre, la face postérieure de la fosse temporale.

En 1955a, chez *Ictidosuchops intermedius* (Broom 1938), Crompton décrivit les trois processus du squamosal situés dans la région postérieure de la fosse temporale, comme suit:

Processus 1 ou "processus dorsal" (p. 156).

Processus 2, "invisible en vue dorsale, passe directement vers l'intérieur sous le processus 1, et se présente comme une lamelle osseuse verticale, dont l'extrémité médiale est en contact non sutural avec le prootique" (*ibid.*).

Processus 3, "gît contre la face antérieure du mur antérieur du processus paroccipital" (p. 157).

Ainsi, le processus 1 (processus dorsal) est en contact avec le pariétal, et le processus 2 avec le prootique et le supraoccipital, tandis que le processus 3 est orienté vers le processus carré du ptérygoïde et l'épiptérygoïde.

Dans le cas présent, les processus 1 (*pr. 1*) et 2,

rapprochés par l'écrasement, couvrent en partie le pariétal dans l'angle postéro-interne de cette fosse. Le processus 3 forme la base visible de l'ouverture antérieure de la fosse posttemporale.

Les quadratojugaux (Qj)

Ils sont presque totalement détruits des deux côtés; seul, un petit fragment en forme de baguette s'évasant vers le bas, subsiste à droite dans l'encoche du squamosal.

L'orbite

La forme générale de l'orbite est, en raison de l'écrasement, difficilement appréciable. Elle paraît moyennement grande, plus grande qu'elle n'a été reconstituée par Broom (1949, fig. 5 et 6).

Le bord supérieur de l'orbite est mieux conservé à gauche; il est entièrement formé par le préfrontal et le postorbitaire, ce qui, comme nous l'avons remarqué plus haut, est un caractère de Cynodonte.

La région antérieure de l'orbite est, elle, en meilleur état à droite; elle est essentiellement bordée par le lacrymal, tandis que le bord inférieur l'est par le jugal.

De l'arcade postorbitaire ne subsiste (comme nous l'avons indiqué plus haut p. 22), à droite, qu'un fragment de jugal et une empreinte sur la gangue, l'apophyse postorbitaire du postfrontal étant sectionnée à sa base.

La fosse temporal

La fosse temporale, assez courte par rapport à la longueur totale du crâne, a son bord supérieur formé par le pariétal, recouvert antérieurement par l'aile postérieure du postorbitaire.

A l'avant, une barre orbitaire, probablement complète et formée de l'association postorbitaire-jugal, devait séparer cette fosse de l'orbite. Le jugal faisait également partie du bord inférieur de la fosse temporale, en étant doublé vers l'arrière et l'extérieur par le squamosal. Celui-ci formait à son tour la majeure partie du bord postérieur, laissant à découvert le pariétal dans la région de l'angle postéro-interne.

3. **Plafond buccal**

Toute la région antérieure du plafond buccal est impossible à étudier du fait de l'écrasement de la mandibule sur cette région.

Le vomer (Vo)

De ce fait, il n'y a que la partie postérieure du vomer qui est visible; elle semble assez large.

Les ptérygoïdes (Pt)

Les ptérygoïdes sont incomplètement visibles, masqués à la fois par des fragments de l'hémimandibule droite et par l'hémimandibule gauche. Ils sont séparés par une fosse interptérygoïdienne importante. Sur la ligne médiane, le ptérygoïde envoie vers l'arrière un processus assez puissant dont on peut, en vue supérieure, observer le contact avec le basisphénoïde. Il émet également, vers l'arrière et obliquement, un fort processus carré dont la région postérieure est brisée.

Une crête ptérygoïdienne (*cr. pt*)—ou tubérosité ptérygoïdienne, ou tubérosité dentigère selon les auteurs—oblique, est bien marquée sur le côté gauche. Il semble impossible de voir si elle est entièrement formée par le ptérygoïde ou *pro parte* par celui-ci et le palatin. Elle ne paraît pas porter de dents.

Les palatins (Pal)

Un fragment osseux (*Pal (?)*) est peut-être le témoin de la participation du palatin à un palais secondaire.

La limite entre palatins et ptérygoïdes n'est pas visible en vue ventrale, mais on peut la discerner en vue dorsale, où l'extrémité postérieure des palatins forme une plaque arrondie présentant un large contact avec les ptérygoïdes. Ces rapports osseux sont les mêmes que chez un Procynosuchidé, en bon état de conservation, du Bernard Price Institute (B.P.I. n° : F. 1545, spécimen non encore décrit). De ce fait, il n'y a pas de fosse sousorbitaire.

Les transverses (Tr)

Les limites des transverses, ou ectoptérygoïdes, ne sont visibles ni en vue inférieure ni en vue supérieure.

B. ENDOCRANE

Le basisphénoïde (*Bsph*), comme le reste de la région postérieure de l'endocrâne, est masqué, sur la face ventrale, par les os postérieurs de la mandibule ainsi que par des fragments écrasés de vertèbres. Par contre, en raison même de l'aplatissement du crâne et de la disparition, au cours de la fossilisation, de la paroi latérale gauche de l'endocrâne, il a été possible d'observer la face supérieure de la base endocranienne. Ainsi sont visibles une partie du basioccipital (*Boc*) et le basisphénoïde. Ce dernier envoit latéralement, vers le ptérygoïde, une apophyse étroite, le processus basiptérygoïde (*pr. bpt*) qui, contrairement à ce qui se passe chez les Cynodontes décrits par Parrington, en 1933 et 1935, Rigney, en 1938, et Olson, en 1944, se prolonge assez loin vers l'avant. Au niveau du contact ptérygoïdo-basisphénoïdien, s'ouvre un orifice par lequel passait peut-être la branche palatine du VII.

Le corps du basisphénoïde, évasé à l'avant, se rétrécit ensuite au niveau de l'emplacement des foramens carotidiens internes, pour s'élargir à nouveau vers l'arrière. Ces orifices internes des canaux des carotides internes sont rapprochés de part et d'autre d'une très légère crête médiane qui se prolonge vers l'avant. Olson (1944, p. 97) considère que la selle turcique des Cynodontes est indivise, mais que chez leurs ancêtres, elle devait être partiellement séparée en deux par un septum.

La crête observée chez *Protocynodon* semble

pouvoir être interprétée comme un reste de ce septum.

La selle turcique est peu profonde; sa profondeur est probablement diminuée du fait de l'écrasement du crâne; cependant Olson (1944, p. 68) note que cette fosse est également peu profonde chez les Cynodontes qu'il a étudiés.

En arrière, le basisphénoïde se trouve largement en contact avec le basioccipital. Un mur vertical forme la limite postérieure du basisphénoïde, il n'entre en contact avec le basioccipital que dans sa région ventrale.

Du prootique (*Proot* ?) droit, ne semble subsister qu'un fragment écrasé contre le carré (*Q*) et recouvrant la partie externe du processus 3 du squamosal, Il est possible qu'un os érodé (*Op*?) soit l'opisthotique: celui-ci apparaîtrait alors comme assez massif.

Le carré est abrasé et son allure exacte indéfinissable. Il semble avoir été assez petit, comme le notait Broom (1949, p. 194).

Le reste de la boîte cranienne est complètement écrasé, en partie érodé et masqué par d'autres éléments osseux.

II–MANDIBULE

Malgré le mauvais état du spécimen, la presque totalité de la mandibule a pu être étudiée, la face externe de l'hémimandibule droite et la face interne de l'hémimandibule gauche étant plus ou moins bien conservées.

A. OS DE MEMBRANE

Le dentaire (*De*), moyennement long, ne s'étend que jusqu'à la région antérieure de la fosse temporale. Il ne semble pas suffisamment haut pour avoir dépassé l'arcade zygomatique. La région symphysaire est limitée par un très léger angle mentonnier.

Le bord inférieur s'incurve de façon plus marquée vers l'arrière et un angle très ouvert indique la limite entre la branche horizontale et l'apophyse coronoïde.

La face externe du dentaire gauche semble vierge de toute impression musculaire, tandis que celle du dentaire droit présenterait une esquisse de fossette d'insertion, peut-être homologue de la "fosse massétérienne" (*f. mas*) décrite chez *Diarthrognathus* Crompton 1958, *Leavachia* Broom 1948 et de nombreux autres genres. Cependant, Devillers (1961, p. 394) pense qu'il est douteux que ce soit le masséter qui s'insère dans cette fosse chez *Leavachia* Broom 1948.

La face interne de l'hémimandibule droite est masquée dans sa région antérieure par le dentaire gauche. Une empreinte du splénial (*Spl*) sur le dentaire semble indiquer qu'il participait faiblement à la base de la symphyse. A partir du premier tiers environ de la longueur du dentaire, le splénial occupe la moitié de la hauteur de la branche horizontale tandis que le dentaire forme entièrement les bords supérieur et inférieur de cette branche et en constitue également le quart supérieur et le quart inférieur; ceci probablement au moins pour ce qui est de la partie antérieure de la branche horizontale de la mandibule. Il est possible que dans la partie postérieure, le quart supérieur de cette branche soit occupé par un antécoronoïde (*Acor* ?), si tant est qu'une séparation oblique visible à mi-longueur de cette branche corresponde à un contact dentaire-antécoronoïde et non à une simple fissure de la face interne du dentaire. Chez un Cynodonte procynosuchidé, *Leavachia duvenhagei* Broom 1948 (B.P.I. n°: F.3748/M.357), la présence d'un antécoronoïde a été signalée par Brink (1963 a, p. 71–72, fig. 10). Chez *Leavachia duvenhagei* Broom 1948, l'antécoronoïde occupe la même position et a le même aspect que ce qui est, chez *Protocynodon*, interprété comme un antécoronoïde possible.

L'angulaire (*Ang*), en vue externe, occupe environ un tiers de la longueur totale de la mandibule. L'étalement de la lame réfléchie apparaît moins fort que sur la représentation de Broom (1949, p. 192, fig. 5) et son aspect semble donc moins éloigné de celui de la lame réfléchie de *Leavachia* Broom 1948 comme celle-ci peut être observée, en particulier sur le spécimen n°: F.226–B/M.8–B du Bernard Price Institute for Palaeontological Research. La lame réfléchie de l'angulaire est détachée du reste de l'angulaire et située au niveau de l'angle "goniaque"[4] du dentaire. Cette situation est caractéristique des Cynodontes et très différente de celle observée chez les Thérocéphales. C'est sa sinuosité plutôt que sa taille qui rappelle un peu l'aspect de la lame réfléchie des Thérocéphales. Il faut noter ici que la lame réfléchie de l'angulaire est assez mal connue chez les Cynodontes primitifs, car elle est fréquemment cassée, ce qui limite les possibilités de comparaisons.

Sur la face interne de la mandibule, deux fragments osseux, situés au-dessus du splénial et en avant du préarticulaire, peuvent être interprétés comme appartenant au coronoïde (*Cor*); celui-ci serait alors un petit os ovalaire, à plus petit diamètre antéro-postérieur. Le coronoïde ainsi que le préarticulaire ont été notablement déjetés vers le haut, au cours de la fossilisation.

Le préarticulaire (*Part*) est une baguette haute et mince s'élargissant vers l'arrière pour enrober l'articulaire, dont la forme précise ne peut être connue en raison de l'abrasion de la région postérieure de la mandibule. Le préarticulaire se prolonge ensuite assez loin vers l'arrière.

Le sus angulaire (**Sang**), dont le bord antérieur est situé un peu au-dessus de l'angle formé par les bords supérieur et postérieur de l'apophyse coronoïde, n'est visible que du côté droit et en vue externe. Il est faiblement recourbé et relativement court.

B. OS DE CARTILAGE

L'articulaire (*Art*) est à la fois écrasé et abrasé. Il est ainsi possible de voir l'articulation

carré-articulaire, mais la forme exacte de l'articulaire n'est pas déterminable.

III–DENTITION

A. MORPHOLOGIE DENTAIRE

La mandibule étant en place, la denture supérieure est la seule observable dans son ensemble; elle est assez bien conservée du côté droit mais pratiquement détruite du côté gauche.

Si nous admettons qu'une incisive médiane manque, nous obtenons la formule dentaire probable: cinq (ou six) dents prémaxillaires et douze (ou onze) dents maxillaires, soit 5 incisives, 2 précanines $(pC)^5$, 1 canine et 9 postcanines (PC) ou 6 incisives, 1 précanine, 1 canine et 9 postcanines. Considérant que la première hypothèse est la plus vraisemblable, c'est la terminologie correspondant à celle-ci que nous utiliserons.

Les incisives sont entièrement conservées et, de même que la première (?) précanine, elles sont en forme de crochet à pointe dirigée postérieurement. La base de ces dents, surtout celle de la 1ère (?) précanine, est renflée postérieurement, simulant une sorte de talon.

Il semblerait que la première (?) précanine présente sur sa face vestibulaire des cannelures longitudinales, peu visibles en raison de l'altération de l'émail.

La deuxième (?) précanine est brisée presque au ras de l'alvéole, ce qui permet d'apercevoir deux dents inférieures: la dernière incisive et la canine, celle-ci se trouvant légèrement en avant de la canine supérieure.

La canine est en forme de lame de couteau à double tranchant, le tranchant distal étant plus marqué que le mésial. Elle présente également un renflement basal et postérieur, et sa pointe se recourbe vers l'arrière. Au niveau du renflement basal on observe quelques serrations. La surface vestibulaire est marquée de stries longitudinales délimitant cinq côtes. Ces derniers caractères avaient déjà été notés par Broom (1949, p. 194).

La morphologie des postcanines varie d'avant en arrière, avec un degré de complication croissant jusqu'aux cinquième et sixième postcanines, puis il y a à nouveau simplification pour les dernières dents.

Un léger diastème, entre la canine et la première postcanine visible, correspond soit à la région postérieure de l'alvéole de la canine, jouant lors du remplacement de celle-ci, soit à une postcanine (le nombre total des postcanines serait alors de dix). En raison de la faible longueur du diastème, la première solution nous paraît la plus probable.

