

Second Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Jadwisin 1981

BERNARD BATAIL

LA PHYLOGÉNIE DES CYNODONTES GOMPHODONTES

BATAIL, B.: La phylogénie des Cynodontes gomphodontes. *Acta Palaeont. Polonica*, 28, 1—2, 19—30, 1983.

L'étude anatomique des formes du sommet du Trias inférieur amène à considérer que les Cynodontes gomphodontes comportent deux lignées principales dérivant d'un ancêtre commun, une lignée conduisant aux Traversodontidae, et une lignée conduisant aux Diademodontidae et Trirachodontidae.

Mots clés: Cynodontes, Trias.

The anatomical study of Late Early Triassic forms leads to consider that the gomphodont cynodonts are split into two major lineages deriving from a common ancestor, one lineage comprising the Traversodontidae, and the other comprising the Diademodontidae and Trirachodontidae.

Key words: cynodonts, Triassic.

Bernard Batail, *Muséum National d'Histoire Naturelle, Institut de Paléontologie, 8, Rue de Buffon, 75005 Paris, France. Reçu: avril 1982.*

INTRODUCTION

Parmi les Cynodontes, on regroupe sous le nom de gomphodontes un ensemble de formes dont les postcanines, élargies, développent des rapports d'occlusion complexes. On sait en effet que, chez les Cynodontes primitifs ainsi que chez les formes carnivores, la denture inférieure occupait, à l'occlusion, une position interne par rapport à la denture supérieure; chez les Cynodontes gomphodontes, en revanche, les faces occlusales des postcanines supérieures et inférieures entraient largement en contact, et pouvaient donc assurer la mastication des aliments.

Les auteurs modernes s'accordent à reconnaître trois groupes parmi les Cynodontes gomphodontes. Selon les classifications, ces trois groupes sont considérés soit comme des familles indépendantes, les Diademodontidae, Trirachodontidae et Traversodontidae (Crompton 1972a), soit comme des sous-familles des Diademodontidae, les Diademodontinae, Trirachodontinae et Traversodontinae (Hopson et Kitching 1972); c'est la première de ces options qui a été choisie ici.

La conception la plus communément répandue consiste à admettre une étroite parenté entre Diademodontidae et Trirachodontidae, et à considérer les Traversodontidae comme dérivant de Diademodontidae. C'est ce qui ressort, par exemple, du schéma phylogénétique proposé par Crompton (1972a: fig. 1), ou bien encore de la classification des Cynodontes présentée par Hopson et Kitching (1972: 76—80). Dans les deux cas, les auteurs ont eu tendance à opposer les Diademodontidae et Trirachodontidae — regardés comme primitifs — aux Traversodontidae, considérés comme évolués. On peut cependant contester le bien-fondé de cette appréciation, qui semble reposer au moins en partie sur l'illusion que les Traversodontidae succèdent chronologiquement aux Diademodontidae. Or, s'il est vrai que les Traversodontidae subsistent et se diversifient bien au-delà de l'extinction des autres Cynodontes gomphodontes, il n'en reste pas moins que leurs premiers représentants connus sont contemporains des premiers Diademodontidae et Trirachodontidae (Bonaparte 1978). C'est pourquoi l'objet principal du présent article est de remettre en question les parentés phylogénétiques des trois groupes de Cynodontes gomphodontes, en s'appuyant sur l'analyse comparée des caractères anatomiques de leurs représentants les plus primitifs, tous datés du sommet du Trias inférieur.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE ET STRATIGRAPHIQUE DES GENRES DE CYNODONTES GOMPHODONTES

Les Diademodontidae

Ils sont largement dominés par le genre *Diademodon*, qui est particulièrement abondant dans la zone à *Cynognathus* d'Afrique du Sud (sommet du Trias inférieur, Formation de Burgersdorp, Groupe de Beaufort), et qui persiste au début du Trias moyen, en Namibie dans la Formation d'Omingonde, et en Zambie dans la Formation de Ntawere (Keyser 1973; Brink 1963). D'autres genres ont été décrits; la plupart ont pu être mis en synonymie avec *Diademodon*. Quelques-uns, connus seulement par un matériel rare et mal conservé, sont de validité douteuse (Hopson et Kitching 1972; Brink 1979). Hormis *Diademodon*, le seul genre de Diademodontidae qui me paraît bien établi est *Titanogomphodon*, de la Formation d'Omingonde (Keyser 1973).

