

# Les pareiasaures (Amniota, Parareptilia) du Permien supérieur du Bassin d'Argana, Maroc

**Nour-Eddine JALIL**

Université Cadi Ayyad, Faculté des Sciences Semlalia,  
Laboratoire de Paléontologie et Stratigraphie, B.P. 2390, Marrakech 40000 (Maroc)  
njalil@ucam.ac.ma

**Philippe JANVIER**

UMR 5143 du CNRS, Département Histoire de la Terre,  
Muséum national d'Histoire naturelle, case postale 38,  
8 rue Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)

et

Department of Palaeontology, The Natural History Museum,  
London SW7 5BD (Grande-Bretagne)  
janvier@mnhn.fr

---

Jalil N.-E. & Janvier P. 2005. — Les pareiasaures (Amniota, Parareptilia) du Permien supérieur du Bassin d'Argana, Maroc. *Geodiversitas* 27 (1) : 35-132.

## RÉSUMÉ

Le matériel de pareiasaures décrit dans ce travail provient de l'unité lithostratigraphique T2 (Membre de Tourbihine) de la Formation d'Ikakern (Permien supérieur) du Bassin d'Argana (Maroc). Il comprend un nouveau taxon, *Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp., représenté par un crâne pratiquement complet, ainsi que du matériel post-crânien, provenant de divers gisements du même niveau et de la même région, et attribué à deux formes différentes provisoirement nommées ici *Pareiasauria* gen. et sp. indet. 1 et *Pareiasauria* gen. et sp. indet. 2. La recherche de la position phylogénétique et systématique des pareiasaures d'Argana a conduit à la reconsidération des caractères récemment utilisés dans les analyses phylogénétiques des pareiasaures. L'analyse phylogénétique présentée ici est fondée sur une matrice de 128 caractères et 32 taxons. *Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp. est une forme très dérivée, proche de l'espèce européenne *Elginia mirabilis* Newton, 1893 (Permien terminal d'Écosse), avec laquelle il partage trois synapomorphies. *Arganaceras* n. gen. et *Elginia* pourraient être rapprochés du pareiasaure non-nommé du Kupferschiefer (Permien terminal d'Allemagne) sur la base d'une

synapomorphie (os surnuméraires développés s'étendant postérieurement au-delà des postpariétaux). *Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp. se distingue de tous les autres pareiasaures par 11 autapomorphies. Le stapes, jusqu'alors inconnu chez les pareiasaures, est décrit et figuré pour la première fois et présente une morphologie remarquablement dérivée, comparable à celle du stapes des Sauropsides actuels. La nature de l'os surnuméraire des pareiasaures est discutée. Sa position sur le toit crânien et sa parfaite intégration au reste du crâne, avec une importante lame ventrale fixant le supratemporal sur sa face interne, laissent supposer qu'il s'agit plutôt d'un élément néoformé que du tabulaire ou d'un ostéoderme intégré au crâne. Aucune reconstitution détaillée du crâne d'*A. vacanti* n. gen., n. sp. n'est tentée, afin d'éviter que des analyses futures ne se fondent que sur une reconstitution approximative. L'analyse phylogénétique montre que le Pareiasauria gen. et sp. indet. 1 se place en groupe-frère des Pumioliopareiasauria, avec lesquels il partage deux synapomorphies (ectépicondyle étroit et arrondi et plaque iliaque non étendue antérieurement). Le Pareiasauria gen. et sp. indet. 2 diffère du Pareiasauria gen. et sp. indet. 1 par des arcs neuraux moins renflés en vues antérieure et postérieure ; des épines neurales non comprimées latéralement ; des pré- et postzygapophysés moins larges ; une plaque iliaque plus étranglée à sa base, avec un corps de l'ilion fortement incliné vers l'avant ; et une tête proximale du fémur plus recourbée vers l'avant. L'analyse phylogénétique montre que ce pareiasaure appartient au groupe des Therischia, mais ses relations phylogénétiques au sein de ce groupe ne sont pas résolues. Les caractères du Pareiasauria gen. et sp. indet. 2 sont compatibles avec la position phylogénétique d'*Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp. et ce matériel post-crânien pourrait lui être attribué. Les relations phylogénétiques étroites entre *Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp. et *Elginia mirabilis* suggèrent un âge permien très tardif, probablement Tatarien supérieur, pour le sommet de l'unité T2 de la Formation d'Ikakern.

**MOTS CLÉS**  
 Parareptilia,  
 Pareiasauria,  
 Permien,  
 Maroc,  
 anatomie,  
 phylogénie,  
 biostratigraphie,  
 nouveau genre,  
 nouvelle espèce.

### ABSTRACT

*The Late Permian pareiasaurs (Amniota, Parareptilia) from the Argana Basin, Morocco.*

The pareiasaur material described herein is derived from the lithostratigraphic unit T2 (Tourbihine Member) of the Late Permian Ikakern Formation of the Argana Basin (Morocco). It includes a new taxon, *Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp., which is represented by a single, almost complete skull. This material also includes various postcranial elements from different localities, but from the same lithostratigraphic unit, and which belong to two different forms, provisionally referred to here as "Pareiasauria gen. et sp. indet. 1" and "Pareiasauria gen. et sp. indet. 2". The study of the phylogenetic relationships of the Argana pareiasaurs has led to a reconsideration of the characters recently used in pareiasaur phylogeny reconstructions. The phylogenetic analysis presented here is based on a data matrix of 128 characters and 32 taxa. *Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp. appears as a much derived form, closely related to *Elginia mirabilis* Newton, 1893, from the Late Permian of Scotland, with which it shares three synapomorphies: 1) much developed supernumerary bones, excluding the postparietals from the posterior skull-roof margin; 2) prominent, horn-shaped and sharp quadratojugal tubercles; and 3) dermal bone ornamentation comprising prominent and horn-shaped central bosses. *Arganaceras* n. gen. and *Elginia* may be regarded as closely

related to the unnamed Kupferschiefer pareiasaur, from the Late Permian of Germany, on the basis of one synapomorphy (supernumerary bones well developed and extending posteriorly behind the level of the postparietals). *Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp. differs from all other pareiasaurs by 11 autapomorphies: 1) posteriorly sloping anterior process of the maxillary (the ventral margin of the external nostril is thus more horizontal than in other pareiasaurs); 2) very large supernumerary bones, with a large ventral blade joining the supratemporal ventrally; 3) internal crest of the supernumerary bone, which prolongs dorsally the internal crest of the squamosal and supratemporal and thus suggests a contribution of the supernumerary bone to the contact with the paroccipital process of the opisthotic; 4) well developed medial processes of the exoccipitals, excluding the supra-occipital from the margin of the foramen magnum; 5) narrow and elongated braincase, with a conspicuous lateral constriction of the parabasisphenoid; 6) laterally compressed and elongated basipterygoid processes; 7) sella turcica with vertical anterior wall and opening dorsally; 8) two lateral tubercles on the ventral surface of the basioccipital, on either sides of the median tubercle; 9) large retroarticular process made up by the articular and angular; 10) large bony blade arising from the articular and bounding off the glenoid fossa medially; and 11) anteroventrally directed maxillary teeth. The stapes, hitherto unknown in pareiasaurs, is described herein for the first time and displays a remarkably derived morphology, quite similar to that of the stapes of modern sauropsids. The nature of the supernumerary bone of pareiasaurs is discussed. Its perfect integration to the skull roof, with a large ventral blade that attaches the supratemporal to its ventral surface, suggests that it is a neoformation, rather than the tabular or an osteoderm included into the skull table. No detailed reconstruction of the skull of *A. vacanti* n. gen., n. sp. is proposed, in order to avoid future character analyses using such an approximate and possibly misleading reconstruction. The phylogenetic analysis suggests that the Pareiasauria gen. et sp. indet. 1 is the sister-group of the Pumulopareiasauria, with which it shares two synapomorphies (narrow and rounded ectepicondyle and iliac plate not extended anteriorly). The Pareiasauria gen. et sp. indet. 2 differs from the Pareiasauria gen. et sp. indet. 1 by its less swollen neural arches in anterior and posterior views; neural spines not laterally compressed; narrower pre- and post-zygapophyses; ventrally narrower iliac plate, with an anteriorly tilted corpus of the ilium; and more anteriorly curved proximal head of the femur. The phylogenetic analysis shows that this pareiasaur belongs to the Therischia, but its relationships within this taxon are unresolved. The characters of the Pareiasauria gen. et sp. indet. 2 are compatible with the phylogenetic position of *Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp. and this postcranial material may in fact belong to either this species, or a closely related one. The close relationships between *Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp. and *Elginia mirabilis* suggest a latest Permian age, probably late Tatarian, for the top of the lithostratigraphic unit T2 of the Ikakern Formation.

**KEY WORDS**

Parareptilia,  
Pareiasauria,  
Permian,  
Morocco,  
anatomy,  
phylogeny,  
biostratigraphy,  
new genus,  
new species.

## SOMMAIRE

Introduction	38
Matériel et méthodes	40
Abréviations	41
Systématique	42
<i>Arganaceras vacanti</i> n. gen., n. sp.	43
Pareiasauria gen. et sp. indet.	73
Étude phylogénétique et discussion	95
Relations phylogéniques de <i>Bunostegos</i> et implications quant à la phylogénie des pareiasaures	109
Remarques sur la position phylogénétique de <i>Sclerosaurus</i> et des tortues	111
Implications biostratigraphiques	112
Conclusions	115
Références	116
Annexe 1. Liste et codage argumenté des caractères	122
Annexe 2. Matrice de caractères	132

## INTRODUCTION

Le Bassin d'Argana est situé sur le versant occidental du Haut Atlas, à 125 km au sud ouest de la ville de Marrakech. Il s'étend sur environ 70 km de long et 15 km de large, d'Ameskroud au sud, à une dizaine de kilomètres d'Imi'n'Tanout au nord (Fig. 1). Il est limité au nord par la faille inverse d'Ichemraren-Imi n'Tanout et au sud par la faille d'El Menizla qui marque le contact morphologique entre le Haut Atlas occidental et la plaine du Souss (Medina *et al.* 2000). Le bassin forme une dépression, communément appelée le « Couloir d'Argana », entre le massif paléozoïque des Ida-ou-Mahmoud à l'est et le plateau jurassique des Ida-ou-Bouzia et Ida-ou-Tanan à l'ouest. Cette dépression est le résultat de l'érosion par la rivière Assif Aït-Moussa qui a exposé 1500 km<sup>2</sup> de couches permienues et triasiques (Ambroggi 1963 ; Brown 1980). Suite aux travaux de Duffaud *et al.* (1966), Tixeront (1973, 1974) subdivisa les affleurements du Bassin d'Argana en huit unités lithostratigraphiques, nommées T1 à T8. Ces unités sont réparties sur trois séries séparées par deux discordances (Fig. 2A) : une série inférieure (Formation d'Ikakern), formée par les unités lithostratigraphiques T1 et T2 (respectivement

Membre de la rivière Driss et Membre de Tourbihine) ; une série intermédiaire (Formation de Timezgadiouine) formée par les unités T3, T4 et T5 (respectivement Membres de Tanameurt, Aglegal et Irohalène) ; et une série supérieure (Formation de Bigoudine) formée par les unités lithostratigraphiques T6, T7 et T8 (respectivement Membres de Tadrart Ouaddou, Sidi Mansour et Hasseine ; Ambroggi 1963 ; Tixeront 1973 ; Tourani *et al.* 2000 ; Olsen *et al.* 2002).

Les premières découvertes paléontologiques dans le Bassin d'Argana datent de 1958 (Arambourg & Duffaud 1960). Suite à ces découvertes, de nombreuses missions de prospection et de fouilles ont été effectuées dans le Bassin d'Argana dans les années 1960 et 1970 par J.-M. Dutuit (CNRS, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris), assisté par le Service géologique du ministère de l'Énergie et des Mines (Rabat). Un matériel important en quantité et en diversité, a ainsi été récolté et amené pour étude au Muséum national d'Histoire naturelle. Il constitue aujourd'hui la plus importante collection de vertébrés du Permien et du Trias d'Afrique du Nord (voir Jalil 1999 pour la bibliographie sur ce sujet). La grande majorité des taxons décrits proviennent des niveaux triasiques (Jalil 1999 ; Downs & Shubin 2001).

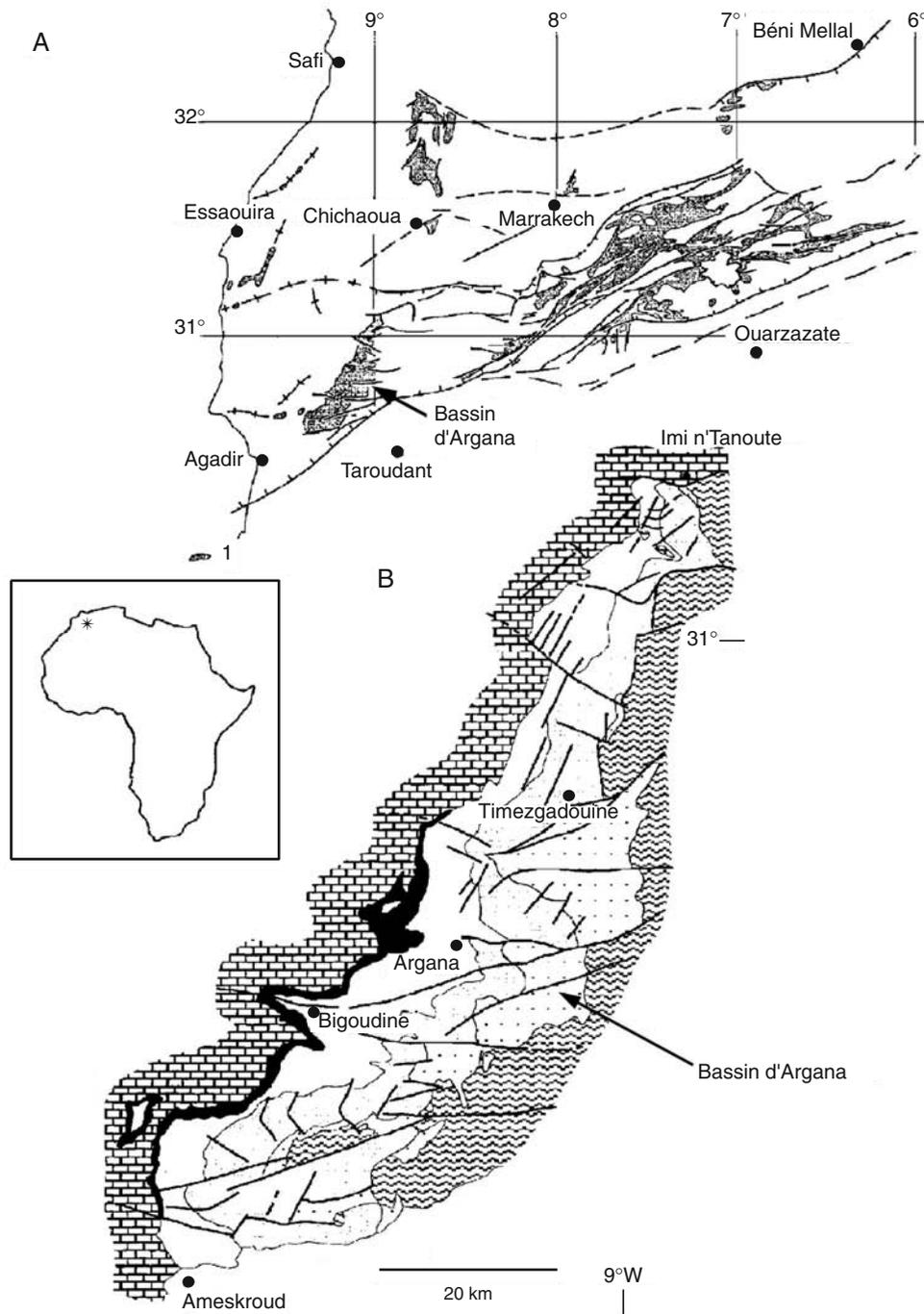


FIG. 1. — Carte de localisation ; A, localisation du Bassin d'Argana ; B, carte géologique simplifiée du Bassin d'Argana (d'après Duffaud *et al.* 1966 ; Tixeront 1973, 1974 ; Tourani *et al.* 2000).

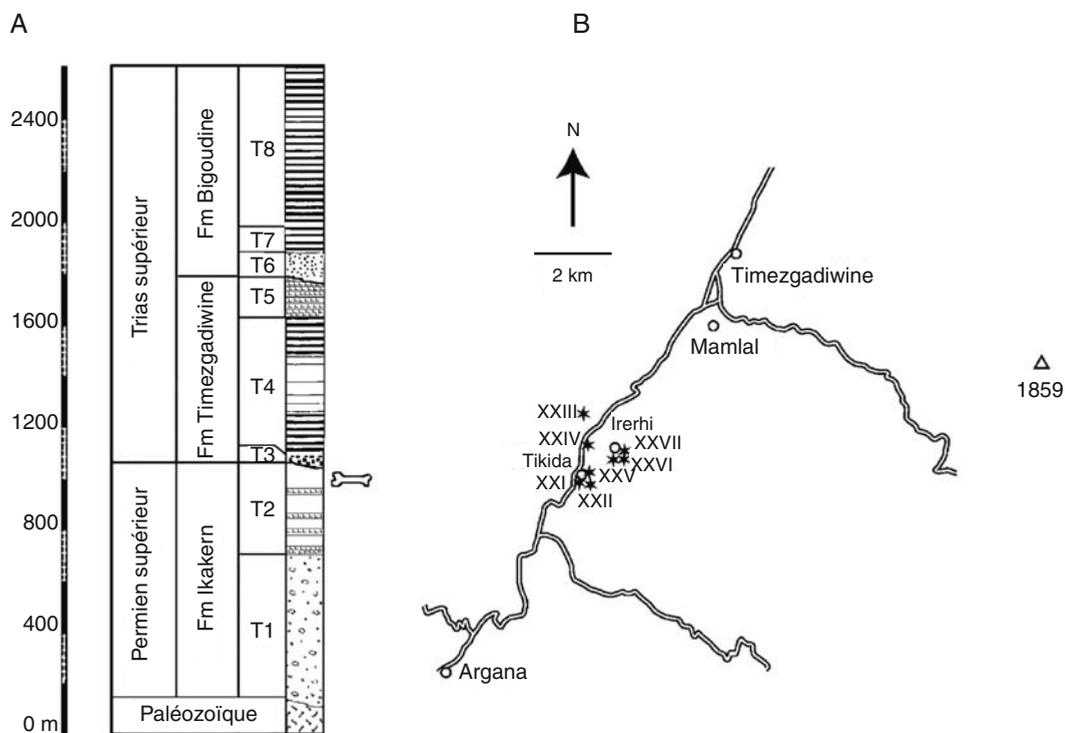


FIG. 2. — **A**, log stratigraphique du Permien et du Trias du Bassin d'Argana (d'après Tourani *et al.* 2000) ; **B**, localisation des gisements permien de la région d'Irerhi (d'après Dutuit comm. pers. 1976).

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel de pareiasaures décrit ici a été récolté par J.-M. Dutuit. Exceptés quelques restes post-crâniens trouvés en éboulis près de la localité Tikida en 1974, tout ce matériel provient de gisements voisins situés à quelques centaines de mètres du village d'Irerhi (Fig. 2B) et a été récolté en 1975. J.-M. Dutuit était alors accompagné par des chercheurs du Muséum national d'Histoire naturelle et de l'Université Paris VII (B. Battail, A. Bliëck et A. de Ricqlès). Ces fossiles sont conservés dans un grès rouge très fin qui ne permet pas un dégagement chimique. La préparation mécanique en a donc été faite au marteau piqueur à air comprimé, à la sableuse et à l'aiguille montée sous la loupe binoculaire, pour les petites pièces. Au fur et à mesure du dégagement, l'os a été consolidé au Plexigum dilué. Un crâne et un important matériel post-crânien ont ainsi

été dégagés. Lors de cette préparation, des restes de diplocaulidés ont aussi été trouvés avec les restes de pareiasaures.

Tous les fossiles décrits dans ce travail proviennent des niveaux supérieurs du Membre Tourbihine (unité lithostratigraphique T2) de la Formation d'Ikkakern (Fig. 2A). Ces niveaux ont fourni les seuls tétrapodes anté-triasiques du Bassin d'Argana. Jusqu'à présent, ces tétrapodes ne comprenaient que des amphibiens diplocaulidés (*Diplocaulus minimus* Dutuit, 1976 ; Dutuit 1988) et des eureptiles captorhinidés (*Acrodonta irerhi* Dutuit, 1976a et un moradisaurin ; Jalil & Dutuit 1996). C'est la première fois que des pareiasaures sont décrits au Maroc et en Afrique du Nord. Les spécimens étudiés ici sont conservés dans les Collections de Paléontologie du Département Histoire de la Terre du Muséum national d'Histoire naturelle et portent des numéros de collection précédés du sigle ARG,

par référence à Argana, suivant en cela la numérotation adoptée par J.-M. Dutuit pour les vertébrés d'Argana. Excepté pour les éléments post-crâniens attribués aux Pareiasauria gen. et sp. indet. 1 et 2, les éléments appartenant à un même individu portent le même numéro de collection (ex. : ARG 514), le numéro qui suit correspond à la pièce en question (ex. : ARG 514-1 : vertèbre dorsale).

## ABRÉVIATIONS

acetab fosse acétabulaire ;  
 a.hem arc hémal ;  
 Ang angulaire ;  
 art articulaire ;  
 art.cost surface articulaire costale ;  
 art.fem facette articulaire du tibia pour l'extrémité distale du fémur ;  
 art.zyg articulation zygapophysaire ;  
 b.acetab bourrelet acétabulaire ;  
 b.Na protubérance nasale ;  
 b.n.i bord de la narine interne (choane) ;  
 b.Pof protubérance post-frontale ;  
 b.Prf protubérance préfrontale ;  
 b.Qj protubérances quadratojugales ;  
 b.Sq protubérance squamosale ;  
 b.Supt protubérance supratemporale ;  
 ba.Max branche antérieure du maxillaire ;  
 bd.Max branche dorsale du maxillaire ;  
 bo basioccipital ;  
 bp.Max branche postérieure du maxillaire ;  
 bsph basisphénoïde ;  
 c.acetab contrefort acétabulaire ;  
 cd.art condyle articulaire ;  
 cd.oc condyle occipital ;  
 c.d.s crête médiane du *dorsum sellae* ;  
 c.enc cavité encéphalique ;  
 cent centrum ;  
 cing cingulum ;  
 cr.cn crête cnémiale ;  
 cr.dp crête deltopectorale ;  
 cr.ept1,2 crêtes sur le processus ascendant de l'épiptérygoïde ;  
 cr.Max crête interne du maxillaire ;  
 cr.q crête postérieure du carré ;  
 cr.Qj crête interne du quadratojugal ;  
 cr.sacr *crista sacralis* ;  
 cr.soc crête supraoccipitale ;  
 cr.sphent crête et processus de l'épiptérygoïde contactant le sphénothoïde ;  
 cr.Sq crête interne du squamosal ;  
 cr.Supt crête interne du supratemporal ;  
 cr.Sur crête interne du surnuméraire ;  
 c.sacetab contrefort supra-acétabulaire ;  
 c.ty? crête tympanique possible ;  
 dep.cent depression ventrale du centrum ;

dep.Max dépression externe du maxillaire ;  
 dep.Na dépression interne du nasal ;  
 dep.pbsph dépression ventrale du parabasisphénoïde ;  
 dep.Po dépression postorbitaire ;  
 dep.Qj.q dépression du quadratojugal pour le carré ;  
 dep.v.ant, dépressions ventrales antérieure et postérieure de l'arc neural ;  
 dep.v.post diap diapophyse ;  
 d.s *dorsum sellae* ;  
 ectepic ectépicondyle ;  
 entepic entépicondyle ;  
 ep.La épaissement du lacrymal ;  
 ep.n épine neurale ;  
 ep.Pal épaissement du palatin ;  
 exoc exoccipital ;  
 ?f foramen de la selle turcique ;  
 f.a.pal foramen pour la branche antérieure du nerf facial ;  
 f.car foramen pour l'artère carotide interne ;  
 f.hyp fosse hypophysaire ;  
 fic *foramen intermandibularis caudalis* ;  
 f.intercd fosse intercondyloïde ;  
 f.Max.a, p foramens antérieur et postérieur du maxillaire ;  
 f.met fenêtre métotique ;  
 f.Na foramens internes du nasal ;  
 f.o fenêtre ovale ;  
 f.obt foramen obturateur ;  
 f.pi foramen pinéal ;  
 fpp *foramen palatinum posterius* ;  
 f.ptemp fenêtre post-temporale ;  
 f.q foramen quadratique ;  
 Fr frontal ;  
 f.VI foramen pour le nerf abducens ;  
 f.VII pal foramen pour la branche palatine du nerf facial ;  
 f.XII foramens du nerf XII (hypoglosse) ;  
 ic intercentre ;  
 il ilion ;  
 inc.V incisure pour le nerf trijumeau ;  
 isch ischion ;  
 It intertemporal ;  
 Ju jugal ;  
 La lacrymal ;  
 l.ant lamelle antérieure de l'arc neural ;  
 l.l.exoc lame latérale de l'exoccipital ;  
 l.m.art lame médiale de l'articulaire ;  
 l.m.exoc lame médiale de l'exoccipital ;  
 l.post lamelle postérieure de l'arc neural ;  
 l.postax lame postaxiale du fémur ;  
 l.Sur lame de l'os surnuméraire ;  
 l.v.Sq1 et 2 lames ventrales du squamosal ;  
 ?lig.ept zone d'attache ligamentaire probable de l'épiptérygoïde au toit crânien ;  
 Max maxillaire ;  
 m.d.m aire d'insertion du muscle *depressor mandibulae* ;

m.dors	insertion des muscles proximaux dorsaux de l'humérus ;	s.il-pubisc	suture entre ilion et plaque pubo-ischiatique ;
m.epax	aire d'insertion de la musculature épaxiale ;	s.Ju?	suture possible avec le jugal ;
m.iliofem	insertion du muscle <i>iliofemoralis</i> ;	s.La	suture avec le lacrymal ;
m.intertr	insertion des muscles <i>intertransversarii</i> ;	s.m.Na	suture médiane internasale ;
m.iscaud	insertion du muscle <i>ischiocaudalis</i> ;	s.Max	suture avec le maxillaire ;
m.pubfem.ext	insertion du muscle <i>pubischiofemoralis externus</i> ;	s.Max.int	sillon interne du maxillaire ;
m.pubfem.int	insertion du muscle <i>pubischiofemoralis internus</i> ;	s.Na	suture avec le nasal ;
m.tric	insertion du muscle <i>triceps</i> ;	soc	supraoccipital ;
Na	nasal ;	s.opisth	suture avec l'opisthotique ;
n.e	narine externe ;	s.Pa	suture avec le pariétal ;
n.i	narine interne (choane) ;	s.Pof	suture avec le post-frontal ;
o	bord de l'orbite ;	s.PrF	suture avec le préfrontal ;
op	processus paroccipital de l'opisthotique ;	s.proot	suture avec le prootique ;
Pa	pariétal ;	s.Pt	suture avec le ptérygoïde ;
p.a	<i>pila antotica</i> ;	s.pub	symphyse pubienne ;
par.s.t	paroi antérieure de la selle turcique ;	Sq	squamosal ;
Po	postorbitaire ;	s.Qj	suture avec le quadratojugal ;
PoF	post-frontal ;	s.q.Sq	sillon interne du squamosal pour l'insertion du carré ;
poz	postzygapophyse ;	s.soc	suture avec le supra-occipital ;
Pp	postpariétal ;	s.st	sole du stapes ;
pr.asc	processus ascendant de l'épiptérygoïde ;	s.Sur	suture avec l'os surnuméraire ;
pr.a.soc	processus antérieur du supra-occipital ;	St	supratemporal ;
pr.bpt	processus basiptérygoïdien ;	s.t	selle turcique ;
pr.cult	processus cultriforme ;	Supt	supratemporal ;
Preart	préarticulaire ;	Sur	os surnuméraire ;
PrF	préfrontal ;	Surang	surangulaire ;
pr.l.opisth	projection latérale de l'opisthotique ;	?s.Vo	suture probable avec le vomer ;
pr.Pp	processus ventral du postpariétal ;	?s.Vo-Pt	sutures probables avec le vomer et le ptérygoïde ;
pr.rart	processus rétroarticulaire ;	s.VI	sillon pour le nerf abducens ;
pr.soc	processus ascendant du supra-occipital ;	s.VII pal	sillon pour la branche palatine du nerf facial ;
pr.sphent	processus de l'épiptérygoïde contactant le sphénoïde ;	T	tabulaire ;
pr.tr	processus transverse ;	tr.int	trochanter interne ;
pr.tr+cost	processus transverse fusionné à une côte ;	tub.b	tubérosité basale du basioccipital ;
pr.v.Sq	processus interne ventral du squamosal ;	tub.lat	tubérosité latérale du basioccipital ;
prz	prézygapophyse ;	tub.m	tubérosité médiane du basioccipital.
pub	pubis ;		
pubisch	plaque pubo-ischiatique ;		
Qj	quadrato-jugal ;		
q.m	quille médiane du centrum ;		
r.La	récessus du lacrymal pour le processus du nasal ;		
s.a.max.n	sillon pour les artères maxillaire et nasale et pour le rameau maxillaire du trijumeau ;		
s.a.st	sillon pour l'artère stapédiale ;		
s.bo.bsph	suture entre basioccipital et basisphénoïde ;		
s.cost	ligne de suture entre les côtes et les processus transverses ;		
s.exoc	suture avec les exoccipitaux ;		
s.f.o	surface de contact entre le stapes et le bord de la fenêtre ovale ;		
s.Fr	suture avec le frontal ;		

## SYSTÉMATIQUE

REPTILIA Linnaeus, 1758

PARAREPTILIA Olsen, 1947

PROCOLOPHONOMORPHA Romer, 1964

PAREIASAURIA Seeley, 1888

Genre *Arganaceras* n. gen.