La première postcanine visible est caniniforme. Elle est recourbée vers l'arrière et présente sur sa face "labiale" environ cinq côtes.

La deuxième postcanine, cassée, n'apporte aucune indication.

La troisième postcanine, brisée en oblique, semble avoir été molariforme.

La quatrième postcanine, molariforme, présente trois cuspides "labiales" dont l'antérieure et la postérieure, de taille réduite, atteignent sensiblement le même niveau, bien que l'origine de la cuspide antérieure soit plus proche de la racine. La cuspide centrale est par contre très développée. Elle est légèrement dissymétrique, à pointe un peu décalée vers l'arrière.

La cinquième postcanine, qui servit probablement à Broom (1949, p. 194) pour décrire les dents postcanines, est molariforme. Elle possède trois cuspides "labiales" dont la centrale est, de loin, la plus importante. Du côté mésial, un début de cingulum est visible ainsi qu'une cuspide cingulaire. Il en est de même du côté distal. Il y a donc ici au moins cinq cuspides. Mais il n'a pas été possible de voir si la dent était du même type que les postcanines molariformes de *Leavachia* Broom 1948, à nombreuses cuspides cingulaires, ou que celles de *Thrinaxodon* Seeley 1894, plus simples. En effet, les postcanines molariformes de *Thrinaxodon* Seeley 1894 présentent–d'après la description de Crompton (1963)–soit une cuspide cingulaire mésiale et une cuspide cingulaire distale séparées par une surface à peu près lisse, soit des ébauches légères de cuspides cingulaires.

La sixième postcanine présente les deux cuspides "labiales" mésiale et distale. La cuspide médiane est brisée, mais son empreinte reste visible sur la gangue sous-jacente.

La septième postcanine, qui devait être plus petite, est brisée au-dessous du niveau du "collet".

La huitième postcanine, petite, n'a de visible que les trois cuspides "labiales".

Quant à la neuvième, qui semble avoir été de très petite taille, il n'en reste que la base pointant hors de l'alvéole.

B. REMPLACEMENT DENTAIRE

Le remplacement dentaire de type "alterne" est connu tant chez les Scaloposauria, d'après les études de *Scaloposaurus* Owen 1876 par Crompton (1955a) et de *Tetracynodon* Broom et Robinson 1948 par Sigogneau (1963), que chez les Cynodontia, d'après les études de *Thrinaxodon* Seeley 1894, *Parathrinaxodon* Parrington 1936, *Tribolodon* Seeley 1894 par Parrington (1936) et de *Scalenodon* Crompton 1955 par Crompton (1955b). De même l'existence d'ondes de remplacement postéro-antérieures est admise. Il semble que ces dernières puissent être reconnues sur le spécimen étudié. Ce phénomène est moins marqué dans la série précanine que postcanine: l'extrémité du museau et l'incisive médiane manquant, la première dent visible de la série impaire est la troisième incisive: on note alors que la cinquième incisive est de taille légèrement supérieure à cette dernière. La septième dent (ou deuxième précanine) est en cours de remplacement. Dans la série paire, la deuxième incisive est brisée et seule son empreinte suggère qu'elle devait être plus petite que la quatrième incisive. La sixième dent (ou première précanine)

est, comme c'est fréquemment le cas pour les dents immédiatement antérieures aux canines, qu'elles soient incisives ou précanines vraies, plus petite que toutes les dents qui la précèdent. Il est à noter qu'elle devait être mal fixée dans son alvéole, ce qui a permis son déplacement, au cours de la fossilisation. La série impaire postcanine se présente comme suit: une première postcanine, déchaussée et déplacée vers l'avant de l'alvéole pendant la fossilisation, une troisième postcanine en cours d'éruption, une cinquième grande, bien en place, au "collet" situé au-dessus du niveau du bord alvéolaire, une septième postcanine petite et une neuvième extrêmement réduite. La série paire comporte une deuxième postcanine "petite", une quatrième postcanine à éruption non achevée, dont la "couronne" est presque totalement sortie, mais il n'y a pas de "collet" visible. Bien que la sixième postcanine soit incomplète, on peut reconnaître que son "collet" est très nettement au-dessus du niveau de l'alvéole, plus même que pour la cinquième postcanine. La huitième postcanine est, elle, très petite. Ainsi, *Protocynodon* ne fait pas exception à ce qui semble être la règle chez les Cynodontes, à savoir une réduction de taille des dernières postcanines accompagnée de simplification: les postcanines n° 7, 8 et 9 sont ici touchées par cette réduction.

POSITION TAXONOMIQUE
I–PROBLEME DE TERMINOLOGIE: BAURIAMORPHA et SCALOPOSAURIA

Avant d'examiner la position taxonomique de *Protocynodon*, il est nécessaire de faire quelques remarques préliminaires sur la façon dont nous comprenons actuellement la classification des "Bauriamorphes" et celle des Cynodontes primitifs.

L'importance accordée dans les dernières classifications au premier terme–Bauriamorphes– est très variable suivant les auteurs puisque pour Watson et Romer (1956, p. 72–76), l'infra-ordre des Bauriamorpha comporte sept familles, Lycideopsidae, ? Ictidosuchidae, Nanictidopsidae, Silpholestidae, Scaloposauridae, Ericiolacertidae et Bauriidae, tandis que pour Brink (1963a), les Bauriamorpha n'ont valeur que de superfamille correspondant à la seule famille des Bauriidae et qu'une nouvelle superfamille–Ictidosuchoidea– groupe (selon l'auteur, p. 54): "*Scaloposaurus, Ictidosuchops, etc* . . .". Ces deux superfamilles formant alors l'infra-ordre des Scaloposauria.

On note que le terme de Scaloposauria *sensu Brinki* semble recouvrir les mêmes éléments que celui de Bauriamorpha *sensu Watsoni-Romeri*.

Pour comprendre une telle divergence d'opinion, il nous faut remonter aux définitions originelles de ces termes.

En 1917 (p. 171), Watson crée le terme de Bauriamorpha pour remplacer (probablement pour des raisons d'homogénéité de terminologie) celui de Bauridae utilisé en 1914 dans son énumération des Thériodontes et considéré comme un sous-ordre au même titre que Therocephalia, Gorgonopsia et Cynodontia. Les Bauriamorpha sont alors définis (p. 177) comme suit: Thériodontes à courtes fosses temporales séparées par les pariétaux; présence d'un palais secondaire; grandes fosses sous-orbitaires; y sont inclus les genres *Bauria* Broom 1909, *Microgomphodon* Seeley 1895, *Sesamodon* Broom 1896, et *Melinodon* Broom 1905[6].

En 1925, von Huene (p. 60) classe ces mêmes genres ainsi que *Aelurosuchus* Broom 1906 parmi les Cynodontes, tandis qu'il considère comme Thérocéphales (p. 36) *Simorhinella* Broom 1915, *Icticephalus* Broom 1915, *Ictidognathus* Broom 1911 et *Scaloposaurus* Owen 1876.

En 1931, Watson (p. 1192) rappelle qu'il a établi le sous-ordre des Bauriamorpha pour y inclure *Bauria* Broom 1909, *Microgomphodon* Seeley 1895 et *Sesamodon* Broom 1905 et qu'à ces trois genres Haughton[7] a ajouté *Aelurosuchus* Broom 1906, et il précise (p. 1196–97): "Two procedures are possible–to redefine the suborder Bauriamorpha and include in it all the Theriodonts from *Icticephalus* to *Sesamodon*, or to recognize that the family or lineage Scaloposauridae crosses from one suborder to the next in the course of its evolutionary history"–"I am inclined to think the latter treatment more useful and recognize a family Scaloposauridae in the Therocephalia, with *Icticephalus* etc . . . from which the whole suborder Bauriamorpha has arisen . . ." *Ericiolacerta* Watson 1931 est alors inclus dans ce group.

Broom (1932, p. 98) reprend les définitions précédentes et ajoute que les Bauriamorphes possèdent de larges canines, des molaires simples, arrondies et sans cuspides[8], et une formule digitale 2.3.3.3.–ces traits caractérisant alors *Bauria* Broom 1909, *Baurioides* Broom 1925, *Microgomphodon* Seeley 1895, *Microhelodon* Broom 1931, *Aelurosuchus* Broom 1906, *Sesamodon* Broom 1896 et *Melinodon* Broom 1905.

Lorsque Kuhn, en 1937, dans le "*Fossilium Catalogus*" (p. 159), donne la liste des genres appartenant aux Bauriamorpha, celle-ci s'est augmentée, par rapport à la liste de Broom établie en 1932, de trois genres: *Ericiolacerta* Watson 1931 déjà cité par Watson en 1931, *Gomphodontosuchus* von Huene 1928, placé plus tard parmi les Cynodontes Gomphodontosuchidae par Watson et Romer (1956, p. 65) et *Watsoniella* Broili et Schröder 1935.

En 1940, von Huene (p. 312) discutant de l'appartenance d'*Ericiolacerta* Watson 1931 aux Bauriamorphes, utilise ce terme au sens de Watson (1917) en le différenciant nettement des Scaloposauridae, qu'il attache, comme en 1925, aux Thérocéphales, mais contrairement à 1925, il exclut cette fois les Bauriamorphes des Cynodontes. De même en 1948 (p. 80–81), le sous-ordre des Bauriamorpha, individualisé, correspond à la seule famille des "Bauriamorphidae".

En 1953, Boonstra (p. 605) divise le sous-ordre des Therocephalia en deux superfamilles: Pristerosauria et Scaloposauria, cette dernière correspondant aux Scaloposauridae et aux Bauriamorphes *s.s.*, tandis que tous les autres Thérocéphales, y compris les Ictidosuchidae, sont placés dans les Pristerosauria.

Les Scaloposauria sont alors considérés comme caractérisés par une région pariétale large, l'absence de crête pariétale, un arc postorbitaire complet pour les anciennes formes et incomplet pour les récentes, la présence d'un palais secondaire chez quelques formes tardives, l'absence de spécialisation ou le faible développement de la canine, la petitesse ou parfois l'absence de foramen pinéal et l'absence constante de postfrontal.

Trois ans plus tard, von Huene (p. 324) utilise encore le terme de Bauriamorpha au sens de Watson (1917) et laisse les Scaloposauridae dans les Therocephalia qui comportent alors sept familles.

En 1956 également, Attridge (p. 72), comme von Huene, conserve au terme de Bauriamorpha sa valeur primitive, indiquant qu'ils sont "almost certainly the descendants of the early Scaloposaurs".

La même année, Watson et Romer, et Romer seul, reprennent le terme de Bauriamorpha en lui donnant l'importance que l'on sait; en effet, pour Romer (1956, p. 699), les ". . . Early Triassic descendants of this group are frequently termed the Bauriamorpha. But the late and most advanced types are apparently polyphyletic in origin, arising from two or more related Permian families and it is impossible to diagnose them in any fashion so as to contrast them with their Permian relatives. In consequence, all are here included in the Bauriamorpha".

Brink mis à part, tous les auteurs de publications postérieures à 1956 ne tiennent compte que de la classification de Watson et Romer. Il en est ainsi de Crompton (1958, p. 208), puis de Lehman (1961, p. 246 et suiv.) et enfin de Kuhn (1961, p. 70; 1964, p. 311, fig. 8). (Kuhn fait alors dériver des Bauriamorpha les Docodonta et avec doute les Ictidosauria), (1965a, p. 111), (1965b, p. 279, fig. 6 (où les Docodonta sont retirés de la descendance des Bauriamorpha) et p. 281, fig. 7), (1966, p. 136–138). Il en est de même de V'juškov (1964) qui cependant introduit une nuance en créant les "Ictidosuchoidea bauriamorphes", ayant seulement valeur de superfamille (p. 280) et comprenant en outre les Rubidginidae (p. 284). Cox, en 1967 (p. 722–723) suit également la classification de Watson et Romer.

Lorsqu'en 1963a, Brink redéfinit les Scaloposauria, il laisse aux Bauriamorpha la valeur limitée que Watson, en 1917, puis Boonstra, en 1953, leur avaient donnée et laissée, tandis qu'il augmente les Scaloposauria du genre *Ictidosuchops* Broom 1938, "(. . . etc.)". En 1965, il complète cette définition.

Donc, actuellement, les termes Scaloposauria et Bauriamorpha semblent bien recouvrir les mêmes éléments et nous pouvons comparer les définitions que donnent des Bauriamorpha Watson et Romer (1956) et des Scaloposauria Brink (1963 a, 1965).

Un certain nombre de caractères sont indiqués dans l'une et l'autre des définitions et nous notons que la même valeur leur est attribuée par leurs auteurs respectifs. Ainsi les Bauriamorpha, selon Watson et Romer, et les Scaloposauria, selon Brink, possèdent:

- des arcades zygomatiques et postorbitaires faibles, ces dernières pouvant être incomplètes;
- des fosses sous orbitaires de grandes dimensions;
- une fosse inter ptérygoïdienne grande;
- un dentaire faiblement développé postérieurement (Brink), long mais mince (Watson et Romer);
- une crête pariétale moins fine et moins élevée que chez les Therocephalia, absente dans une famille (Brink), formant fréquemment une "lame plate" (Watson et Romer);
- un grand nombre de postcanines;
- de multiples canines (Brink), plusieurs dents maxillaires précanines (Watson et Romer)[9];
- un préarticulaire formant une lame interne, grande, sous l'articulaire (Watson et Romer), des os postdentaires de condition similaire à celle des Thérocéphales (Brink);
- une dentition en général moins hétérodonte que chez les Thérocéphales (Watson et Romer). Une dentition raisonnablement apparentée à celle des Thérocéphales (Brink). La description de Watson et Romer est ici plus précise que celle de Brink, sans être en contradiction avec elle.