Les Trirachodontidae

Relativement rares, ils sont surtout connus par deux genres étroitement apparentés, *Trirachodon*, de la zone à *Cynognathus* d'Afrique du Sud (sommet du Trias inférieur), et *Cricodon*, de la Formation de Manda, début du Trias moyen de Tanzanie (Crompton 1955; 1972a). En outre, le

genre chinois *Sinognathus*, de la faune à *Sinokannemeyeria* du Shansi (membre supérieur de la Formation d'Er-ma-Ying, début du Trias moyen), serait un Trirachodontidé selon Hopson et Kitching (1972). Enfin, on aurait trouvé des dents de Trirachodontidae en Inde, dans la Formation de Yerrapalli, qui correspond à la base du Trias moyen (Kutty et Roy-Chowdhury 1970).

Les Traversodontidae

De tous les Cynodontes gomphodontes, ce sont eux qui ont vécu le plus longtemps et qui se sont le plus diversifiés.

Les Traversodontidae apparaissent au sommet du Trias inférieur en Argentine. Ils y sont représentés par *Pascualgnathus*, de la Formation de Puesto Viejo, et par deux genres très voisins l'un de l'autre, *Andescynodon* et *Rusconiodon*, de la Formation du Rio Mendoza (Bonaparte 1966; 1969; 1970; 1978).

Dès le début du Trias moyen, les Traversodontidae connaissent une rapide expansion. Ils sont alors connus en Afrique, avec les genres *Luangwa*, de Zambie (Formation de Ntawere), et *Scalenodon*, de Tanzanie (Formation de Manda), ainsi qu'en Eurasie, avec le genre *Antecosuchus* et une espèce particulière du genre *Scalenodon*, provenant l'un et l'autre de la faune à *Eryosuchus*, Formation du Donguz, URSS (Brink 1963; Crompton 1955; 1972a; Kemp 1980; Tatarinov 1974). Plus haut dans le Trias moyen, ils restent abondants en Argentine, avec les genres *Massetognathus* et *Megagomphodon*, de la Formation de Chañares (Romer 1967; 1972). Au Brésil, la Formation de Santa Maria, qui correspond au sommet du Trias moyen, a livré *Massetognathus*, *Exaeretodon*, *Traversodon* et *Gomphodontosuchus* (Barberena 1974).

Enfin, les Traversodontidae subsistent encore en Amérique du Sud et en Afrique australe au début du Trias supérieur, où ils sont représentés par des formes géantes, *Exaeretodon* et *Ischignathus*, de la Formation d'Ischigualasto, Argentine, et *Scalenodontoides* de la Formation d'Elliot, Lesotho (Bonaparte 1963; 1970; 1978; Crompton et Ellenberger 1957).

PRINCIPAUX CARACTÈRES ANATOMIQUES DES PREMIERS CYNODONTES GOMPHODONTES

Dès le début du Trias moyen, tandis que les Diademodontidae et les Trirachodontidae sont proches de l'extinction, les Traversodontidae développent secondairement diverses spécialisations qui altèrent sensiblement leur plan d'organisation initial. Aussi, de tous les genres mentionnés plus haut, on ne retiendra que les plus anciens, datés du sommet du Trias inférieur, car ce sont eux qui manifestent le plus clairement les caractères

fondamentaux de chacun des trois groupes de Cynodontes gomphodontes. On considèrera donc le Diadémodontidé *Diademodon*, le Trirachodontidé *Trirachodon* et les Traversodontidés *Pascualgnathus*, *Andescynodon* et *Rusconiodon*.

Caractères crâniens (fig. 1)

Diademodon est un genre de grandes dimensions. Son crâne est robuste dans l'ensemble, malgré un museau relativement fin, marqué d'une construction en arrière des canines. L'arcade zygomatique est très puissante. La face occipitale du squamosal est creusée d'une profonde gouttière. Le caractère crânien le plus remarquable est l'existence d'un très fort processus descendant du jugal, situé sensiblement à l'aplomb de l'arrière de l'orbite (fig. 1A).