DIAGNOSE. — Comme celle de l'espèce type et unique espèce.

ESPÈCE TYPE. — *Arganaceras vacanti* n. sp.

ÉTYMOLOGIE. — Du Bassin d'Argana où les restes de ce pareiasaure ont été trouvés et du grec *kèrastès*

(corne), par référence aux tubercules très développés de l'ornementation dermique du crâne qui se présentent sous forme de cornes.

*Arganaceras vacanti* n. sp.

HOLOTYPE. — ARG 518 crâne presque complet désarticulé, comprenant le dermocrâne, le neurocrâne et la partie postérieure de l'hémi-mandibule droite (ARG 518-1 : nasal gauche ; ARG 518-2 : lacrymal gauche ; ARG 518-3 : maxillaire gauche ; ARG 518-4 : fragment de toit crânien et une partie du bord orbitaire gauche, les os restant en connexion sur cette pièce sont le préfrontal, le post-frontal, le postorbitaire, le frontal et le pariétal ; ARG 518-5 : fragment de la partie temporale du toit crânien formée par l'os surnuméraire, le supratemporal et le squamosal gauches ; ARG 518-6 et 7 : partie distale du quadratojugal, ARG 518-8 : maxillaire droit ; ARG 518-9 : fragment de toit crânien formé par le supratemporal et le squamosal droits, partiellement conservés ; ARG 518-10 : postpariétal en connexion avec le supraoccipital ; ARG 518-11 : palatin gauche ; ARG 518-12 : plancher du neurocrâne formé essentiellement par le basioccipital en connexion avec le parabasisphénoïde ; ARG 518-13 : exoccipital gauche ; ARG 518-14 : exoccipital droit ; ARG 518-15 : carré gauche ; ARG 518-16 : épityroïde ; ARG 518-17 : processus paroccipital gauche ; ARG 518-18 : stapes ; ARG 518-19 : partie postérieure de l'hémi-mandibule droite formée par les os angulaire, surangulaire, préarticulaire et articulaire).

ÉTYMOLOGIE. — Cette espèce est dédiée à Renaud Vacant en remerciement pour les heures de travail qu'il a consacrées au dégagement de ce crâne et sans qu'une partie de cette étude n'aurait pu être faite.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Aucun élément du squelette post-crânien n'a été trouvé associé au seul crâne de notre collection (holotype ; ARG 518). Nous n'avons donc aucun élément de comparaison directe pour associer avec certitude ce crâne aux nombreux restes post-crâniens trouvés dans les gisements proches. C'est pourquoi, nous avons jugé préférable de ne pas attribuer ce matériel post-crânien à *A. vacanti* n. gen., n. sp., même s'il est fort probable qu'au moins une partie de ces éléments appartiennent effectivement à cette espèce (voir p. 108, 110). Beaucoup de gisements à pareiasaures livrent en effet plusieurs taxons et nous souhaitons éviter ainsi d'introduire une confusion si c'était le cas pour les gisements d'Argana.

HORIZON ET LOCALITÉ. — Sommet du Membre Tourbihine de la Formation d'Ikakern (Permien supérieur, Tatarien), région de Tikida, Maroc. L'holotype se trouvait dans un plâtre numéroté XXIIb n° 15 (30-07-75) et provient donc du gisement XXII (Fig. 2B). Les nombres en chiffres romains correspondent au gisement selon la nomenclature de Dutuit, les

nombres en chiffres arabes correspondent au numéro d'ordre de découverte dans le gisement et la date entre parenthèse indique la date du plâtrage (J.-M. Dutuit comm. pers.).

DIAGNOSE. — Pareiasaure de grande taille et différant de tous les autres pareiasaures par les 11 autapomorphies suivantes : le processus antérieur du maxillaire, formant le bord ventral de la narine externe, est incliné vers l'arrière (le bord ventral de la narine externe est de ce fait presque horizontal) ; l'os surnuméraire est très développé, avec une large lame ventrale fixant le supratemporal sur sa face interne ; la lame interne de l'os surnuméraire continue dorsalement la lame interne du squamosal et du supratemporal, laissant supposer un contact entre l'os surnuméraire et le processus paroccipital de l'opisthotique ; les processus médiaux des exoccipitaux sont bien développés, excluant le supraoccipital du bord du foramen magnum ; le neurocrâne est étroit et très allongé, avec une importante constriction latérale du parabasisphénoïde ; les processus basityroïdiens sont comprimés latéralement et très allongés ; la selle turcique présente une paroi antérieure verticale et s'ouvre dorsalement ; deux tubercules latéraux sont présents de part et d'autre du tubercule médian, sur la face ventrale du basioccipital ; l'articulaire et l'angulaire forment un important processus rétroarticulaire ; une importante lame osseuse est formée par l'articulaire et délimite la fosse glénoïde médialement ; les dents maxillaires sont projetées vers l'avant.

DESCRIPTION ANATOMIQUE COMPARATIVE

Cette description est fondée sur les restes crâniens d'un même individu (ARG 518), holotype et seul spécimen attribué à *Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp. Plusieurs indices suggèrent qu'il s'agit d'un individu juvénile à subadulte : les sutures lâches entre les os dermiques (os désarticulés au niveau des zones de suture ou séparés par des lignes de suture nettes), l'ornementation dermique peu prononcée et l'absence d'ornementation sur les maxillaires, les éléments du neurocrâne désarticulés, l'absence d'ossification des parois latérales du prootique et de l'opisthotique, l'absence de fusion entre le processus paroccipital de l'opisthotique et le toit crânien et, enfin, l'absence de fusion ou de suture entre le carré et les éléments du toit crânien.

C'est la partie gauche du crâne qui est la mieux conservée. Il n'y manque que le prémaxillaire. La moitié droite du crâne, en revanche, n'est connue que par son maxillaire et une partie du toit crânien formée par le supratemporal et le squamosal

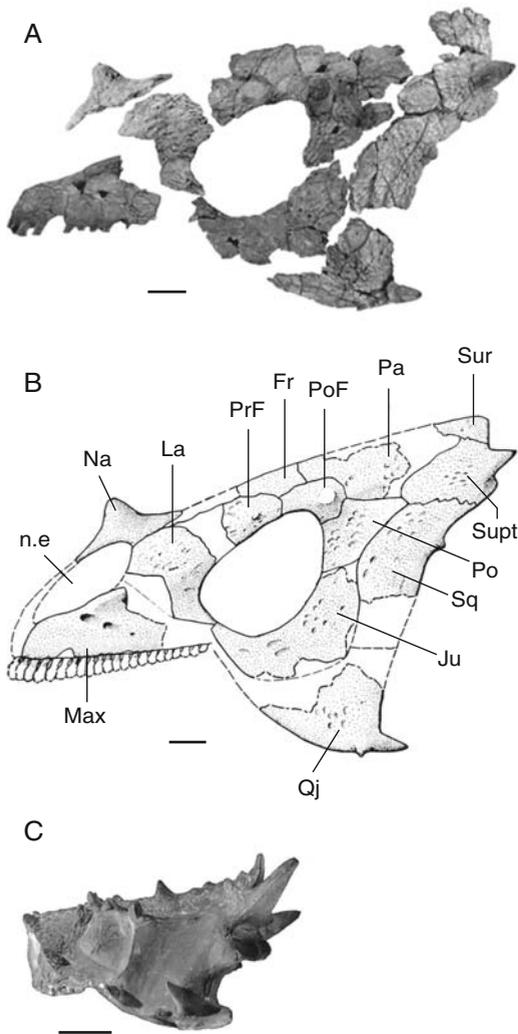


FIG. 3. — **A, B**, *Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp., sommet du Membre Tourbihine de la Formation d'Ikakern, Permien supérieur (Tatarien), région de Tikida et Irerhi, Maroc ; **A**, partie dermique d'un crâne incomplet (holotype, MNHN ARG 518-1 à 19), assemblé en vue latérale gauche ; **B**, essai de reconstitution ; **C**, *Elginia mirabilis* Newton, 1893, Permien supérieur d'Écosse, crâne en vue latérale (moulage MNHN-1899-3-1). Échelles : 3 cm.

partiellement conservés. L'extrémité antérieure du museau, formée par les prémaxillaires, manque des deux côtés. La longueur estimée de ce crâne, sans les prémaxillaires, est de l'ordre de 340 mm. Cette longueur est mesurée, après reconstitution, de l'extrémité antérieure du nasal à la partie la plus postérieure du toit crânien, qui correspond au bord postérieur de l'os surnuméraire.

L'ornementation est faite de cupules et de sillons plus ou moins prononcés et de protubérances osseuses très développées, formant de courtes cornes (Fig. 3A, B). Ce type d'ornementation dermique corniforme n'était jusqu'alors connu que chez un seul pareiasaure, *Elginia mirabilis* Newton, 1893, du Permien supérieur d'Écosse (Fig. 3C). Les autres pareiasaures peuvent avoir des protubérances ou tubercules proéminents, mais ceux-ci ne sont jamais développés en cornes, c'est-à-dire longs et pointus.

En vue latérale, le crâne présente une large collette postéroventrale formée par le quadratojugal et le squamosal qui s'étendent ventralement bien au-delà du niveau de la rangée dentaire (Qj, Sq, Fig. 3A, B). La partie conservée de la narine externe montre que cette dernière était de grande taille (n.e, Fig. 3A, B). L'orbite est ouverte latéralement, elle a une forme ellipsoïde et, comme la narine externe, elle est allongée selon un axe antérioroventral à postérodorsal. Le postpariétal est un os impair se présentant sous la forme d'une simple ossification médiane (Pp, Figs 7 ; 8). Le tabulaire est absent.

#### Crâne dermique

**Nasal.** Seul le nasal gauche est conservé (Na, Figs 4 ; 5). Il est presque complet, à l'exception d'une petite portion de son bord ventral. Il a une forme triangulaire, plus longue que large et pointue antérieurement. Sa surface dorsale est beaucoup plus étroite que celle des autres pareiasaures ; le museau d'*Arganaceras* n. gen. devait donc être plus étroit que celui des autres pareiasaures. Une longue zone de suture médiane montre le contact du nasal avec son homologue droit (s.m.Na, Figs 4 ; 5). Sa pointe antérieure devait entrer en contact avec le prémaxillaire et, postérieurement, il présente une zone de contact avec le préfrontal et le frontal (s.PrF, s.Fr, Figs 4 ; 5). Ventralement, le nasal émet une petite languette osseuse qui s'insère dans un petit recessus du lacrymal (r.La, Fig. 15A). Le reste de la zone de suture entre ces deux os montre des traces d'interdigitation serrées (s.Na, Fig. 15A). Juste en avant de cette zone de jonction, le bord ventral du nasal forme une partie du bord de la

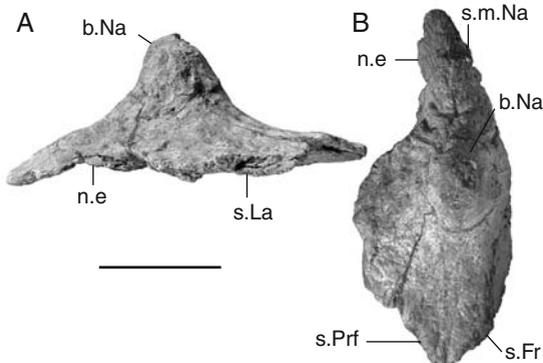


FIG. 4. — *Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp., sommet du Membre Tourbihine de la Formation d'Ikakern, Permien supérieur (Tatarien), région de Tikida et Irerhi, Maroc, holotype (MNHN ARG 518-1), nasal gauche en vues latérale (A) et dorsale (B). Échelle : 1 cm.

narine externe. Sur la face ventrale ou interne du nasal, le rebord de la narine se prolonge médialement par une dépression longitudinale délimitée médialement par un épaissement osseux qui s'efface rapidement vers l'arrière (dep.Na, Fig. 5B). Plusieurs foramens, dont trois de taille relativement grande, s'ouvrent sur la surface interne du nasal (f.Na, Fig. 5B). L'ornementation dermique est faite de cupules et de sillons et d'une importante protubérance conique située le long du bord de la ligne médiane (b.Na, Fig. 4). Une telle bosse nasale est présente chez *Elginia mirabilis* Newton, 1893, *Pareiasuchus nasicornis* Haughton & Boonstra, 1929, *Scutosaurus karpinskii* Amalitsky, 1922 et *Bunostegos akokanensis* Sidor, Blackburn & Gado, 2003. Mais contrairement à *Scutosaurus* et *Bunostegos*, chez qui cette bosse est en position latérale par rapport à la ligne médiane, cette bosse nasale est en position médiale chez *Elginia*, *Pareiasuchus* et *Arganaceras* n. gen. Lee *et al.* (1997) ont considéré ces bosses nasales comme étant plus latérales chez *Elginia* que chez *Pareiasuchus nasicornis*. L'examen d'un moulage du crâne d'*Elginia*, conservé dans la Collection de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN-1899-3-1 ; Fig. 3), n'a montré aucune différence notable dans la position des bosses nasales entre ces deux taxons.

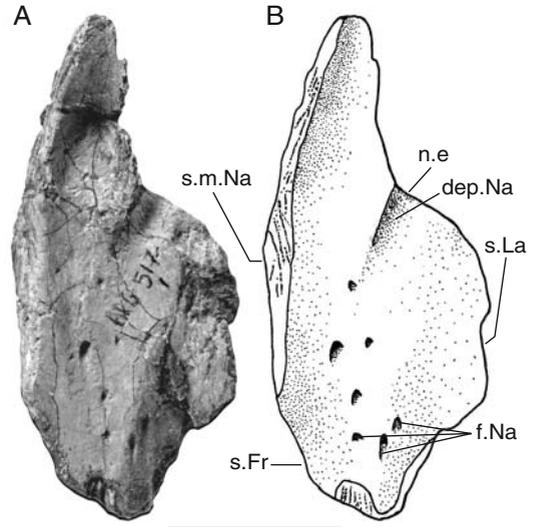


FIG. 5. — *Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp., sommet du Membre Tourbihine de la Formation d'Ikakern, Permien supérieur (Tatarien), région de Tikida et Irerhi, Maroc, holotype (MNHN ARG 518-1), nasal gauche en vue interne (A) et schéma explicatif (B). Échelle : 3 cm.

**Frontal.** Seul le frontal gauche, partiellement conservé, est connu (Fr, Fig. 6). Il était lié à son homologue droit par une longue suture médiane. Ensemble, les deux frontaux devaient former la majeure partie de l'espace interorbitaire. Les sutures séparant le frontal du post-frontal et du pré-frontal sont encore visibles et sont interdigitées. Le frontal est exclu du rebord orbitaire par le contact post-frontal-préfrontal (PoF, PrF, Fig. 6). La suture frontopariétale semble située juste en arrière du niveau du bord postérieur de l'orbite (Fr, Pa, Fig. 6). L'extrémité antérieure du frontal manque, mais sa zone de contact avec le nasal, conservée sur ce dernier (s.Fr, Figs 4 ; 5), montre qu'il devait se prolonger vers l'avant, dépassant le niveau du bord orbitaire antérieur (Fig. 3B). L'ornementation dermique est faite de cupules et sillons effacés, sans aucune protubérance. Seul *Deltavjatia vjatkensis* (Hartmann-Weinberg, 1937), du Permien supérieur russe, est dépourvu d'une protubérance osseuse sur son frontal (Ivachnenko 1987). *Elginia* a de longues protubérances frontales coniques et les autres pareiasaures ont des tubercules arrondis plus ou moins prononcés.

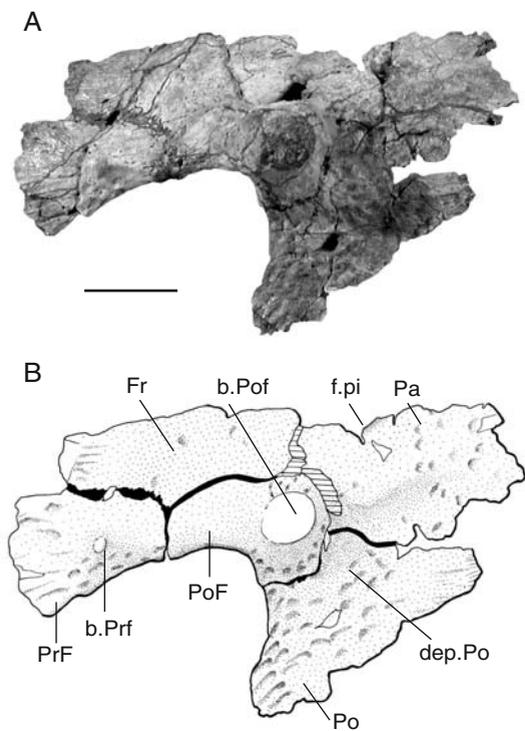


FIG. 6. — *Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp., sommet du Membre Tourbihine de la Formation d'Ikakern, Permien supérieur (Tatarien), région de Tikida et Irerhi, Maroc, holotype (MNHN ARG 518-4), portion du toit crânien entourant l'orbite en vue latérale gauche (A) et schéma explicatif (B). Échelle : 3 cm.

**Pariétal.** Seul le pariétal gauche, partiellement conservé, est connu (Pa, Fig. 6). La suture médiane le séparant de son homologue droit n'est pas bien conservée et sa suture avec le frontal semble être située juste en arrière du niveau du bord postérieur de l'orbite. Latéralement, il entre en contact avec le post-frontal et le postorbitaire qu'il longe jusqu'à son contact avec le supratemporal (Fig. 3B). Postéromédialement, il était réuni au postpariétal et à l'os surnuméraire (Pp, Fig. 7 ; Sur, Fig. 3B). Chez *Scutosaurus* et *Deltavjatia*, l'os surnuméraire est de petite taille et n'atteint pas le pariétal (Fig. 31B, E). Il en est séparé par un contact postpariétal-supratemporal. *Pareiasuchus nasicornis*, en revanche, possède un os surnuméraire relativement grand qui présente un large contact avec le pariétal (Fig. 31C ; Lee *et al.* 1997). L'os surnuméraire d'*Arganaceras*

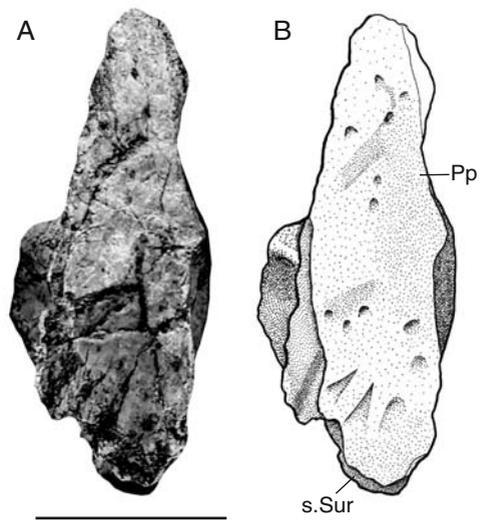


FIG. 7. — *Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp., sommet du Membre Tourbihine de la Formation d'Ikakern, Permien supérieur (Tatarien), région de Tikida et Irerhi, Maroc, holotype (MNHN ARG 518-10), postpariétal et supraoccipital en vue dorsale (A) et schéma explicatif (B). Échelle : 3 cm.

n. gen. est bien développé et, compte-tenu de la morphologie du postpariétal et du supratemporal, il ne fait aucun doute qu'il était en contact avec le pariétal (Fig. 3B).

En vue dorsale est visible une partie du foramen pinéal (f.pi, Fig. 6). Comme chez les procolophonoïdes, les tortues (quand il est présent) et les autres pareiasaures, il est situé antérieurement sur le pariétal, près de la suture frontopariétale. *Elginia* se distingue des autres pareiasaures par un foramen pinéal situé entre les orbites, non loin du niveau de leur bord postérieur. Chez les autres pareiasaures, comme chez *Arganaceras* n. gen., le foramen pinéal se situe juste en arrière du niveau des orbites.

Sur la face interne du pariétal, juste en arrière du foramen pinéal, se trouve un léger épaissement, qui représente probablement une zone de contact avec le neurocrâne. Une importante expansion ventrale du pariétal existe chez les tortues, c'est le *processus inferior parietalis* qui permet au pariétal de se suturer au prootique (Gaffney 1990). Les parareptiles les plus généralisés, les millerettides et probablement aussi les procolophonidés, sont

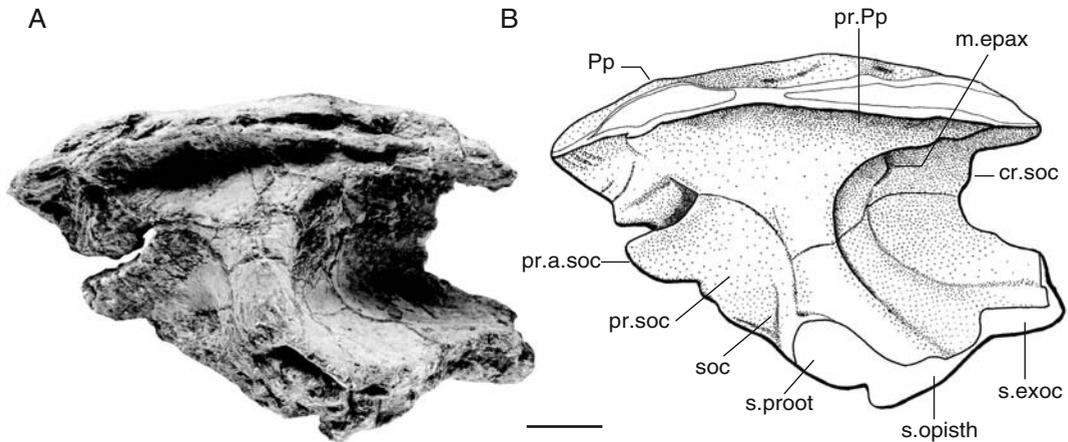


FIG. 8. — *Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp., sommet du Membre Tourbihine de la Formation d'Ikakern, Permien supérieur (Tatarien), région de Tikida et Irerhi, Maroc, holotype (MNHN ARG 518-10), postpariétal et supraoccipital en vue latérale (A) et schéma explicatif (B). Échelle : 1 cm.

dépourvus d'une expansion ventrale du pariétal (Gow 1972 ; Carroll & Lindsay 1985). Les eureptiles généralisés, comme les captorhinidés, ont également un pariétal avec une surface interne plate, sans expansion ventrale et sans contact avec le prootique. Chez des eureptiles plus dérivés, comme certains lépidosauriens actuels, il existe toutefois une expansion ventrale du pariétal comparable, mais cette dernière ne serait pas l'homologue du *processus inferior parietalis* des tortues (Gaffney 1990). Elle n'est pas suturée au prootique, elle est située à proximité de la crête alaire (*crista alaris*) du prootique et en reste séparée par du tissu conjonctif. Même si le prootique n'est pas complètement conservé sur nos fossiles, il est peu probable qu'il ait été en contact avec l'expansion ventrale du pariétal. Celle-ci est en effet peu développée, par comparaison avec le *processus inferior parietalis* des tortues. La morphologie de la surface interne du pariétal n'est pas connue chez les autres pareiasaures et il serait intéressant d'y vérifier l'existence d'une telle expansion ventrale, en particulier chez *Nanoparia luckhoffi* Broom, 1936, *Provelosaurus americanus* (Araújo, 1985), *Anthodon serrarius* Owen, 1876 et *Pumiliopareia pricei* (Broom & Robinson, 1948), qui selon Lee (1997c) seraient les pareiasaures les plus proches des tortues. L'existence d'une importante expan-

sion ventrale du pariétal serait alors un caractère supplémentaire à l'appui des relations de parenté entre les pareiasaures et les tortues.

Sur le pariétal conservé, les cupules et sillons de l'ornementation externe sont comparativement plus développés que sur le frontal, mais aucune protubérance n'y est présente.

**Post-pariétal.** C'est le seul os impair du toit crânien. En vue dorsale, le post-pariétal a une forme ovale allongée antéro-postérieurement (Pp, Figs 7 ; 8). Son ornementation externe est faite de creux et sillons effacés, sans aucune protubérance (Fig. 7). Son extrémité antérieure pointue devait s'insérer entre les deux pariétaux. Sa pointe postérieure est délimitée de part et d'autre par les zones de suture avec les os surnuméraires qui l'excluent ainsi du bord postérieur du toit crânien (s.Sur, Fig. 7B). De tous les pareiasaures connus, seul *Elginia* et probablement aussi *Bunostegos* présentent une telle organisation des os temporaux postérieurs (Lee 1997b ; Sidor *et al.* 2003). L'os surnuméraire du pareiasaure du Kupferschiefer est développé mais, comme chez les autres pareiasaures, son post-pariétal participe au bord postérieur du crâne (Wild 1985 ; Lee 1997b).

Sur sa face interne, le post-pariétal émet sur presque toute sa longueur un important processus

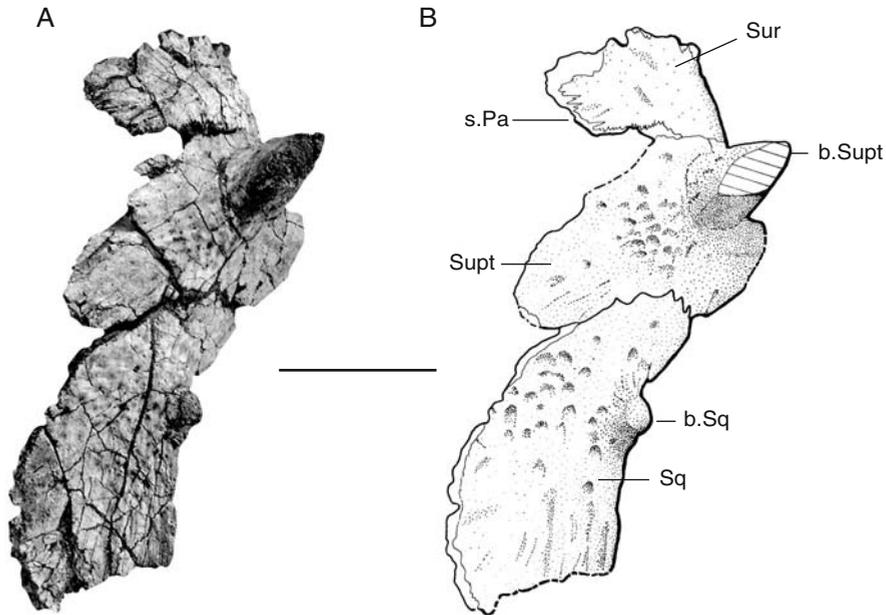


FIG. 9. — *Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp., sommet du Membre Tourbihine de la Formation d'Ikakern, Permien supérieur (Tatarien), région de Tikida et Ilerhi, Maroc, holotype (MNHN ARG 518-5), portion postérolatérale gauche du crâne dermique en vue latérale (A) et schéma explicatif (B). Échelle : 5 cm.

longitudinal médian (pr.Pp, Fig. 8B) qui s'élargit ventralement pour former une large surface de contact avec le processus ascendant du supraoccipital (pr.soc, Fig. 8B). Par leurs processus, le postpariétal et le supraoccipital forment ainsi un solide pilier médian qui lie fermement le neurocrâne au toit crânien. Ce large contact entre le postpariétal et le supraoccipital n'est connu que chez les pareiasaures. Postérieurement, ce pilier se prolonge par une lame verticale fine et médiane : la crête supraoccipitale (cr.soc, Fig. 8B). De part et d'autre de cette crête et juste sous le toit crânien, se trouvent deux petites bosses qui ont une légère expansion sur le supraoccipital et devaient servir de zone d'insertion à la musculature épaxiale (m.epax, Fig. 8B).

**Supratemporal.** Le supratemporal est un os tridédié formant l'angle postérolatéral du toit crânien (Supt, Figs 9B-11B). Il finit postérieurement en tuile, surplombant l'occiput sans aucune expansion occipitale et se suture au squamosal ventralement, ainsi qu'au postorbitaire et au pariétal

antérieurement. Dorsalement, il est en contact avec l'os surnuméraire (Sur, Fig. 9B). Son ornementation est faite de sillons, de cupules et d'une importante protubérance corniforme qui se projette postérodorsalement (b.Supt, Figs 9B ; 10B). Ce type de protubérance sur le supratemporal n'existe que chez *Elginia* (Figs 3C ; 31G), bien que des protubérances plus ou moins grandes, mais jamais corniformes, existent sur le supratemporal des autres pareiasaures, notamment sur celui de *Scutosurus karpinskii* (Fig. 31E) et *Bunostegos*.

La face interne du supratemporal, concave, est parcourue latéralement par une longue crête osseuse (cr.Supt, Fig. 11B) qui se continue ventralement par une crête interne du squamosal (cr.Sq, Fig. 11B) et dorsalement par une crête interne du surnuméraire (cr.Sur, Fig. 11B). Cette longue crête devait correspondre à la zone de contact avec le processus paroccipital de l'opisthotique.