Watson et Romer donnent d'autres indications concernant la dentition: la première–canines fréquemment réduites et moins individualisées que chez les Thérocéphales–complète la précédente; quant à la seconde–dents jugales en général petites mais à cuspides–elle n'est valable que pour certains genres.

D'autres caractères ne sont considérés que dans l'une ou l'autre de ces deux classifications. Ainsi pour Watson et Romer, les Bauriamorpha présentent en outre:

- un crâne de construction ordinairement légère;
- une face généralement longue et cylindroïde;
- des foramens vasculaires d'ordinaire présents sur le maxillaire et dont peut faire partie une ouverture largement ouverte vers l'avant, grande ou ébauchée dans la plupart des cas;
- une rangée dentaire maxillaire remarquablement convexe médialement;
- un rameau carré, droit et profond qui se rattache au niveau de la suture entre ptérygoïde et basisphénoïde, par une fine lame à concavité ventrale en général (le bord postérieur de ces lames forme la limite d'un espace considérable au travers duquel est visible la partie antérieure du prootique);

– une tubérosité basicraniale tendant à s'étaler largement;
– un prootique marqué, sur sa face latérale, d'une dépression, dont la paroi médiane présente un orifice débouchant dans la fosse pituitaire, le toit étant horizontal et passant de façon abrupte à la face externe de l'os. Selon Watson et Romer (p. 73), la lame antérieure du prootique forme une partie de la paroi latérale de la boîte cranienne; sa région supérieure –processus dorsal antérieur du périotique, selon Olson (1944, p. 15) et Crompton (1955a, p. 166)–est pratiquement verticale tandis que sa région inférieure –processus ventral antérieur du périotique, *ibid.*– s'incurve très fortement, formant d'abord voûte au-dessus de la base du *cavum epiptericum*, puis se redressant vers le bas, pour redevenir verticale dans un plan parasagittal plus médian que celui de la région supérieure. Cette lame ne se continuant pas vers le bas, en direction du basisphénoide, il existe donc une fenestration de la paroi au niveau de la fosse pituitaire et latéralement à celle-ci;
– un foramen pinéal petit ou absent;
– une fosse temporale relativement petite.

Watson et Romer notent également l'absence de préfrontal chez les Bauriamorpha.

Pour Brink, les autres caractéristiques des Scaloposauria sont:
– des frontaux formant une portion substantielle des bords dorsaux des orbites;
– des alisphénoides (épiptérygoïdes) quelque peu primitifs:
– de grandes fosses sous orbitaires;
– des nasaux généralement peu rétrécis dans leur partie moyenne et peu élargis dans leur partie postérieure;
– l'absence de contact entre lacrymaux et nasaux;
– un palais élémentaire qui peut être mis en rapport (avec celui des Thérocéphales);
– un condyle occipital trilobé de façon caractéristique.

Ces deux dernières listes de caractères sont le plus souvent mentionnées par leurs auteurs respectifs, par comparaison avec les Thérocéphales, et ces définitions, ou coïncident, dans un bon nombre de cas, ou, dans les autres cas, loin de se contredire, se complètent.

Ainsi le terme de Bauriamorpha tel qu'il est utilisé par Watson et Romer, en 1956, et celui de Scaloposauria longuement défini par Brink, en 1965, apparaissent comme synonymes. Il nous faut donc examiner le problème d'antériorité.

Le terme de Bauriamorpha, créé le premier par Watson, en 1917, avait une valeur restreinte que lui conserveront Watson (1931), qui spécifie à cette époque que le sous-ordre des Bauriamorpha est issu de la famille des Scaloposauridae, Broom (1931) et Kuhn (1937), qui y ajoutent seulement quelques genres, Boonstra (1953), von Huene (1956) et Brink (1963 a).

Lorsque Boonstra créa, en 1953, le terme de Scaloposauria, il semble avoir eu la même idée que Watson, en 1931, puisqu'il y place Scaloposauridae et Bauriamorpha.

Ceci avant que Watson et Romer n'augmentent si considérablement la valeur du terme Bauriamorpha que les Scaloposauria Boonstra 1953 s'y trouveraient inclus.

On peut donc résumer les opinions précédentes selon le schéma suivant:

Scaloposauria *Brink*, 1963 a 1965	=	Bauriamorpha *Watson* et *Romer*, 1956	=	Scaloposauria *Boonstra*, 1953 + Ericiolacertidae Ictidosuchidae Lycideopsidae Nanictidopsidae Silpholestidae	=	Bauriamorpha *Watson*, 1917 + Scaloposauridae

Cette intrication de définitions[9] nous fait suggérer de conserver au terme de Bauriamorpha son sens primitif, tel qu'il a été utilisé durant près de quarante ans et d'utiliser le terme de Scaloposauria dans un sens plus général, celui donné par Boonstra (1953), mais élargi par Brink (1963a et 1965). Les Scaloposauria seraient alors définis par la somme de caractéristiques, indiquées par ces auteurs et par Watson et Romer (1956) pour les "Bauriamorpha", et comprendraient les familles que Watson et Romer (*op. cit.*) plaçaient dans les "Bauriamorpha".

II–PROTOCYNODON: SCALOPOSAURE OU CYNODONTE

Nous devons maintenant considérer les traits qui distinguent les Scaloposauria des Cynodontia. En nous basant principalement sur la comparaison entre Scaloposauria et Cynodontia déjà faite par Brink (1963a, p. 54–55) et en complétant essentiellement à l'aide des descriptions de Watson et Romer (respectivement pour les deux groupes, p. 72–73 et p. 61), et de Brink (1960a, p. 149–152), et pour les Scaloposauria seuls à l'aide des études de Brink (1960 b, p. 155–182; 1965, p. 137–138) et pour les Cynodontia à l'aide de celles de Broom (1932, p. 260 et suiv.), Olson (1944, p. 68), Attridge (1956, p. 73–74) et de Brink (1960a, p. 119 et suiv.), nous obtenons, pour les caractères les mieux connus des deux groupes, le tableau suivant:

Scaloposauria	Cynodontia
A) Caractères généraux	
1) *Forme générale du crâne*	
– crâne en général construit lègèrement;	– formes primitives à crâne moins léger que celui des Scaloposauria et formes récentes à crâne assez massif;
2) *Museau*	
– face généralement large et cylindroïde;	– face de longueur variable, présentant généralement un renflement antérieur suivi d'une constriction[11];
– nombreux foramens vasculaires dont un grand dirigé vers l'avant;	– *id.* en général;
3) *Région temporale*	
– étendue, avec la plus grande largeur située postérieurement;	– *id.*;
4) *Région intertemporale*	
– moyennement large;	* – étroite, formée en grande partie par les pariétaux;
– en général peu élevée;	– montrant une élévation progressive;
– crête sagittale ni très élevée, ni très fine, absente dans une famille (Scaloposauridae)[12];	– d'où une crête sagittale relativement étroite (ou très étroite) et formée quasi entièrement par les pariétaux;
5) *Arcades zygomatiques*	
– faibles;	* – de moyennes à très hautes, formées par le jugal et le squamosal, ce dernier allant loin vers l'avant;
6) *Barres postorbitaires*	
– de délicates à incomplètes. Cette dernière disposition est une saisissante caractéristique des Scaloposauridae;	* – toujours présentes, complètes, très larges et puissantes chez de nombreuses formes; incomplètes seulement chez certains Silphedestidae;
7) *Orbites*	
D'aspect très variable dans les deux groupes;	
8) *Fosses temporales*	
– ouverture dirigée latéro-dorsalement;	– ouverture dirigée latéro-dorsalement chez les formes primitives, mais elle est dirigée plus dorsalement que latéralement chez les formes évoluées;
– en genéral relativement petites[13];	– à grande section transversale[13];

9) *Fosses post-temporales*

– grandes;

* – petites et ne formant pas une grande excavation dans la surface postérodorsale des processus paroccipitaux;

10) *Occiput*

– peu élevé;

* – élevé;

– peu profond (peu concave);

* – relativement profond;

– crêtes occipitales basses et peu aiguës;

* – crêtes occipitales bien marquées;

11) *Palais*

– pas de palais secondaire chez les formes primitives, mais en voie de formation ou complet chez les formes tardives;

* – toutes les formes montrent un stade avancé de formation de palais secondaire;

12) *Fosses sousorbitaires*

– grandes;

* – pas de fosses sousorbitaires (sauf chez *Scalopocynodon* Brink 1960, chez lequel elles sont presque complètement closes, *cf.* Brink 1960 a);

13) *Fosse interptérygoïdienne*

– présente et généralement grande;

– absente chez les Procynosuchidae et tous les Cynodontes ultérieurs cf. Brink (1960a, p. 149)[14];

14) *Mandibule*

– surface externe de la mandibule constituée, pour environ les 2/3, par le dentaire;

– surface externe de la mandibule constituée, pour environ les 2/3 chez les Procynosuchidae, les 3/4 ou 5/6 chez les autres Cynodontes primitifs, et dans sa presque totalité chez les Cynodontes évolués, par le dentaire;

B) Caractères propres aux différents os du crâne

1) *Prémaxillaires*

– ne pénètrent pas profondément entre les nasaux;

* – assez forte pénétration des prémaxillaires entre les nasaux;

2) *Maxillaires*

– pas de grand développement de la région moyenne;

– très développés médialement, à la moitié de leur longueur;

– rangée dentaire de légèrement incurvée à remarquablement convexe médialement;

– rangée dentaire à peu près rectiligne chez les formes anciennes, plus incurvée vers la ligne médiane chez les formes récentes;

3) *Nasaux*

– en général, ni très étendus vers l'arrière, ni très "rétrécis";

* – très étendus vers l'arrière, et présentant une constriction médiane très marquée;

4) *Lacrymaux*

– plus courts vers l'avant que les préfrontaux;	* – petits[15] mais dépassent vers l'avant les préfontaux;
– pas de contact entre lacrymaux et nasaux;	* – contact lacrymal–nasal;

5) *Préfrontaux*

– contact préfrontal–maxillaire;	* – pas de contact préfrontal–maxillaire;
– tendent à épaissir la région antéorbitaire;	– région antéorbitaire sans épaississement marqué;
– limités à l'arrière par le frontal;	* – à l'arrière, contact avec le postorbitaire;

6) *Frontaux*

– moyennement larges;	– étroits;
– forment une part importante des bords dorsaux des orbites;	* – exclus des bords dorsaux des orbites par la fusion des préfrontaux avec les postorbitaires;

7) *Postfrontaux*

– absents;	– absents;

8) *Postorbitaires*

– peu développés, que ce soit vers l'avant, l'arrière ou vers l'arcade postorbitaire, en particulier chez les formes les plus récentes;	* – bien développés;
– participent faiblement aux bords latéraux de la région intertemporale;	– participent seulement de façon infinitésimale à la crête sagittale;
– aucun contact entre postorbitaire et squamosal, que ce soit au-dessus de la fosse temporale ou latéralement;	– pas de contact entre postorbitaire et squamosal au-dessus de la fosse temporale[16]; mais parfois contact secondaire établi entre postorbitaire et squamosal pour former une partie de la base de l'arcade orbitaire et de la région antérieure de l'arcade zygomatique;

9) *Prépariétal*

– absent, sauf dans des cas exceptionnels tels que dans celui de *Ictidosuchops baurioides* Broom 1940 (*cf.* Brink, 1960b, p. 179).[17]	– absent;

10) *Pariétal*

– à foramen pinéal petit ou absent;	* – à foramen pinéal présent, "petit"[18] dans les formes anciennes et très petit dans les formes récentes;
– foramen pinéal situé en arrière	– (position du foramen pinéal non indiquée);

11) *Interpariétal*

– en général plus large que haut;	– plus haut que large ou de forme presque carrée pour les spécimens anciens, plus large que haut chez les formes récentes;

12) *Tabulaires*

– faibles tabulaires;

* – grands tabulaires;

13) *Jugal*

– relativement léger, tendant à s'affaiblir;

* – toujours bien développé, tendant à s'accroître;

14) *Squamosal*

– pas de développement particulier de la branche zygomatique;

– tendance à un fort développement de la portion zygomatique;

– sur la face occipitale, squamosal plus en continuité avec le reste de l'occiput que chez les Cynodontes;

– région squamosale nettement individualisée par rapport au reste de l'occiput et à rebord surplombant souvent l'occiput;

– a une faible structure dans la région des carrés;

– région des carrés non particulièrement affaiblie;

15) *Vomer*

– à bord ventral épaissi et à extension horizontale;

* – à bord ventral étroit, en lame;

16) *Transverse*

– large antéro-postérieurement, participe en général au processus transverse;

* – en général réduit, à bord postérieur très éloigné de l'extrémité du processus transverse;

17) *Ptérygoïde*

– processus transverse moyennement allongé;

* – processus transverse très allongé;

– tubérosités dentigères proéminentes;

* – pas de tubérosité dentigère chez les Cynodontes connus;

18) *Complexe basiphénoïde-parasphénoïde*

– quille parasphénoïdienne courte et pointant peu à l'arrière de la fosse interptérygoïdienne;

– quille très réduite;

– rostre en forme de V en section transversale: ce V devient à la fois plus haut et plus large vers l'arrière;

– rostre fortement développé, dorsalement cannelé

– la selle turcique n'est pas profondément creusée et par voie de conséquence, le *dorsum sellae* est peu développé;

id. pour les formes primitives, plus creusée chez les formes récentes;

19) *Epiptérygoïdes*

– en quelque sorte primitifs, assez étroits;

* – larges;

– recouvrement entre épiptérygoïde et prootique;

– large contact avec le prootique;

– sans contact avec le carré;

* – relie le ptérygoïde au carré–condition qui est typiquement mammalienne (Attridge, 1956) –ceci seulement chez les formes evoluées selon Broom (1932);

20) *Prootique*

– passe sous l'épiptérygoïde sans avoir de suture avec lui;

* – présente une large ligne de suture avec l'épiptérygoïde;

21) *Opisthotiques*

– processus paroccipitaux courts et "minces", formant un léger toit pour l'oreille moyenne;	– processus paroccipitaux longs et lourdement construits, formant un léger toit pour l'oreille moyenne;

22) *Carré*

– grand carré;	– petit carré;

23) *Condyle occipital*

– simple;	– double ou commençant à se dédoubler (stades transitoires vers la formation de 2 condyles occipitaux);
– trilobé;	– en forme de croissant;

24) *Stapes*

– présence d'un foramen stapédial;	– présence d'un foramen stapédial;

C) Mandibule

1) *Dentaire*

– dentaire faiblement développé postérieurement;	* – grand[19] à très grand;
– symphyse et branche horizontale formant une courbe continue en général (légère angulation chez les Bauriamorphes *s.s.*);	* – symphyse haute, surtout chez les formes récentes, et marquée d'un "menton" anguleux, presque semblable à celui d'un Gorgonopsien (Brink, 1960 a, p. 147);
– processus coronoïde en voie de développement;	– processus coronoïde en voie de développement chez les formes primitives, très bien individualisé chez les formes tardives;

2) *Eléments postdentaires*

– encore importants;	* – réduits
– lame réfléchie de l'angulaire bien développée;	* – la lame réfléchie de l'angulaire est en général réduite;
– le préarticulaire forme une grande aile interne sous l'articulaire;	– le préarticulaire tend à se réduire;

D) Dents

– dentition en général peu hétérodonte, sauf chez les formes tardives;	– dentition très hétérodonte;
– plusieurs types d'agencement des canines;	– *id.*;
– "canine" fréquemment réduite;	– canine bien individualisée;
– grand nombre de postcanines;	– *id.*;
– postcanines de coniques à cuspidées.	* – les postcanines ont en général dépassé le stade de simple cône. Certains groupes présentent des postcanines complexes.