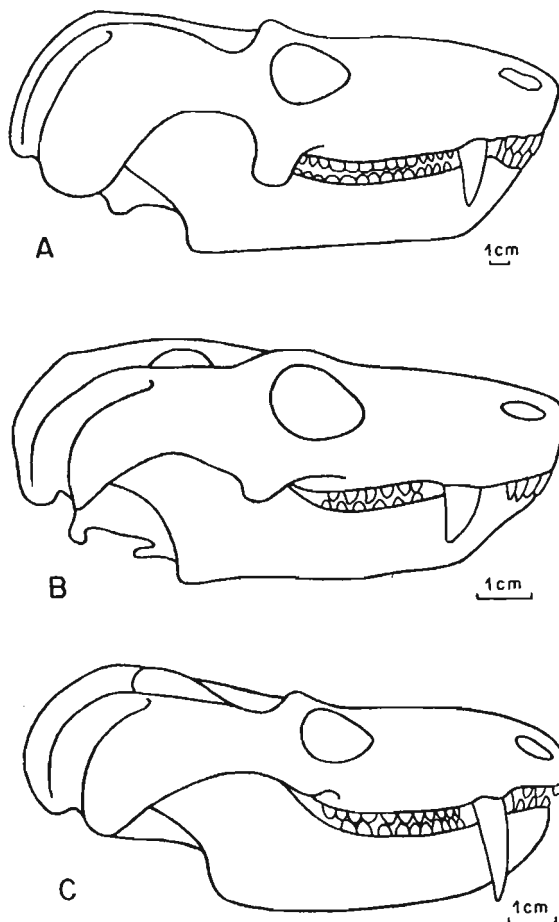


Fig. 1. Crânes de Cynodontes gomphodontes, vues latérales schématiques. A — *Diademodon* (adapté de Brink, 1979). B — *Trirachodon* (adapté de Crompton, 1972b). C — *Pascualgnathus* (adapté de Bonaparte, 1978). L'apophyse descendante du jugal n'est développée que chez *Diademodon* et *Trirachodon*.

Le crâne de *Trirachodon* diffère de celui de *Diademodon* par ses dimensions réduites et par son museau large, mais il présente lui aussi une apophyse descendante du jugal (fig. 1B).

Les crânes de *Rusconiodon* et d'*Andescynodon* sont petits et de construction légère. Par leurs proportions générales, ils rappellent beaucoup le crâne des petits Cynodontes peu spécialisés du type de *Thrinaxodon*. Le jugal est grêle et tout à fait dépourvu d'apophyse descendante.

Le crâne de *Pascualgnathus*, un peu plus grand et plus robuste que celui de *Rusconiodon* ou d'*Andescynodon*, manifeste une certaine ressemblance avec le crâne de *Diademodon*: son museau, assez fin, est légèrement rétréci en arrière des canines, tandis que ses arcades zygomatiques sont fortes. Le jugal porte un tubercule ventral qui épaissit la barre sous-orbitaire, mais qui n'est toutefois pas vraiment comparable, du fait de son développement plus réduit, à l'apophyse descendante du jugal de *Diademodon* ou de *Trirachodon* (fig. 1C).

Je n'ai pas observé de différences sensibles de structure entre les mandibules des divers genres.

Caractères du squelette postcrânien

Le squelette postcrânien n'est pas connu chez *Trirachodon* et *Rusconiodon*. Les squelettes postcrâniens de *Diademodon* et de *Pascualgnathus*, extrêmement voisins, présentent en commun un caractère spécialisé, l'élargissement et l'aplatissement marqué des côtes; ce même caractère a été observé par Crompton (1955) sur le genre *Cricodon*, apparemment très proche de *Trirachodon*; selon Bonaparte (1970), il serait également présent chez *Andescynodon*.

Caractères dentaires

Ils doivent être examinés avec une attention particulière: c'est en effet sur la base de la structure des postcanines qu'ont été séparés les trois groupes de Cynodontes gomphodontes.