**Os surnuméraire.** L'os surnuméraire est de grande taille, légèrement concave sur sa face ven-

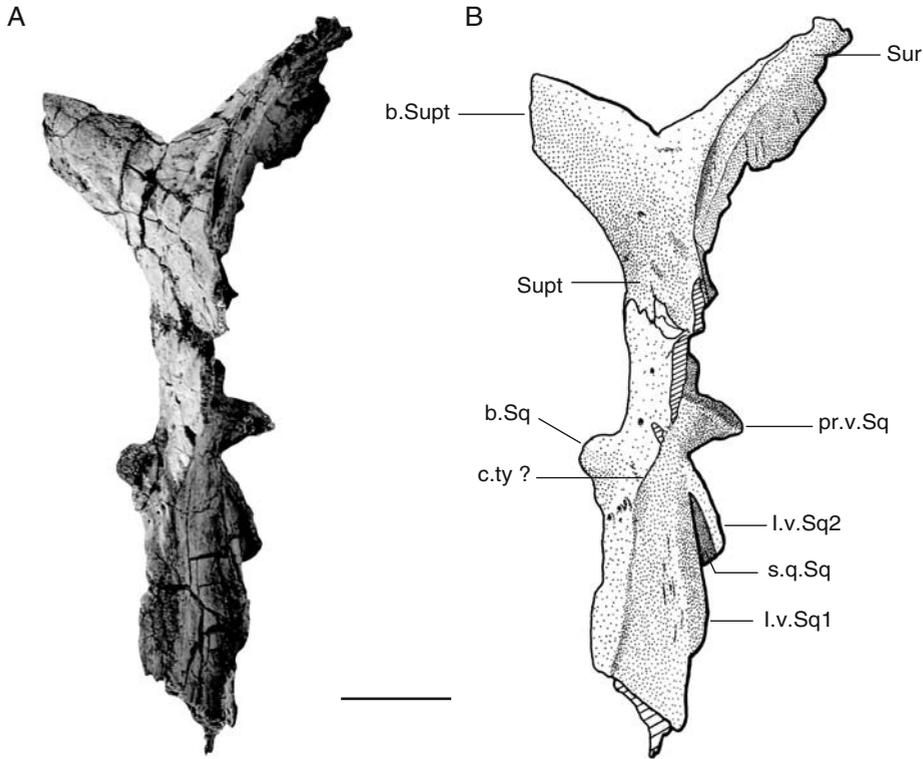


Fig. 10. — *Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp., sommet du Membre Tourbihine de la Formation d'Ikakern, Permien supérieur (Tatarien), région de Tikida et Ilerhi, Maroc, holotype (MNHN ARG 518-5), portion postérolatérale gauche du crâne dermique en vue postérieure (A) et schéma explicatif (B). Échelle : 3 cm.

trale et finit postérieurement en tuile, sans projection occipitale (Sur, Figs 9B-11B). Sa ligne de suture avec le supratemporal, sur le toit crânien, est longue, légèrement sinueuse et interdigitée. Son bord antérieur libre, montre des traces d'interdigitation indiquant la zone de contact avec l'expansion postérieure du pariétal (s.Pa, Fig. 9B). Sur son bord médial, la zone de suture n'est pas conservée. Néanmoins, la forme pointue de l'extrémité postérieure du post-pariétal suggère clairement que les deux os surnuméraires devaient se toucher postérieurement (s.Sur, Fig. 7B).

Ventralement, l'os surnuméraire émet une large lame interne (l.Sur, Fig. 11B) qui s'étend latéralement sous le supratemporal bien au-delà de la ligne de suture externe entre supratemporal et os surnuméraire et se fixe fermement au supratem-

poral sur sa face interne (Fig. 10B). Cette lame se décolle le long de son bord antérieur, délimitant ainsi un profond sillon entre la face ventrale du supratemporal et de l'os surnuméraire. Le bord antérieur ainsi libéré continue la crête osseuse interne du supratemporal (cr.Sur, cr.Supt, Fig. 11B). Outre son rôle dans la consolidation de l'articulation de l'articulation avec le supratemporal, la lame ventrale du surnuméraire devait prendre part au contact avec le processus paroccipital de l'opisthotique. Le seul examen de la surface externe du toit crânien n'aurait jamais permis la mise en évidence d'un tel contact. Chez les autres pareiasaures, le contact avec le processus paroccipital se fait uniquement par les lames ventrales du squamosal et du supratemporal (Lee 1995 ; Lee *et al.* 1997), sans participation du surnuméraire, quand il existe. Un contact du processus paroccipital

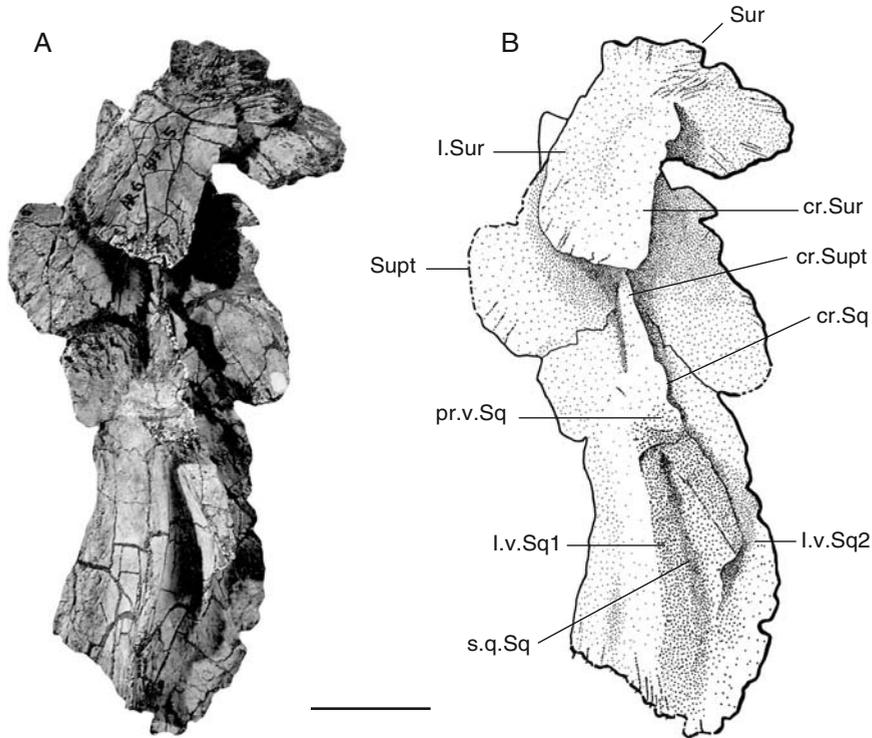


FIG. 11. — *Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp., sommet du Membre Tourbihine de la Formation d'Ikakern, Permien supérieur (Tatarien), région de Tikida et Ilerhi, Maroc, holotype (MNHN ARG 518-5), portion postérolatérale gauche du crâne dermique en vue interne (A) et schéma explicatif (B). Échelle : 3 cm.

avec le squamosal, le supratemporal et le surnuméraire pourrait être unique aux pareiasaures possédant un important os surnuméraire, c'est-à-dire *Elginia*, le pareiasaure du Kupferschiefer (Permien supérieur d'Allemagne) et probablement aussi *Bunostegos*. Comme cette région du crâne n'est pas aussi bien connue chez ces derniers que chez *Arganaceras* n. gen., nous considérerons pour le moment que cette large lame interne de l'os surnuméraire et sa probable participation au contact avec le processus paroccipital est un caractère unique à *Arganaceras* n. gen. Contrairement aux autres pareiasaures, il n'y a aucune trace de suture ni de fusion entre le processus paroccipital et le toit crânien. Ceci pourrait être expliqué par l'état juvénile du spécimen étudié.

**Maxillaire.** Les maxillaires droit (ARG 518-8, Figs 12 ; 13) et gauche (ARG 518-3, Fig. 14)

sont conservés. Le maxillaire droit, le mieux conservé, présente une forme triradiée, avec des branches antérieure, dorsale (ou ascendante) et postérieure (ba.Max, bd.Max, bp.Max, Fig. 12B). Le bord dorsal de la branche antérieure forme le rebord de la narine externe (n.e, Figs 12B ; 13B). Celle-ci devait être assez grande et orientée selon un axe antéroventral à postéro-dorsal (n.e, Fig. 3B). Seul *Pareiasuchus peringueyi* possède des narines externes orientées de cette manière (Lee 1997b). Toutefois, *Arganaceras* n. gen. s'en distingue par la branche antérieure du maxillaire plus développée. Chez les autres pareiasaures, l'expansion antérieure du maxillaire est très faible à absente. Le grand axe de leurs narines externes, qui sont bordées postérieurement par la branche dorsale (ou ascendante) du maxillaire et antérieurement par le prémaxillaire, est surtout orienté verticalement.

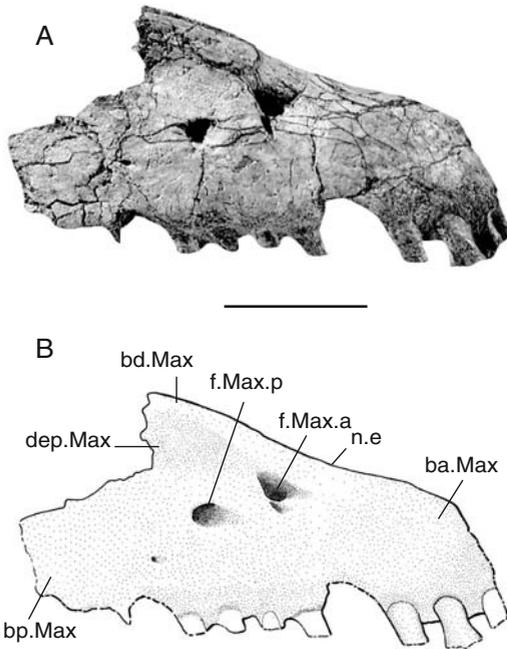


FIG. 12. — *Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp., sommet du Membre Tourbihine de la Formation d'Ikakern, Permien supérieur (Tatarien), région de Tikida et Irehri, Maroc, holotype (MNHN ARG 518-8), maxillaire droit en vue latérale (A) et schéma explicatif (B). Échelle : 3 cm.

Le maxillaire est en contact avec le prémaxillaire antérieurement, le lacrymal dorsalement et le jugal postérieurement. La zone de contact avec le lacrymal, profondément interdigitée, est visible sur la face interne du maxillaire (s.La, Figs 13B ; 14B). Elle montre que le lacrymal devait émettre une expansion ventrale qui longeait le processus ascendant du maxillaire avant de s'unir à lui.

Chez *Pareiasuchus nasicornis*, le maxillaire montre une courte suture avec le quadratojugal postérieurement, excluant ainsi le jugal du bord ventral de la joue (Lee *et al.* 1997). L'extrémité postérieure du maxillaire et l'extrémité antérieure du quadratojugal ne sont pas bien conservées sur notre spécimen et rien ne peut donc être dit sur la structure du contact entre ces deux os.

Deux foramens s'ouvrent sur la face externe du maxillaire. Le premier (f.Max.a, Fig. 12B), le plus grand, se trouve à la base de la branche dorsale du maxillaire et le deuxième (f.Max.p, Fig. 12B) se

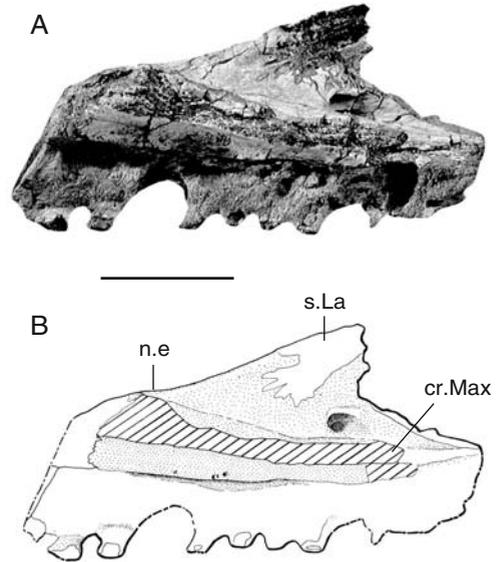


FIG. 13. — *Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp., sommet du Membre Tourbihine de la Formation d'Ikakern, Permien supérieur (Tatarien), région de Tikida et Irehri, Maroc, holotype (MNHN ARG 518-8), maxillaire droit en vue médiale (A) et schéma explicatif (B). Échelle : 3 cm.

trouve un peu plus loin vers l'arrière. Il s'agit des foramens de sortie pour les branches de l'*arteria alveolis superior*. Ces foramens s'ouvrent sur la face interne dorsalement par rapport à la zone de contact du maxillaire avec le palais (cr.Max, Figs 13 ; 14). Juste en arrière du grand foramen et à la base de la branche dorsale du maxillaire, une légère dépression creuse la surface externe du maxillaire (dep.Max, Fig. 12B). *Elginia* possède deux dépressions en arrière des narines externes. La première, la plus médiale, se trouve en arrière des bosses nasales et représente une autapomorphie de ce genre (Lee 1997b). La seconde se trouve entre la narine externe et l'orbite, sur la face externe du maxillaire, comme chez *Arganaceras* n. gen.

La surface externe des maxillaires est lisse. Cette absence d'ornementation pourrait être le fait de l'état juvénile du spécimen étudié. En effet, chez les pareiasaures dont on connaît plusieurs stades de croissance, il a été démontré que les maxillaires des individus jeunes, ne sont pas ornementés (Lee *et al.* 1997).

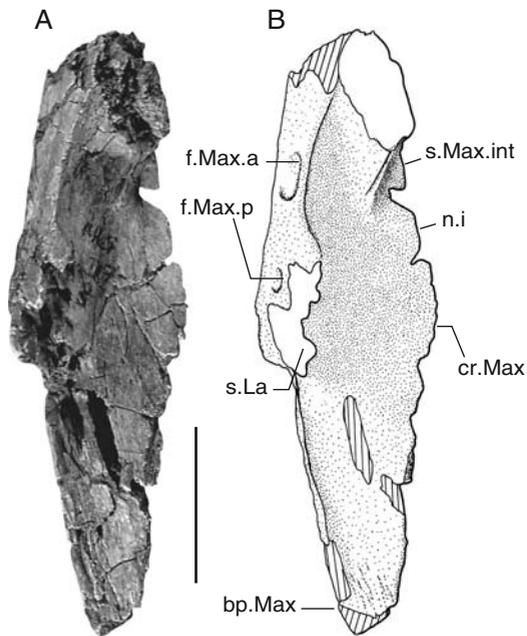


FIG. 14. — *Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp., sommet du Membre Tourbihine de la Formation d'Ikakern, Permien supérieur (Tatarien), région de Tikida et Irerhi, Maroc, holotype (MNHN ARG 518-3), maxillaire gauche en vue dorsale (A) et schéma explicatif (B). Échelle : 3 cm.

Sur sa face médiale, le maxillaire présente sur toute sa longueur une crête proéminente (cr.Max, Figs 13B ; 14B), épaisse à sa base et plus fine médialement, et qui devait relier le maxillaire aux os du palais, le ptérygoïde et le palatin. Sur le maxillaire gauche (ARG 518-3), cette crête médiale est mieux conservée et montre vers l'avant une surface lisse, qui est une portion du rebord latéral de la narine interne (choane) (n.i, Fig. 14B). Un petit sillon prolongeant la narine interne vers l'arrière creuse légèrement le maxillaire (s.Max.int, Fig. 14B).

La crête alvéolaire se présente sous la forme d'une petite crête osseuse longitudinale, percée par une série de petits forams et surmontant la rangée dentaire. Le maxillaire droit présente 12 alvéoles dentaires dont neuf portent encore leurs dents. Les bords alvéolaires s'étendent plus loin ventralement du côté labial que du côté lingual. À l'exception de la première dent sur le maxillaire droit (ARG 518-8), qui a conservée sa couronne (voir

dentition, Fig. 28), toutes les dents conservées ne sont représentées que par leurs racines. Les dents les plus antérieures sont les plus grandes et leur taille diminue progressivement vers l'arrière. Elles sont profondément implantées dans leurs alvéoles et l'implantation dentaire est de type pleurothécodonte. Elles sont toutes orientées ventralement et vers l'avant (Figs 12 ; 13). Cette orientation des dents de la mâchoire supérieure est unique parmi les pareiasaures. En général, chez les pareiasaures, les dents du dentaire sont orientées verticalement vers le bas. C'est le cas de toutes les formes décrites, sauf *Bradysaurus baini* et *Pareiasuchus nasicornis*, chez qui les dents sont orientées vers le bas et médialement, vers le palais, et *Scutosaurus*, dont les dents sont légèrement orientées vers l'extérieur (Lee 1997b ; Lee *et al.* 1997). Les dents orientées antéroventralement représentent une autapomorphie d'*Arganaceras* n. gen.

**Lacrymal.** Seul le lacrymal gauche est conservé, mais sa portion antéroventrale manque (Fig. 15). Le lacrymal forme une grande partie de la région faciale entre l'orbite et la narine externe (La, Fig. 3B). Il contribue largement au bord antérieur de l'orbite et au bord postérieur de la narine externe. Ses zones de contacts avec le préfrontal, postérodorsalement, et le nasal, antérodorsalement, sont conservées (s.Prf, r.La, s.Na, Fig. 15A). Avec le préfrontal, il présente une large surface de contact profondément interdigitée, alors que sa zone de contact avec le nasal peut être divisée en deux parties : vers l'arrière, le lacrymal présente une dépression dans laquelle vient s'insérer une languette émise par le nasal, tandis que vers l'avant est visible une zone d'interdigitation. Au niveau de la zone de suture lacrymal-nasal l'os s'épaissit sensiblement. La partie correspondante à cet épaississement sur le nasal, non conservée sur notre spécimen, portait probablement une protubérance osseuse, car une importante protubérance existe à cet endroit chez *Elginia*. La branche la plus postérieure du lacrymal porte sur sa face externe de légères stries qui pourraient correspondre à une zone de contact avec le jugal ou le quadratojugal (s.Ju ?, Fig. 15A).

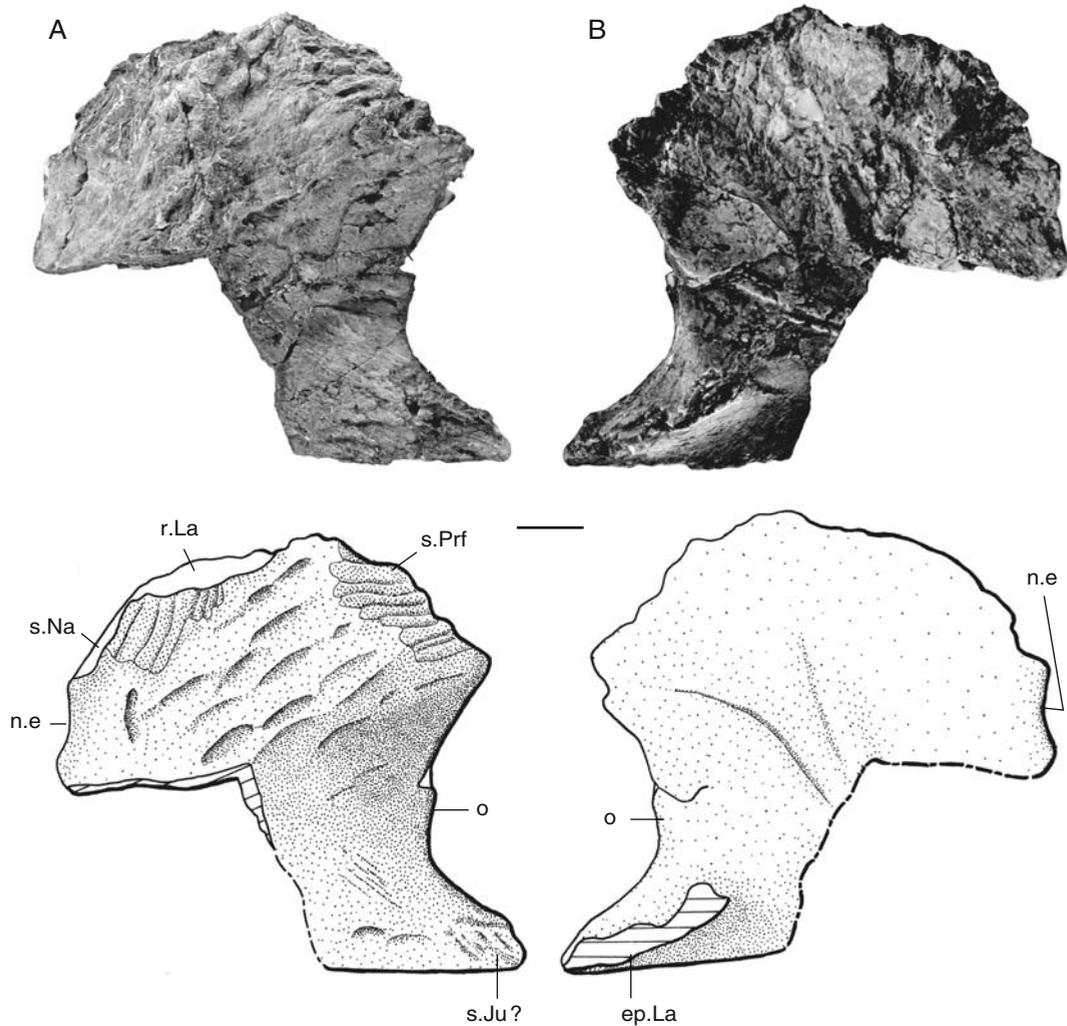


FIG. 15. — *Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp., sommet du Membre Tourbihine de la Formation d'Ikakerne, Permien supérieur (Tatarien), région de Tikida et Irerhi, Maroc, holotype (MNHN ARG 518-2), lacrymal gauche en vues externe (A) et interne (B) et schémas explicatifs correspondants. Échelle : 1 cm.

Au niveau de la portion la plus ventrale du lacrymal, existe un contrefort osseux qui longe le bord orbitaire sur sa face interne (ep.La, Fig. 15B). Chez *Pareiasuchus nasicornis*, cet épaississement du lacrymal entre en contact avec une lame descendante du préfrontal et une lame ascendante du palais ; au niveau de la quadruple jonction lacrymal-préfrontal-jugal-palatin s'ouvre le foramen orbitonasal pour le passage de la branche palatine du nerf facial (Lee *et al.* 1997). Cette

partie du crâne n'est pas conservée sur le matériel étudié.

**Préfrontal.** Seule la portion postérodorsale du préfrontal gauche est conservée (PrF, Figs 3B ; 6B). Elle forme le bord antérodorsal de l'orbite et reste attachée au post-frontal postérieurement et au frontal médialement par une ligne de suture interdigitée (PoF, Fr, Fig. 6B). Sa partie antérieure qui, en longeant le frontal, entrait en

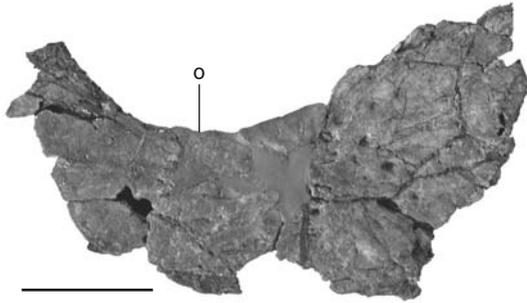


FIG. 16. — *Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp., sommet du Membre Tourbihine de la Formation d'Ikakern, Permien supérieur (Tatarien), région de Tikida et Ierghi, Maroc, holotype (MNHN ARG 518), jugal gauche en vue externe. Échelle : 3 cm.

contact avec le nasal et le lacrymal, n'est pas conservée.

Son ornementation superficielle est faite de cupules et de sillons et une petite protubérance osseuse se trouve juste en avant de sa suture avec le post-frontal (b.PrF, Fig. 6B). Sur sa face interne, le préfrontal montre un épaissement qui longe le bord orbitaire. C'est la partie la plus dorsale du contrefort préorbitaire. Ce contrefort se continue postérieurement sur le frontal par une crête qui s'efface progressivement.

**Post-frontal.** Seul le post-frontal gauche est connu (PoF, Figs 3B ; 6B). C'est un os triradié formant l'angle postérodorsal de l'orbite. Il est lié au préfrontal antérieurement, au frontal et au pariétal médialement et au postorbitaire ventralement. Sa surface externe est ornementée de cupules et sillons et présente une importante protubérance corniforme (b.Pof, Fig. 6B)

**Postorbitaire.** Seul le postorbitaire gauche est conservé (Po, Figs 3B ; 6B). Il est triradié et forme le bord postérieur de l'orbite. Il est en contact avec le post-frontal et le pariétal dorsalement. Sa branche postérieure rejoint le supratemporal vers l'arrière et est bordée postéro-ventralement par le squamosal. Ventralement, il est en contact avec le jugal.

En arrière de la corne du post-frontal se trouve une profonde dépression affectant le post-frontal, le postorbitaire et le pariétal (dep.Po, Fig. 6B).

Même si elle a été accentuée par une déformation post-mortem, comme semblent le montrer des craquelures de l'os dermique à cet endroit, cette dépression semble être naturelle. *Elginia* présente aussi une dépression en arrière de l'orbite, mais cette dernière est plus médiale que chez *Arganaceras* n. gen. et limitée à l'aire qui devait être occupée par le post-frontal et le pariétal.

**Jugal.** Seul le jugal gauche est conservé et forme tout le bord ventral de l'orbite (Ju, Figs 3B ; 16). Comme chez tous les pareiasaures, il se prolonge antérieurement en avant du niveau du bord antérieur de l'orbite (Fig. 3B). Il est bordé postérieurement par le postorbitaire et le squamosal, ventralement par le quadratojugal et antérieurement par le lacrymal et le maxillaire. Son ornementation est faite de cupules peu marquées. Laurin & Reisz (1995) considèrent qu'une extension antérieure du jugal au-delà du bord antérieur de l'orbite est une autapomorphie des pareiasaures, mais la distribution de ce caractère n'est pas sans ambiguïté. Les procolophonidés et le procolophonoïde généralisé *Barasaurus* présentent la même extension antérieure du jugal. Toutefois le procolophonoïde généralisé *Owenetta* possède, comme les autres parareptiles, un processus antérieur du jugal court et n'atteignant pas le niveau du bord orbitaire antérieur.

**Squamosal.** Les squamosaux droit et gauche, partiellement conservés, sont connus (Sq, Figs 3B ; 9B-11B). Ils ne sont représentés que par leurs portions dorsales qui restent chacune liées au supratemporal. Antérieurement, le squamosal est bordé par le postorbitaire et le jugal. La portion ventrale du squamosal, en contact avec le quadratojugal, n'est pas conservée. La partie conservée du squamosal montre que ce dernier était étiré dorsoventralement. Seul le pareiasaure du Kupferschiefer partage avec *Arganaceras* n. gen. une telle forme du squamosal, les autres pareiasaures ayant un squamosal quadrangulaire (Wild 1985 ; Lee 1997b). Cependant, contrairement à celui du pareiasaure du Kupferschiefer, le quadratojugal d'*Arganaceras* n. gen. n'atteint pas le bord ventral de la joue.

La surface externe du squamosal est plate, avec une ornementation en cupules et sillons et une protubérance conique sur son bord postérieur, non loin de la suture squamosal-supratemporal (b.Sq, Figs 9B ; 10B).

Sur sa face interne, une crête du squamosal prolonge la crête développée sur le supratemporal et l'os surnuméraire (cr.Sq, Fig. 11B). Cette crête se continue ventralement jusqu'au processus ventral du squamosal, qui a la forme d'une pyramide à trois faces (pr.v.Sq, Figs 10B ; 11B) et devait, avec la crête interne du squamosal, servir de zone d'appui pour le processus paroccipital. C'est à ce niveau de la joue dermique que se termine le processus paroccipital chez *Pareiasuchus nasicornis* (Lee *et al.* 1997).

Deux crêtes osseuses partent du bord ventral du processus ventral du squamosal en divergeant vers le bas (l.v.Sq.1 et 2, Figs 10B ; 11B). La plus postérieure de ces crêtes et aussi la plus développée (l.v.Sq.1), se prolonge vers le bas au-delà du squamosal, jusqu'à la limite inférieure du quadratojugal, jusqu'à la limite inférieure du quadratojugal (cr.Qj, Fig. 17B2). La plus antérieure, en revanche, s'affine vers le bas et disparaît avant la suture avec le quadratojugal. Son bord distal est étalé en une surface triangulaire faisant un angle d'environ 90° avec le corps de la crête. Ces deux crêtes délimitent entre elles un profond sillon limité dorsalement par le processus ventral du squamosal (s.q.Sq, Fig. 11B). C'est à ce niveau que devait s'insérer le carré, mais aucune zone de suture n'y est visible, probablement en raison de l'immaturation du spécimen étudié.