Dans cette liste, forcément incomplète et susceptible de modifications au fur et à mesure que les groupes considérés seront mieux connus, certains caractères[20] sont tenus pour de bons critères de distinction entre Scaloposauria et Cynodontia.

Ce sont soit des caractères de constance de groupe, qui nous apparaissent donc comme assez "statiques", soit des caractères d'intérêt évolutif évident.

Parmi les caractères statiques, nous distinguons des caractères archaïques tels que:

- présence d'une fosse sousorbitaire (Scaloposauria). Cette fosse, caractéristique des Therocephalia *s.l.* (Pristerosauria et Scaloposauria) ne se retrouve dans aucune autre lignée de Thérapsidés; par contre elle se retrouve dans de nombreux groupes de Sauropsidés. Il nous faut donc admettre que cette fosse est une trace de l'origine commune des deux lignées. Il semble, en effet, difficile d'accepter l'idée que de nombreuses lignées aient acquis, de façon indépendante, une fosse sousorbitaire présentant exactement les mêmes relations;
- fort degré de pénétration des prémaxillaires entre les nasaux (Cynodontia);
- postorbitaire bien développé (Cynodontia);
- assez grande constance du foramen pinéal (Cynodontia);
- occiput élevé et profond (Cynodontia);
- grandes dimensions des tabulaires (Cynodontia);
- processus transverses des ptérygoïdes bien développés (Cynodontia);

des caractères osseux en relation essentiellement avec le développement musculaire:

- grande fosse posttemporale (Scaloposauria);
- étroitesse de la région temporale (ce caractère est dû à la fois à un faible développement cérébral et à un fort développement de la musculature masticatrice (Cynodontia). L'étroitesse de cette région a surtout été notée par les différents auteurs par opposition à la grande largeur intertemporale des Gorgonopsiens et en relation avec la musculature;
- crêtes sagittale et occipitale bien marquées (Cynodontia);

et des caractères, soit en partie sous la dépendance des caractères précédents, soit en partie sous celle de caractères "évolués", mais ne changeant que peu ou pas dans les groupes connus:

- contact entre préfrontal et maxillaire (Scaloposauria) ou entre lacrymal et nasal (Cynodontia);
- participation du frontal au bord supérieur de l'orbite (Scaloposauria) ou bord formé par le préfrontal et le postorbitaire (Cynodontia)[21];

soit indépendants et déjà acquis au moment où nous apparaissent ces groupes tels que le vomer à bord ventral élargi des Scaloposauria, ou étroit des Cynodontia. La différence d'aspect du vomer dans ces deux groupes est intéressante à considérer du point de vue de l'origine des Cynodontes. Pour que les Scaloposauria puissent donner naissance aux Cynodontes, il faudrait en effet que le bord ventral élargi du vomer des premiers, considéré comme primitif, se réduise au point d'avoir l'aspect que nous lui connaissons chez les Cynodontes tels que *Scalopocynodon.* Il semble plutôt que l'élargissement du bord ventral du vomer chez les Scaloposauria et la finesse de celui-ci chez les Cynodontes primitifs, correspondent à des stades "analogues" de deux tendances différentes à l'acquisition d'un palais secondaire. Dans ce cas, les Scaloposauridae connus seraient trop différenciés pour pouvoir donner naissance aux Cynodontes.

Quant aux caractères progressifs, ils correspondent soit à la perte de caractères archaïques, ou en tout cas à leur réduction:

chez les Scaloposauria:

- réduction des barres postorbitaires;
- gracilisation des arcades zygomatiques[22];

et chez les Cynodontia:

- réduction de la région antérieure du préfrontal. Cette réduction laisse ainsi place à l'extension postérieure des nasaux;
- diminution des tubérosités dentigères ptérygoïdiennes et perte de leur rôle dentigère;
- diminution des transverses;
- réduction de la lame réfléchie de l'angulaire et des autres éléments postdentaires;
- réduction du carré;

soit à l'acquisition de caractères nouveaux correspondant à une évolution dans le sens mammalien:

- développement du palais secondaire;
- tendance à l'hétérodontie;

La tendance à l'acquisition de ces deux caractères apparaît dans les deux groupes considérés, mais semble s'y réaliser de façon différente; d'autres ne se trouvent que chez les Cynodontia, ce sont:

- augmentation de la hauteur du maxillaire à mi-longueur et par suite "constriction" apparente des nasaux;
- forme du condyle occipital, tendant à devenir double;
- élargissement de l'épiptérygoïde et acquisition d'une suture avec le prootique;
- tendance à un extrême développement du dentaire;

ou à une spécialisation propre:

- développement des arcades zygomatiques (Cynodontia)[23];
- région symphysaire haute (Cynodontia).

En raison de l'état d'écrasement du spécimen, de nombreux caractères n'ont pu être observés, d'autres sont trop altérés pour que l'on puisse les utiliser avec certitude (telle la largeur intertemporale). Cependant, des régions importantes pour l'étude de la position taxonomique de *Protocynodon* subsistent. Ainsi, on peut noter l'absence de certains caractères, tels que la fosse sousorbitaire, et la présence d'autres,

tels que: prémaxillaires assez longs sur la ligne médiane, présence d'un foramen pinéal, grandes dimensions des tabulaires, petite taille des fosses posttemporales, contact entre nasal et lacrymal, contact préfrontal–postorbitaire éliminant le frontal du bord supérieur de l'orbite, trace de barres postorbitaires bien développées, trace d'arcades zygomatiques non graciles, présence de tubérosités ptérygoïdiennes apparement non dentigères, réduction de la lame réfléchie de l'angulaire, petitesse du carré, grande hauteur du maxillaire dans la région médiane, trace de l'insertion de l'épiptérygoïde sur le pariétal indiquant que cet épiptérygoïde devait être assez large.

Tous ces caractères tendent à faire inclure *Protocynodon* dans les Cynodontia plutôt que dans les Scaloposauria. Ce spécimen présente également un petit septomaxillaire, une hétérodontie marquée, un début de palais secondaire s'étendant assez loin vers l'arrière et un opisthotique assez lourdement construit (si les fragments *Pal* (?) et *Op* (?), planche I, fig. 3, considérés respectivement comme un fragment de palatin et un opisthotique érodé, ont été interprétés avec exactitude).

D'autres caractères tels que la hauteur moyenne de l'arcade zygomatique, le développement peu important de la région antérieure du jugal, la présence d'une fosse interptérygoïdienne, la faible profondeur de la selle turcique et sa division par un léger septum médian, la longueur encore faible du dentaire ainsi que la moyenne hauteur de la symphyse et le développement encore peu marqué du processus coronoïde, la réduction non extrême de la lame réfléchie de l'angulaire et des autres os postdentaires font apparaître *Protocynodon* comme encore primitif; conclusion qui était celle de Broom (1949, p. 194).

III–SITUATION DE PROTOCYNODON PARMI LES CYNODONTES

Les Cynodontes primitifs sont représentés par une seule famille, les Procynosuchidae, selon Watson et Romer (1956, p. 62), et par deux familles, Procynosuchidae et Silphedestidae, selon Haughton et Brink (1954, p. 154 et 157). Ces deux familles sont regroupées par Brink (1963 b, p. 74) avec les Galesauroidea, déjà plus évolués, dans les Procynosuchia. Haughton et Brink (*op. cit.*) situent *Protocynodon* dans les Silphedestidae en indiquant que cette position semble aberrante.

Selon ces derniers auteurs et Brink (1960 a, p. 151–152; 1963 b, p. 74 et 1965, p. 137), ces deux familles de la zone à *Cistecephalus* (un spécimen de Silphedestidae provient cependant de la zone à *Cynognathus* et fut décrit, antérieurement aux classifications de Watson et Romer et de Haughton et Brink, par Brink (1951, p. 340 et fig. 3) peuvent être distinguées par les caractères suivants:

Silphedestidae	**Procynosuchidae**
A) Caractères généraux	
– très petite taille;	– (variation de taille non indiquée);
1) *Région intertemporale*	
– région plutôt large;	– région étroite;
– pas de crête marquée;	– crête proéminente;
2) *Arcades zygomatiques*	
– incomplètes;	– complètes;
3) *Arcades postorbitaires*	
– incomplètes;	– complètes;
4) *Palais*	
– (inconnu)[24]	– palais secondaire en processus de développement: plaques palatales des palatins et des maxillaires ne se recontrant pas toujours sur la ligne médiane;

B) Caractères propres aux différents os du crâne

1) *Nasal et lacrymal*

– pas de contact entre nasal et lacrymal[25];	– contact naso–acrymal;

2) *Squamosal*

– de construction légère dans la région des carrés;	– de construction, dans la région des carrés, assez légère pour les formes primitives, lourde pour les formes tardives;

C) Mandibule

– dentaire long[26];	– dentaire court;
– symphyse dans le prolongement de la branche horizontale formant une courbe régulière à grand rayon[27];	– région symphysaire formant un léger angle avec la branche horizontale;
– processus coronoïde non fortement redressé vers le haut et absence d'angle postéro-ventral;	– processus coronoïde très nettement séparé de la branche horizontale du dentaire mais peu développé;

D) Dents

– nombreuses incisives;	– 6 incisives[28];
– jusqu'a 3 précanines;	– 1 à 2 précanines[29];
– 1 canine;	– 1 canine;
– 8 à 9 postcanines à cuspides distinctes;	– 8 à 11 postcanines, normalement toutes "crénelées" ou tricuspides et pouvant être plus élaborées;
– ?	– remplacement dentaire sur le mode de celui de *Procynosuchus delaharpae* Broom 1937.

Protocynodon, par la présence d'arcades zygomatiques et postorbitaires complètes, d'un contact naso-lacrymal (déjà considéré lors de la comparaison entre Scaloposauria et Cynodontia), d'un dentaire court à léger angle entre la symphyse et la branche horizontale et à processus coronoïde peu développé mais nettement séparé de cette dernière, d'une formule dentaire correspondant à 5 I 2pC 1C 9PC (donc proche de celle de *Leavachia* Broom 1948: 5 I 2pC 1C 10PC) et par son mode de remplacement dentaire, s'intègre dans la famille des Procynosuchidae telle qu'elle est actuellement définie. Par contre, tous les caractères connus de *Protocynodon* l'éloignent des Silphedestidae, famille à laquelle il avait été "provisoirement rapporté bien que ce soit une forme totalement différente", par Haughton et Brink (1954, p. 157), sans en faire une forme plus primitive. Brink (1960 a, p. 152) considère que l'actuelle famille des Silphedestidae "représente plus d'une famille, *Protocynodon* étant un membre de cette branche, une forme qui paraît être structuralement plus primitive, mais qui est plus récente que *Scalopocynodon*".

Quant à cette dernière famille (Silphedestidae), il faut reconnaître qu'elle est assez mal connue. Trois formes, *Silphedestes* Broom 1949, *Silphedocynodon* Brink 1951 et un autre spécimen, que Brink (1951, p. 340) rapproche de *Silphedocynodon* Brink 1951, la composent. Les caractères cités plus haut par opposition avec ceux des Procynosuchidae sont les mêmes que ceux qui, pour une bonne part, ont été utilisés pour distinguer les Scaloposauria des Cynodontia.

Si l'on reprend la description de Broom (1949, p. 188–189), *Silphedestes* Broom 1949 présenterait à la fois des caractères de Scaloposauria (maxillaire long et étroit, nombreuses précanines) et des caractères de Cynodontia (arcade postorbitaire probablement complète et préfrontal ayant un contact avec le postorbitaire, éliminant ainsi le frontal du bord orbitaire). Mais Brink, en 1951, puis en 1954, avec

Haughton, considère que ce spécimen présentait une barre postorbitaire incomplète, ce qui rapproche *Silphedestes* Broom 1949 des Scaloposauria. Broom et Brink ne sont également pas d'accord sur la formule dentaire du spécimen:

$$I\ \frac{5\ (?\ 6)}{4}\quad C\ \frac{5}{7}\quad PC\ \frac{9}{8(?\ 9)}$$ selon le premier,

$$I\ \frac{?\ 7}{7}\quad C\ \frac{4}{4}\quad PC\ \frac{8}{8}$$ selon le second.