Formule dentaire

La formule dentaire supérieure comporte, par demi-mâchoire, quatre incisives chez *Diademodon* et chez *Andescynodon*, ainsi semble-t-il que chez *Trirachodon* (l'extrémité du museau, cependant, est mal conservée sur la plupart des spécimens rapportés à ce dernier genre). Les incisives ne sont pas conservées chez le spécimen-type de *Rusconiodon mignonei* — seule espèce du genre; — un autre spécimen semble n'avoir que trois incisives. De même, *Pascualgnathus* n'a apparemment que trois incisives par demi-mâchoire supérieure. La canine, bien développée chez tous les Cynodontes gomphodontes du sommet du Trias inférieur, atteint une

longueur exceptionnelle chez *Pascualgnathus*. Le nombre des postcanines est variable. Chez *Diademodon*, dont on connaît beaucoup de spécimens, ce nombre passe de sept chez les plus petits individus à quinze chez les plus grands, avec tous les intermédiaires.

Structure des postcanines (fig. 2)

Chez les Diademodontidae, les postcanines antérieures sont simples, de forme conique; les postcanines de rang moyen sont gomphodontes, et les dernières, semi-gomphodontes à coupantes. Chez les Trirachodontidae, toutes les postcanines sont gomphodontes, à l'exception de la dernière chez *Cricodon*, qui est comprimée latéralement et coupante. Chez les Traversodontidae, enfin, toutes les postcanines sont gomphodontes. Ces différences semblent traduire des différences de régime alimentaire. La variété des types morphologiques de postcanines chez les Diademodontidae paraît en effet s'accorder avec un régime omnivore. Les postcanines des Trirachodontidae ne sont jamais très usées (Gow 1978); ils seraient donc restés carnivores ou insectivores. Quant aux Traversodontidae, ils montrent une adaptation incontestable à un régime végétarien: leurs postcanines ont en effet toutes une grande surface occlusale, et présentent les traces d'une usure importante.

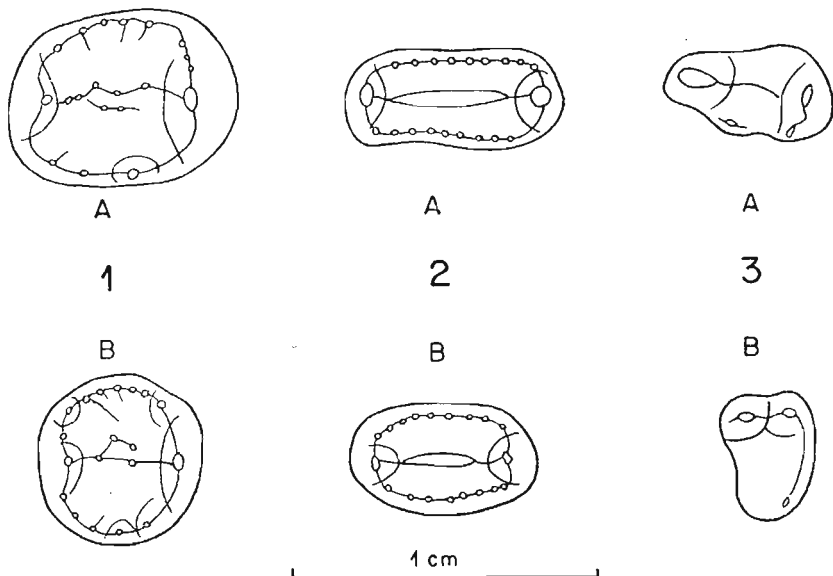


Fig. 2. Représentations schématiques de la structure de postcanines gomphodontes (vues occlusales). 1 Diademodontidae; A Postcanine supérieure gauche de *Diademodon*, B Postcanine inférieure droite de *Diademodon*. 2 Trirachodontidae; A Postcanine supérieure gauche de *Trirachodon*, B Postcanine inférieure droite de *Trirachodon*. 3 Traversodontidae; A Postcanine supérieure gauche d'*Andescynodon*, B Postcanine inférieure droite de *Pascualgnathus*.

Les postcanines gomphodontes elles-mêmes n'ont pas la même structure dans les trois groupes. Chez *Diademodon*, leur couronne montre sur son pourtour une série de cuspides de dimensions inégales, la plus développée de toutes étant une cuspide labiale. Cette cuspide principale est reliée à une forte cuspide linguale par une crête transversale mal définie, constituée elle-même par de petits cuspides disposées sans grande régularité. Les postcanines supérieures sont sensiblement plus larges que les postcanines inférieures.