**Quadratojugal.** Le quadratojugal est très développé chez les pareiasaures et forme la portion inférieure de la joue qui s'étend ventralement au-delà de la rangée dentaire, allant jusqu'à recouvrir la moitié postérieure de la mandibule. C'est cette morphologie particulière qui est à l'origine du nom Pareiasauria (« lézards à joue »). Sur notre spécimen, seule la portion inférieure de cet os, correspondant à l'angle postéroventral de la joue, est conservée (Qj, Figs 3B ; 17). Son ornementation est faite de cupules, de sillons et de deux importantes protubérances corniformes. La plus grande de ces cornes est située sur le bord posté-

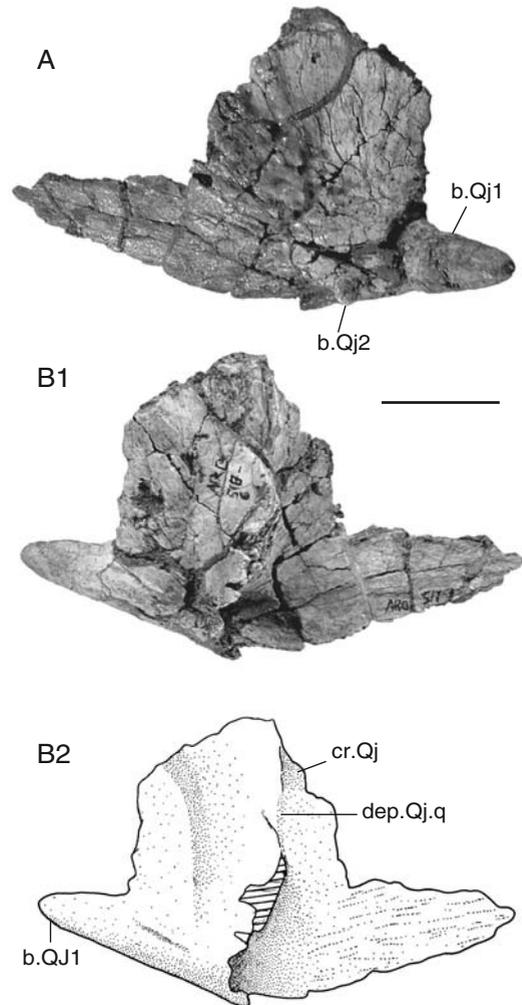


FIG. 17. — *Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp., sommet du Membre Tourbihine de la Formation d'Ikakern, Permien supérieur (Tatarien), région de Tikida et Irerhi, Maroc, holotype (MNHN ARG 518-7), quadratojugal gauche en vues latérale (A) et interne (B1) et schéma explicatif de cette dernière (B2). Échelle : 3 cm.

rieur du quadratojugal, à son angle postéroventral, et est orientée postérieurement (b.Qj1, Fig. 17A, B2). La plus petite (b.Qj2, Fig. 17A) est située au même niveau mais orientée latéralement.

La face interne du quadratojugal est parcourue par une crête osseuse qui prolonge ventralement la crête décrite sur le squamosal (cr.Qj, Fig. 17B2). Dans sa partie la plus dorsale conser-

vée, cette crête montre une petite dépression à surface lisse (dep.Qj.q, Fig. 17B2), qui est vraisemblablement la dépression dans laquelle s'articule un petit processus latéral du carré, comme c'est le cas chez les autres pareiasaures. Le foramen quadratique, qui se situe chez les pareiasaures un peu plus dorsalement, à la triple jonction quadratojugal-squamosal-carré, n'est pas conservé ici.

La lame antérieure du quadratojugal n'est pas conservée et rien ne peut être dit des contacts quadratojugal-jugal et quadratojugal-maxillaire.

**Palais.** Excepté un palatin gauche (ARG 518-11, Fig. 18), aucun élément dermique du palais n'est conservé. Chez les pareiasaures, le palatin forme avec l'ectoptérygoïde la surface latérale du palais, séparant la narine interne de la fenêtre infratemporale. Comme c'est le cas chez les autres pareiasaures et la tortue triasique *Proganochelys*, le bord antéromédial du palatin décrit une courbe concave vers l'intérieur, qui correspond au bord postérolatéral de la narine interne, ou choane (b.n.i, Fig. 18). Les palatins des autres parareptiles ne bordent les narines internes que postérieurement.

Postérolatéralement, un rebord arrondi correspond au bord antérieur du *foramen palatinum posterius* (fpp, Fig. 18). Comme chez les autres pareiasaures (Boonstra 1934a ; Bystrow 1957 ; Ivachnenko 1979, 1987 ; Lee 1997c), ce foramen devait être bordé par le palatin et l'ectoptérygoïde. En effet, ce palatin émet une expansion postérolatérale qui, en touchant l'ectoptérygoïde, devait exclure toute participation des os du toit crânien au contour du *foramen palatinum posterius*. Chez les tortues et les squamates, ce foramen est rempli de tissu conjonctif, mais sert aussi au passage des branches ventrales des artères maxillaire et nasale et du nerf maxillaire (Gaffney 1979, 1990).

En avant du *foramen palatinum posterius* se trouve un épaississement osseux qui se projette ventralement (ep.Pal, Fig. 18). Antérolatéralement, le palatin offre un contact long et rectiligne avec le maxillaire (s.Max, Fig. 18). Ce contact se présente sous la forme d'une concavité s'ouvrant

latéralement, étroite, allongée horizontalement et qui devait recevoir un processus médial du maxillaire. Au niveau de sa zone de jonction la plus antérieure avec le maxillaire, le palatin montre un rebord arrondi indiquant la présence à ce niveau d'un foramen antérieur (f.a.pal, Fig. 18). Ce foramen devait probablement correspondre au passage d'une branche ventrale du nerf facial (VII). Dans sa description de *Proganochelys*, Gaffney (1990 : 68, fig. 27), a décrit à cet endroit du palais, la présence du foramen orbitonasal. Chez les pareiasaures, le foramen orbitonasal est connu sur la face dorsale du palatin, au même niveau que le foramen antérieur du palatin d'*Arganaceras* n. gen. Il passe de la fosse orbitaire à la fosse nasale en perçant le contrefort préorbitaire au niveau de la quadruple jonction palatin-préfrontal-lacrymal-jugal (Lee *et al.* 1997). Un foramen antérieur perçant le palatin n'a jamais été signalé chez les pareiasaures, mais cette région du palais reste mal connue chez ce groupe, car elle est souvent masquée par la mâchoire inférieure qui reste en connexion avec le crâne et qui, pour des raisons muséographiques, est laissée en l'état.

Postérieurement, le palatin s'élargit latéralement et présente une large zone de contact avec le vomer et le ptérygoïde (?s.Vo, ?s.Vo-Pt, Fig. 18), mais la conservation du spécimen ne permet pas de différencier clairement les zones de suture respectives avec ces deux os. Damiani & Modesto (2001) ont mis en évidence la présence d'un contact relativement long entre le vomer et le palatin chez les pareiasaures. Deux crêtes osseuses sont présentes sur la portion postérieure du palatin. Les mêmes crêtes existent chez les autres pareiasaures et elles portent chacune une rangée de dents palatines (voir par ex. : Boonstra 1934a ; Bystrow 1957 : fig. 3 ; Lee 1997c : fig. 8 ; Lee *et al.* 1997 : fig. 4B). Le sommet des crêtes osseuses est érodé sur ARG 518-11 et la présence de dents palatines chez *Arganaceras* n. gen. ne peut donc être attestée.

La surface dorsale du palatin est creusée par un sillon longitudinal, parallèle à la ligne de suture avec l'ectoptérygoïde (s.a.max.n, Fig. 18B). Ce sillon s'élargit sensiblement au-delà du bord du *foramen palatinum posterius*. Il devait probablement

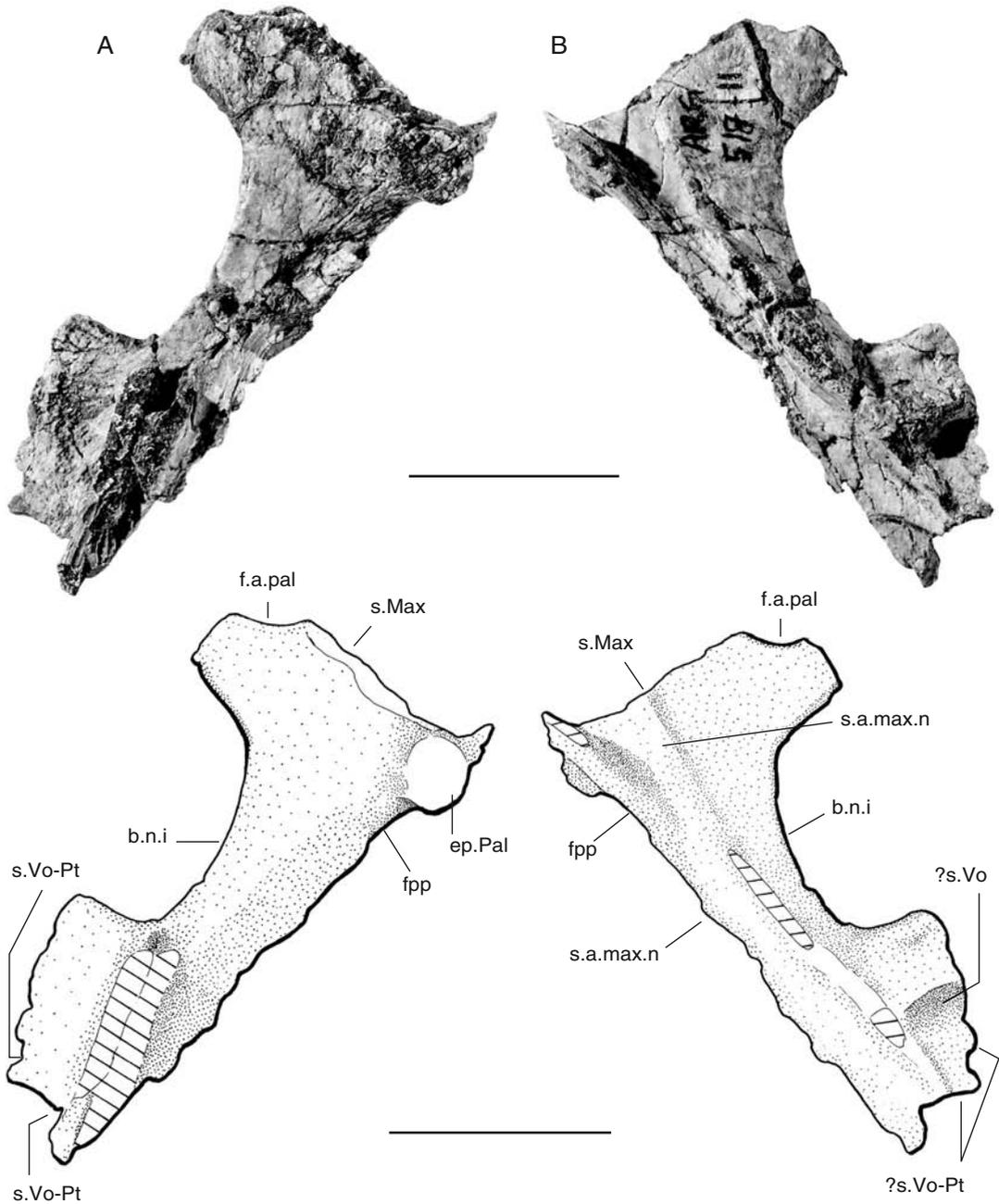


FIG. 18. — *Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp., sommet du Membre Tourbihine de la Formation d'Ikakern, Permien supérieur (Tatarien), région de Tikida et Ilerhi, Maroc, holotype (MNHN ARG 518-11), palatin gauche en vues ventrale (A) et dorsale (B) et schémas explicatifs correspondants. Échelles : 3 cm.

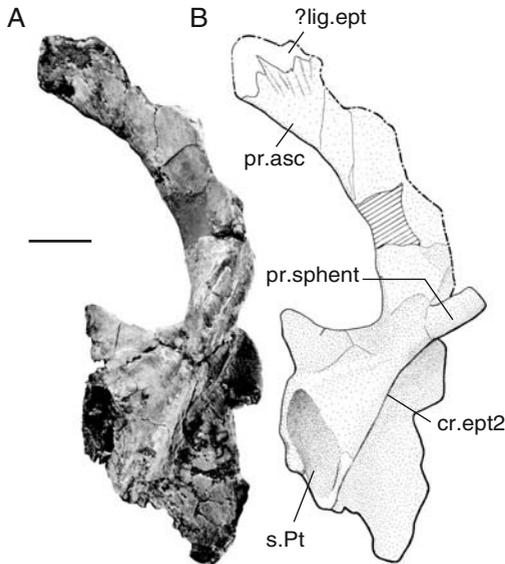


FIG. 19. — *Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp., sommet du Membre Tourbihine de la Formation d'Ikakern, Permien supérieur (Tatarien), région de Tikida et Ilerhi, Maroc, holotype (MNHN ARG 518-16), épiptérygoïde gauche en vue médiale (A) et schéma explicatif (B). Échelle : 1 cm.



FIG. 20. — *Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp., sommet du Membre Tourbihine de la Formation d'Ikakern, Permien supérieur (Tatarien), région de Tikida et Ilerhi, Maroc, holotype (MNHN ARG 518-16), épiptérygoïde gauche en vue latérale. Échelle : 1 cm.

livrer passage aux artères maxillaire et nasale et au nerf maxillaire. Une dépression creuse l'angle postéromédial du palatin et représente probablement une zone de recouvrement par le vomer (?s.Vo, Fig. 18B).

#### Éléments du palatocarré

**Épiptérygoïde.** Un épiptérygoïde gauche isolé est conservé (ARG 518-16, Figs 19 ; 20). Il montre le processus ascendant surmontant une base plus large, triangulaire et aplatie latéralement. Le processus ascendant est une longue et fine baguette osseuse, recourbée vers l'arrière, issue dorsalement du corps du palatocarré et qui s'étend postéro-dorsalement vers le toit crânien (pr.asc, Figs 19B ; 20). Son contact avec le toit crânien ne peut être attesté chez *Arganaceras* n. gen. Chez le procolophonidé *Procolophon trigoniceps* Watson, 1914, du Trias inférieur d'Afrique du Sud, l'épiptérygoïde forme une large structure triangulaire en contact avec le ptérygoïde alors que l'extrémité

de son processus ascendant atteint l'extrémité antérieure du squamosal postérodorsalement (Kemp 1974 ; Carroll & Lindsay 1985). Rien, sur la face ventrale des os dermiques conservés ici, ni sur le squamosal en particulier, ne permet de localiser l'emplacement d'un éventuel contact avec l'épiptérygoïde. Des stries observables sur l'extrémité dorsale de l'épiptérygoïde suggèrent que ce contact avec le toit crânien était probablement ligamentaire (?lig.ept, Fig. 19B).

Une dépression médioventrale, sur la base de l'épiptérygoïde, pourrait correspondre à sa zone de contact avec le ptérygoïde (s.Pt, Fig. 19B). Une crête latérale longitudinale parcourt la partie basale de l'épiptérygoïde jusqu'à la base du processus ascendant (cr.ept1, Fig. 20). Médialement, une autre crête longitudinale parcourt l'épiptérygoïde, de sa base jusqu'au tiers inférieur du processus ascendant (cr.ept2, Fig. 19B). Dorsalement, cette crête se poursuit par un processus orienté dorso-médialement (pr.sphent, Fig. 19B),

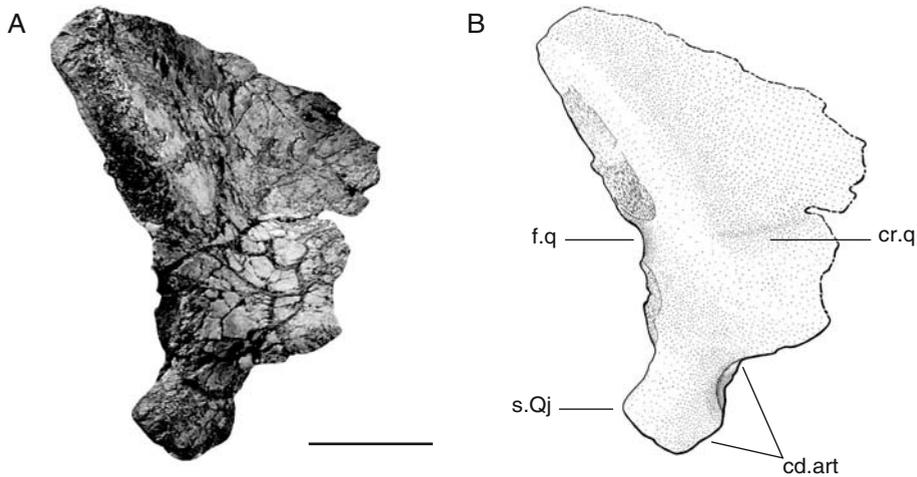


FIG. 21. — *Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp., sommet du Membre Tourbihine de la Formation d'Ikatern, Permien supérieur (Tatarien), région de Tikida et Irerhi, Maroc, holotype (MNHN ARG 518-15), carré gauche en vue latérale (A) et schéma explicatif (B). Échelle : 3 cm.

qui était probablement en contact avec la paroi latérale du neurocrâne formée par le sphénethmoïde.

**Carré.** Seul le carré gauche (ARG 518-15, Fig. 21) est conservé. Contrairement aux autres pareiasaures, chez qui le carré est fermement lié au toit crânien par le squamosal et le quadratojugal, ce carré est isolé, détaché de toute autre structure crânienne. Cette absence de suture est, là encore, certainement le fait de l'état immature du spécimen étudié. La surface latérale du carré présente des rugosités, traces d'insertion d'un prolongement cartilagineux qui devait assurer la liaison avec le toit crânien.

Ce carré a une forme triangulaire en vues antérieure et postérieure et devait s'insérer au niveau du sillon délimité par les lames internes du squamosal et du quadratojugal (l.v.Sq1,2, s.q.Sq, Fig. 11B ; cr.Qj, Fig. 17B). Celles-ci suggèrent que, dans sa position anatomique, le carré était perpendiculaire au toit crânien. Il n'était exposé que postérieurement, le grand développement du squamosal et du quadratojugal le cachant latéralement. Son bord latéral, par lequel il s'attachait au squamosal et au quadratojugal, est épais et concave vers l'intérieur. À mi-hauteur de son

bord latéral se trouve une petite zone lisse, en arc de cercle, qui est probablement le bord médial du foramen quadratique pour le passage de la branche mandibulaire du nerf trijumeau (f.q, Fig. 21B). Ce foramen existe également chez les captorhinidés et les diapsides (Heaton 1979). Chez les pareiasaures, le foramen quadratique est situé à la zone de jonction squamosal-quadratojugal-carré (Bystrow 1957 ; Lee 1997c ; Lee *et al.* 1997).

La portion ventrale du carré, très épaisse, porte le condyle articulaire pour la mâchoire inférieure (cd.art, Fig. 21B) et une petite projection ventro-latérale qui relie le carré au quadratojugal (s.Qj, Fig. 21B). Une petite dépression présente sur la crête interne du quadratojugal (dep.Qj.q, Fig. 17B2) devait accueillir cette projection ventro-latérale du carré. Le carré des autres pareiasaures émet de la même façon une projection latérale qui s'insère dans une petite dépression médiale du quadratojugal (Lee *et al.* 1997 : fig. 5B).

À l'instar de celui des autres pareiasaures, le condyle articulaire du carré consiste en deux parties, une partie latérale et une partie médiale (cd.art, Fig. 21B). La partie latérale est arrondie, plus massive et de position plus ventrale que la

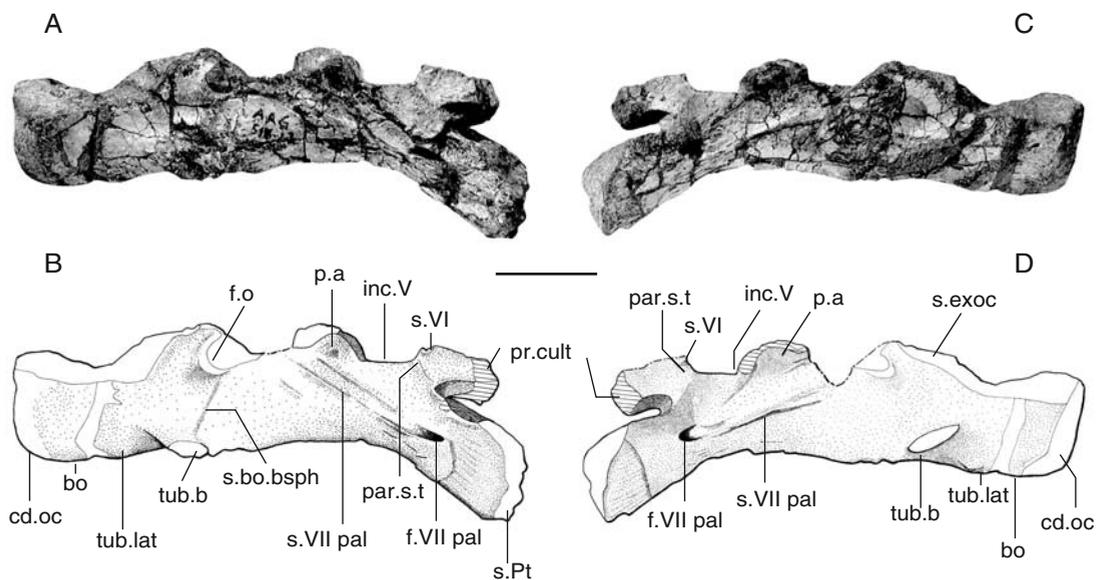


FIG. 22. — *Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp., sommet du Membre Tourbihine de la Formation d'Ikakern, Permien supérieur (Tatarien), région de Tikida et Ilerhi, Maroc, holotype (MNHN ARG 518-12), base du neurocrâne en vues latérale droite (A) et gauche (C) et schémas explicatifs correspondants (B, D). Echelle : 3 cm.

partie médiale. La surface ventrale du condyle articulaire, peu ossifiée et légèrement concave dans sa portion médiane, laisse supposer que celui-ci devait se continuer distalement par du cartilage. Les bords dorsal et médial du carré, dorsalement au condyle articulaire, sont assez fins et leurs contours assez mal conservés. Un léger épaississement dorsal et médial pourrait correspondre à la zone de contact du carré avec la branche quadratique du ptérygoïde.

La face postérieure du carré forme une partie de la paroi antérieure de la cavité de l'oreille moyenne. Dans sa portion supérieure, elle présente une profonde concavité délimitée ventralement par une faible crête osseuse (cr.q, Fig. 21B). Chez *Pareiasuchus nasicornis*, cette crête, qui se poursuit sur le ptérygoïde, porte un petit tubercule qui joue un rôle dans l'articulation du stapes (Lee *et al.* 1997). Chez *Proganocheilus* et les captorhiniés, une petite dépression existe aussi à cet endroit. Cette dépression, le « recessus columellaire » (« columellar recess ») de Heaton (1979) ou « pochette du carré » (« quadrate pocket ») de Gaffney (1990), a été interprétée comme accueil-

lant l'extrémité distale du stapes. L'état de conservation du carré ne permet pas de déceler cette zone de contact avec l'extrémité distale du stapes.

#### Neurocrâne

Une grande partie du neurocrâne est conservée et ne semble pas avoir subi de déformation majeure. Presque tous ses éléments sont conservés isolés, à l'exception des éléments de la base du crâne (basioccipital, parabasisphénoïde) et d'une partie des éléments de la paroi du neurocrâne, qui lui restent associés. Le plancher du neurocrâne est, comme chez les autres pareiasaures, très épais (Figs 22 ; 23). Chez les amniotes généralisés, le plancher de la boîte crânienne, formé essentiellement par le basioccipital et le basisphénoïde, est moins épais. Un plancher du neurocrâne épais est un des caractères dérivés partagés par les pareiasaures et les tortues (Lee 1995, 1997c).

La région occipitale est constituée par le basioccipital, les exoccipitaux et le supraoccipital, qui entourent le *foramen magnum* et la partie postérieure du canal neural. Le condyle occipital est ovale et légèrement plus haut que large (cd.oc,

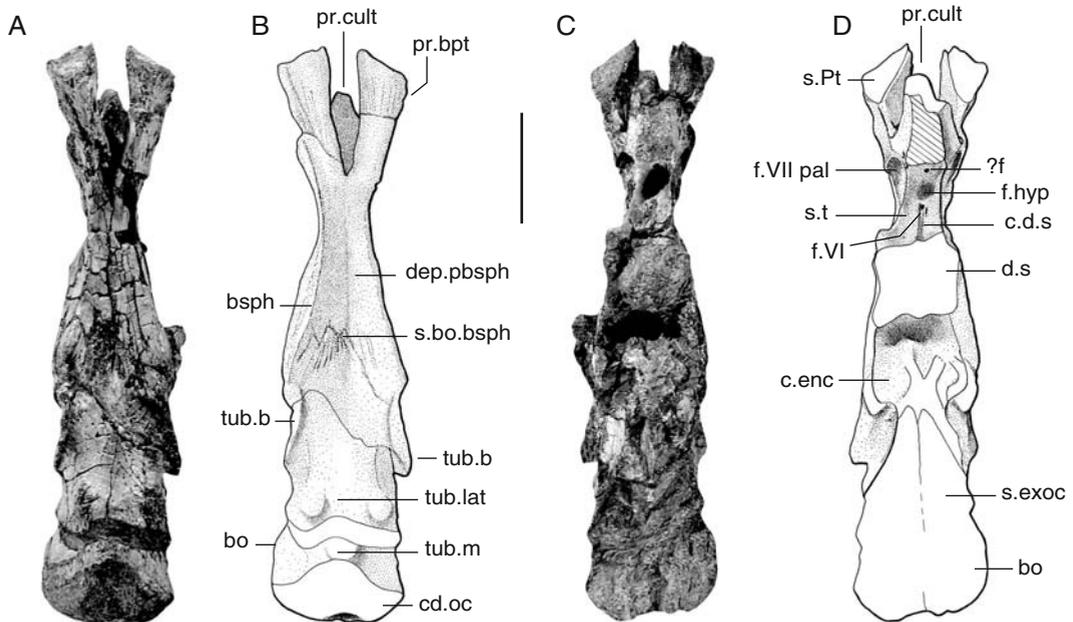


FIG. 23. — *Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp., sommet du Membre Tourbihine de la Formation d'Ikatern, Permien supérieur (Tatarien), région de Tikida et Irerhi, Maroc, holotype (MNHN ARG 518-12), base du neurocrâne en vues ventrale (A) et dorsale (C) et schémas explicatifs correspondants (B, D). Échelle : 3 cm.

Figs 22 ; 23). Il est principalement formé par le basioccipital (bo, Figs 22 ; 23D) ventralement et, dans une moindre mesure, par les exoccipitaux (s.exoc, Fig. 23D ; 24) dorsolatéralement. Sa surface postérieure est concave avec une dépression notochordale centrale. Au-dessus du condyle occipital s'ouvre le *foramen magnum*, qui, reconstitué, apparaît très grand par rapport à la taille du condyle occipital et bordé presque exclusivement par les exoccipitaux. En effet, ces derniers entrent en contact ventralement, excluant le basioccipital du bord inférieur du *foramen magnum* et, dorsalement, le supraoccipital est exclu ou ne contribue que très faiblement au rebord du *foramen magnum* (s.exoc, Fig. 23D).

**Basioccipital.** Le basioccipital (bo, Figs 22B, D ; 23B, D) forme la partie postérieure du plancher du neurocrâne. Il est très allongé antéro-postérieurement et présente de ce fait un aspect moins trapu que chez les autres pareiasaures. Proportionnellement, *Arganaceras* n. gen. possède

le basioccipital le plus allongé connu chez les pareiasaures. *Deltavjatia vjatkensis* présente aussi un basioccipital relativement allongé et, de ce fait, son condyle occipital est projeté en arrière du niveau du bord postérieur du toit crânien (Lee 1997b).

**Exoccipital.** Les deux exoccipitaux (Fig. 24) surmontent dorsalement le basioccipital. Les surfaces de contact entre basioccipital et exoccipitaux sont visibles aussi bien sur le basioccipital que sur les deux exoccipitaux (s.exoc, Fig. 23D). Elles sont triangulaires, larges postérieurement et finissant en pointe vers l'avant. Sur la surface dorsale du basioccipital, une petite crête osseuse médiane les sépare, mais, dans leur position anatomique, les exoccipitaux se rejoignent ventralement le long d'une ligne médiane, excluant ainsi le basioccipital du plancher de la cavité crânienne. Les exoccipitaux contribuent dorsolatéralement à la formation du condyle occipital. Ils sont larges à leur base et s'affinent progressive-

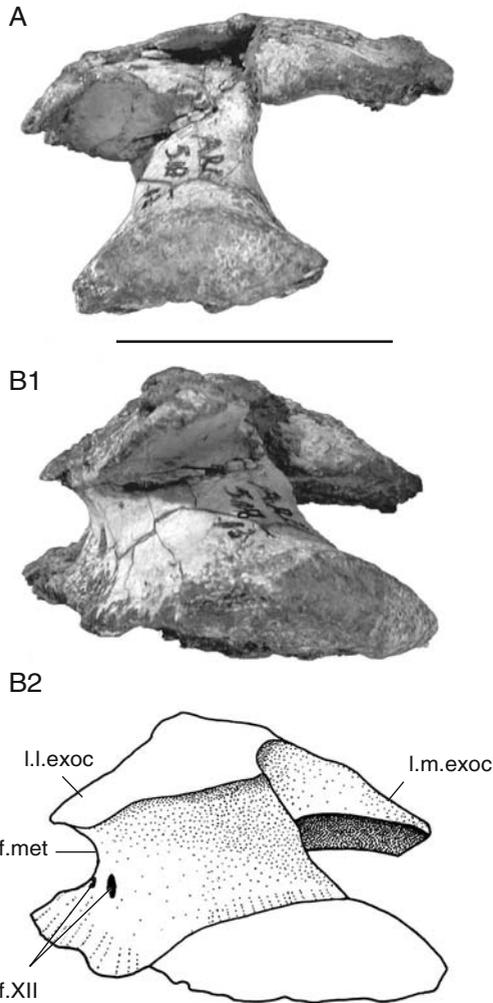


FIG. 24. — *Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp., sommet du Membre Tourbihine de la Formation d'Ikakern, Permien supérieur (Tatarien), région de Tikida et Irerhi, Maroc, holotype (MNHN ARG 518), exoccipital gauche en vues postérieure (A) et postéro-latérale (B1) et schéma explicatif de cette dernière (B2). Echelle : 3 cm.

ment vers l'avant et vers le haut avant de s'étaler dorsalement en une large lame osseuse légèrement bombée. Cette lame osseuse des exoccipitaux est mal conservée et est imprégnée de sédiment, car mal ossifiée. Les expansions latérale et médiale de cette lame osseuse restent, néanmoins, bien visibles (l.l.exoc, l.m.exoc, Fig. 24B2). Une grande expansion latérale de l'exoccipital est un caractère dérivé partagé par les

pareiasaures et les tortues (Lee 1995). Haughton (1929) avait noté que, chez *Bradysaurus bairni*, les exoccipitaux sont en contact dorsalement, excluant le supraoccipital du *foramen magnum*, mais la figure qu'il donne du spécimen étudié ne montre pas ce contact (Haughton 1929 : fig. 25). Chez *Arganaceras* n. gen. l'expansion médiale de l'exoccipital est beaucoup plus développée que l'expansion latérale (l.m.exoc, Fig. 24B2).