Dans les deux cas le grand nombre de "canines" tend à rapprocher encore *Silphedestes* des Scaloposauria.

Silphedocynodon Brink 1951 semble encore plus "scaloposauroïde" en raison d'une possible participation du frontal au bord orbitaire. Quant au troisième spécimen, B.P.I. n°: F.995/M.239, non nommé, il se rapproche de *Silphedocynodon* Brink 1951 par ce caractère, mais présente, d'après la figuration de Brink (1951, p. 340, fig. 3 B), un élargissement postérieur des nasaux. Ces os ont cependant été représentés comme séparés des lacrymaux (*id.*, fig. 3A)[30].

Le dentaire est d'aspect "scaloposauroïde", surtout dans les deux premiers cas, il est incomplet dans le dernier.

La grande majorité des caractères, cités dans la littérature, ont fait conclure à Watson et Romer (1956, p. 75), que "*Silphedocynodon* and *Silphedestes* are not improbably Scaloposaurids, in which both zygomatic and postorbital arches, always slender in this group, have been lost either naturally, in the process of fossilisation or in preparation", tandis que ceux que nous avons observés (*cf.* notes 24 & 25 rapprochent plutôt ces genres des Cynodontes. Brink (1960 a, p. 153) assure que l'absence des barres postorbitaires et zygomatiques est naturelle. L'absence des premières peut alors être considérée comme analogue à celle observée chez les Bauriamorpha *s.s.*, tout aussi bien qu'à celle d'autres Scaloposauria tels que *Scaloposuchus* Broom 1940, *Choerosaurus* Haughton 1929, *Tetracynodon* Broom et Robinson 1948 . . . pour n'en citer que quelques-uns, et à celle du Cynodonte *Scalopocynodon* Brink 1960. Par ailleurs, Brink compare la région temporale des Silphedestidae à celle de *Scalopocynodon* Brink 1960 et en conclut que les Silphedestidae sont bien des Cynodontes.

La révision des spécimens constituant actuellement la famille des Silphedestidae apparaît donc nécessaire avant de conclure à leur appartenance à un groupe ou à l'autre.

Il apparaît également utile d'attirer l'attention sur le terme de "Silpholestoidea", superfamille créée par Brink (1963 b, p. 73–74) pour inclure *Scalopocynodon* Brink 1960 (ainsi que les Silphedestidae, semble–t–il). Il s'agit probablement d'une faute de typographie (pour "Silphedestoidea"[31]), car la famille des Silpholestidae, créée par Watson et Romer (1956, p. 74) pour *Ictidodraco* Broom et Robinson 1948, *Scaloporhinus* Boonstra 1953, *Silphoictidoides* von Huene 1950, *Silpholestes* Broom 1948 et *Tetracynodon* Broom et Robinson 1948, n'a aucune raison d'être incluse dans les Cynodontes. En effet, Signogneau (1963, p. 34) considère que certains spécimens de Silpholestidae doivent être intégrés à la famille des Scaloposauridae, une révision pouvant peut-être même conduire à y adjoindre tous les Silpholestidae.

Cependant, la superfamille des "Silphedestoidea" paraît mal définie, car tous les caractères que Brink cite comme étant communs à *Scalopocynodon* Brink 1960 et aux "Silphedestidae" sont des caractères de Scaloposauria, ainsi que nous l'avons vu plus haut. Et, de plus, si l'on considère la liste des caractères communs à *Scalopocynodon* Brink 1960 et aux "Silphedestoidae" et celle des caractères qui les différencient, indiquées par Brink (1960 a, p. 151–152), nous constatons que la dernière (paragraphes C et E) est deux fois plus longue que la première (paragraphe D) et, qu'en outre, elle comporte des caractères évolutifs importants pour la distinction de familles. Les différences sont donc plus importantes que les ressemblances.

IV–SITUATION DE PROTOCYNODON PARMI LES PROCYNOSUCHIDAE

Alors que Haughton et Brink (1954, p. 154–156) indiquent cinq genres sud-africains (*Galecranium* Broom 1948, *Galeophrys* Broom 1948, *Leavachia* Broom 1948, *Paracynosuchus* Broom 1940 et *Procynosuchus* Broom 1937) pouvant être inclus dans la famille des Procynosuchidae, Watson et Romer (1956, p. 62–63) leur adjoignent: un genre sud-africain, *Nanictosaurus* Broom 1936–*Nanictosuchus* Broom 1936 lui étant considéré comme synonyme, tandis que Haughton et Brink placent ces deux genres, maintenus séparés, parmi les Galesauridae–un spécimen est-africain, *Parathrinaxodon* Parrington 1936, et deux genres russes, *Dvinia* Amalitzky 1922 et *Permocynodon* Sushkin 1929. A cette liste, Mendrez (1966–67, p. 432) ajoute *Cyrbasiodon*.

Les Procynosuchidae étrangers à l'Afrique du Sud connus actuellement sont très différents des espèces autochtones: *Permocynodon* Sushkin 1929[32] d'U.R.S.S., est à la fois plus évolué et moins spécialisé que ces dernières. D'une part, il est plus évolué en raison de la présence d'une longue boîte cranienne, d'un palais secondaire complètement fermé, d'un dentaire très développé vers l'arrière–à grand processus coronoïde, à petite apophyse goniaque–, d'une lame réfléchie de l'angulaire, ou *lobus tympanicus* selon Sushkin (1929, p. 808), très réduite–ce qui est en contradiction avec la description de Lehman (1961, p. 162)–, et très détachée du reste de la

mandibule. D'autre part, il est moins spécialisé en raison de la présence d'un squamosal encore bas, et d'une barre postorbitaire peu épaisse. Ces deux derniers caractères seuls sont presque identiques chez *Permocynodon* Sushkin 1929 et *Protocynodon*. *Permocynodon* Sushkin 1929 possède en outre une symphyse mandibulaire dite en forme de "cuillère" qui semble lui être propre. Sa formule dentaire supérieure serait: 4 (ou 6) I lC 2M. *Dvinia* Amalitzky 1922 est uniquement représenté par quelques fragments qui ne peuvent servir ici à une comparaison.

Parathrinaxodon Parrington 1936, décrit par Parrington (1936, p. 132 et suiv., fig. 7 à 9), du Tanganyika, présente des barres sousorbitaires qui s'écartent largement; le spécimen aurait 6 I, et pas de précanine. Outre le palais secondaire bien fermé, il se rapproche de *Thrinaxodon* Seeley 1894 selon Parrington (1936, p. 136), et de *Permocynodon* Sushkin 1929 par de nombreux caractères.

Parmi les Procynosuchidae sud-africains, *Leavachia* Broom 1948 est le genre le mieux connu. Les différentes espèces de ce genre ont été décrites successivement par Broom (1948, p. 618–627, fig. 35–43), Broom et Robinson–sous le nom d'*Aelurodraco microps* (1948, p. 29–33, fig. 1 et 4; la figure 4 est sous-titrée *Whaitsia pricei, in errore*)–, Brink et Kitching (1951, p. 342–347, fig. 1–2), Brink et Kitching (1953, p. 314, fig. 1 et 2) et Brink (1963, p. 57–75, fig. 10–11). Il nous a, en outre, été possible d'observer certains spécimens au B.P.I. for Palaeontological Research, Johannesburg. De même, *Procynosuchus* Broom 1937 a été longuement décrit par Broom en 1937 (p. 314–315, fig. 14) et en 1938 (p. 279–287, fig. 1 à 7) puis par von Huene (1950, p. 124–125, fig. 59) et enfin par Brink et Kitching (1953, p. 314 et 316). Par contre, la description des autres genres est sommaire, ce qui, en plus du mauvais état de conservation de *Protocynodon*, limite les possibilités de comparaison. *Galecranium* Broom 1948 a été l'objet de deux brèves études, l'une de Broom (1948, p. 628–629, fig. 44A et B), l'autre de Brink et Kitching (1953, p. 314); quant à *Galeophrys* Broom 1948 et *Paracynosuchus* Broom 1940, ils ne sont connus que grâce à une note chacun; le premier genre a été créé par Broom en 1948 (p. 627–628, fig. 44 C et D), et le second par le même auteur en 1940 (p. 73, fig. 2 A et B). Enfin, *Cyrbasiodon* Broom 1931, représenté seulement par un maxillaire portant quatorze dents, a été décrit brièvement par Broom, en 1931 (p. 163–164) et en 1932 (p. 77, fig. 23 I à N) et l'aspect de ses dents rappelé par Mendrez (1966–67, p. 430–432, fig. A 1 à 3).

Protocynodon diffère de *Leavachia* Broom 1948, de *Galecranium* Broom 1948, et de *Galeophrys* Broom 1948, par un crâne relativement étroit, par un museau relativement long et une région temporale courte, ce qui le rapprocherait plutôt de *Paracynosuchus* Broom 1940 et de *Procynosuchus* Broom 1937.

De même, les orbites de *Protocynodon* paraissent nettement plus grandes que celles de *Leavachia* Broom 1948, de *Galecranium* Broom 1948 et de *Galeophrys* Broom 1948, légèrement plus grandes que celles de *Procynosuchus* Broom 1937 mais toutefois moins que celles de *Paracynosuchus* Broom 1940.

Le septomaxillaire de *Protocynodon* est étroit comme chez *Leavachia* Broom 1948, *Galecranium* Broom 1948 et *Procynosuchus* Broom 1937 (il n'est pas figuré chez les autres formes).

Le maxillaire de *Protocynodon* s'affine vers l'avant, comme chez *Leavachia* Broom 1948, *Galecranium* Broom 1948 et *Procynosuchus* Broom 1937, mais diffère de celui de *Cyrbasiodon* Broom 1931 dont la partie antérieure paraît tronquée. Cette région est endommagée chez *Galeophrys* Broom 1948 et semble l'être également chez *Paracynosuchus* Broom 1940, d'après la reconstruction de Broom (1940, fig. 2 B).

La grande surface des frontaux lui est particulière, mais le fait que la plus grande largeur de l'ensemble de ces os soit antérieure et que la suture fronto-nasale soit longue et en forme de W rapproche *Protocynodon* de *Galecranium* Broom 1948 et de *Galeophrys* Broom 1948.

Le préfrontal semble être moins réduit à l'avant chez *Protocynodon* que chez les autres genres.

L'ensemble préfrontal-postorbitaire est, au niveau des orbites, moins large que chez tous les autres Procynosuchidae d'Afrique du Sud.

L'orifice pinéal est à peu près à mi-longueur du pariétal, prise sur la ligne médiane, comme chez *Paracynosuchus* Broom 1940, alors que sa position est plus antérieure chez les autres genres. Les rapports entre les limites de l'orifice pinéal et le bord postérieur du postorbitaire sont, de ce fait, différents. Mais il ne semble pas qu'il faille accorder une grande importance à ce caractère.

Les crêtes ptérygoïdiennes sont orientées parasagittalement chez *Protocynodon* tandis que chez *Leavachia* Broom 1948 elles apparaissent obliques, leur région antérieure s'écartant de la ligne sagittale.

Les tabulaires semblent ne pas former la totalité du bord de la fosse posttemporale. Mais, d'une part, cette interprétation n'est pas certaine en raison du mauvais état de conservation de cette région et, d'autre part, il n'est pas sûr que ce caractère soit un bon critère intergénérique. En effet chez *Leavachia* Broom 1948, il a été possible d'observer deux types de dispositions de cette région: *Leavachia microps* (Broom et Robinson) 1948 (B.P.I.n°.F.226-B/M.8-B) présente une fosse posttemporale dont a peine les deux tiers sont bordés par le tabulaire tandis que cet os forme la totalité du bord de la fosse posttemporale chez *Leavachia duvenhagei* Broom 1948 (B.P. I. n°: F. 3748/M.357).

Le dentaire de *Protocynodon* est un peu plus long que celui de *Leavachia* Broom 1948 et nettement plus court que celui de *Paracynosuchus*

Broom 1940. La branche montante est moins élevée mais mieux individualisée que chez *Leavachia* Broom 1948.

La lame réfléchie de l'angulaire est moins détachée du reste de la mandibule que chez *Leavachia* Broom 1948; sa surface semble à la fois plus grande et plus sinueuse. Chez les autres Procynosuchidae, la surface de la lame réfléchie est réduite et très légèrement ondulée.

Le splénial est, chez *Protocynodon*, de bien moindre largeur que chez *Leavachia* Broom 1948; d'autre part, il ne participe pas au bord inférieur de la mandibule.