Les postcanines des Trirachodontidae comprennent une forte cuspide labiale et une forte cuspide linguale; les bords antérieur et postérieur de la couronne portent une série ininterrompue de petites cuspides, toutes sensiblement de mêmes dimensions. Le centre de la couronne est occupé par un relief constitué soit par une crête transversale (chez *Trirachodon*) soit par une cuspide comprimée antéro-postérieurement et présentant, de part et d'autre de l'apex, une crête tranchante, légèrement crénelée, orientée transversalement (chez *Cricodon*). Les postcanines inférieures ne diffèrent des postcanines supérieures que par leur largeur un peu moindre.

Les postcanines supérieures des Traversodontidae *Andescynodon*, *Rusconiodon* et *Pascualgnathus* comportent deux cuspides principales, une cuspide labiale comprimée latéralement et une cuspide linguale comprimée antéro-postérieurement. La cuspide labiale constitue un tranchant orienté longitudinalement, auquel peut participer une cuspide labiale postérieure, très peu distincte de la cuspide principale chez *Rusconiodon* et *Pascualgnathus*, plus nette chez *Andescynodon*. La cuspide linguale forme une crête transversale qui descend jusqu'à la base de la cuspide labiale principale. Postérieurement à cette crête transversale, et médialement au tranchant labial, la face occlusale de la couronne est creusée en un bassin de faibles dimensions. Les bords antérieur et postérieur de certaines postcanines peuvent porter de fines crénelations qui ne prennent jamais la forme de cuspides bien individualisées. La „cuspide centrale” décrite par Crompton (1955) chez le Traversodontidé tanzanien *Scalenodon* n'est pas développée chez les premiers Traversodontidae; cette „cuspide centrale” de *Scalenodon* n'occupe d'ailleurs pas vraiment le centre de la couronne: elle est très proche de la cuspide linguale et apparaît comme un renflement de la crête transversale issue de cette dernière.

Les postcanines inférieures sont malheureusement très usées sur tous les spécimens de Traversodontidae primitifs d'Amérique du Sud que j'ai pu observer, ce qui ne me permet pas d'en décrire la structure dans tous ses détails. Sur les postcanines inférieures du spécimen-type de *Pascualgnathus polanskii*, cependant, on peut mettre en évidence la présence de deux fortes cuspides antérieures, une cuspide labiale et une cuspide linguale, suivies par un talon plus étroit qui est creusé en un

bassin peu profond, et dont le bord labial est légèrement relevé en une crête se terminant postérieurement par une faible cuspide. Bonaparte (1978) a décrit chez *Andescynodon* des postcanines inférieures présentant sensiblement la même morphologie — qui est aussi, à quelques légères variations près, celle de tous les autres Traversodontidae.

INTERPRÉTATION PHYLOGÉNÉTIQUE

Il existe d'incontestables affinités de structure entre les postcanines gomphodontes de *Diademodon* et celles de *Trirachodon*. Dans l'un et l'autre genre, en effet, ces dents comportent de nombreuses petites cuspides formant avec les cuspides principales une série continue occupant tout le bord de la face occlusale. D'autre part, la partie centrale de la couronne porte un relief important, étiré transversalement — ensemble complexe de petites cuspides plus ou moins fusionnées entre elles chez *Diademodon*, crête chez *Trirachodon*.