Latéralement, chaque exoccipital est perforé par deux foramens de sortie du nerf hypoglosse (f.XII, Fig. 24B2). Le foramen antérieur est très petit et situé non loin du bord antérieur de l'exoccipital. Le foramen postérieur est plus grand. Le bord antérieur des exoccipitaux présente une concavité qui limite postérieurement la fenêtre métotique (fenêtre jugale ou *foramen jugularis anterioris* ; f.met, Fig. 24B2) pour les nerfs glossopharyngien (IX), vague (X) et accessoire (XI) et probablement aussi pour le conduit pérymphatique de l'oreille interne.

**Supraoccipital.** Le supraoccipital (soc, Fig. 8B) est allongé antéropostérieurement et émet une expansion dorsale qui forme avec le processus ventral du post-pariétal un pilier longitudinal massif reliant le toit crânien au neurocrâne (pr.soc, pr.Pp, Fig. 8B). Ce pilier se prolonge postérieurement par une crête médiane verticale, la crête supraoccipitale (cr.soc, Fig. 8B). De part et d'autre de cette crête, le corps du supraoccipital est creusé par deux larges dépressions qui devaient servir de zone d'insertion à la musculature épaxiale du cou.

Ventralement, le supraoccipital montre des surfaces articulaires longues et étroites avec les exoccipitaux postérieurement (s.exoc, Fig. 8B), les opisthotiques médialement (s.opisth, Fig. 8B) et les prootiques antérieurement (s.proot, Fig. 8). Les zones de contact avec les exoccipitaux convergent vers l'arrière et finissent en pointe ne montrant aucune portion correspondant au bord du *foramen magnum*. Le supraoccipital est donc probablement exclu du contour du *foramen magnum* chez *Arganaceras* n. gen.

Antérieurement, et au niveau de son contact avec le postpariétal, le supraoccipital se prolonge par un petit processus flanqué de part et d'autre de

deux petites dépressions situées en grande partie sur le postpariétal (pr.a.soc, Fig. 8B), exactement comme chez *Pareiasuchus nasicornis* (Lee *et al.* 1997 : fig. 6B) et *Scutosaurus karpinskii* (Ivachnenko 1987 : fig. 33a). Il s'agit probablement d'une zone de contact avec la paroi latérale de la boîte crânienne surmontant le prootique et formée par le sphénethmoïde.

**Plancher du neurocrâne.** La suture ventrale entre le basioccipital et le basisphénoïde (bo, bsph, Fig. 23B) est située dans une dépression transversale de la surface ventrale du plancher du neurocrâne et, comme chez les autres pareiasaures, elle décrit un V dirigé vers l'avant (s.bo. bsph, Figs 22B ; 23B). Cet angle, plus ou moins obtus chez les autres pareiasaures, est nettement aigu chez *Arganaceras* n. gen. C'est au niveau de cette zone de jonction que s'érigent les tubérosités basales, ou « basal tubera » (tub.b, Figs 22B ; 23B). Ce sont deux processus latéraux portés par le basioccipital, avec une petite contribution du basisphénoïde. Ils sont projetés ventralement et devaient servir de zone d'insertion à la musculature hypaxiale. La présence de tubérosités basales ne peut caractériser les procolophoniformes de De Braga & Rieppel (1997 : taxon contenant le plus ancien ancêtre commun des Procolophonidae et des Owenettidae et de tous ses descendants), puisque des tubérosités basales, bien que moins développées, existent chez *Arganaceras* n. gen. et les autres pareiasaures (Haughton 1929 ; Ivachnenko 1987 ; Lee *et al.* 1997). Sur le bord ventral du basioccipital, est visible une bosse médiane, juste en avant du condyle occipital (tub.m, Fig. 23B). De part et d'autre et en avant de cette bosse s'érigent deux autres tubercules, plus petits mais plus proéminents (tub.lat, Figs 22B, D ; 23B). Un tubercule médian en avant du condyle occipital n'a été signalé que chez *Pareiasuchus nasicornis* et *Scutosaurus* (Ivachnenko 1987 ; Lee 1997b ; Lee *et al.* 1997). Il est toutefois plus développé et situé plus antérieurement que sur *Arganaceras* n. gen. En revanche, des tubercules latéraux n'existent que chez *Arganaceras* n. gen. et sont considérés comme une autapomorphie de ce taxon.

La suture entre le basioccipital et le basisphénoïde est visible sur le côté droit de ARG 518-12 (s.bo. bsph, Fig. 22B) et se termine dorsalement au niveau du bord inférieur de la fenêtre ovale (*fenestra ovalis* ou fenêtre otique ; f.o, Fig. 22B), où s'insérait la sole du stapes. Juste en arrière de la fenêtre ovale, se trouve un prolongement dorsal du basioccipital, qui devait contribuer, avec une expansion ventrale de l'opisthotique, à séparer, chez les individus adultes, la fenêtre ovale de la fenêtre métotique (ou *foramen jugularis anterius*). Le bord postérieur de cette dernière est bien délimité par l'exoccipital (f.met., Fig. 24B2).

**Basisphénoïde et parasphénoïde.** Le parasphénoïde est une ossification dermique, généralement plutôt fine, sous-jacente au neurocrâne. Chez les amniotes, le parasphénoïde fusionne fréquemment avec le basisphénoïde sans laisser de trace de suture discernable. C'est le cas chez *Arganaceras* n. gen. qui, en dépit de l'immaturation du spécimen, ne montre aucune trace de séparation entre le parasphénoïde et le basisphénoïde. C'est pourquoi ces deux éléments fusionnés sont rassemblés ici sous le nom de « parabasisphénoïde ». En revanche, les structures dont on connaît l'origine soit parasphénoïdienne, soit basisphénoïdienne seront désignées comme telles. La base du processus cultriforme du parasphénoïde est conservée (pr.cult, Figs 22B, D ; 23B, D). Ses parois latérales sont creusées, chacune à sa base, par une profonde dépression. Au-dessus de ces dépressions, les parois latérales du processus cultriforme convergent vers le haut et vers l'avant. L'extrémité antérieure du processus cultriforme est mal conservée. À ce niveau, l'os est très imprégné de sédiment, probablement à cause d'une faible ossification et il est très difficile de préciser l'étendue et la forme de la projection antérieure de ce processus. Chez les pareiasaures, le processus cultriforme est émoussé et court, mesurant environ le tiers de la distance séparant sa base de l'extrémité du museau. L'état primitif présenté par les amniotes généralisés est, en revanche, un processus cultriforme pointu et long, faisant plus de la moitié de la distance séparant sa base de l'extrémité du museau.

Le parabasisphénoïde est très allongé antéropostérieurement et fortement comprimé latéralement. Une profonde dépression creuse sa face ventrale au niveau de sa limite postérieure avec le basioccipital (dep.pbsph, Fig. 23B). Cette dépression s'atténue progressivement vers l'avant et disparaît au niveau de sa zone de constriction maximale. Au-delà, divergent latéralement les deux processus basiptérygoïdiens (pr.bpt, Fig. 23B). Ces processus sont bien développés, comprimés latéralement et font entre eux un angle d'environ 22°. Ils se projettent latéralement et légèrement ventralement et sont situés à un niveau très ventral par rapport au processus cultriforme. Leurs surfaces articulaires avec les ptérygoïdes, orientées vers l'avant et dorsolatéralement, sont assez larges (s.Pt, Figs 22B ; 23D).

Le basisphénoïde est creusé dorsalement par deux larges dépressions : la cavité encéphalique ou *cavum cranii* (c.enc, Fig. 23D) postérieurement et, vers l'avant, la selle turcique ou *sella turcica* qui logeait l'hypothalamus (s.t, Fig. 23D). Antérieurement, dans la selle turcique, se trouve une fosse très profonde et étroite, c'est la fosse pituitaire (ou hypophysaire) qui logeait l'hypophyse (f.hyp, Fig. 23D). Postérieurement, la selle turcique est délimitée par une paroi verticale, le *dorsum sellae* (d.s, Fig. 23D). Cette dernière porte sur sa face antérieure, du côté de la selle turcique, une crête osseuse longitudinale médiane (c.d.s, Fig. 23B) séparant deux compartiments pour l'insertion des muscles *bursalis* et *retractor bulbi* des yeux (Säve-Söderbergh 1946). Cette crête médiane sur le *dorsum sellae* est absente chez la tortue *Proganochelys* (Gaffney 1990). Un peu plus en avant, entre les deux compartiments et la fosse pituitaire s'ouvrent les deux foramens pour le nerf abducens (f.VI, Fig. 23D). Un fin sillon présente antérieurement sur le bord latéral de la selle turcique marque le trajet du nerf abducens (s.VI, Figs 22B, D ; 23D), émergeant de la selle turcique et se dirigeant vers les orbites. Ce sillon est mieux conservé sur le côté gauche du spécimen ARG 518-12.

*Arganaceras* n. gen. diffère de tous les autres pareiasaures par la présence d'une paroi verticale qui délimite vers l'avant la selle turcique (par.s.t.,

Fig. 22D). La selle turcique des autres pareiasaures est plus ouverte antérieurement (Haughton 1929 ; Lee 1995 ; Lee *et al.* 1997).

Les parois latérales de la selle turcique sont fines avec des bords dorsaux arrondis. Elles ne montrent aucun indice laissant supposer qu'elles se continuaient dorsalement ou qu'elles étaient prolongées, soit par le prootique, soit par une ossification sphénoéthmoïdienne.

Il n'y a aucune trace sur notre spécimen du canal pour la branche cérébrale de l'artère carotide interne. La paroi antérieure de la selle turcique est seulement perforée par un foramen qui s'ouvre antérieurement à la base du processus cultriforme (?f, Fig. 23D) et dont la fonction reste inconnue. Il ne peut s'agir du foramen pour la carotide interne car ce dernier est pair et creuse le plancher de la selle turcique à un niveau plus postérieur. En général, chez les amniotes primitifs, la carotide interne pénètre le basisphénoïde par deux foramens ventraux situés entre les deux processus basiptérygoïdiens pour émerger antérieurement dans la selle turcique (Heaton 1979 ; Evans 1986, 1987 ; Gaffney 1990). Chez certains archosauriformes évolués la carotide interne pénètre le basisphénoïde par deux foramens latéraux situés à la base des processus basiptérygoïdiens (Parrish 1993).

**Parois du neurocrâne.** La *pila antotica* (p.a, Fig. 22B, D), formée par le prootique, est conservée et délimite vers l'avant l'incisure prootique pour le nerf trijumeau (inc.V, Fig. 22B, D). La limite basisphénoïde-prootique n'est pas visible. Les deux *pilae antoticae* sont reliées transversalement par le *dorsum sellae* (d.s, Fig. 23D). Un profond sillon creuse la paroi latérale du prootique et du basisphénoïde. Il descend antéro-ventralement du bord le plus dorsal conservé de la cavité encéphalique jusqu'au niveau d'un canal qui traverse latéralement le processus basiptérygoïdien à sa base. Ce sillon correspond au trajet de la branche palatine du nerf facial (s.VII pal, Fig. 22B, D), dont le foramen de sortie n'est pas conservé. Chez les pareiasaures, ce foramen s'ouvre sur la paroi latérale du prootique, juste en avant de la fenêtre ovale (Lee *et al.* 1997). Lee *et al.* (1997 :

fig. 6) ont décrit deux foramens à la base du processus basiptyrogoïdien chez *Pareiasuchus nasicornis*. Pour ces auteurs, la fonction de ces deux foramens, par ailleurs inconnus chez les autres amniotes, restait incertaine. Seul le plus postérieur de ces foramens est présent sur ARG 518-12 (f.VII pal, Fig. 22B, D). Il perce le processus basiptyrogoïdien latéralement pour s'ouvrir médialement. C'est à ce foramen qu'aboutit le sillon correspondant au trajet de la branche palatine du nerf facial mentionné plus haut (f.VII pal, s.VII pal, Fig. 22B, D). Il s'agit donc vraisemblablement d'un foramen pour le passage de ce nerf.

La partie dorsale de la paroi latérale de la cavité crânienne, formée par le prootique, n'est pas conservée. Le foramen de sortie du nerf facial, qui perce le prootique latéralement, ne peut être localisé. Le bord antérodorsal de la fenêtre otique, formé par le prootique n'est pas conservé non plus. L'opisthotique devait faire suite au prootique postérieurement et border la fenêtre ovale postérodorsalement et la fenêtre métotique antérodorsalement (f.o, Fig. 22B ; f.met, 24B2). Le bord ventral de la fenêtre ovale, formé par le basisphénoïde, est bien délimité sur le côté droit du spécimen (f.o, Fig. 22). Chez *Pareiasuchus nasicornis*, l'opisthotique est en contact avec l'exoccipital et il sépare presque la fenêtre métotique de la fenêtre ovale.

Seul le processus paroccipital isolé de l'opisthotique gauche est conservé (ARG 518-17, Fig. 25). Chez *Pareiasuchus nasicornis*, ce processus est situé dorsalement aux fenêtres métotique et ovale (Lee *et al.* 1997 : fig. 6). Chez *Arganaceras* n. gen., c'est est un os massif, qui présente une large zone de suture avec l'expansion latérale de l'exoccipital et antérolatéralement, une profonde zone de contact avec le supraoccipital (s.exoc, s.soc, Fig. 25B). Sa projection latérale est massive et s'évase distalement (pr.l. opisth, Fig. 25B). Comme chez les autres pareiasaures, son extrémité la plus distale se recourbe vers le haut. Elle devait se continuer distalement par du tissu cartilagineux qui la reliait à la crête interne formée par le squamosal, le supratemporal et l'os surnuméraire (cr.Sq, cr.Supt, cr.Sur, Fig. 11B). Son bord dorsal décrit une profonde courbure qui devait former

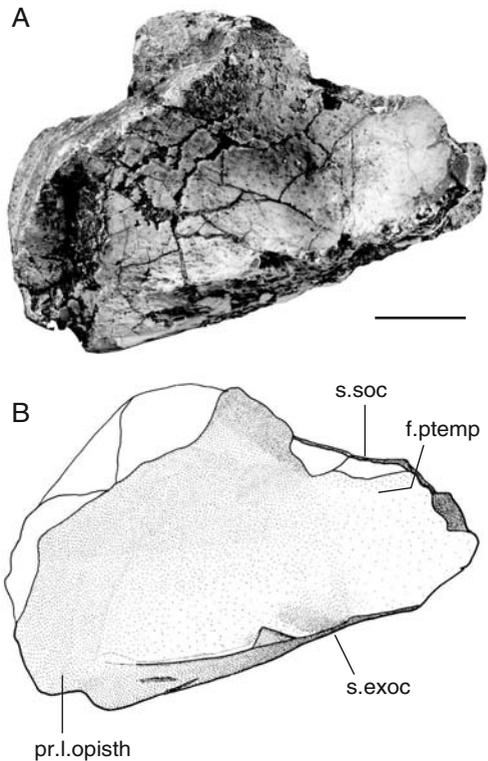


FIG. 25. — *Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp., sommet du Membre Tourbihine de la Formation d'Ikakern, Permien supérieur (Tatarien), région de Tikida et Ireh, Maroc, holotype (MNH ARG 518-17), processus paroccipital de l'opisthotique gauche (A) et schéma explicatif (B). Échelle : 1 cm.

le bord inférieur de la fenêtre post-temporale (f.ptemp, Fig. 25B).

Un pleurosphénoïde est présent chez les pareiasaures (Houghton 1929 ; Lee *et al.* 1997) mais n'est pas conservé sur notre spécimen.

#### Stapes

Le stapes (ou *columella auris*) n'a jamais été décrit en détail chez les pareiasaures. En se fondant sur un stapes mal conservé et partiellement préparé sur un crâne de *Scutosaurus* (Tatarien supérieur de Russie), Lee (1995) a décrit le stapes des pareiasaures comme étant un élément massif.

Le matériel crânien d'*Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp. comprend un stapes gauche bien conservé (ARG 518-18 ; Fig. 26). Il nous permet de bien décrire pour la première fois un stapes de

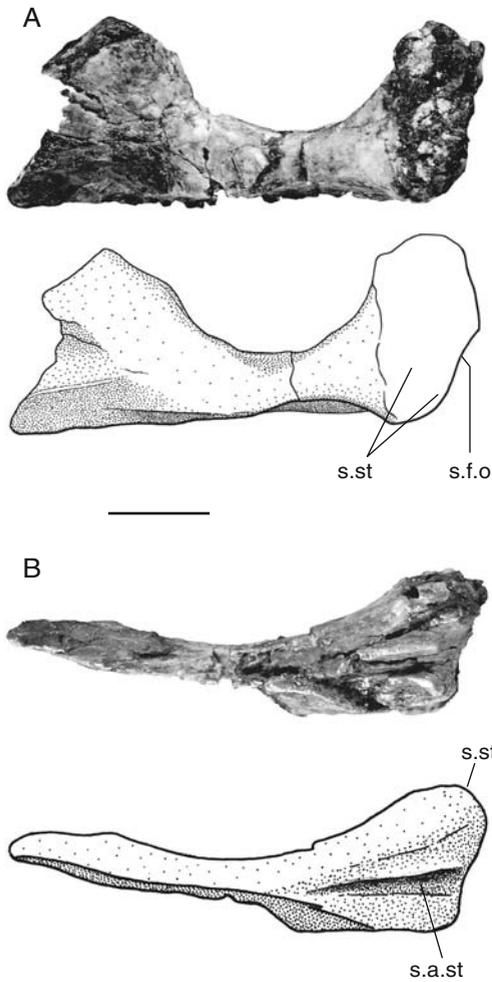


FIG. 26. — *Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp., sommet du Membre Tourbihine de la Formation d'Ikakern, Permien supérieur (Tatarien), région de Tikida et Irerhi, Maroc, holotype (MNHN ARG 518-18), stapes en vues dorsale (A) et postérieure (B) et schémas explicatifs correspondants. Échelle : 1 cm.

pareiasaure. La position et la surface du tympan peuvent être déduites de la configuration de la région temporale postérieure du crâne ainsi que de la forme et de l'orientation du stapes. Le volume de l'oreille moyenne, la forme du stapes, la taille du tympan et la nature des éléments du crâne fixant le tympan varient en fonction des groupes de tétrapodes considérés, avec d'importantes implications fonctionnelles (Lombard & Hetherington 1993 ; Rieppel 1993).

Le stapes, long de 43 mm, a été trouvé détaché du crâne. Son extrémité proximale est pourvue d'une importante sole ou plaque basale du stapes (s.st, Fig. 26). Il n'y a aucune trace du processus dorsal ni du foramen stapédial. Seul un sillon postérieur, probablement pour le passage de l'artère stapédiale, creuse la plaque basale (s.a.st, Fig. 26B). La présence d'un processus dorsal ossifié se projetant dorsalement vers le processus paroccipital de l'opisthotique est un état plésiomorphe présent chez les amniotes généralisés. Les diadectomorphes et les eureptiles généralisés (*Araeoscelis*, *Paleothyris*) en sont pourvus. L'eureptile généralisé *Eocaptorhinus* et les parareptiles généralisés (les millerettidés) sont pourvus d'un foramen stapédial. La perte du processus dorsal du stapes et probablement aussi celle du foramen stapédial seraient survenues indépendamment chez les eureptiles et les parareptiles dérivés.

Compte tenu de l'importance de la sole stapédiale sur le spécimen ARG 518-18 et de la petite taille de la fenêtre ovale, comme le suggère le bord postéroventral bien conservé de celle-ci (f.o, Fig. 22B), il est probable que seule une portion de la sole du stapes, s'accommodait à la fenêtre ovale. Au niveau du bord dorsal de l'extrémité proximale du stapes, se trouve une zone de forme ovale peu ossifiée, dont la forme évoque celle de la fenêtre ovale (s.f.o, Fig. 26A). Ventralement à cette zone, on remarque des stries, suggérant une probable zone de contact cartilagineuse avec la capsule otique. Chez la plupart des tétrapodes non-mammaliens actuels, la sole stapédiale est grossièrement circulaire et développe avec la capsule otique une charnière ventrale, cartilagineuse chez les amphibiens et ligamentaire chez les oiseaux.

Distalement, le stapes se rétrécit en une fine baguette osseuse avant de s'étaler rapidement et de façon asymétrique en une large plaque osseuse délimitée par un bord antérieur concave et un bord postérieur légèrement convexe. En vues dorsale ou ventrale, cette lame a la forme d'un triangle (Fig. 26A). Elle est fine en son centre et épaisse sur ses bords antérieur et postérieur. Le bord antérieur, orienté vers le carré, est plus épais. Le stapes des tétrapodes joue initialement un rôle de soutien. Il est massif et relie le neurocrâne au

carré. Chez l'eureptile *Eocaptorhinus*, du Permien inférieur d'Amérique du Nord, le stapes reste une structure massive, pourvue d'une large sole (Heaton 1979). Cette dernière s'accommode à une dépression stapédiale de la fenêtre ovale et est antérieurement en contact de façon lâche avec le prootique et le basisphénoïde. Distalement, le stapes n'est pas en contact avec le tympan, mais s'articule avec le carré par l'intermédiaire d'une dépression (la dépression columellaire), située sur le bord postérieur du carré (Heaton 1979). Un tel système reste inefficace pour la réception des sons à hautes fréquences. Chez *Hylonomus* Dawson, 1860, et *Paleothyris* Carroll, 1969, du Carbonifère de Nouvelle-Écosse, le stapes est plus légèrement construit, mais il n'y a pas encore d'oreille moyenne pour une transmission efficace des sons par l'air (Carroll 1964, 1969 ; Reisz 1981 ; Rieppel 1993). Une oreille moyenne fonctionnelle serait ainsi apparue indépendamment chez les parareptiles et les eureptiles (Rieppel 1993). Kemp (1974), en décrivant le crâne du parareptile procolophonidé *Procolophon trigoniceps*, avait utilisé les termes d'« échancrures otiques primaire et secondaire » pour désigner l'émargination postérieure du carré et l'échancrure, plus superficielle, du toit crânien bordée par le supratemporal, le squamosal et le quadratojugal. La petite taille du stapes chez ce procolophonidé, l'a amené à supposer que c'est l'échancrure primaire, l'émargination postérieure du carré, qui supportait le tympan. Plus tard, Carroll & Lindsay (1985), ont étudié un matériel plus complet et mieux conservé de *Procolophon trigoniceps*. Pour ces auteurs, le tympan était tendu sur l'échancrure superficielle (« échancrure secondaire » de Kemp). Ils se sont fondés pour cela, d'une part, sur les similarités de forme entre l'échancrure otique superficielle de *Procolophon* et la crête tympanique des lézards actuels et, d'autre part, sur la présence, sur l'échancrure superficielle, d'une ligne délimitant une zone latérale ornementée et une zone plus médiane non-ornementée. Cette ligne délimiterait la zone de contact avec le tympan, ce qui suppose que le stapes était à l'origine plus long que la portion conservée sur le crâne de *Procolophon*.

Le stapes étant jusqu'alors inconnu chez les pareiasaures, son emplacement et son orientation dans l'oreille moyenne ne pouvaient être établis qu'indirectement. La présence d'une bosse sur la surface postérieure du carré de *Pareiasuchus nasicornis*, exactement au même endroit que la dépression qui accueillait l'extrémité distale du stapes des captorhinidés (Heaton 1979), et de la tortue triasique *Proganochelys* (Gaffney 1990) laissait supposer que, comme chez ces taxons, le stapes des pareiasaures s'articulait avec le carré (Lee *et al.* 1997). *Arganaceras* n. gen. a un stapes fin, comme celui des procolophonidés, et rien sur la surface postérieure conservée de son carré ne laisse supposer une articulation carré-stapes. Mais comme cette surface postérieure du carré est érodée, l'os périostique manquant à cet endroit, et comme le stapes semble émettre un prolongement antérieur vers le carré, nous ne pouvons exclure un éventuel contact carré-stapes chez cette forme. Par ailleurs, il est possible de retracer, chez *Arganaceras* n. gen., ce qui aurait pu être une zone d'insertion du tympan. Il n'y a pas d'émargination postérieure du crâne, probablement par réversion, comme chez les autres pareiasaures ; néanmoins, sur la partie conservée du squamosal ARG 518-5, se trouve une crête arrondie qui parcourt le bord interne de cet os, sur toute sa hauteur conservée (c.ty ?, Fig. 10). Elle se prolonge vers le haut jusqu'au niveau de l'insertion du processus paroccipital de l'opisthotique. À ce niveau, la crête devient plus saillante et coïncide avec le bord postérieur du crâne. Cette crête du squamosal, ainsi que le processus rétroarticulaire de la mandibule assez bien développé (pr.rart, Fig. 27), pourrait correspondre à la zone d'insertion du tympan. Un tel tympan serait de grande taille comparativement aux diamètres de la sole stapédiale et de la fenêtre ovale. Or, un grand rapport surface tympanique/taille de la sole stapédiale fournit un dispositif efficace d'accommodation de l'impédance permettant la réception des sons de hautes fréquences (Rieppel 1993). L'organisation de l'oreille moyenne d'*Arganaceras* n. gen. présenterait donc beaucoup de ressemblances avec celle des reptiles actuels. Le tympan, bien que n'étant pas soutenu par les mêmes os,

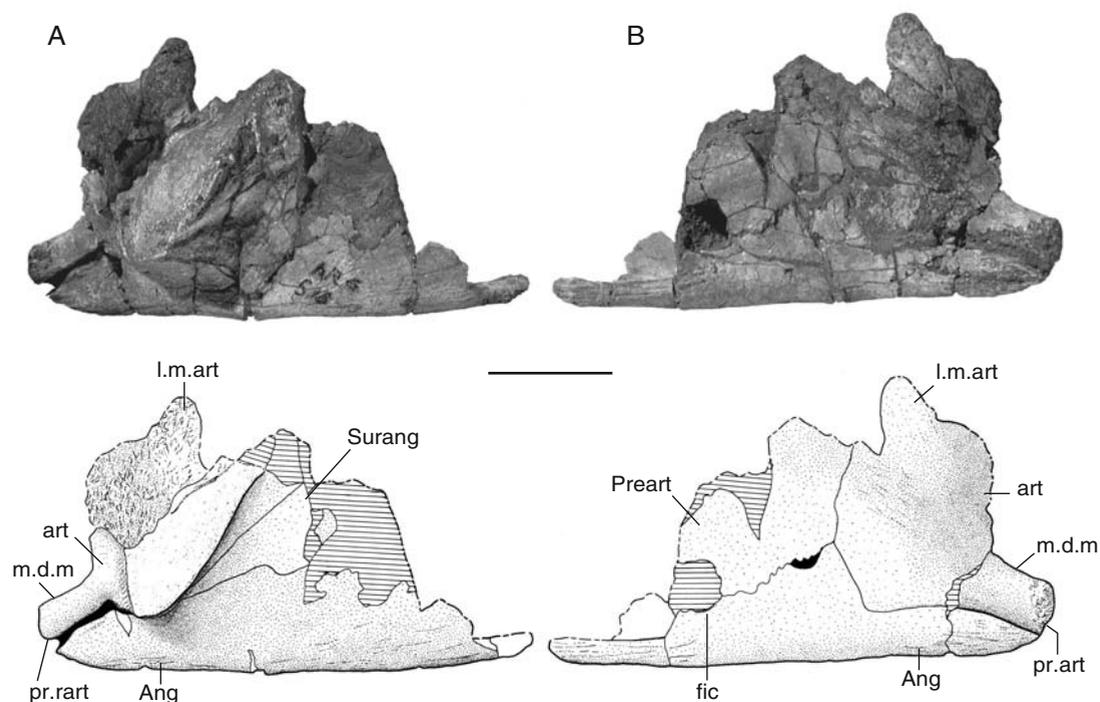


Fig. 27. — *Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp., sommet du Membre Tourbihine de la Formation d'Ikakern, Permien supérieur (Tatarien), région de Tikida et Ierghi, Maroc, holotype (MNHN ARG 518-19), partie postérieure de l'hémi-mandibule droite en vues latérale (A) et médiale (B) et schémas explicatifs correspondants. Echelle : 3 cm.

serait situé à peu près au même emplacement que chez les neodiapsides. Chez ces derniers, le tympan est supporté par une crête latérale du carré, qui est élargi postérieurement, et par le processus rétroarticulaire. Par ailleurs, le stapes des reptiles actuels est prolongé vers l'avant par un élément cartilagineux, l'extrastapes, qui se connecte au tympan, mais aussi au carré par un prolongement antérieur, le processus quadratique. L'extrastapes est aussi relié au processus paroccipital de l'opisthotique et à l'appareil hyoïdien par l'intermédiaire d'autres processus.