Si on tente de comparer la formule dentaire la plus probable de *Protocynodon* (5I 2pC IC 9PC) à celle des autres Procynosuchidae sud-africains—*Procynosuchus* Broom 1937, *Paracynosuchus* Broom 1940, *Leavachia* Broom 1948, *Galecranium* Broom 1948, *Galeophrys* Broom 1948 et *Cyrbasiodon* Broom 1931—, on constate que, chez ceux-ci, l'unanimité est loin d'être faite au sujet du nombre des dents, et en particulier de celles antérieures à la canine vraie, qu'elles soient incisives ou précanines. On peut résumer l'opinion des différents auteurs selon le schéma suivant (schéma dans lequel, pour faciliter les comparaisons, la nomenclature dentaire utilisée par ces auteurs a été modifiée en fonction de la distinction entre précanines—ou canines antérieures cf. Broom—, et canine vraie—ou canine principale, *ibid.*:

Procynosuchus Broom 1937	5–6 I	1 pC	1 C	10	PC	Broom, R. (1937, p. 315)
	6 I	1 pC	1 C	10	PC	*P. delaharpae* Broom, R. (1938) . . . . (p. 281)
	sans doute					
	6 I	1 pC	1 C	10 10	PC à gauche PC à droite	*P. rubidgei* Broom, R. (1938) . . . . (p. 285, fig. 5)
	6 I	1 pC	1 C	10	PC	Broom, R. (1948, p. 629)
	5 I	2 pC	1 C	10	PC	Brink, A. S. & Kitching, J. W., *P. rubidgei* (1953, p. 316)
	5 I	1 pC	1 C	10	PC	Haughton, S. H. & Brink, A. S. (1954, p. 156)
	5 I	2 pC	1 C	10	PC	Brink, A. S. (1963 b, p. 66)
Paracynosuchus Broom 1940	I	1 pC	1 C	7	PC	Broom, R. (1940, p. 73)
	perdues					
	5 ? I	1 pC	1 C	7	PC	Haughton, S. H. & Brink, A. S. (1954, p. 156)
Leavachia Broom 1948	6 I	2 pC	1 C	8	PC	Broom, R. (1948, p. 620 & 629)
	id.	*id.*	*id.*		*id.*	Brink, A. S. & Kitching, J. W. (1951, p. 342)
	5 I			8	PC	Brink, A. S. & Kitching, J. W. (1953, p. 313)
	5 I	2 pC	1 C	8	PC	Haughton, S. H. & Brink, A. S. (1954, p. 155)
	5 I	2 pC	1 C	10 environ, du fait de la variation de ce nombre selon l'âge.	PC	Brink, A. S., (1963 b, p. 59)
Galeophrys Broom 1948	6 I	2 pC	1 C	9	PC	Broom, R. (1948, p. 628 & 629)
	id.	*id.*	*id.*		*id.*	Brink, A. S. & Kitching, J. W. (1951, p. 342, 343 & 346)
	id.	*id.*	*id.*		*id.*	Haughton, S. H. & Brink, A. S. (1954, p. 155)

Galecranium Broom 1948	6 I	2 pC	1 C 11 PC	Broom, R. (1948, p. 629)
	pratiquement certaines mais les 4 premières sont perdues			
	5 I	2 pC	1 C 11 PC	Brink, A. S. & Kitching, J. W. (1953, p. 314)
	(5?) 6 I	2 pC	1 C 11 PC	Haughton, S. H. & Brink, A. S. (1954, p. 154)
Cyrbasiodon Broom 1931	–	–	(1?)C 11(12?) PC	Broom, R. (1931, p. 164)
	–	–	11 dents, mais deux sont probablement perdues	Broom, R. (1932, p. 77)
	–	3 pC	1 C 10 PC	Mendrez, C. H. (1966–67, p. 430)

Tandis que les Procynosuchidae non sud-africains–*Dvinia* Amalitzky 1922, *Permocynodon* Sushkin 1929 et *Parathrinaxodon* Parrington 1936–paraissent former un groupe caractérisé par l'absence de précanine, il semble que, malgré les incertitudes qui règnent au sujet des formules dentaires des genres sud-africains, on puisse répartir ces derniers en trois groupes. Le premier groupe–formé par *Procynosuchus* Broom 1937 et *Paracynosuchus* Broom 1940–ne possède qu'une précanine, selon l'avis le plus général. Le second–formé par *Leavachia* Broom 1948, *Galeophrys* Broom 1948 et *Galecranium* Broom 1948–possède deux précanines. Enfin, le troisième, représenté par un seul genre–*Cyrbasiodon* Broom 1931–possède trois précanines. Par la présence probable de deux précanines, *Protocynodon* serait à rapprocher du second groupe. Le nombre de ses postcanines, entrant dans la marge de variation du groupe, ne s'oppose pas à cette suggestion.

Il n'est pas impossible qu'au cours de l'évolution des Procynosuchidae, le nombre de leurs précanines diminue de trois à zéro, la canine vraie devenant alors–comme chez les mammifères–la première dent maxillaire. Cependant, les relations entre les quatre groupes cités ci-dessus et leurs positions stratigraphiques respectives, tout comme leur anatomie, sont bien trop mal connues, pour permettre de conclure à une filiation, plutôt qu'à une simple variation.

Brink et Kitching (1951, p. 343) considéraient que le nombre de postcanines changeait avec l'âge, mais que le nombre d'incisives et de canines (*s.l.*) pouvait servir à distinguer différents genres. Si le nombre de canines–ou plutôt de précanines–semble contribuer à établir une discrimination, le nombre d'incisives ne paraît guère utilisable comme caractère distinctif. En effet, à l'intérieur d'un même genre, et ce pour tous les genres de Procynosuchidae autres que *Galeophrys* Broom 1948, le nombre des incisives varie selon les auteurs. Seule une révision de cette famille permettra donc de reconnaître ou non une valeur discriminative à ce caractère.

L'ensemble des caractères cités plus haut, tout particulièrement les grandes dimensions des frontaux et de la lame réfléchie de l'angulaire, font qu'à ce jour *Protocynodon* peut être considéré comme un genre distinct des autres Procynosuchidae.

CONCLUSIONS

Au cours de cette nouvelle étude de *Protocynodon*, dont le type est l'unique spécimen connu, nous avons été amené à conclure qu'il s'agissait d'un Cynodonte et non pas d'un Scaloposaure. L'appartenance de *Protocynodon* aux Procynosuchidae plutôt qu'aux Silphedestidae semble également indiscutable. A l'intérieur de la famille des Procynosuchidae, *Protocynodon* apparaît actuellement comme un genre valable. Une comparaison plus poussée avec les autres Procynosuchidae ne sera possible que lorsque l'étude de ces derniers sera complétée et le degré de variabilité de certains caractères, et par suite leur valeur discriminative, connus.[33]

REMERCIEMENTS

J'ai le plaisir de remercier Monsieur le Professeur G. Olivier qui, en m'autorisant à effectuer ce séjour en Afrique du Sud, a rendu possible cette étude. Ma reconnaissance va également à Messieurs les Drs. A. S. Brink et S. H. Haughton pour l'aimable accueil qu'ils m'ont réservé au Bernard Price Institute for Palaeontological Research de Johannesburg. Il semble difficile de jamais remercier suffisamment Mr. J. W. Kitching pour son aide inlassable. Que Monsieur le Professeur J. P. Lehman, à qui je suis redevable de mon envoi en Mission en Afrique du Sud, et qui, par ses conseils et ses encouragements, comme par les avantages matériels dont j'ai bénéficié dans son laboratoire, a grandement facilité ce travail, trouve ici l'expression de ma

gratitude. Mes vifs remerciements vont à Mademoiselle J. Crapart pour la très bonne illustration de ce texte, à Mademoiselle G. Génisson pour son aide bibliographique ainsi qu'à Monsieur D. Serrette pour le tirage des photographies.

BIBLIOGRAPHIE

ATTRIDGE, J., (1956). The morphology and relationships of a complete Therocephalian skeleton from the *Cistecephalus* Zone of South Africa. *Proc. R. Soc. Edinb.* B, **66**, 59–93.

BRINK, A. S., (1951). Studies of some Karroo Reptiles. 1) Some Small Cynodonts. *S. Afr. J. Sci.* 47, 338–342.

——— & KITCHING, J. W., (1951). On *Leavachia* a Procynosuchid Cynodont from the Middle *Cistecephalus* zone. (Studies of Karroo Reptiles. II). *S. Afr. J. Sci.* 47, 342–347.

——— & KITCHING, J. W., (1953). On *Leavachia duvenhagei* and some other Procynosuchids in the Rubidge collection. *S. Afr. J. Sci.* 49, 313–317.

———, (1960a). A new type of primitive Cynodont. *Palaeont. afr.* 7, 119–154.

———, (1960b). On some small Therocephalians. *Paleont. afr.* 7, 155–182.

———, (1963a). On *Bauria cynops* Broom. *Palaeont. afr.* 8, 39–56.

———, (1963b). A new skull of the Procynosuchid Cynodont *Leavachia duvenhagei* Broom. *Paleont. afr.* 8, 57–75.

————, (1965). A new Ictidosuchid (Scaloposauria) from the *Lystrosaurus*-zone. *Palaeont. afr.* 9, 129–138.

BROOM, R., (1911). On the structure of the skull in Cynodont reptiles. *Proc. zool. Soc. London*, 893–925.

———, (1931). Notices on some genera and species of Karroo fossil Reptiles. *Rec. Albany Mus.* 4, 161–166.

———, (1932). *The Mammal-like Reptiles of South Africa and the origin of Mammals*, 1–376, 111 fig., London, Witherby.

———, (1937). A Further Contribution to our Knowledge of the Fossil Reptiles of the Karroo. *Proc. zool. Soc. London*, **B**, **107**, 299–318.

———, (1938). The origin of the Cynodonts. *Ann. Transv. Mus.* 19, 279–288.

———, (1940). Some new Karroo Reptiles from the Graaff-Reinet District. *Ann. Transv. Mus.* **20**, 71–81.

———, (1948). A contribution to our Knowledge of the Vertebrates of the Karroo Beds of South Africa. *Trans. R. Soc. Edinb.* **61**, 577–629.

——— & ROBINSON, J. T., (1948). On some new types of small carnivorous Mammal-like Reptiles. *in*: Robert Broom Commemorative Volume, 29–44, 7 fig., Capetown, Royal Society of South Africa.

———, (1949). New fossil reptile genera from the Bernard Price collection. *Ann. Transv. Mus.* 21, 187–194.

COX, C. B., (1967). Synapsida, *in*: APPLEBY, R. M., CHARIG, A. J., COX, C. B., KERMACK, K. A. & TARLO, L.B.H., *The Fossil Record, a symposium with documentation.* Chap. 28, Reptilia, 718–724, 1 fig., Geological Society of London.

CROMPTON, A. W., (1955a). A revision of the Scaloposauridae with special reference to kinetism in this family. *Navor. Nas. Mus., Bloemfontein*, 1, 149–183.

———, (1955b). On some triassic Cynodonts from Tanganyika. *Proc. zool. Soc. London.* **B**, **125**, 617–669.

———, (1958). The cranial morphology of a new genus and species of Ictidosauria. *Proc. zool. Soc. London.* **B**, **130**, 183–216.

———, (1963). Tooth replacement in the cynodont *Thrinaxodon liorhinus* Seeley. *Ann. S. Afr. Mus.* 46, 479–521.

DE BEER, G. R., (1937). *The development of the vertebrate skull*, 1–546, Oxford, Clarendon Press.

DEVILLERS, C., (1961). Origine de l'oreille moyenne des Mammifères, *in*: PIVETEAU, J., *Traité de Paléontologie*, 6, (1), 371–407, fig. 17–48, Paris, Masson et cie.

HAUGHTON, S. H., (1922). On some Upper Beaufort Therapsida. *Trans. R. Soc. S. Afr.* 10, 299–307.

——— & BRINK, A. S., (1954). A bibliographical list of Reptilia from the Karroo beds of Africa. *Palaeont. afr.* 2, 1–187.

HUENE, F. von, (1925). Die Südafrikanische Karrooformation als geologisches und faunitisches Lebensbild. *Fortschr. Geol. Paläont.* 12, 1–124.

————, (1940). Die Saurier der Karroo–Gondwana–und werwandten Ablagerungen in faunitischer, biologischer und phylogenetischer Hinsicht. *Neues Jb. Geol. Paläont. Abh.* 83, 246–347.

———, (1948). Short review of the lower tetrapods, *in*: Robert Broom Commemorative Volume, 65–106, 4 fig., Capetown, Royal Society of South Africa.

————, (1950). Die Theriodontier des ostafrikanischen Ruhuhugebietes, in der Tübinger Sammlung. *Neues Jb. Geol. Paläont. Abh.* 92, 47–136.

———, (1956). *Paläontologie und Phylogenie der niederen Tetrapoden*, i–xii + 1–716, 690 fig., Jena, G. Fischer.

KUHN, O., (1937). *Fossilium catalogus.* I. Animalia. Pars 71, Cotylosauria et Theromorpha, 1–209, 's-Gravenhage, Junk.

———, (1961). *Die Familien der rezenten und fossilen Amphibien und Reptilien*, 1–79, 1 fig., Bamberg, Meisenbach.