Le nombre de cuspides accessoires occupant le pourtour des postcanines est plus grand chez les Diademodontidae et Trirachodontidae que chez les Cynodontes primitifs. Ce nombre élevé de cuspides accessoires doit donc être considéré comme un caractère dérivé, qui n'est pas partagé par ailleurs par les Traversodontidae. Quant au relief étiré transversalement, occupant la partie centrale de la couronne chez les Diademodontidae et Trirachodontidae, il n'a pas d'homologue chez les autres Cynodontes. Chez *Dvinia*, certes, il y a une forte cuspide conique au centre de la couronne des postcanines supérieures; mais il s'agit là de la cuspide principale, et sa position centrale n'est que la conséquence du développement du cingulum, qui a gagné le côté labial de la dent, et qui d'ailleurs ne se referme pour former un anneau cingulaire complet que sur certaines postcanines seulement. Sur les postcanines inférieures de *Dvinia*, on observe de même la présence d'un cingulum labial; en outre, plusieurs petites cuspides se forment dans la partie centrale de la couronne, lingualement à la cuspide principale; elles ne s'élèvent jamais plus haut que les cuspides cingulaires, et ne constituent rien de comparable au relief observé chez les Diademodontidae et Trirachodontidae. Chez les Traversodontidae *Andescynodon*, *Rusconiiodon* et *Pascualgnathus*, enfin, la crête transversale qu'on observe sur les postcanines supérieures ne constitue pas un relief indépendant, mais est un élément de la cuspide linguale, comprimée antéro-postérieurement; cette crête n'est donc pas non plus homologue de la structure présente chez les Diademodontidae et Trirachodontidae.

En ce qui concerne les caractères crâniens, l'existence d'une apophyse descendante du jugal est commune seulement aux Diademodontidae et

Trirachodontidae. La tubérosité qui, chez *Pascualgnathus* et chez certains Traversodontidae plus tardifs, renfle le bord ventral du jugal, ne peut pas en effet être strictement comparée, en raison de son développement modéré, à l'apophyse descendante du jugal des Diademodontidae et Trirachodontidae. Cette tubérosité manque par ailleurs tout à fait chez *Andescynodon* et chez *Rusconiodon*.

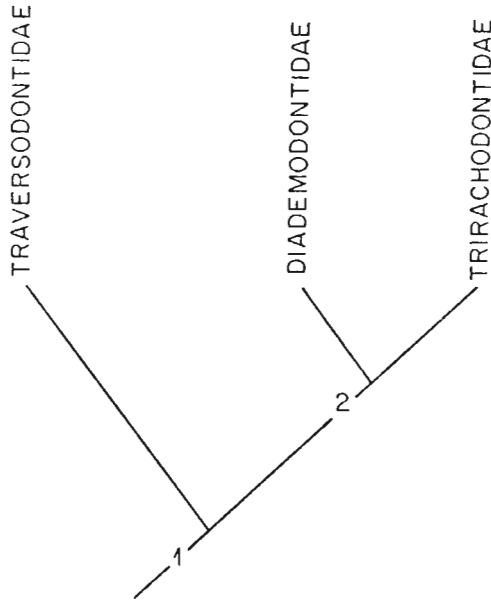


Fig. 3. Phylogénie des Cynodontes gomphodontes. 1 Postcanines élargies. Relations d'occlusion entre postcanines supérieures et inférieures. 2 Développement d'une apophyse descendante du jugal. Postcanines gomphodontes portant un relief allongé transversalement, occupant la partie centrale de la couronne; nombreuses cuspides accessoires à la périphérie de la couronne.

Les Cynodontes gomphodontes constituent manifestement un groupe monophylétique, caractérisé par l'élargissement des postcanines ainsi que par l'existence de rapports d'occlusion entre postcanines supérieures et inférieures¹⁾. Il ressort d'autre part de l'analyse qui précède que, au sein de ce groupe, les Diademodontidae et Trirachodontidae sont plus étroitement apparentés entre eux qu'avec les Traversodontidae, puisqu'ils présentent plusieurs synapomorphies qu'ils ne partagent pas avec ces derniers. Les Diademodontidae et Trirachodontidae seront donc considérés comme constituant ensemble le groupe-frère des Traversodontidae (fig. 3).

Un tel point de vue suppose naturellement que l'évolution des Traversodontidae ne soit pas passée par un stade diademodontidé. Or les ressemblances souvent mentionnées entre les crânes de *Diademodon* et de *Pas-*

¹⁾ L'inclusion éventuelle des Tritylodontidae au sein des Cynodontes gomphodontes est une question complexe qui ne sera pas traitée ici.

cualgnathus ont généralement été interprétées comme traduisant une origine des Traversodontidae parmi les Diademodontidae. Ces ressemblances portent en fait d'une part sur une simple similitude de proportions générales, sans signification particulière, et d'autre part sur certains caractères, tels que le fort développement de la région postérieure de l'arcade zygomatique et de la gouttière de la face occipitale du squamosal, qui sont partagés par tous les Cynodontes gomphodontes: ces caractères ne sont donc que la marque d'une origine commune de l'ensemble du groupe, et n'impliquent nullement que *Pascualgnathus* dérive d'un Diademodontidé.