#### Mandibule

Seule la portion postérieure de l'hémi-mandibule droite est conservée (ARG 518-19 ; Fig. 27A, B) et sa longueur totale ne peut donc être évaluée. Chez les pareiasaures, la mâchoire inférieure est plus courte que la supérieure. Lors de l'occlusion, les dents mandibulaires sont en position interne

par rapport aux dents maxillaires et prémaxillaires et l'articulation cranio-mandibulaire est toujours située en position très antérieure par rapport au condyle occipital et au bord postérieur du crâne. Sa surface latérale est lisse sans ornementation dermique. L'éclatement et les craquelures des os sur le spécimen ARG 518-19, ainsi qu'une légère compression latérale, montrent qu'il a subi une déformation qui explique son aspect grêle, comparativement aux mandibules plus massives des autres pareiasaures. En effet, ces derniers ont des mandibules hautes et épaisses et se distinguent également par une bosse ventrale proéminente sur l'angulaire, bosse qui n'est pas conservée sur le matériel étudié.

**Angulaire et surangulaire.** L'angulaire forme la partie postéroventrale de la mandibule et semble plus largement exposé latéralement que médialement (Ang, Fig. 27). Sur sa surface latérale, il est

surmonté postérieurement par l'articulaire (art, Fig. 27), avec lequel il forme un important processus rétroarticulaire (pr.rart, Fig. 27) et, antérieurement, par le surangulaire (Surang, Fig. 27A). La ligne de suture le séparant de ces os est orientée antérodorsalement. Elle présente une légère courbure sous la fosse glénoïde au niveau de la zone du triple contact angulaire-surangulaire-articulaire. Le surangulaire finit en pointe à ce niveau, inséré entre l'articulaire et l'angulaire. Médialement, la ligne de suture avec l'articulaire est presque parallèle au bord ventral de la mandibule. Elle finit postérieurement sur l'angle postéroventral de la mandibule et, antérieurement, elle forme une ligne verticale sur laquelle vient buter la ligne de suture angulaire-préarticulaire. Sur la partie la plus antérieure du spécimen est visible le bord ventral du *foramen intermandibularis caudalis* (fic, Fig. 27B) pour le passage du rameau *intermandibularis* du nerf mandibulaire (Lee *et al.* 1997). C'est juste à l'aplomb de ce foramen que se situe la bosse de l'angulaire chez *Pareiasuchus nasicornis*. Chez *Scutosaurus*, comme c'était probablement aussi le cas chez *Arganaceras* n. gen., cette bosse est antérieure au niveau du *foramen intermandibularis caudalis*.

**Préarticulaire.** Le préarticulaire est une lame osseuse formant la paroi médiale de l'hémimandibule juste en avant de l'articulaire (Preart, Fig. 27B). Cette lame s'élargit sensiblement vers l'avant.

**Articulaire.** L'articulaire forme la portion postéro-dorsale de la mandibule et la partie dorsale du processus rétroarticulaire (art, Fig. 27). *Arganaceras* n. gen. se distingue de tous les autres pareiasaures par un processus rétroarticulaire bien individualisé, où l'articulaire est exposé aussi bien médialement que latéralement, et présente une surface arrondie pour l'insertion des muscles dépresseurs de la mandibule (m.d.m, Fig. 27). En vue dorsale, l'articulaire montre une large fosse glénoïde qui comprend deux parties, l'une médiale et l'autre latérale, séparées par une crête osseuse basse et longitudinale. Une large lame osseuse de l'articulaire, connue chez aucun autre

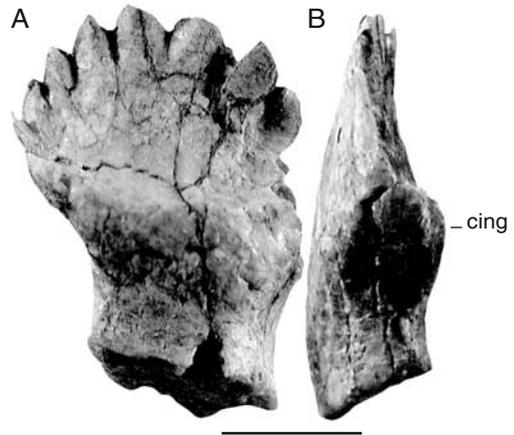


FIG. 28. — *Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp., sommet du Membre Tourbihine de la Formation d'Ikakern, Permien supérieur (Tatarien), région de Tikida et Irerhi, Maroc, holotype (MNHN ARG 518), dent maxillaire en vues linguale (A) et distale (B). Échelle : 1 cm.

pareiasaure, délimite la fosse glénoïde médialement (l.m.art, Fig. 27). Il ne fait aucun doute qu'elle est constituée par l'articulaire car sa structure, même en surface, est spongieuse, comme le reste de l'articulaire, à la différence des os dermiques de la mandibule. De plus l'orientation des linéations de sa spongiosa suit celles du reste de l'articulaire. Ces linéations partent du processus rétroarticulaire et montent de manière radiaire vers le bord supérieur de la lame.

#### Dentition

Au moins 11 dents sont portées par le maxillaire droit (ARG 518-8, Figs 12 ; 13) et leur implantation est de type pleurothécodonte. Une seule dent est connue par sa couronne, la plus antérieure conservée sur le maxillaire droit (Fig. 28). Comme chez les autres pareiasaures, cette couronne se présente sous la forme d'une feuille épaisse à sa base et fine vers son sommet, étalée antéropostérieurement et comprimée labiolingualement. De petits denticules sont uniformément répartis le long de son bord externe. Des dents de ce type sont connues chez des reptiles terrestres herbivores aussi variés que les pareiasaures, les synapsides (caseidés), les dinosaures ornithischiens (fabrosauridés, stégosaures et

ankylosaures) et prosauropodes, ainsi que les squamates (iguanidés).

Neuf denticules sont conservées sur cette unique couronne, mais, comme une partie de son bord postérieur manque et qu'au moins deux denticules étaient présents sur la partie manquante, on peut supposer qu'elle devait porter au moins onze denticules.

En vue linguale la couronne présente une concavité délimitée à sa base par un important cingulum, lui aussi denticulé (cing, Fig. 28B). L'extrémité distale de ce cingulum est érodée, mais son bord le plus antérieur est intact et montre un petit denticule à peine marqué. De tous les pareiasaures bien connus, seuls *Scutosaurus* (Permien supérieur de Russie) et *Sanchuansaurus* (Permien supérieur de Chine) possèdent un cingulum denticulé sur les dents maxillaires (sur toutes les dents maxillaires chez *Sanchuansaurus* et sur seulement quelques-unes chez *Scutosaurus* ; Lee 1997c).

Les autres dents, conservées sans leurs couronnes, montrent toutes une racine à section elliptique allongée antéropostérieurement, avec une importante cavité pulpaire.

Le maxillaire gauche porte aussi des restes de dents dans leurs alvéoles, mais elles sont mal conservées et aucune description n'en est possible. La partie dentée de la mandibule n'est pas conservée.

#### *Ornementation dermique*

L'ornementation des os dermiques est faite de cupules et de sillons assez discrets et d'importantes protubérances corniformes. Les deux maxillaires sont dépourvus d'ornementation.

Le seul pareiasaure présentant de telles expansions dermiques du toit crânien est *Elginia mirabilis* du Permien terminal d'Écosse. Si les cornes d'*Arganaceras* n. gen. sont moins nombreuses que celles d'*Elginia*, elles occupent sur le toit crânien exactement le même emplacement que les cornes correspondantes sur le crâne de ce dernier. Par ailleurs, le spécimen étudié est un individu immature. Or il a été montré chez divers taxons de pareiasaures que l'ornementation dermique présente des variations en fonction de l'âge : elle est

plus accentuée chez les individus de plus grande taille et plus matures (Lee *et al.* 1997 ; Spencer & Lee 2000). Chez *Pareiasuchus nasicornis*, *P. peringueyi* et *Scutosaurus karpinskii*, les individus juvéniles ont une ornementation dermique moins prononcée : les bosses sur l'angulaire et le quadratojugal sont moins proéminentes et la surface externe des maxillaires est plutôt lisse et, chez *Elginia*, les cornes des individus juvéniles sont moins nombreuses, moins développées et moins pointues (Lee 1994 ; Lee *et al.* 1997 ; Spencer & Lee 2000). Il est donc très probable que, chez les individus adultes d'*Arganaceras* n. gen., l'ornementation dermique était plus accentuée et les cornes plus développées et peut être aussi plus nombreuses.

#### *Remarques sur l'homologie de l'os surnuméraire des Pareiasaures*

Chez les anthracosaures, les seymouriamorphes et les amniotes primitifs, la région temporale du toit crânien comprise entre le squamosal et le postpariétal est occupée par deux os, le supratemporal et, plus médialement, le tabulaire (Romer 1956 ; St, T, Fig. 29). Chez certains amniotes, tels les captorhinidés, les lanthanosuchidés, les procolophonidés et les tortues, il ne persiste à ce niveau qu'un seul os dont l'identité a longtemps été problématique et reste toujours débattue. En effet, la similarité dans la position du supratemporal et du tabulaire rend difficile l'identification de l'élément restant. Néanmoins, chez les eureptiles, la transformation progressive de cette région du toit crânien peut être suivie des protorothyrididés aux captorhinidés, et permet d'affirmer que chez les captorhinidés, c'est l'os tabulaire qui manque (Boy & Martens 1991 ; Lee 1995).

Une telle transformation ne peut être démontrée chez les parareptiles procolophonidés et lanthanosuchidés ou les tortues. Toutefois, la position de l'os qui persiste et la structure de la région occipitale chez ces formes laissent penser que, chez les parareptiles, comme dans le cas des captorhinidés, c'est le tabulaire qui manque. Chez les seymouriamorphes, le supratemporal est localisé au niveau du toit crânien alors que le tabulaire est presque entièrement situé sur la région occipitale



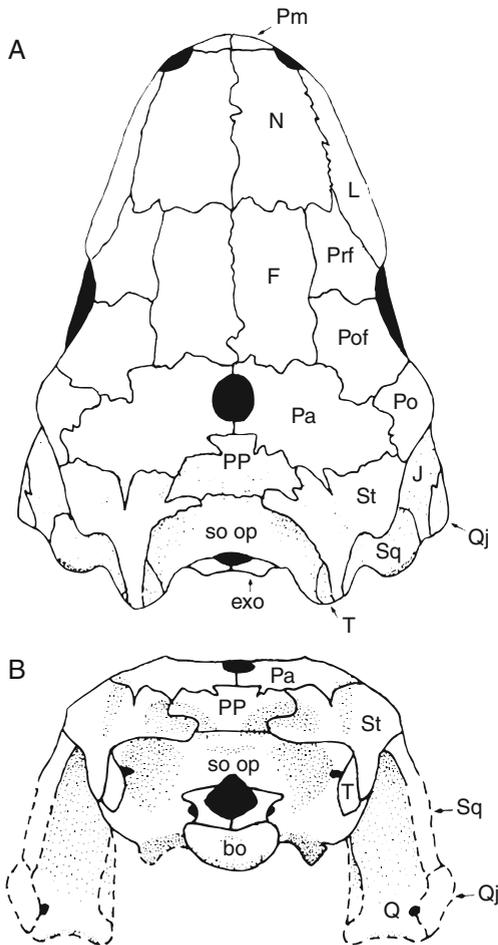


FIG. 30. — Crâne du diadectomorphe *Diadectes*, en vues dorsale (A) et postérieure (B). D'après Berman *et al.* 1992 ; reproduit avec l'autorisation de la Paleontological Society. Abréviations : **bo**, basioccipital ; **exo**, exoccipital ; **F**, frontal ; **J**, jugal ; **L**, lacrymal ; **N**, nasal ; **Pa**, pariétal ; **Pm**, prémaxillaire ; **Po**, postorbitaire ; **Pof**, postfrontal ; **PP**, postpariétal ; **Prf**, préfrontal ; **Q**, carré ; **Qj**, quadratejugal ; **so op**, supra-occipital et opisthotique ; **Sq**, squamosal ; **St**, supratemporal ; **T**, tabulaire.

mais les sutures entre les éléments du toit crânien ne seraient pas visibles chez ce taxon (Lee 1997c). Dans les deux cas, ces éléments dermiques ont été interprétés différemment. Lorsqu'un seul os est présent, il est, selon les auteurs, interprété, soit comme un tabulaire (Haughton 1929 ; Haughton & Boonstra 1929 ; Hartmann-Weinberg 1933 ; Boonstra 1934a ; Romer 1956 ; Bystrow 1957), soit comme un supratemporal (Lee 1995,

1997b ; Lee *et al.* 1997 ; Spencer & Lee 2000). De même, lorsqu'il y a deux os, ils sont, selon les auteurs, différemment interprétés. Le plus médial des deux, en contact avec le postpariétal est identifié, soit comme un tabulaire (ex. : Haughton & Boonstra 1929 ; Hartmann-Weinberg 1933 ; Boonstra 1934a ; Parrington 1962), soit comme des projections latérales des pariétaux (Findlay 1970), soit encore comme un élément surnuméraire (Walker 1973 ; Maxwell 1991 *in* Spencer & Lee 2000 ; Lee 1995, 1997b ; Lee *et al.* 1997 ; Spencer & Lee 2000).

Puisque les deux éléments temporaux postérieurs des pareiasaures ne possèdent chacun ni projection occipitale, ni contact avec le supraoccipital, et pour les raisons discutées plus haut, aucun d'entre eux ne peut être considéré comme un tabulaire. Les relations phylogénétiques des pareiasaures actuellement admises sont cohérentes avec cette hypothèse. Admettre que le tabulaire est présent chez les pareiasaures impliquerait qu'après avoir disparu chez les parareptiles (procolophonidés, lanthanosuchidés, tortues et pareiasaures primitifs), il serait réapparu à l'intérieur du groupe des pareiasaures et dans une position différente de celle qu'il occupe sur le crâne des autres amniotes, ce qui semble très improbable. Comme les parareptiles les plus proches des pareiasaures sont tous dépourvus d'un tabulaire et sont au contraire pourvus d'un grand supratemporal, il semble plus acceptable de supposer, comme la plupart des auteurs récents (Walker 1973 ; Maxwell 1991 *in* Spencer & Lee 2000 ; Lee 1995, 1997c ; Lee *et al.* 1997 ; Spencer & Lee 2000), que l'os qui est en contact avec le squamosal est un supratemporal et que l'élément médial est un os surnuméraire. Mais, s'il y a unanimité chez ces auteurs sur la nature de l'os surnuméraire, son origine reste très discutée. Pour Walker (1973) et Maxwell (1991), il s'agit d'ostéodermes du cou intégrés au crâne alors que pour Lee *et al.* (1997), il s'agit d'un os néoformé. Avant l'étude d'*Arganaceras* n. gen., les données paléontologiques les plus récentes favorisaient plutôt l'hypothèse de Walker (1973) et Maxwell (1991). En effet, l'absence des os surnuméraires sur un crâne de *Scutosaurus* et leur absence sur un

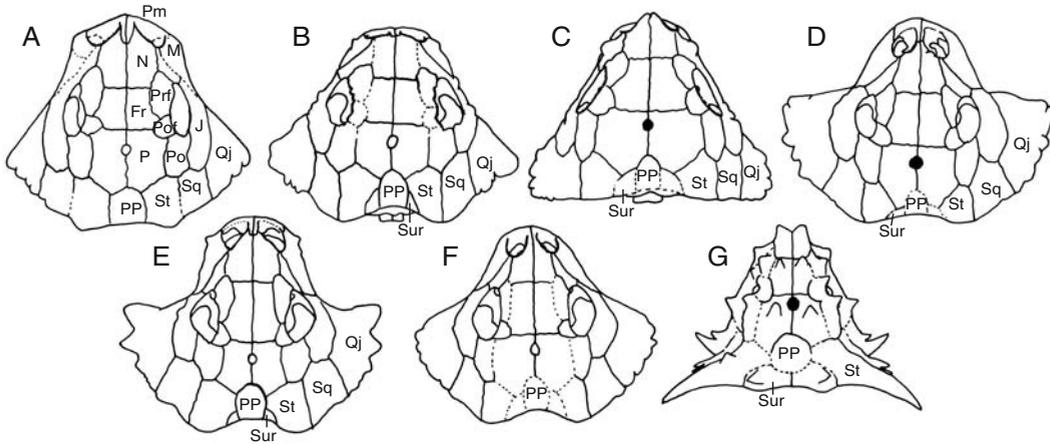


FIG. 31. — Crânes en vue dorsale des pareiasaures *Bradysaurus baini* (A), *Deltavjatia* (B), *Pareiasuchus nascicornis* (C), *Pareiasuchus peringueyi* (D), *Scutosaurus* (E), *Anthodon* (F) et *Elginia* (G). Abréviations : F, frontal ; J, jugal ; L, lacrymal ; M, maxillaire ; N, nasal ; P, pariétal ; Pm, prémaxillaire ; Po, postorbitaire ; Pof, postfrontal ; PP, postpariétal ; Prf, préfrontal ; Qj, quadratojugal ; Sq, squamosal ; St, supratemporal ; Sur, surnuméraire.

crâne d'un individu très jeune d'*Elginia* (Lee *et al.* 1997 ; Spencer & Lee 2000), laissaient supposer que la liaison entre les os surnuméraires et le reste du crâne était plutôt faible et ne s'établissait qu'à un stade de croissance tardif. Pour Spencer et Lee (2000), cela confortait l'hypothèse de l'origine ostéodermique des os surnuméraires. En dépit de ces données, et comme cela a été relevé par ces mêmes auteurs, le problème de l'origine de l'os surnuméraire demeurait non résolu. Les lignes de suture ne sont pas discernables sur le spécimen juvénile d'*Elginia*, dont le squelette post-crânien est mal conservé et partiellement articulé. Par conséquent, l'absence des os surnuméraires ne pouvait être établie avec certitude. De plus, chez les amniotes qui ont incorporé des ostéodermes à leur crâne, les ostéodermes recouvrent les os dermiques et restent superficiels (Lee *et al.* 1997). C'est le cas par exemple des dinosaures cératopsiens et ankylosaures, mais aussi du pareiasaure *Nanoparia* (Lee *et al.* 1997).

L'anatomie crânienne d'*Arganaceras* n. gen. montre clairement donc que l'os surnuméraire est parfaitement intégré au crâne (Sur, Figs 9-11). Sa ligne de suture avec le supratemporal est au même niveau que le reste du toit crânien ; en outre, sa large lame ventrale (l.Sur, Figs 10 ; 11) qui s'étend sous le supratemporal le lie ferme-

ment au toit crânien et serait même en contact avec le processus paroccipital de l'opisthotique. L'hypothèse selon laquelle cette structure dériverait d'un ostéoderme intégré au crâne est donc à rejeter. N'étant pas un tabulaire, il s'agit probablement d'un os néoformé. L'os surnuméraire n'a pas le même degré de développement chez tous les pareiasaures. Les formes basales, tels *Bradysaurus* et *Embrithosaurus* en sont dépourvues. Chez *Pareiasuchus*, *Nanoparia* et probablement aussi *Deltavjatia* et *Scutosaurus*, il est présent mais reste de petite taille et chez les formes européennes tardives (*Elginia* et le pareiasaure du Kupferschiefer) et la forme nigérienne *Bunostegos*, ainsi que chez *Arganaceras* n. gen., il est de grande taille (Lee 1997c). Il est donc possible que quand il est de petite taille, l'os surnuméraire n'est pas fermement attaché au reste du toit crânien. Ce n'est que chez les formes plus dérivées où il est de plus grande taille qu'il développe une forte liaison avec le reste du toit crânien.

#### PAREIASAURIA gen. et sp. indet.

Nous avons regroupé dans cette section l'ensemble du matériel post-crânien (y compris les ostéodermes) actuellement disponible des gise-

ments permians du Bassin d'Argana et attribuable à deux espèces de pareiasaures. Comme nous le verrons plus loin (voir discussion), les caractères de certains de ces éléments post-crâniens sont cohérents avec la position phylogénétique, proche d'*Elginia*, que l'on peut attribuer à *Arganaceras* n. gen. sur la base de ses seuls caractères crâniens. Il est donc probable qu'au moins une partie de ces éléments appartienne effectivement à *A. vacanti* n. gen., n. sp. En revanche, d'autres éléments post-crâniens, bien que présentant des caractères de pareiasaures, sont moins compatibles avec cette position phylogénétique et pourraient appartenir à un autre taxon.

#### MATÉRIEL

Tout le matériel provient du sommet du Membre de Tourbihine de la Formation d'Ikakern (T2). **ARG 514** (Gisement XXIIb, n°1). Individu juvénile. Les restes de cet individu ont été trouvés étroitement associés, certains restant même en connexion. Aucun élément n'a été trouvé en double. Ce matériel comprend les éléments suivants : ARG 514-1 : bloc contenant une série de cinq vertèbres présacrées et une vertèbre sacrée, des ostéodermes et des fragments de côtes. La plus antérieure de ces vertèbres a perdu une grande partie de son arc neural. L'épine neurale n'est conservée que sur la vertèbre sacrée. Quelques ostéodermes associés à cette série vertébrale ont été dégagés. À cause de leur fragilité quatre autres ostéodermes sont laissés sans préparation sur le bloc contenant les vertèbres ; ARG 514-2 : deux vertèbres caudales antérieures en connexion et associées à leurs côtes respectives. La plus antérieure de ces vertèbres est la mieux conservée. La deuxième vertèbre n'est bien représentée que par le centrum, une petite partie de l'arc neural est conservée. Les côtes sont dépourvues de leurs extrémités distales ; ARG 514-3 : trois vertèbres caudales antérieures en connexion et encore associées à leurs côtes respectives. La vertèbre la plus antérieure est dépourvue d'une grande partie de son arc neural et à la plus postérieure manque le centrum ; ARG 514-4 : neuf vertèbres caudales en connexion et encore liées à leurs côtes. Excepté la vertèbre la plus antérieure

incomplètement conservée et la plus postérieure encore dans la gangue, ces vertèbres sont relativement bien conservées ; ARG 514-5 : ischion droit ; ARG 514-6 : ilion gauche ; ARG 514-7 : ischion gauche partiellement conservé ; ARG 514-8 : pubis gauche partiellement conservé ; ARG 514-9 : humérus droit. Les extrémités distale et proximale de cet humérus sont mal conservées ; ARG 514-10 : fragment d'humérus gauche ; ARG 514-11 et 12 : extrémités proximales de côtes droites ; ARG 514-13 à 16 : extrémités proximales de côtes gauches ; ARG 514-17 à 19 : ostéodermes isolés ; ARG 514-24 : extrémité proximale de fémur gauche ; ARG 514-25 : clavicule gauche ; ARG 514-26 : clavicule droite ; ARG 514-27 : ? fragment de côte ; ARG 514-28 et 29 : deux fragments de côte confiés pour étude histologique à M. Laurin et A. de Ricqlès (Université Paris VII) ; ARG 514-30 : vertèbre dorsale associée à des ostéodermes qui sont exposés en vue ventrale. L'extrémité proximale de la côte gauche reste associée à cette vertèbre. À cause de leur fragilité, les ostéodermes ne sont pas complètement dégagés ; ARG 514-31 : deux vertèbres dorsales. La vertèbre la plus postérieure a perdu son centrum ; ARG 514-32 et 33 : ostéodermes.

**ARG 515** (Gisement XXIV, n° 2). Individu immature. ARG 515-1 : vertèbre cervicale ou dorsale très antérieure presque complète dont il manque une partie de l'épine neurale ; ARG 515-2 : vertèbre cervicale ou dorsale très antérieure, dont la post-zygapophyse droite ainsi qu'une grande partie de l'arc neural manquent ; ARG 515-3 : arc neural isolé, dont le sommet de l'épine neural manque. Ces vertèbres ont été probablement trouvées en surface comme en témoigne leur état de conservation.

**ARG 517** (Gisement XXIIb, n° 32). Individu adulte. ARG 517-1 : ilion gauche associé à la plaque pubo-ischiatique gauche ; ARG 517-2 : tibia gauche ; ARG 517-3 : côte cervicale.

[Les spécimens ARG 514, 515 et 517 appartiennent à des individus à des stades de croissance différents, mais présentent de nombreux caractères communs qui suggèrent leur appartenance à une même espèce. Pour cette raison, ce matériel sera

décrit ici sous le nom de « *Pareiasauria* gen. et sp. indet. 1 »].

**ARG 504.** Os long mal conservé, probablement un humérus gauche.

**ARG 505.** Extrémité proximale d'un fémur gauche, dont le condyle est partiellement conservé.

**ARG 509.** Deux vertèbres caudales antérieures en connexion, mais dépourvues de leurs épines neurales.

**ARG 510.** Trois vertèbres dorsales en connexion et dont la plus antérieure est la mieux conservée. Une partie plus ou moins importante de leurs arcs neuraux manque.

**ARG 511.** Arcs neuraux de trois vertèbres dorsales en connexion, mais dont les centra ne sont pas conservés.

**ARG 512.** Trois vertèbres caudales antérieures en connexion. Ces vertèbres assez mal conservées sont surtout exposées en vue dorsale.

**ARG 513.** Pelvis gauche en connexion avec une partie de la plaque pubo-ischiatique du pelvis droit. Bien que mal conservés, les trois os du pelvis gauche, l'ilion, l'ischion et le pubis sont représentés et restent en connexion.

Les spécimens ARG 504, 505, 509 à 513 proviennent tous de la localité dite Tikida (Fig. 2), entre Argana au sud et Timezgadiouine au nord (coordonnées Lambert 146,8E et 430,8N). Ils ont été récoltés par J.-M. Dutuit en 1974 et ont été décrits et associés, avec réserve à des restes crâniens d'un captorhinidé moradisauriné par Jalil & Dutuit (1996 : 910) : « ... the dental plates and the post-cranial material are attributed to the same individual here, with the reservation that the discovery of further material is needed to reinforce or falsify this association... ». Les conditions taphonomiques étaient en effet compatibles avec une telle association : tous ces fossiles étaient trouvés dans la même localité, séparés seulement par quelques mètres et aucun des éléments décrits n'est en double, ce qui avait suggéré qu'ils devaient appartenir tous à un même taxon sinon à un même individu. Les os du pelvis complètement fusionnés sans traces de sutures entre eux évoquent un individu adulte (Jalil & Dutuit 1996 : fig. 6) (le spécimen juvénile ARG 514, bien que de plus grande taille, a des éléments du

pelvis qui sont dissociés et dont les extrémités distales sont incomplètement ossifiées). Les arcs neuraux des vertèbres dorsales et caudales sont séparés de leurs centra (ARG 511) et leurs limites avec ces derniers restent visibles (ARG 510 ; Jalil & Dutuit 1996 : pl. 1, figs 4, 5). Il s'agit probablement d'un individu adulte à sub-adulte.

Depuis la description de ce matériel, la mise en évidence de pareiasaures dans le Permien du Bassin d'Argana et la récente publication de descriptions anatomiques raisonnées du squelette postcrânien de ce groupe nous conduisent maintenant à rejeter cette attribution à un captorhinidé et à attribuer ces éléments post-crâniens à un pareiasaure. Compte-tenu de la très forte probabilité de l'appartenance de ce matériel à un seul individu et à une forme différente du *Pareiasauria* gen. et sp. indet. 1, il sera décrit ici à part, sous le nom de « *Pareiasauria* gen. et sp. indet. 2 ».

#### DESCRIPTION DU PAREIASAURIA GEN.

##### ET SP. INDET. 1

Cette description est fondée sur les restes de trois individus (ARG 514, ARG 515 et ARG 517). Outre des différences mineures relatives à la position des vertèbres au niveau de la colonne vertébrale, rien ne permet de différencier les vertèbres de ARG 514 de celles de ARG 515. Elles sont considérées comme issues d'individus appartenant à un même taxon. De la même manière, aucune différence morphologique ne permet de distinguer les éléments de la ceinture pelvienne de ARG 514 de ceux de ARG 517, hormis les différences qui pourraient être dues à leurs stades de croissance respectifs, ARG 514 étant un individu jeune à subadulte et ARG 517 un individu adulte. Les os de la plaque pubo-ischiatique (ARG 517-1) sont complètement fusionnés, les extrémités du tibia (ARG 517-2) sont bien conservées et la surface du tibia présente des rugosités bien prononcées pour les insertions musculaires. En revanche, plusieurs indices laissent supposer que ARG 514 est un individu juvénile : 1) les lignes de suture entre arcs neuraux et centra sont encore visibles sur certaines vertèbres dorsales ; 2) la ligne de suture entre les vertèbres caudales et leurs côtes sont visibles sur les

vertèbres les plus antérieures et se présentent sous forme d'un petit relief sur certaines vertèbres postérieures ; 3) le centrum de la première vertèbre sacrée est libre, il n'a pas fusionné avec celui de la deuxième vertèbre sacrée ; 4) les extrémités de l'humérus sont peu ossifiées et donc non fossilisées ; 5) la surface externe de l'humérus est relativement lisse ; 6) l'extrémité proximale du fémur est peu ossifiée ; et 7) les os du bassin (ilion, ischion et pubis), ne sont pas fusionnés, ils sont séparés et leurs extrémités n'ont pas de limites nettes.

#### *Squelette axial*

**Colonne vertébrale.** Chez les reptiles, il est souvent difficile de différencier entre les vertèbres cervicales et dorsales. Chez les formes actuelles, les vertèbres dorsales se reconnaissent par leurs côtes qui sont en contact avec le sternum. Cependant, les prolongements ventraux des côtes étant cartilagineux, ce critère ne peut s'appliquer aux fossiles. Un deuxième critère consiste à comparer la taille des côtes associées aux vertèbres. La côte qui montre une augmentation notable dans sa longueur est la première côte à se connecter au sternum et, par conséquent, correspondrait à la première vertèbre dorsale. Compte-tenu de la nature de la conservation, rarement parfaite, et du fait que les côtes soient rarement conservées en association avec les vertèbres, ce qui est le cas sur notre matériel, ce critère est rarement utile. Enfin, un dernier critère consiste à distinguer entre vertèbres cervicales et dorsales en se fondant sur leur propre structure. Cette différence est particulièrement nette chez les archosauromorphes et les sauroptérygiens chez qui, les surfaces articulaires costales des vertèbres cervicales diffèrent de celles des dorsales. Ce critère reste le plus usuel en dépit du fait que, très souvent, des vertèbres présentent un état intermédiaire entre la morphologie des cervicales et celle des dorsales. Chez les pareiasaures, les vertèbres cervicales se distinguent par la position très antérieure des processus transverses, la compression très prononcée des centra avec présence d'une quille médiane longitudinale sur le bord ventral et par des surfaces articulaires costales portées par deux processus, une diaphyse

sur l'arc neural et une parapophyse sur le centrum ou l'intercentrum. À ces vertèbres correspondent des côtes dichocéphales avec un tuberculum et un capitulum séparés par une profonde encoche (Boonstra 1934c).