———, (1964). Ungelöste Probleme der Stammesgeschichte der Amphibien und

Reptilien. *Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ.* 118/119 Jahrg. 293–325.
———, (1965a). *Fossilium catalogus*. I. Animalia. Pars 110, Therapsida (Suppl. 1), 1–220, 's-Gravenhage, Junk.
———, (1965b). Der Stammbaum der Wirbeltiere und die Makroevolution. *Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ.*, 120 Jahrg. 268–298.
———, (1966). *Die Reptilien*, 154 p., 33 fig., Krailling bei München, Oeben.
LEHMAN, J. P., (1961). Cynodontia–Bauriamorpha, *in*: PIVETEAU, J., Traité de Paléontologie, 6, (1), 140–191, 37 fig.; 246–270, 15 fig., Paris, Masson et cie.
LESSERTISSEUR, J. & SIGOGNEAU, D., (1965). Sur l'acquisition des principales caractéristiques du squelette des mammifères. *Mammalia* 29, 95–168.
MENDREZ, C. H., (1966). Sur quelques critères de distinction entre Thérocéphales et Cynodontes. *In: Colloques int. Cent. natn. Rech. scient.* 163, Paris 6–11 juin 1966. Problèmes actuels de Paléontologie (Evolution des Vertébrés) 429–437.
OLSON, E. C., (1944). Origin of mammals based upon cranial morphology of the Therapsid suborders. *Geol. Soc. Amer. Spec. Pap.* 55, 1–136.
PARRINGTON, F. R., (1933). On the cynodont reptile *Thrinaxodon liorhinus* Seeley. *Ann. Mag. nat. Hist.* (10) 11, 16–24.
———, (1934). On the cynodont genus *Galesaurus*, with a note on the functional significance of the changes in the evolution of the Theriodont skull. *Ann. Mag. nat. Hist.* (10) 13, 38–67.
———, (1935). A note on the parasphenoid of the cynodont *Thrinaxodon liorhinus* Seeley. *Ann. Mag. nat. Hist.* (10) 16, 399–401.
———, (1936). On the tooth replacement in Theriodont Reptiles. *Phil. Trans. R. Soc.* B, 226, 121–142.
RIGNEY, H., (1938). The morphology of the skull of a young *Galesaurus planiceps* and related forms. *J. Morph.*, 63, 491–529.
ROMER, A. S., (1956). *Osteology of the Reptiles*, 1–772, 247 fig., Chicago, The University of Chicago Press.
SIGOGNEAU, D., (1963). Note sur une nouvelle espèce de Scaloposauridae. *Palaeont. afr.* 8, 13–37.
SUSHKIN, P. P., (1927–1929). *Permocynodon*, a Cynodont Reptile from the Upper Permian of Russia. *Xe Congr. Zool. Intern. Budapest*, Séance du 8 Sept. 1927, sec. 4, 804–808, 4 fig.
———, (1935). *Permocynodon*, a cynodont reptile from the Upper Permian of Russia. *Trudy paleozool. Inst. Akad. Nauk. S.S.S.R.* 4, 49–52. (en russe; résumé en anglais).
V'JUŠKOV, B. P., (1964). Scylacosauroidea (=Therocephalia) et Ictidosuchoidea (=Bauriamorpha), *in*: ORLOV, Ju. A., Osnovy Paleontologii, 15, pp. 275–280, 9 fig.; pp. 280–284, 9 fig., Izdatel. Nauka, Moscou.
WATSON, D. M. S., (1911). The skull of *Diademodon* with notes on these of some other cynodonts. *Ann. Mag. nat. Hist.* (8) 8, 293–330.
———, (1913). Further notes on the skull, brain, and organs of special sense of *Diademodon* *Ann. Mag. nat. Hist.* (8) 11, 217–221.
———, (1931). On the Skeleton of a Bauriamorph Reptile. *Proc. zool. Soc. London*, 1163–1205.
——— & ROMER, A. S., (1956). A classification of Therapsid Reptiles. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.* 114, 1–89.

NOTES

[1] Cf. Brink et Haughton, (1954, p. 194); ceci est confirmé par une information *in litteris* 2/2/1968 de Kitching, J. W. et infirmerait l'assertion de Broom, (1949, p. 192), indiquant que le spécimen avait été trouvé à Elim, Burghersdorp district par Ben Kitching.

[2] *Précanines*: dents situées sur le maxillaire à l'avant de la canine vraie; tandis que cette dernière est longue et en forme de croc, les précanines sont le plus souvent de taille réduite et incisiformes.

[3] L'observation du contact entre nasal et lacrymal est ici en contradiction avec l'observation de Broom, qui (p. 192, fig. 5) représente au contraire un contact entre préfrontal et maxillaire. Ceci a déjà été discuté dans une précedente note (Mendrez, 1966–67, p. 432, fig. B).

[4] *Angle goniaque*: angle postéro-inférieur du dentaire formé par le bord ventral de la branche horizontale et le bord postérieur de la branche montante.

[5] *Précanines*: cf. définition ci dessus.[2]

[6] Il faut remarquer que (p. 183), dans un tableau illustrant la phylogénie des reptiles primitifs, Watson, emploie le mot "Bauriasauria" pour, apparemment, regrouper Bauridae et *Pachygenelus* Watson 1913, mais il ne semble ni le définir ni l'utiliser ailleurs: ce serait donc un *nomen nudum*

[7] 1922, p. 306.

[8] Il est maintenant notoire que cette description des molaires n'est plus valable, mais, en 1932, seule la face "labiale" des dents avait été étudiée.

[9] Brink considère comme "*canines*" la dent plus ou moins caniniforme et toutes les dents qui la précèdent sur le maxillaire, tandis que Watson et Romer réservent ce nom à la seule dent maxillaire caniniforme.

[10] Intrication qui a conduit Lessertisseur et Sigogneau, en 1965 à préciser, dans le tableau de la p. 96, que le terme de Bauriamorpha était employé à la fois au sens strict et au sens large.

[11] Ceci est à peine esquissé dans les familles primitives, mais très accentué dans les autres.

[12] Brink, (1965) ne précise pas s'il inclut les Nanictidopsidae et les Silpholestidae dans la famille des Scalopsauridae bien que l'impression en soit donnée par son texte.

[13] En réalité la fosse temporale semble avoir un aspect assez variable à l'intérieur de chaque groupe.

[14] Des études postérieures du même auteur (1963 b) montrent que cette fosse existe chez les Procynosuchidae.

[15] Considérés comme tels, sauf par Broom, (1932), mais très grands chez un nouveau spécimen de *Notictosaurus luckhoffi* Broom 1936 (B.P.I., n°: F.3892), Cynodonte galesauridé étudié par Brink en 1965 (p. 113). Le degré de variabilité du lacrymal chez les Cynodontes serait à préciser. Broom (1932) considère que le lacrymal des Cynodontes est toujours bien développé sur la face. Cette apparence semble souvent être plus en relation avec la réduction de la région antérieure du préfrontal qu'avec une élongation du lacrymal.

[16] Il semble qu'il y ait une contradiction partielle à ce sujet entre Watson et Romer (1956, p. 61) pour qui les postorbitaires "... do not meet the squamosals above the temporal fenestrae" et Attridge (1956, p. 73) selon lequel "Postorbital and squamosal meet in most genera". Il faut probablement comprendre qu'il s'agit dans cette dernière citation du contact secondaire entre postorbitaire et squamosal.

[17] De toute facon, Brink (même référence) conclut: "... (the) preparietal, a feature which has proved in the past to have no diagnostic value whatsoever".

[18] Moins cependant que celui des Scaloposauria.

[19] De faible développement cependant chez les formes primitives.

[20] Marqués d'un astérisque dans le tableau comparatif.

[21] Caractères apparemment constants chez les Thérocéphales et les Cynodontes; variables chez les Gorgonopsiens (communication personnelle de Sigogneau) parmi lesquels des spécimens de grande taille présentent un contact préfronto-postorbitaire, tandis que de petits spécimens possèdent un frontal participant au bord susorbitaire.

[22] L'aspect des arcades zygomatiques aurait donc dans les deux groupes une valeur évolutive différente.

[23] Voir note[22].

[24] La partie postérieure du palais est cependant visible et paraît être de type Cynodonte chez *Silphedestes* Broom 1949. (Ceci a été confirmé récemment par Battail, communication orale, janvier 1969).

[25] Cependant le spécimen B.P.I. n°: F.995/M. 239, considéré par Brink comme proche de *Silphedocynodon* Brink 1951, présente ce contact de façon très nette. Il semble qu'il en soit de même chez *Silphedestes* Broom 1949. Cette région est moins bien conservée chez le type de *Silphedocynodon* Brink 1951.

[26] et[27] Et d'après les figures 1–2–3 p. 338, 339 et 340 (*in* Brink 1951).

[28] Mais *Leavachia* Broom 1948 possède 5 incisives (Brink, 1963 b, p. 61, fig. 10).

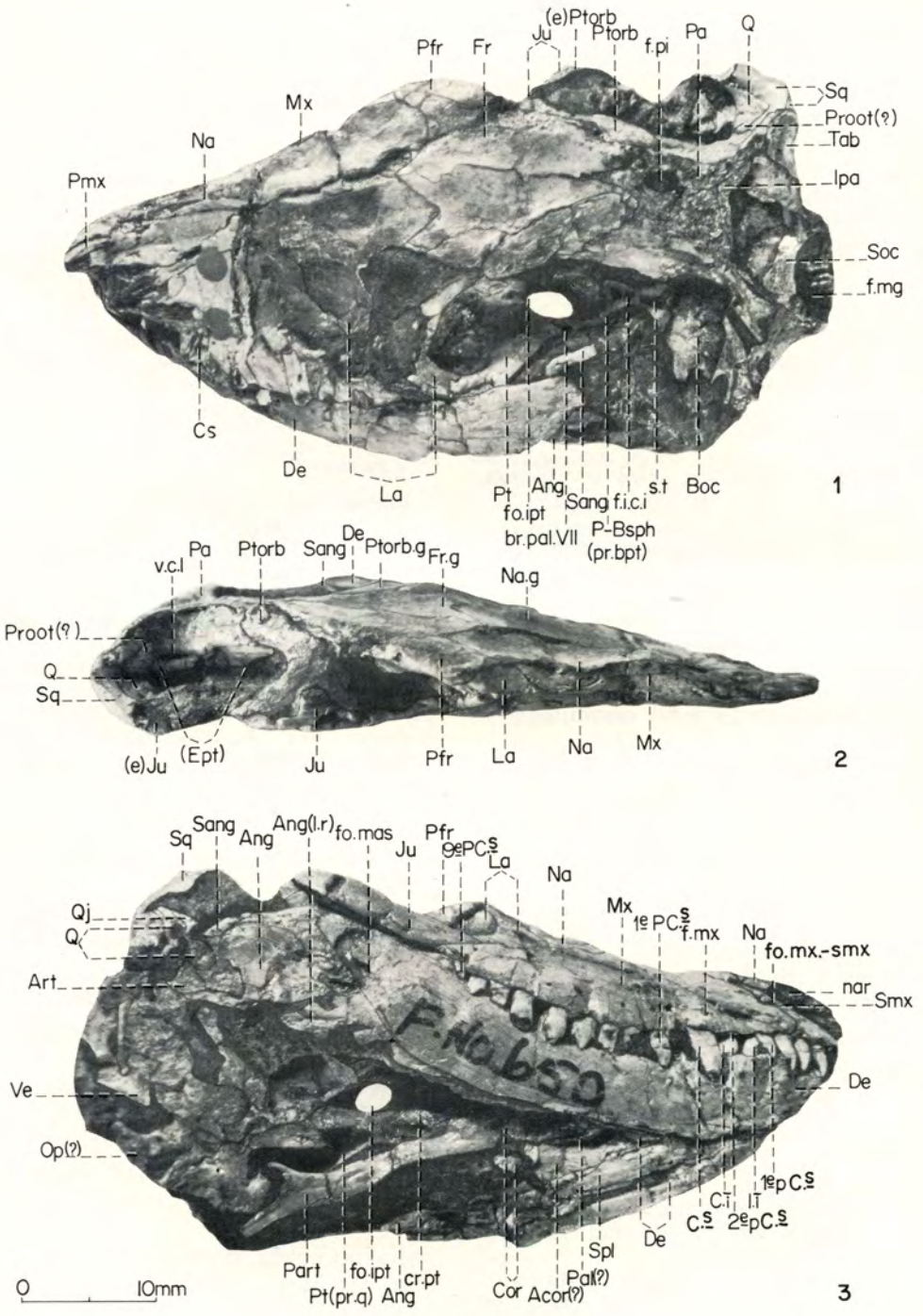
[29] Selon Parrington (1936, fig. 8, p. 134), *Parathrinaxodon* Parrington 1936 ne possède pas de précanine, et Mendrez, (1966–1967, p. 430) a observé la présence de trois précanines chez *Cyrbasiodon boycei* Broom 1931.

[30] Voir note[25].

[31] Emendation proposée.

[32] Sushkin (1929, p. 804–808, fig. 1 à 4; la fig. 2 est sens dessus dessous). *Ibid.* (1935, p. 49–52, pl. 1).

[33] Tandis que cet article était sous presse, Kitching (dans une communication orale du 4/2/1972) indiquait qu' "il était arrivé aux mêmes conclusions dans ses notes de terrain et sa liste de localités de fossiles du Karroo (1963, non publié) et que Hopson et lui-même à la suite de leur révision des Procynosuchidae (1971, sous presse) considéraient le spécimen étudié ci-dessus comme étant un jeune *Procynosuchus*".



PLANCHE

Protocynodon pricei Broom 1949

Fig. 1 — face dorsolatérale gauche
Fig. 2 — vue "latérale" droite
Fig. 3 — face ventrolatérale droite

Acor(?),	antécoronoïde (?);
Ang,	angulaire;
Ang (l.r),	angulaire (lame réfléchie);
Art,	articulaire;
Boc,	basioccipital;
br.pal. VII,	passage (?) de la branche palatine du VII;
Cs̄,	canine supérieure;
Cī,	canine inférieure;
Cor,	coronoïde;
cr.pt,	crête ptérygoïdienne;
De,	dentaire;
(e)Ju,	empreinte du jugal;
(Ept),	limites d'insertion de l'épiptérygoïde;
(e)Ptorb,	empreinte du postorbitaire;
f.i.c.i,	foramen interne de la carotide interne (= foramen antérieur du canal de la carotide interne);
f.mg,	foramen magnum;
f.mx,	foramen maxillaire;
f.pi,	foramen pinéal;
fo.mx.-smx,	fosse maxillo-septomaxillaire;
fo.ipt,	fosse interptérygoïdienne;
fo.mas,	fosse massétérienne;
Fr,	frontal;
Fr.g,	frontal gauche;
Iī,	dernière incisive inférieure;
Ipa,	interpariétal;
Ju,	jugal;
La,	lacrymal;
Mx,	maxillaire;
Na,	nasal;
Na.g,	nasal gauche;
nar,	narine;
Op(?),	opisthotique (?);
Pa,	pariétal;
Pal(?),	palatin (?);
Part,	préarticulaire;
P–Bsph (pr.bpt),	complexe parabasisphénoïde (processus basiptérygoïde);
1ère pCs̄,	première précanine supérieure;
2ème pCs̄,	deuxième précanine supérieure;
1ère PCs̄,	première postcanine supérieure;
9ème PCs̄,	neuvième postcanine supérieure;
Pfr,	préfrontal;
Pmx,	prémaxillaire;
Proot?,	prootique ?;
Pt,	ptérygoïde;
Pt (pr.q),	ptérygoïde (processus carré);
Ptorb,	postorbitaire;
Ptorb.g,	postorbitaire gauche;
Q,	carré;
Qj,	quadratojugal;
Sang,	susangulaire;
Smx,	septomaxillaire;
Soc,	supraoccipital;
Spl,	splénial;
Sq,	squamosal;
s.t,	selle turcique;
Tab,	tabulaire;
Ve,	vertèbre;
v.c.l,	gouttière de la veine *capitis lateralis*.