La présence chez les Diademodontidae de postcanines antérieures pointues, de postcanines gomphodontes et de postcanines postérieures coupantes, pourrait certes apparaître comme la marque d'un état transitoire entre denture carnivore et denture végétarienne: les Diademodontidae seraient alors considérés comme des formes intermédiaires entre des Cynodontes primitifs non gomphodontes et les Traversodontidae. Cependant, la denture des Diademodontidae peut également être interprétée comme témoignant d'une adaptation stable à un régime alimentaire omnivore. C'est cette deuxième hypothèse que je retiendrai. On a vu en effet que les postcanines gomphodontes des premiers Traversodontidae sont de structure plus simple que celles des Diademodontidae, puisqu'elles ne comportent qu'un nombre réduit de cuspides accessoires et sont dépourvues d'éminence indépendante entre les cuspides principales labiale et linguale. Le passage d'un Diademodontidé aux Traversodontidae supposerait donc deux réversions affectant les postcanines gomphodontes — une réduction du nombre des cuspides accessoires et un effacement du relief transversal occupant la partie centrale de la couronne. Il impliquerait en outre une diminution de taille — les premiers Traversodontidae étant très sensiblement plus petits que les Diademodontidae connus — ainsi qu'une réduction de l'apophyse descendante du jugal. C'est pourquoi il me paraît préférable de m'en tenir à l'hypothèse de l'évolution indépendante de deux lignées principales à partir d'un ancêtre commun — une lignée conduisant aux Traversodontidae d'une part, une lignée menant aux Diademodontidae et aux Trirachodontidae d'autre part.

PALÉOGÉOGRAPHIE ET PALÉOÉCOLOGIE

Au sommet du Trias inférieur, les Traversodontidae sont connus seulement en Argentine, les Diademodontidae et les Trirachodontidae, seulement en Afrique du Sud.

J'ai admis, à la suite de Gow (1978), que les Trirachodontidae étaient restés carnivores puisque leurs postcanines ne présentent presque aucune

trace d'usure; comme ces postcanines portent de nombreuses petites cuspidés pointues, on peut en outre supposer qu'ils étaient plus insectivores que carnivores au sens strict. En raison de la variété de structure des postcanines des Diademodontidae, j'ai attribué à ces derniers un régime alimentaire omnivore; l'extrême abondance du genre *Diademodon* dans la zone à *Cynognathus* d'Afrique du Sud (Kitching 1977) semble indiquer toutefois que la composante végétarienne était largement prédominante dans ce régime omnivore. Enfin, les Traversodontidae, aux postcanines toutes gomphodontes soumises à une usure rapide, étaient manifestement végétariens:

Compte tenu de la phylogénie proposée plus haut, cet ensemble de données me conduit à suggérer le scénario suivant. A l'origine des Cynodontes gomphodontes, il y aurait eu une espèce unique occupant un territoire incluant au moins une partie de l'Amérique du Sud et une partie de l'Afrique (les deux continents ne sont pas séparés au Trias). Par ségrégation géographique, cette espèce aurait donné naissance à deux espèces-filles, une espèce sud-américaine à l'origine des Traversodontidae, et une espèce africaine, souche commune des Diademodontidae et des Trirachodontidae. L'espèce africaine aurait subi à son tour une dichotomie correspondant à une adaptation à deux modes de vie différents et conduisant d'une part à l'espèce souche des Trirachodontidae, carnivores ou insectivores, et d'autre part à l'espèce souche des Diademodontidae, omnivores avec une forte tendance végétarienne. Les Traversodontidae, en pleine expansion dès le début du Trias moyen, ont gagné notamment l'Afrique. Plus spécialisés que les Diademodontidae dans un régime alimentaire végétarien, ils ont pu leur livrer une dangereuse concurrence et contribuer à leur extinction.