**Vertèbres cervicales.** Sur la base des critères mentionnés ci-dessus, deux vertèbres sont considérées comme deux cervicales ou deux dorsales très antérieures (ARG 515-1 et 2 ; Figs 32 ; 33). Ces vertèbres montrent en effet une position très antérieure de leurs diapophyses (diap, Fig. 32E ; 33E) et des centra très comprimés, avec une quille longitudinale médiane sur leur face ventrale (q.m, Fig. 33D). De plus, l'épine neurale de ARG 515-2 est pointue et a une forme en pyramide, tout comme celle de la troisième vertèbre cervicale de *Bradysaurus baini* Seeley, 1892 et *Pareiasaurus serridens* Owen, 1876 (Boonstra 1934c ; moulage du squelette de *Bradysaurus baini* monté au Muséum national d'Histoire naturelle, obs. pers.). Les centra sont fortement amphicoèles, avec des contours articulaires subcirculaires (cent, Fig. 33). Les surfaces articulaires avec les côtes sont présentes sur l'arc neural (art.cost, Fig. 33E) et ont une forme étirée. Il n'y a aucune trace de surfaces articulaires costales sur les centra. S'il s'agit bien de vertèbres cervicales et si des parapophyses existaient, elles seraient situées sur les intercentra, non conservés. Un arc neural (ARG 515-3) a été trouvé associé à ces deux vertèbres. Il est plus large latéralement, plus court antéro-postérieurement et ses surfaces articulaires zygapophysaires sont projetées plus latéralement que sur les deux autres vertèbres. Il est clair qu'il ne faisait pas suite à ces deux dernières et il s'agit très probablement de l'arc neural d'une vertèbre présacrée plus postérieure.

**Vertèbres dorsales.** Les vertèbres dorsales sont décrites ici sur la base de neuf vertèbres appartenant à ARG 514 (trois dorsales moyennes et six dorsales postérieures ; Fig. 34).

Outre les différences qui nous ont permis de distinguer ARG 515-1 et 2 comme des vertèbres cervicales ou dorsales très antérieures, toutes les vertèbres présacrées présentent la même morpho-



FIG. 32. — *Pareiasauria* gen. et sp. indet. 1, sommet du Membre Tourbihine de la Formation d'Ikakern, Permien supérieur (Tatarien), région de Tikida et Irerhi, Maroc (MNHN ARG 515-1), vertèbre cervicale ou dorsale très antérieure en vues postérieure (A), antérieure (B), dorsale (C), ventrale (D) et latérale gauche (E). Voir schéma explicatif sur la Figure 33. Échelle : 3 cm.

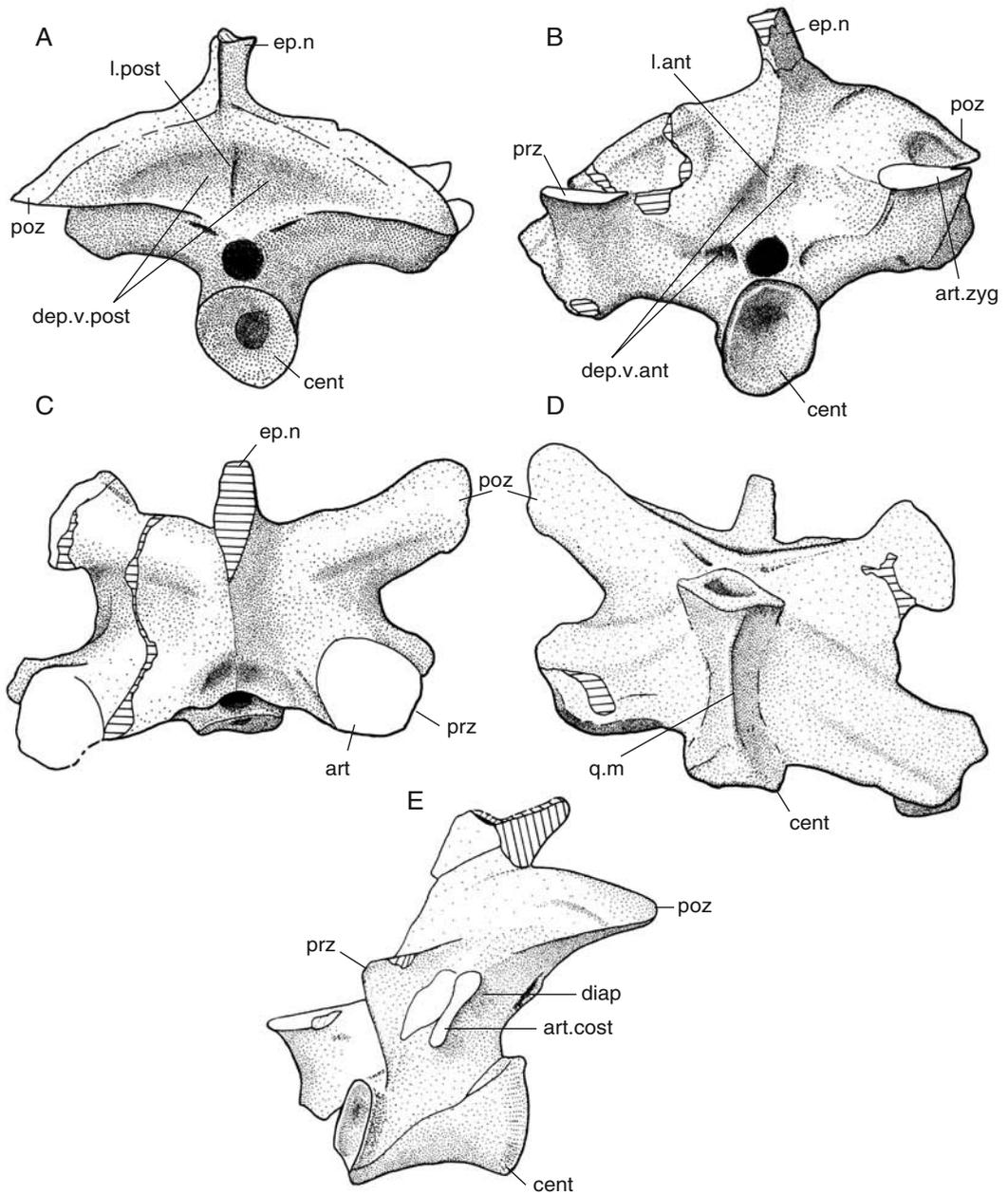


FIG. 33. — Schéma explicatif de la vertèbre illustrée sur la Figure 32.

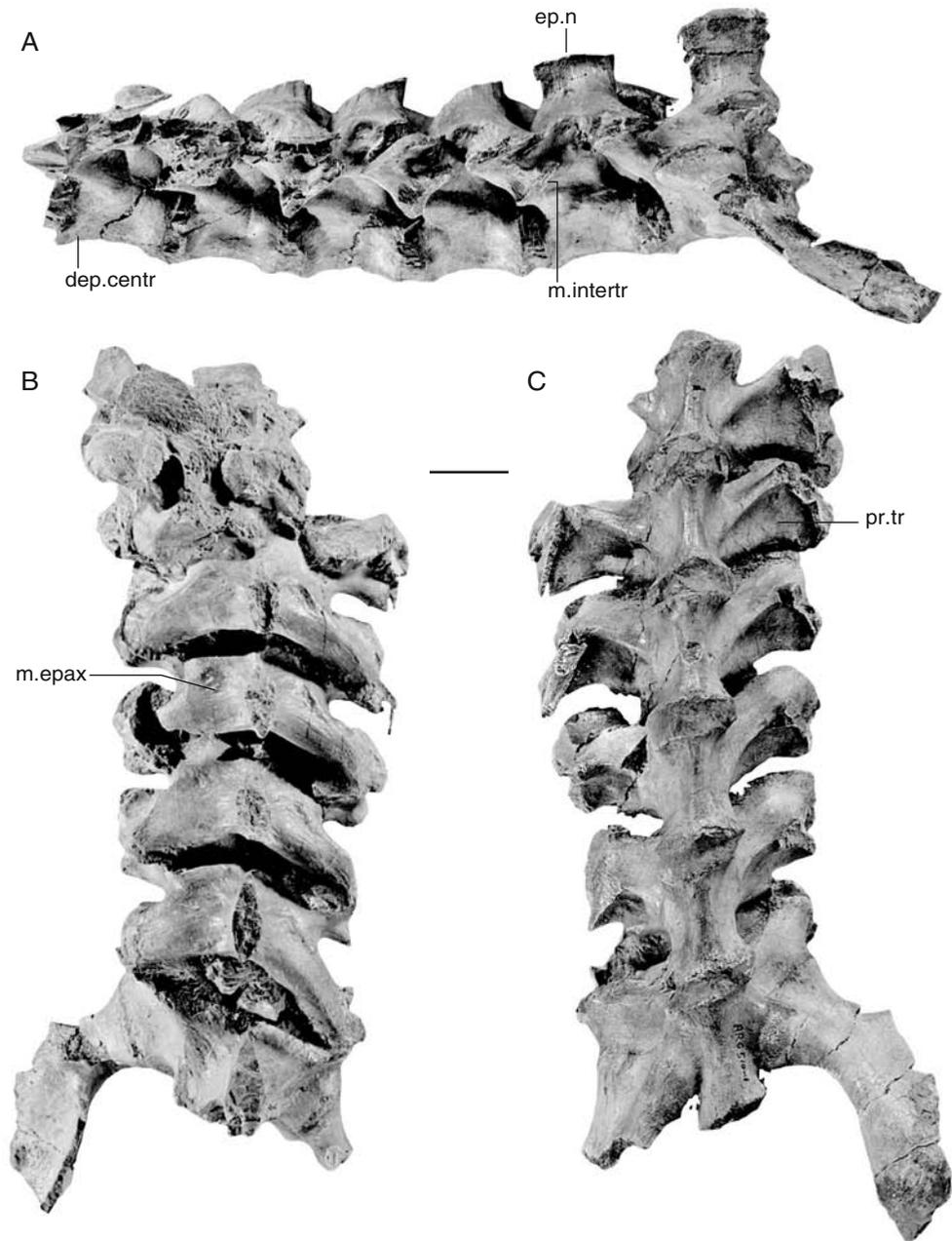


FIG. 34. — *Pareiasauria* gen. et sp. indet. 1, sommet du Membre Tourbihine de la Formation d'Ikakern, Permien supérieur (Tatarien), région de Tikida et Ireh, Maroc (MNHN ARG 514-1), vertèbres dorsales, première vertèbre sacrée et côte sacrée en vues latérale gauche (A), dorsale (B) et ventrale (C). Échelle : 3 cm.

logie générale. Les arcs neuraux ont une structure massive par rapport à la sveltesse et la petitesse des centra. Ils sont larges avec une épine neurale massive (ep.n, Fig. 34A). Comme chez les méso-saures, procolophonidés, pareiasaures et captorhinidés, ainsi que les diadectidés et limnoscelidés, les arcs neuraux sont enflés : ils présentent une surface dorsale bombée en vues antérieure et postérieure (Figs 32-34). En vue dorsale, les flancs des arcs neuraux présentent des excavations latérales bien marquées (Figs 32-34B). Ces excavations séparent les prézygapophysés des post-zygapophysés (prz, poz, Fig. 33). En dépit de l'état juvénile du spécimen étudié, des rugosités bien marquées sont visibles sur les arcs neuraux, surtout à la base de l'épine neurale et sur le bord dorsal des post-zygapophysés. Ce sont des traces d'insertion musculaire qui témoignent de l'importance de la musculature épaxiale (m.epax, Fig. 34B). Ces surfaces servaient à l'insertion, d'une part, des muscles *spinalis dorsi* et *semispinalis dorsi* qui reliaient entre elles les vertèbres par leurs épines neurales et d'autre part aux muscles interarticulaires dont les points d'insertion étaient l'excavation latérale séparant les zygapophysés et le bord dorsal des post-zygapophysés. Ces traces d'insertion musculaire sont plus marquées sur les vertèbres dorsales qu'elles ne le sont sur les cervicales.

Les épines neurales sont relativement hautes, comprimées latéralement avec une section ovale (ep.n, Fig. 34A). Elles se distinguent ainsi des épines neurales des autres pareiasaures qui ont une section presque quadrangulaire. Les bords antérieurs et postérieurs des épines neurales se prolongent ventralement par une fine lamelle osseuse (l.ant, l.post, Fig. 33A, B). Vers l'arrière, cette lamelle sépare deux profondes dépressions situées à la base de l'arc neural (dep.v. post, Fig. 33A). Deux autres dépressions sont également présentes sur le bord antérieur, mais elles sont plus discrètes (dep.v. ant, Fig. 33B). Cette morphologie de l'arc neural, signalée par Boonstra (1934c) chez les pareiasaures, est une autapomorphie des Procolophonomorpha (*sensu* Lee 1995).

Les pré- et post-zygapophysés sont larges et se projettent latéralement bien au-delà des processus

transverses (prz, poz, Fig. 33). En vue dorsale, les post-zygapophysés ont une forme très arrondie. Les prézygapophysés sont supportées ventralement par un robuste pont osseux qui les relie ventralement à l'extrémité distale du processus transverse (Fig. 33C). Au niveau des vertèbres les plus postérieures, ce pont osseux s'évase ventralement, délimitant une petite concavité ventrale. Les surfaces articulaires zygapophysaires, très larges, ont une forme arrondie et sont légèrement inclinées antéroversalement sur les prézygapophysés (Fig. 34A). Sur les vertèbres cervicales (ou dorsales antérieures), les surfaces articulaires sont horizontales (art.zyg, Fig. 33B).

Bien que masqués en vue dorsale par les expansions osseuses qui supportent les prézygapophysés, les processus transverses sont bien développés, émergent du bord antérieur des arcs neuraux et se projettent bien latéralement (pr.tr, Fig. 34C). Ils sont constitués par les diapophysés et les parapophysés qui ont complètement fusionné. Dorsalement, les processus transverses ont fusionné avec le pont osseux qui porte les prézygapophysés.

Les surfaces articulaires costales ont la forme d'un 8 et sont très étirées, surtout sur les vertèbres dorsales les plus antérieures conservées. Elles sont légèrement plus développées dans leur partie supérieure et sont orientées vers l'arrière, offrant une large surface d'insertion pour les muscles *inter-transversarii* (m.intertr, Fig. 34A). Au fur et à mesure que l'on progresse vers l'arrière dans la série vertébrale, les surfaces articulaires et les processus transverses se raccourcissent. Ainsi, la longueur maximale de la surface articulaire costale sur la vertèbre la plus antérieure conservée sur ARG 514 est-elle de 51 mm alors que sur la vertèbre la plus postérieure elle n'est que de 22 mm. La même orientation des processus transverses est présente sur les vertèbres dorsales postérieures de *Bradysaurus seeleyi* (Boonstra 1934c).

La longueur des centra, mesurée sur leur bord ventral, varie très peu sur les six dernières présacrées (40 mm sur la vertèbre la plus antérieure et 41 mm sur la plus postérieure). En revanche, cette longueur est plus importante sur les présacrées plus antérieures (58 mm sur le centrum,

incomplètement conservé, de la vertèbre la plus antérieure de ARG 514). Les centra sont comprimés, avec des surfaces articulaires antérieures et postérieures circulaires (Fig. 34). Cette compression latérale, plus marquée sur les vertèbres les plus antérieures, donne aux centra une forme de sablier en vue ventrale (Fig. 34C). Une légère dépression longitudinale creuse le bord ventral des centra (dep.cent., Fig. 34A) et s'atténue vers l'arrière, mais dans l'ensemble la surface ventrale des centra est régulièrement arrondie et ne présente ni quille, ni crête, tout au moins sur les vertèbres dorsales postérieures. Sur la vertèbre dorsale la plus postérieure et dans une moindre mesure sur la vertèbre qui la précède, la courbure de la surface ventrale est plus importante. Chez le pareiasaure *Bradysaurus seeleyi*, seules les vertèbres cervicales ont une crête ou quille médiane ventrale sur leur centra. Ses vertèbres dorsales ont des centra avec un bord ventral arrondi (Boonstra 1934c), comme sur notre matériel.

Aucun intercentrum n'a été trouvé. Néanmoins, les centra des vertèbres cervicales sont légèrement biseautés et devaient accueillir un intercentrum (Figs 32 ; 33E), bien que les centra des vertèbres dorsales conservées en connexion ne soient, eux, pas biseautés ventralement (ARG 514-1, Fig. 34). Cependant, ils restent séparés par un espace libre, rempli par du sédiment. Cet espace aurait pu contenir des intercentra cartilagineux de petite taille qui ne se seraient pas fossilisés. Les pareiasaures présentent généralement d'importants intercentra le long de leur colonne vertébrale, en avant de la 5<sup>e</sup> vertèbre présacrée et au-delà de la 9<sup>e</sup> (Boonstra 1934c).

**Vertèbres sacrées.** Seule la première vertèbre sacrée est conservée (Fig. 34). Contrairement à celle des autres pareiasaures, son centrum n'est pas soudé à celui de la deuxième vertèbre sacrée, ce qui est probablement dû à l'état juvénile du spécimen.

En vue dorsale, l'arc neural de la première vertèbre sacrée présente la même expansion latérale que les vertèbres présacrées mais sans les excavations latérales qui séparent les prézygapophysés des post-zygapophysés. Les prézygapophysés res-

tent semblables à celles des vertèbres présacrées (Fig. 34A). Elles sont de la même façon projetées latéralement et présentent aussi des surfaces articulaires étendues et circulaires. En revanche, les post-zygapophysés sont beaucoup moins étendus latéralement (Fig. 34). Elles sont situées à la base de l'épine neurale, légèrement décalées par rapport à l'axe vertébral et leurs surfaces articulaires sont très réduites et très inclinées (Fig. 34). Ce type d'articulation réduit les libertés de mouvements entre les vertèbres sacrées donnant au sacrum la rigidité nécessaire pour supporter le poids du corps. L'épine neurale est haute et ne diffère pas de celles des vertèbres présacrées. Le processus transverse situé sous la prézygapophyse est très puissant. Son extrémité distale a la forme d'un 8 dont la partie supérieure est plus développée (Fig. 34) et sa surface articulaire costale, également en forme de 8, est orientée vers l'avant (Fig. 34), contrairement à l'orientation postérieure des surfaces articulaires costales des vertèbres dorsales. Le centrum est massif, non comprimé latéralement et son bord ventral est arrondi.

**Vertèbres caudales.** Quatorze vertèbres caudales sont conservées, dont 13 ont pu être préparées (Fig. 35). Leurs arcs neuraux sont étroits et leurs épines neurales hautes. Les pré- et post-zygapophysés, situées à la base des arcs neuraux, présentent des surfaces articulaires réduites et inclinées (Fig. 35C). La lamelle osseuse qui prolonge le bord postérieur de l'arc neural vers le bas est bien conservée sur l'une des vertèbres. Elle est fine et très large, mais l'état de conservation ne permet pas de préciser sa distribution le long de la série vertébrale.

D'une manière générale, les lignes de suture entre côtes et apophyses transverses sont difficiles à discerner sur les vertèbres caudales, surtout les plus postérieures. Ainsi, il est toujours difficile de savoir si les projections latérales correspondent uniquement aux processus transverses ou incluent les côtes. Sur nos fossiles, les apophyses transverses ont fusionné avec leurs côtes. Grâce à l'état juvénile du spécimen, les lignes de suture restent visibles sur les treize vertèbres préparés (s.cost, Fig. 35B). Bien distinctes sur les vertèbres

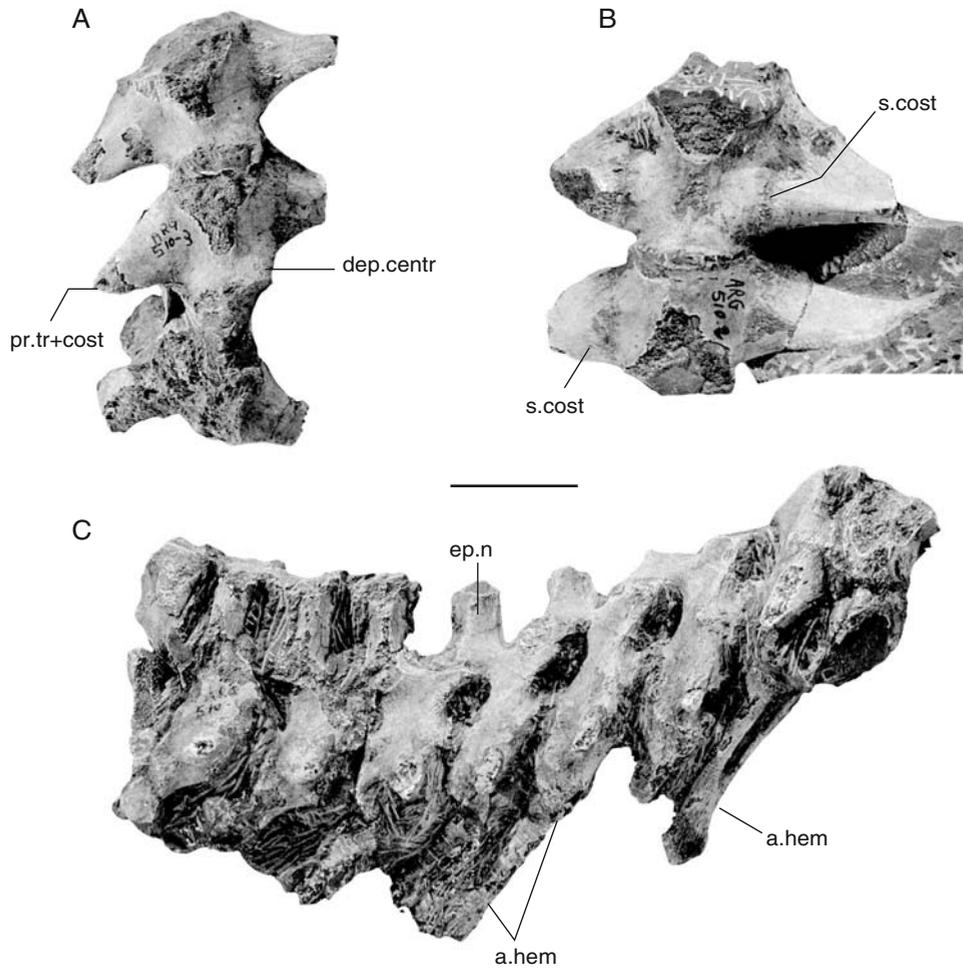


FIG. 35. — *Pareiasauria* gen. et sp. indet. 1, sommet du Membre Tourbihine de la Formation d'Ikakern, Permien supérieur (Tatarien), région de Tikida et Irehî, Maroc (MNHN ARG 514-2 à 3), vertèbres caudales en vues ventrale (A, B) et latérale droite (C). Échelle : 3 cm.

les plus antérieures, ces lignes se présentent sous forme d'un petit relief sur les vertèbres les plus postérieures. Les projections latérales, constituées par les processus transverses et les côtes (pr.tr+cost, Fig. 35A), sont proéminentes et orientées latéralement sur les treize vertèbres préparées. Cette distribution des projections latérales des vertèbres caudales est un caractère dérivé au sein des parareptilia, partagé par les pareiasaures et les tortues.

Les facettes articulaires costales de la vertèbre la plus antérieure conservée, ont la même orienta-

tion que celles de la première sacrée et la même forme de 8 orienté vers l'avant. Au-delà de cette vertèbre, les facettes articulaires deviennent elliptiques puis progressivement s'arrondissent et diminuent de taille.

Les centra des vertèbres caudales les plus antérieures sont massifs et légèrement comprimés latéralement, avec une excavation longitudinale sur leur surface ventrale (dep.cent, Fig. 35A).

Une paire de facettes articulaires bien saillantes se trouvent sur le bord postéroventral du centrum des vertèbres caudales les plus postérieures

conservées. C'est sur ces facettes que s'articulaient les arcs hémaux (a.hem, Fig. 35C). Ce type d'insertion des arcs hémaux ne se retrouve que chez les pareiasaures, les tortues et les mésosaures. Chez les autres amniotes, quand ils existent, les arcs hémaux s'insèrent entre les vertèbres caudales. Ces dernières sont alors biseautées antérieurement et postérieurement pour recevoir les arcs hémaux.

**Côtes.** Une seule côte cervicale est connue (ARG 517-3). Elle provient du gisement XXIIb où elle a été trouvée à proximité d'un pelvis (ARG 517-1, Figs 41 ; 42). Elle est dichocéphale, son extrémité proximale étant divisée en deux têtes présentant chacune une surface articulaire bien individualisée. Etant donné la taille de son extrémité proximale, cette côte devait s'insérer directement sur une surface articulaire de l'arc neural sans autre contact avec une éventuelle parapophyse. Chez *Bradysaurus seeleyi* Haughton & Boonstra, 1929, les côtes cervicales sont dichocéphales et s'articulent sur des surfaces articulaires situées sur l'arc neural, pour le tuberculum et sur le centrum ou l'intercentrum pour le capitulum (Boonstra 1934c). Le bord externe de la côte ARG 517-3 est parcouru par une crête osseuse longitudinale probablement pour l'insertion des muscles du système épisomal. Le corps de la côte est aplati dorsoventralement et ses deux bords antérieur et postérieur convergent distalement. L'extrémité distale de cette côte n'est pas conservée. Des fragments de côtes ont été trouvés à proximité des vertèbres cervicales (ou dorsales antérieures) ARG 515-1 et 2, mais aucun ne correspond à une extrémité proximale de côte.

Toutes les vertèbres dorsales, même les plus postérieures portent des surfaces articulaires costales (Fig. 34). Les côtes les plus postérieures, non conservées, n'étaient pas fusionnées à leurs processus transverses. L'absence d'une région « lombaire » est l'état généralisé pour les amniotes. Parmi les parareptiles, seuls les nyctiphruetia seraient dépourvus de côtes sur leurs vertèbres dorsales les plus postérieures (Lee 1995).

Aucune côte dorsale n'est conservée dans sa totalité. Nous ne disposons pour notre description

que des fragments de côtes dont certains portent les surfaces articulaires avec les vertèbres. Ni la longueur des côtes le long du corps de l'animal, ni le volume de la cage thoracique ne peuvent donc être déterminés.

Les extrémités proximales des côtes dorsales sont larges et aplaties dorsoventralement. Sur toutes les vertèbres dorsales conservées, les surfaces articulaires costales sont en forme de 8 très étiré et incliné vers l'arrière. Ces surfaces articulaires se raccourcissent au fur et à mesure que l'on progresse vers l'arrière de la série vertébrale. Distalement, un sillon parcourt le bord dorsal de certains fragments de côtes. D'autres fragments en revanche, présentent une surface lisse et sont de section elliptique. La nature du matériel étudié ne nous permet pas de décrire la variation morphologique le long de la série vertébrale. Tous les fragments de côtes conservés sont étroits ce qui laisse supposer que l'espace intercostal était grand.

La seule côte sacrée connue est la première (Fig. 34). Son extrémité proximale est massive et en forme de 8. Distalement, cette côte sacrée se projette vers l'arrière et ventralement. Elle est élargie antéro-postérieurement en une large lame et présente sur sa surface dorsale une profonde concavité longitudinale.

Sur les 13 vertèbres caudales décrites plus haut, les côtes ont fusionné avec les processus transverses (pr.tr+cost, Fig. 35A). Les premières côtes caudales ont une extrémité proximale massive en forme de 8 incliné vers l'avant et presque aussi longue que la vertèbre sur laquelle elles s'attachent. Puis, postérieurement, les têtes articulaires diminuent progressivement en taille et acquièrent une section transversale ovale. L'extrémité distale n'est conservée que sur une seule côte caudale antérieure. Elle se projette latéralement et légèrement vers l'avant, ce qui semble unique au Pareiasauria gen. et sp. indet. 1. Les autres côtes sont droites et se projettent latéralement, comme chez les autres pareiasaures et les tortues. Chez les amniotes généralisés, les projections latérales ne sont présentes que sur les premières vertèbres caudales (les cinq premières et au plus sur les neuf premières) et ont la forme d'un L qui se projette vers l'arrière parallèlement à l'axe de la série vertébrale.