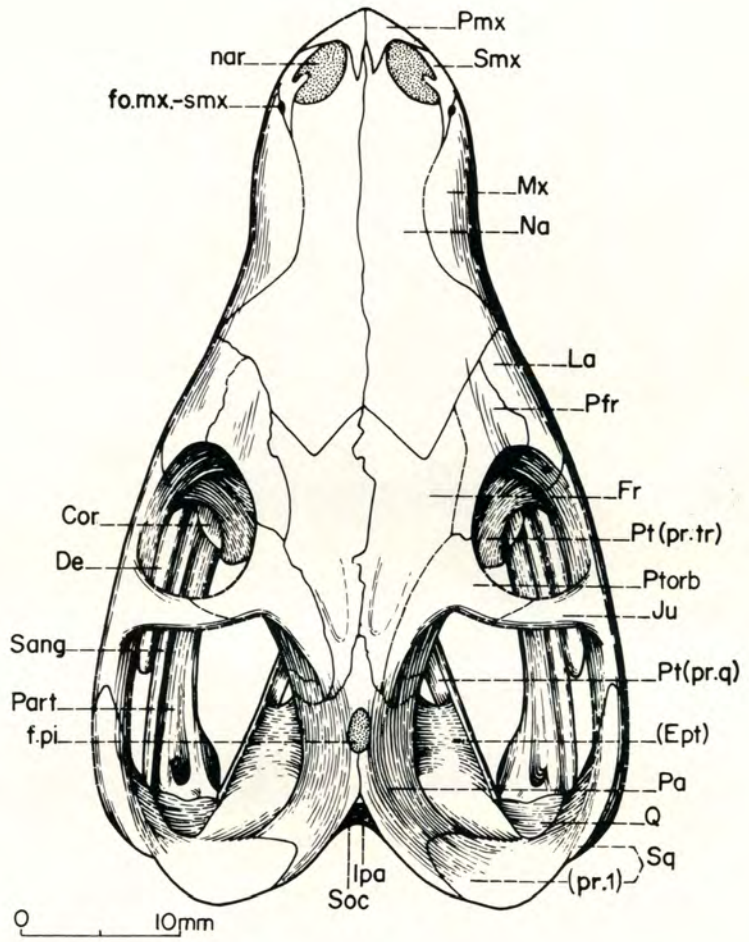


Fig. 1 – *Protocynodon pricei* Broom 1949: reconstitution du crâne en vue dorsale (x 2)

Cor,	coronoïde;
De,	dentaire;
(Ept),	emplacement de l'épiptérygoïde;
f.pi,	foramen pinéal;
Fr,	frontal;
fo.mx.-smx,	fosse maxillo-septomaxillaire;
Ipa,	interpariétal;
Ju,	jugal;
La,	lacrymal;
Mx,	maxillaire;
Na,	nasal;
nar,	narine;
Pa,	pariétal;
Part,	préarticulaire;
Pfr,	préfrontal;
Pmx,	prémaxillaire;
Pt (pr.q),	ptérygoïde (processus carré);
Pt (pr.tr),	ptérygoïde (processus transverse);
Ptorb,	postorbitaire;
Q,	carré;
Sang,	susangulaire;
Smx,	septomaxillaire;
Soc,	supraoccipital;
Sq,	squamosal, (*pr.1*, processus dorsal);

.....: limite du fragment osseux restant
---------: limite de l'os reconstitué } *(postorbitaire)*

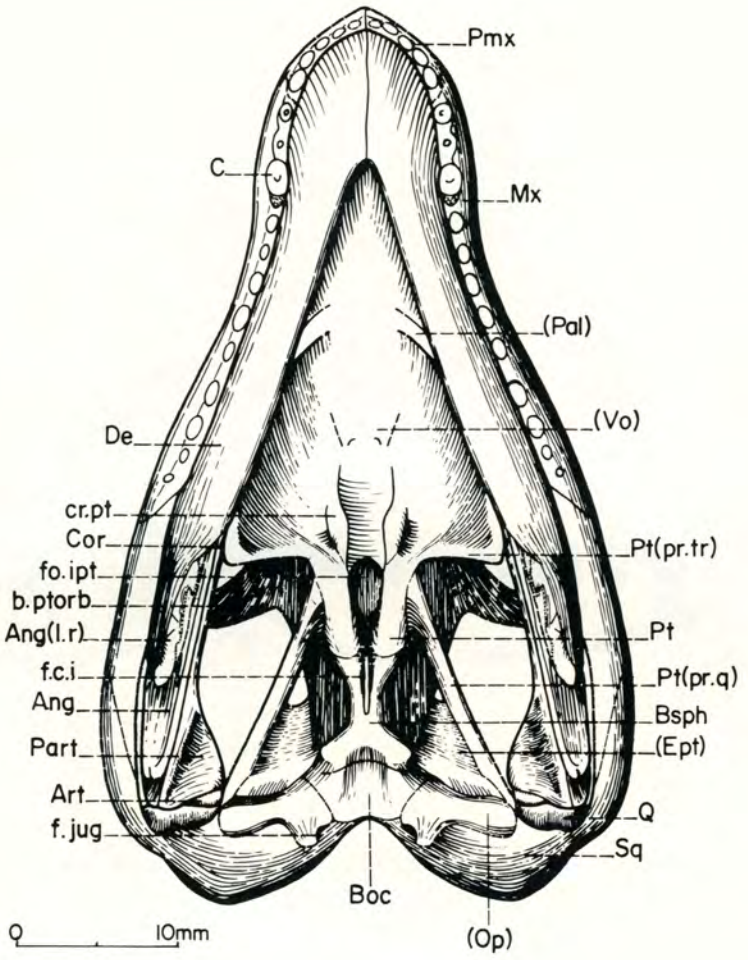


Fig. 2 – *Protocynodon pricei* Broom 1949: reconstitution du crâne en vue ventrale (x2)

Ang,	angulaire;
Ang (l.r),	angulaire (lame réfléchie);
Art,	articulaire;
b.ptorb,	barre postorbitaire;
Bsph,	basisphénoïde;
Boc,	basioccipital;
C,	canine;
Cor,	coronoïde;
cr.pt,	crête ptérygoïdienne;
De,	dentaire;
(Ept),	emplacement de l'épiptérygoïde;
f.c.i,	foramen de la carotide interne;
fo.ipt,	fosse interptérygoïdienne;
(f.jug),	foramen jugulaire;
Mx,	maxillaire.
(Op),	opisthotique;
(Pal),	palatin;
Part,	préarticulaire;
Pmx,	prémaxillaire;
Pt,	ptérygoïde;
Pt(pr.q),	ptérygoïde (processus carré);
Pt(pr.tr),	ptérygoïde (processus transverse);
Q,	carré;
Sq,	squamosal, (*pr.1*, processus dorsal);
(Vo),	vomer;

.....: *limite du fragment osseux restant*
---: *limite de l'os reconstitué.*
} *(lame réfléchie de l'angulaire)*

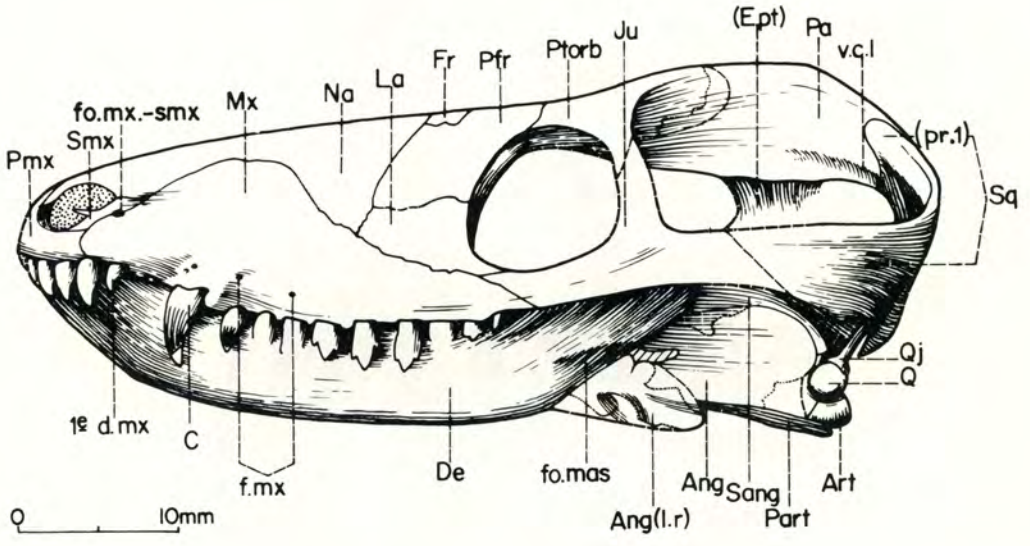


Fig. 3 — *Protocynodon pricei* Broom 1949: reconstitution du crâne en vue latérale (x 2)

Ang,	angulaire;
Ang (l.r),	angulaire (lame réfléchie);
Art,	articulaire;
De,	dentaire;
1ère d.mx,	première dent maxillaire;
fo.mas,	fosse massétérienne;
f.mx,	foramen maxillaire;
Fr,	frontal;
fo.mx.–smx,	fosse maxillo–septomaxillaire;
(Ept),	épiptérygoïde;
Ju,	jugal;
La,	lacrymal;
Mx,	maxillaire;
Na,	nasal;
Pa,	pariétal;
Part,	préarticulaire;
Pfr,	préfrontal;
Pmx,	prémaxillaire;
Ptorb,	postorbitaire;
Q,	carré;
Qj,	quadratojugal;
Sang,	susangulaire;
Smx,	septomaxillaire;
Sq,	squamosal;
v.c.l,	gouttière de la veine *capitis lateralis;*

.....: *limite du fragment osseux restant*
--------: *limite de l'os reconstitué* } *(angulaire et postorbitaire)*

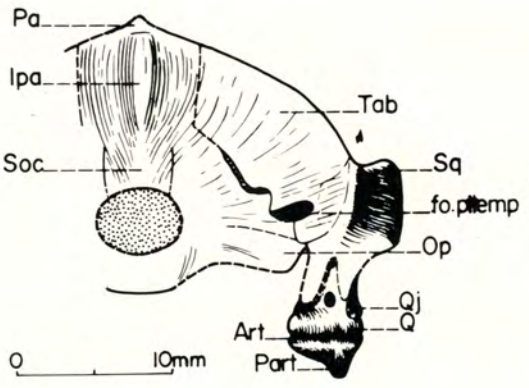


Fig. 4 — *Protocynodon pricei* Broom 1949: reconstitution du crâne en vue occipitale (x2)

Art,	articulaire;
fo.pttemp,	fosse posttemporale;
Ipa,	interpariétal;
Op,	opisthotique;
Pa,	pariétal;
Part,	préarticulaire;
Q,	carré;
Qj,	quadratojugal;
Soc,	supraoccipital;
Sq,	squamosal;
Tab,	tabulaire.

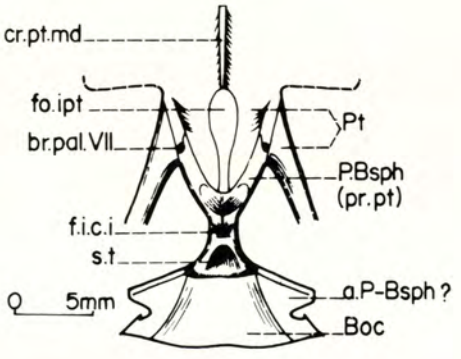


Fig. 5 — *Protocynodon pricei* Broom 1949: reconstitution de la face dorsale de la base de l'endocrâne (x 2)

a.P–Bsph ?,	aile du complexe parasphénoide–basisphénoïde ? ;
Boc,	basioccipital;
br.pal. VII,	passage (?) de la branche palatine du VII;
cr.pt.md,	crête ptérygoïdienne médiodorsale;
f.i.c.i,	foramen interne de la carotide interne (= foramen antérieur du canal de la carotide interne);
fo.ipt,	fosse interptérygoïdienne;
P–Bsph (pr.bpt),	complexe parashénoïde–basisphénoïde (processus basiptérygoïde);
Pt,	ptérygoïde;
s.t,	selle turcique.

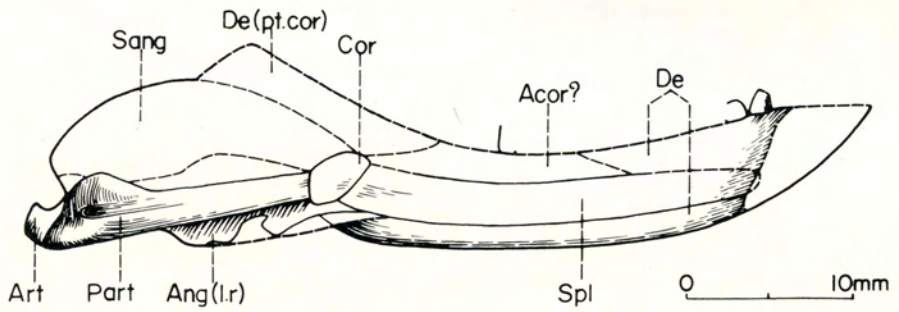


Fig. 6 — *Protocynodon pricei* Broom 1949: reconstitution de la mandibule en vue mésiale (x 2)

Acor?,	antécoronoïde? ;
Ang (l.r),	angulaire (lame réfléchie);
Art,	articulaire;
Cor,	coronoïde;
De,	dentaire;
De (pr.cor),	dentaire (processus coronoïde);
Part,	préarticulaire;
Sang,	susangulaire;
Spl,	splénial.