CONCLUSION

J'ai tenté de prendre en considération toutes les données anatomiques, chronologiques et géographiques actuellement disponibles pour présenter un schéma cohérent des débuts de l'histoire des Cynodontes gomphodontes. Ce schéma comporte bien évidemment une part d'interprétation qui peut donner lieu à discussion, et que tout fait nouveau serait susceptible de remettre en cause.

BIBLIOGRAPHIE

- BARBERENA, M. C. 1974. Contribuição ao conhecimento dos cinodontes gonfodontes (Cynodontia, Tritylodontoidea) do Brasil. 194 pp. Ministério de educação e cultura, Univ. Federal do Rio Grande do Sul.

- BONAPARTE, J. F. 1963. La familia Traversodontidae (Therapsida — Cynodontia). — *Acta Geol. Lilloana*, **4**, 163—194.
- 1966. Una nueva "fauna" triásica de Argentina (Therapsida: Cynodontia, Dicynodontia). Consideraciones filogenéticas y paleobiogeográficas. — *Ameghiniana*, **4** (8), 243—296.
- 1969. Dos nuevas faunas de reptiles Triásicos de Argentina. In: Gondwana Stratigraphy. IUGS Symposium (Buenos Aires 1967), 283—306. UNESCO Paris Ed.
- 1970. Annotated list of the South American Triassic Tetrapods. In: Second Gondwana Symposium, Proceedings and Papers (South Africa 1970), 665—682. CSIR, Pretoria.
- 1978. El Mesozoico de América del Sur y sus Tetrápodos. — *Opera Lilloana*, **26**, 1—596.
- BRINK, A. S. 1963. Two cynodonts from the Ntawere Formation in the Luangwa valley of Northern Rhodesia. — *Palaeont. afr.*, **8**, 77—96.
- 1979. Genera and species of the Diademodontinae. — *Bull. Geol. Surv. S. Afr.*, **65**, 1—50.
- CROMPTON, A. W. 1955. On some Triassic cynodonts from Tanganyika. — *Proc. Zool. Soc. London*, **125**, 617—669.
- 1972a. Postcanine occlusion in cynodonts and tritylodontids. — *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Geol.*, **21** 2, 27—71.
- 1972b. The evolution of the jaw articulation of cynodonts. In: Joysey, K. A.; Kemp, T. S. (eds.), *Studies in Vertebrate Evolution*, 231—251. Oliver and Boyd, Edinburgh.
- et ELLENBERGER, F. 1957. On a new cynodont from the Molteno beds and the origin of the tritylodontids. — *Ann. S. Afr. Mus.*, **44** 1, 1—13.
- GOW, C. E. 1978. The advent of herbivory in certain reptilian lineages during the Triassic. — *Palaeont. afr.*, **21**, 133—141.
- HOPSON, J. A. et KITCHING, J. W. 1972. A revised classification of cynodonts (Reptilia; Therapsida). — *Ibidem*, **14**, 71—85.
- KEMP, T. S. 1980. Aspects of the structure and functional anatomy of the Middle Triassic cynodont *Luangwa*. — *J. Zool.*, **191** 2, 193—239.
- KEYSER, A. W. 1973. A new Triassic vertebrate fauna from South West Africa. — *Palaeont. afr.*, **16**, 1—15.
- KITCHING, J. W. 1977. The distribution of the Karroo vertebrate fauna. — *Mem. Bernard Price Inst. Palaeontol. Res.*, **1**, 1—131.
- KUTTY, T. S. et ROY-CHOWDHURY, T. 1970. The Gondwana sequence of the Pranhita-Godavari valley, India, and its vertebrate fauna. In: Second Gondwana Symposium; Proceedings and Papers (South Africa 1970), 303—308. CSIR, Pretoria.
- ROMER, A. S. 1967. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. III. Two new gomphodonts, *Massetognathus pascuali* and *M. teruggii*. — *Breviora*, **264**, 1—25.
- 1972. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XVII. The Chañares gomphodonts. — *Ibidem*, **396**, 1—9.
- [TATARINOV, L. P.] ТАТАРИНОВ, Л. П. 1974. Триодонты СССР. — *Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР*, **143**, 1—252.