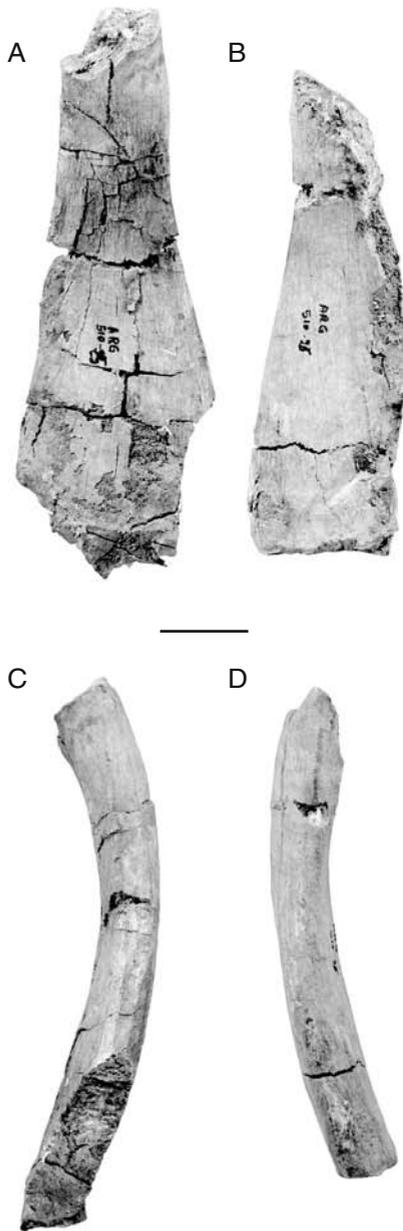


FIG. 36. — Pareiasauria gen. et sp. indet. 1, sommet du Membre Tourbihine de la Formation d'Ikakern, Permien supérieur (Tatarien), région de Tikida et Ilerhi, Maroc (MNHN ARG 514-25 et 26), clavicules gauche et droite en vues médiale (A, B) et antérieure (C, D). Échelle : 3 cm.

*Ceintures et squelette appendiculaire*

**Ceinture scapulaire dermique.** L'interclavicule n'est pas conservée. Les deux clavicules, droite et

gauche, incomplètes, sont des structures robustes et courbes (ARG 514-25 et ARG 514-26 ; Fig. 36). En longeant le bord antérieur de la scapula, elles devaient s'articuler dorsalement sur le processus acromial. Ventralement, elles devaient reposer sur l'interclavicule.

Chez les pareiasaures, le cleithrum est rudimentaire et l'interclavicule, en forme de T, s'étend, postérieurement entre les deux coracoïdes bien au-delà du bord postérieur de ces derniers. Antérieurement, ses deux projections latérales se courbent dorsalement et, tout en suivant le bord antérieur des coracoïdes, s'articulent avec les clavicules (Boonstra 1932).

**Humérus.** Seul un humérus gauche est bien conservé (ARG 514-9 ; Fig. 37). Ses extrémités distale et proximale, probablement peu ossifiées, sont mal conservées et les surfaces articulaires ne sont pas présentes. Il présente une forme générale massive, avec une diaphyse comprimée dorsoventralement et relativement courte mais bien distincte. Mesuré en son milieu, son diamètre dorsoventral est d'environ 23 mm alors que son diamètre antéropostérieur est d'environ 34 mm. La diaphyse s'élargit rapidement à ses deux extrémités proximale et distale. C'est l'extrémité proximale, ou tête humérale, qui est la plus étendue : la largeur maximale conservée sur la tête humérale est de 119 mm, alors que la largeur maximale conservée sur l'extrémité distale est de 67 mm. Les axes de ces deux extrémités, proximale et distale font entre elles un angle d'environ 45°. L'angle de torsion de l'humérus varie chez les pareiasaures. Chez les formes primitives, telles *Bradysaurus seeleyi*, comme chez les parareptiles généralisés, cette torsion est au moins égale à 60°. Chez les formes les plus évoluées parmi les pareiasaures telles *Provelosaurus* et *Anthodon*, elle est inférieure à 20°. Les autres pareiasaures possèdent un humérus dont l'angle de torsion est compris entre 20° et 60° (Boonstra 1932 ; Lee 1997c).

La tête humérale présente dorsalement une large surface, probablement pour l'insertion des muscles proximaux dorsaux de l'humérus (m.dors, Fig. 37A). Chez les lézards actuels, cette zone offre une aire d'insertion pour quatre

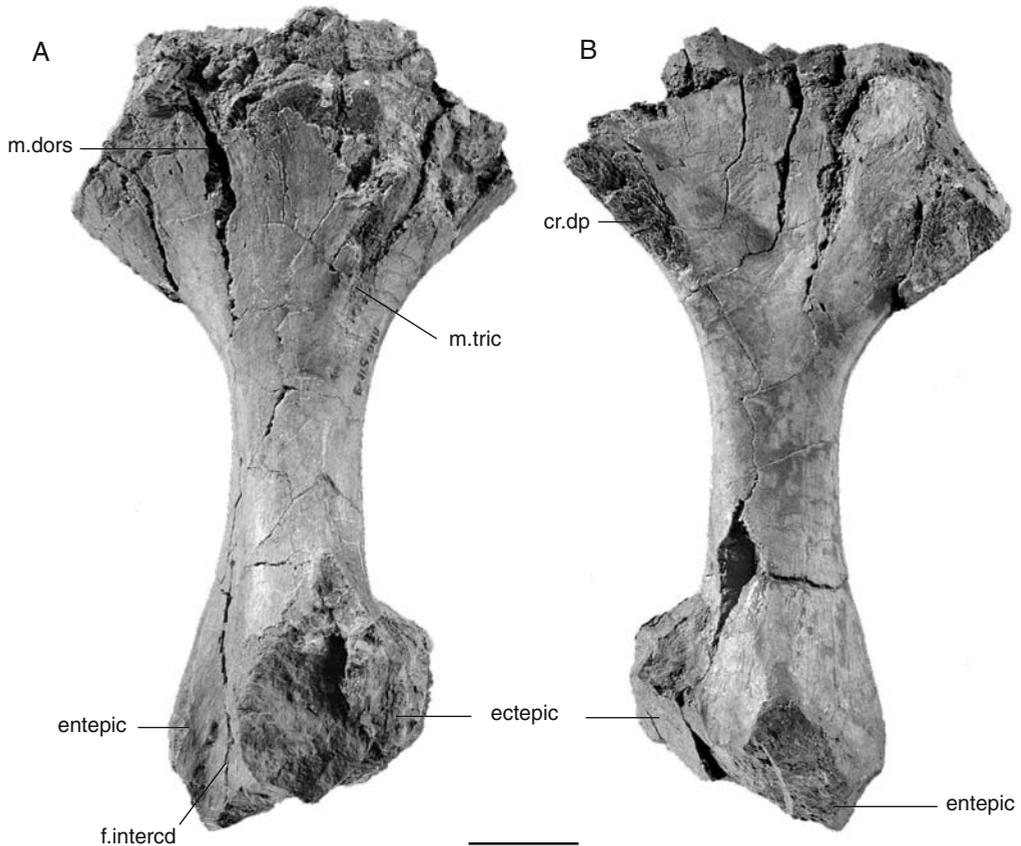


FIG. 37. — Pareiasauria gen. et sp. indet. 1, sommet du Membre Tourbihine de la Formation d'Ikakern, Permien supérieur (Tatarien), région de Tikida et Irerhi, Maroc (MNHN ARG 514-9), humérus gauche en vues dorsale (A) et ventrale (B). Échelle : 3 cm.

muscles dorsaux : le *latissimus dorsi* qui provient du flanc du corps juste en arrière de la ceinture scapulaire, le *subscapuloacoracoïdeus* qui provient de la face interne du scapuloacoracoïde, le *scapulo-humeralis anterior* qui provient du bord antérieur de la ceinture scapulaire et le deltoïde dont les attaches proximales se fixent sur le bord antérieur de la ceinture scapulaire et sur la surface latérale de la scapula. Toujours dorsalement et vers le bord postérieur se trouvent des tubérosités qui sont presque en continuité avec une petite crête osseuse située plus distalement (m.tric, Fig. 37A). C'est probablement à ce niveau que s'insérerait la partie médiane du muscle *triceps*.

Sur la face ventrale de la tête humérale, se trouve une large surface délimitée vers l'arrière par la

crête delto-pectorale (cr.dp, Fig. 37B) et vers l'avant par le bord antérieur de l'humérus. L'extrémité proximale de la crête delto-pectorale n'est pas conservée, probablement à cause de l'état juvénile du spécimen. Néanmoins, la partie conservée de cette crête, très épaisse, laisse supposer qu'elle était bien développée, et prenait probablement son origine à l'extrémité proximale de l'humérus. La crête delto-pectorale offrait une aire d'insertion pour le muscle deltoïde, sur sa face dorsale, et pour le muscle pectoral, sur sa face ventrale. Le muscle pectoral est le plus important des muscles ventraux de l'humérus. Il provient d'une large surface de la ceinture pectorale, incluant l'interclavicule, le coracoïde et même le sternum (Romer 1956).

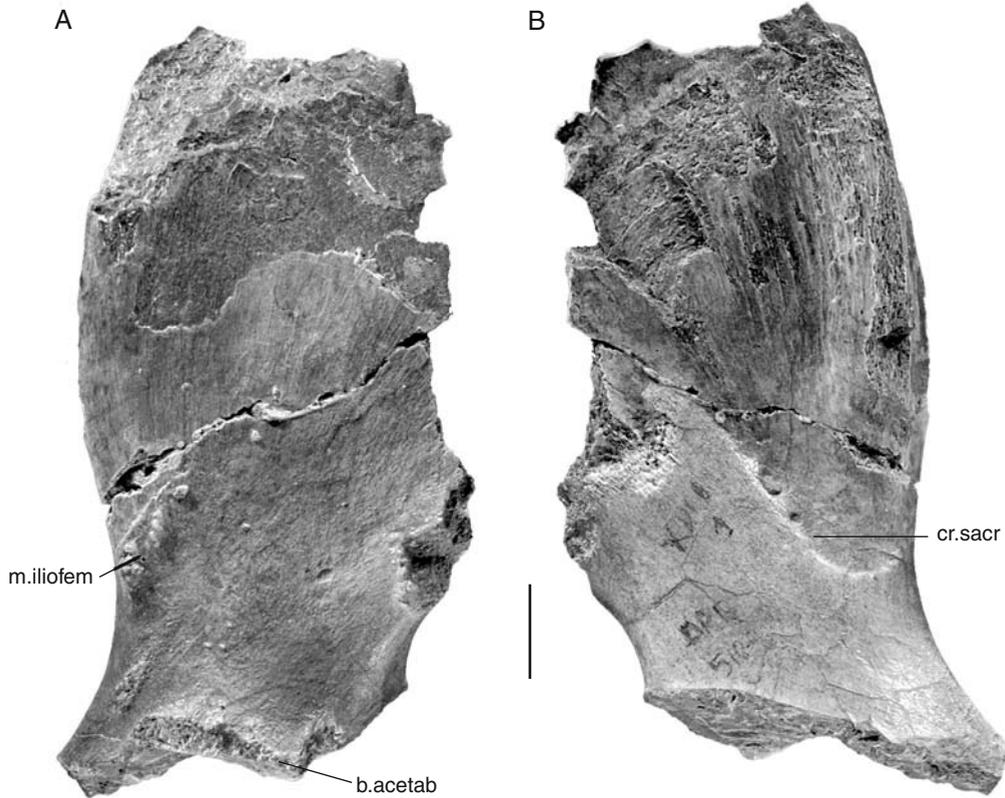


FIG. 38. — *Pareiasauria* gen. et sp. indet. 1, sommet du Membre Tourbihine de la Formation d'Ikakern, Permien supérieur (Tatarien), région de Tikida et Ierghi, Maroc (MNHN 514-6), ilion gauche en vues latérale (A) et médiale (B). Échelle : 2 cm.

L'extrémité distale de l'humérus est divisée en deux condyles séparés par un profond sillon dorsal, la fosse intercondyloire (f.intercd, Fig. 37A), où devait se mouvoir le processus olécranien de l'ulna. L'ectépicondyle (ectepic, Fig. 37) et l'entépicondyle (entepic, Fig. 37) ne sont pas étendus latéralement, ils sont étroits et paraissent avoir eu des bords latéraux arrondis. Parmi les pareiasaures, seul *Pareiasuchus* possède un humérus avec un ectépicondyle et un entépicondyle étroits (Lee 1997b, c). L'humérus de *Pareiasuchus* (*P. nasicornis* et *P. peringueyi*) se distingue de nos spécimens par des prolongements distaux de l'ectépicondyle et de l'entépicondyle qui lui donnent un aspect de fourchette (Lee 1997b, c). Il n'y a aucune trace des forams entépicondylien et ectépicondylien sur l'humérus étudié, mais peut-être est-ce dû à l'état

immature ou au mauvais état de conservation du spécimen.

**Ceinture pelvienne.** Le spécimen ARG 514 étant un individu immature, les os de sa ceinture pelvienne sont encore séparés (Figs 38-40). Les liaisons entre l'ilion, l'ischion et le pubis devaient être encore cartilagineuses et les extrémités de ces os sont peu ossifiées. L'os est pénétré par le sédiment et, par endroits, au niveau des extrémités, la séparation entre os et sédiment est difficile à discerner. Nous disposons pour ce spécimen de deux ischia dont le droit est parfaitement conservé (Fig. 39), d'un pubis gauche (Fig. 40) et d'un ilion gauche (Fig. 38).

Le spécimen ARG 517-1 est le pelvis bien conservé d'un individu plus âgé (Figs 41 ; 42). En vue interne, on peut voir la limite entre l'ilion et

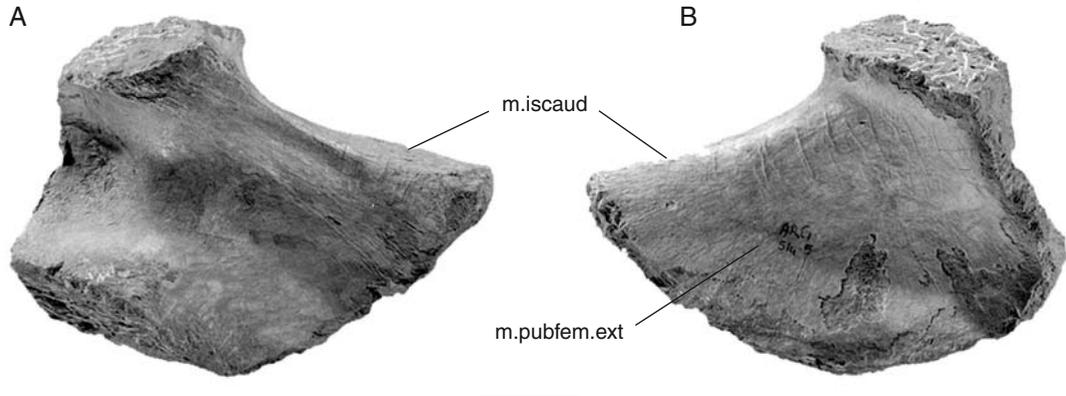


FIG. 39. — *Pareiasauria* gen. et sp. indet. 1, sommet du Membre Tourbihine de la Formation d'Ikakern, Permien supérieur (Tatarien), région de Tikida et Irerhi, Maroc (MNHN ARG 514-5), ischion droit en vues médiale (A) et latérale (B). Échelle : 3 cm.

la plaque pubo-ischiatique. Cette dernière est légèrement décalée par rapport à l'ilion, conséquence d'une fusion incomplète entre les plaques iliaque et pubo-ischiatique.

Hormis une différence de taille, aucune différence morphologique ne permet de distinguer ARG 517-1 des éléments de la ceinture pelvienne de ARG 514. La description de la ceinture pelvienne sera surtout basée sur ARG 517-1.

Le bord dorsal de l'ilion est mal conservé sur ARG 517-1 (il, Fig. 41B), néanmoins, son bord antérodorsal conservé nous permet d'avoir une estimation de la hauteur de la plaque iliaque, soit environ 190 mm à partir du bord dorsal du bourrelet acétabulaire (b.acetab, Fig. 41B). La plaque iliaque est étranglée à sa base, juste au-dessus du condyle acétabulaire, mais s'élargit progressivement vers le haut. Sa largeur antérodorsale maximale conservée est d'environ 148 mm alors qu'elle n'est que de 90 mm au niveau de l'étranglement acétabulaire.

Par comparaison avec l'état plésiomorphe (plaque iliaque basse avec un long processus postérieur) présent chez les cotylosaures généralisés, notamment chez *Diadectes* et *Limnoscelis*, nos spécimens présentent un état dérivé. En effet, la plaque iliaque est relativement haute et l'épaisseur très faible de l'os au niveau du bord postérodorsal de l'ilion exclut la présence d'un important processus postérieur. Sa surface dorsolatérale est lisse,

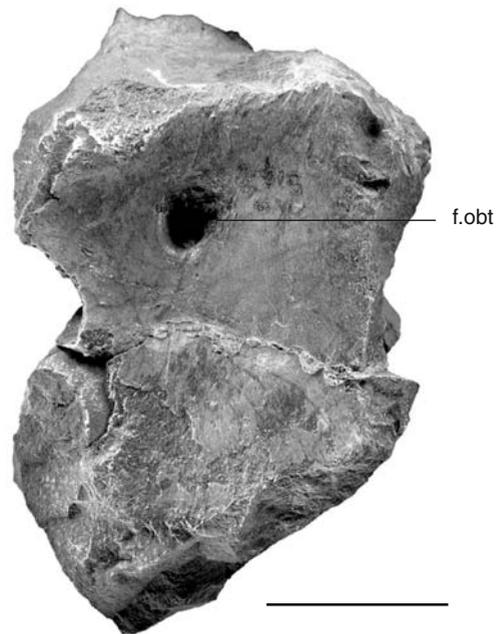


FIG. 40. — *Pareiasauria* gen. et sp. indet. 1, sommet du Membre Tourbihine de la Formation d'Ikakern, Permien supérieur (Tatarien), région de Tikida et Irerhi, Maroc (MNHN ARG 514-8), pubis gauche en vue latérale. Échelle : 3 cm.

sans aucune trace du rebord qui existe à ce niveau chez les diadectomorpha.

Contrairement aux pareiasaures généralisés, qui possèdent une importante expansion antérieure de l'ilion (Haughton & Boonstra 1930 ; Lee

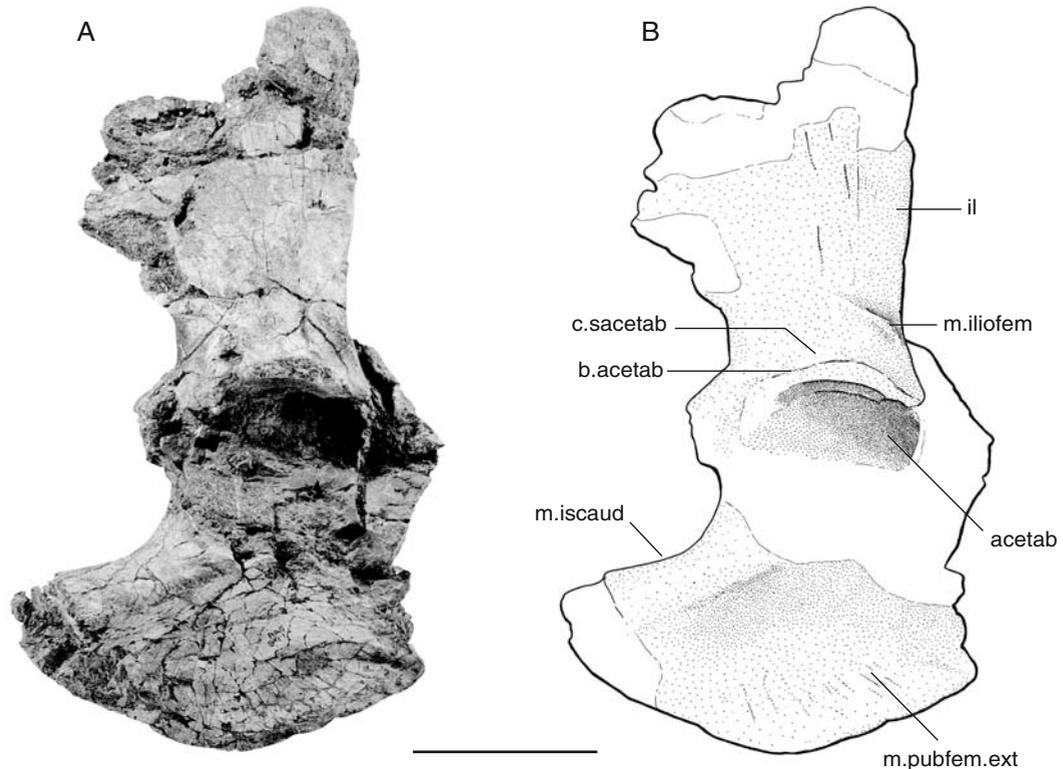


FIG. 41. — *Pareiasauria* gen. et sp. indet. 1, sommet du Membre Tourbihine de la Formation d'Ikakern, Permien supérieur (Tatarien), région de Tikida et Ierhi, Maroc (MNHN ARG 517-1), ceinture pelvienne droite en vue latérale (A) et schéma explicatif (B). Échelle : 10 cm.

1997c), le bord antérieur de l'ilion du *Pareiasauria* gen. et sp. indet. 1 est presque droit et vertical. Une crête osseuse est présente juste au-dessus de la cavité acétabulaire (*m.iliofem*, Fig. 41B). Elle devait servir, avec une bonne partie de la surface latérale de l'ilion, de zone d'insertion pour le muscle *iliofemoralis*, le plus puissant des muscles s'insérant sur cet os. Chez le captorhinidé *Labidosaurus*, le muscle *iliofemoralis* s'insérait sur les bords ventral et postéroventral du fémur (Sumida 1989). L'importance de ces crêtes osseuses, même sur l'individu juvénile ARG 514-6 (*m.iliofem*, Fig. 38), témoigne de l'importance de ce muscle chez ce pareiasaure.

Un épaissement ventral de la plaque iliaque forme un important contrefort supra-acétabulaire visible en vue ventrale (*c.sacetab*, Fig. 41B). Un tel épaissement est un caractère dérivé qui

caractérise les pareiasaures et les tortues (Lee 1997c). Seuls les bords dorsal et postérodorsal de l'acétabulum sont conservés (*acetab*, Fig. 41B), ce dernier étant délimité dorsalement par un rebord particulièrement saillant (*b.acetab*, Fig. 41B).

En vue médiale est visible la limite entre les plaques iliaque et pubo-ischiatique (*s.il.pubisc*, Fig. 42B) du pelvis. Cette limite descend ventralement bien au-dessous du bord supérieur de l'acétabulum montrant que l'ilion participe dans une large mesure à ce dernier. Une crête et un sillon formant entre eux un V dont la pointe est dirigée vers le bas marquent profondément la surface médiale de la plaque iliaque et correspondent à la zone d'articulation avec la première côte sacrée. Cette crête, la *crista sacralis* (*cr.sacr*, Figs 38B ; 42B ; Hartmann-Weinberg 1933, 1937), est discrète chez les parareptiles en géné-

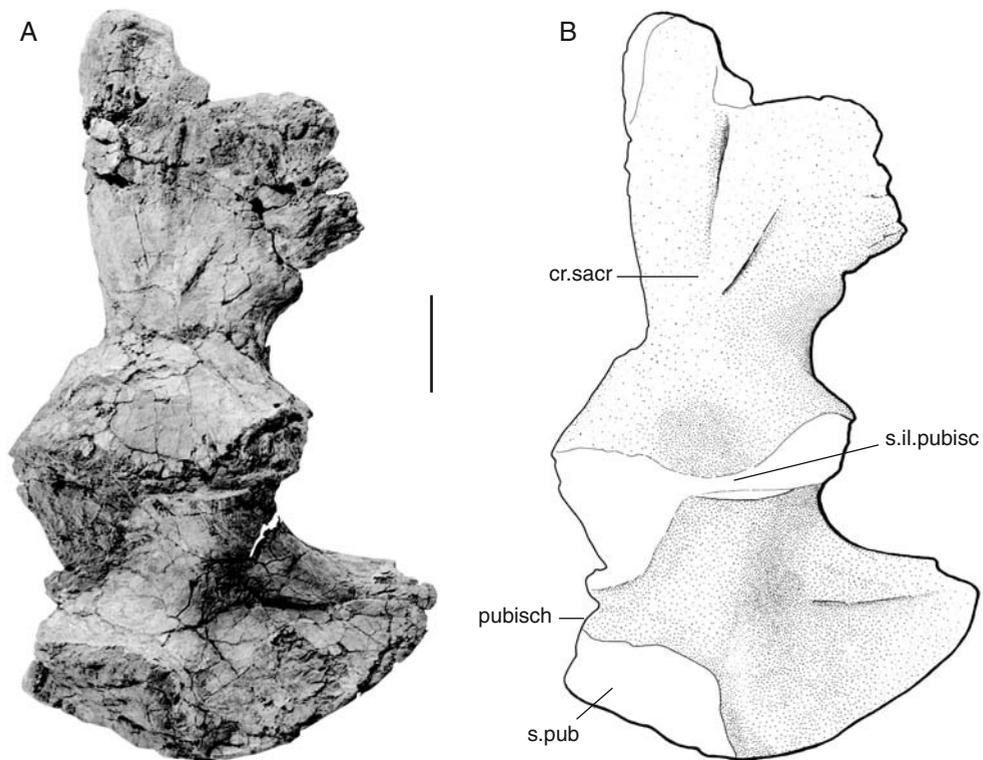


FIG. 42. — *Pareiasauria* gen. et sp. indet. 1, sommet du Membre Tourbihine de la Formation d'Ikakern, Permien supérieur (Tatarien), région de Tikida et Ierhi, Maroc (MNHN ARG 517-1), ceinture pelvienne droite en vue médiale (A) et schéma explicatif (B). Échelle : 5 cm.

ral, mais est bien développée chez les pareiasaures (Lee 1997c), comme sur nos spécimens.

L'ischion et le pubis sont intimement fusionnés sur ARG 517-1 sans aucune trace de suture. En vue externe, la plaque pubo-ischiatique est creusée par une profonde dépression longitudinale : l'aire d'insertion du muscle *pubischiofemoralis externus* (m.pubfem.ext, Fig. 39B, 41B). Parmi les muscles ventraux du fémur, c'est ce muscle qui a la plus large aire d'insertion, en avant du foramen obturateur. Chez le captorhinidé *Labidosaurus*, ce muscle s'insère distalement sur la face ventrale de la tête fémorale distale : sur l'aire inter-trochantérique et en partie sur le trochanter interne (Sumida 1989).

Le pubis a un bord dorsal très épais qui s'amincit vers l'avant et ventralement. Un grand foramen obturateur s'ouvre juste en bas de cet épaisse-

ment dorsal. Non conservé sur ARG 517-1, ce foramen est visible sur ARG 514-8 (f.obt, Fig. 40). Le bord ventral du pubis forme avec le bord antéroventral de l'ischion un important épaissement qui correspond à la symphyse du pelvis (s.pub, Fig. 42B). Chez le *Pareiasauria* gen. et sp. indet. 1, comme chez le pareiasaure *Embrithosaurus*, cet épaissement est important. Antérieurement et postérieurement à cet épaissement, les deux plaques pubo-ischiatiques, droite et gauche, étaient probablement réunies par des tissus cartilagineux ou ligamentaires.

L'ischion a une forme grossièrement triangulaire en vue latérale (Fig. 39). En vue postérieure, son bord postérieur, épais vers le haut, s'amincit progressivement ventralement. Il présente une légère dépression dans laquelle devait s'insérer le muscle *ischiocaudalis* (m.iscaud, Figs 39B ; 41B). Le bord

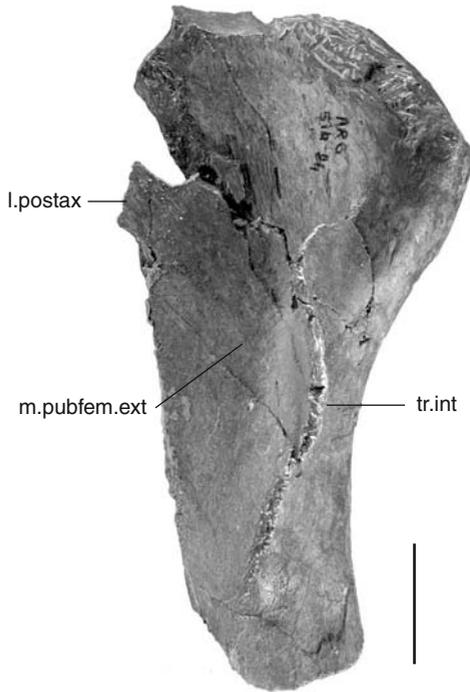


FIG. 43. — Pareiasauria gen. et sp. indet. 1, sommet du Membre Tourbihine de la Formation d'Ikakern, Permien supérieur (Tatarien), région de Tikida et Ilerhi, Maroc (MNHN ARG 514-24), extrémité proximale de fémur gauche en vue ventrale. Échelle : 3 cm.

dorsal du pubis et de l'ischion, en contact avec l'ilion, montre un épaississement qui devait former le bord ventral de la cavité acétabulaire.

**Fémur.** Seule l'extrémité proximale du fémur gauche est conservée (ARG 514-24, Fig. 43). Comme chez les autres pareiasaures, la tête fémorale est inclinée vers l'avant et la lame postaxiale est bien développée. Elle se projette postérieurement et s'étend jusqu'à l'extrémité proximale du fémur (l.postax, Fig. 43). Une lame post-axiale du fémur développée s'étendant tout le long du fémur est un caractère dérivé distinguant les pareiasaures des autres parareptiles (Lee 1997c). Sur ARG 514-24, cette lame se rétrécit nettement distalement, différant ainsi de la lame postaxiale des pareiasaures plésiomorphes tels *Bradysaurus baini*, *B. seeleyi* et *Nochelesaurus* chez qui, la lame postaxiale gardait la même largeur sur tout son

long donnant au fémur un aspect très large en vues dorsale et ventrale. Le trochanter interne est présent et est bien développé (tr.int, Fig. 43). Il est situé sur la face ventrale du fémur près de son bord antérieur et n'est visible qu'en vue ventrale. Il est long et courbe, en forme de S ouvert. Un trochanter interne long et courbe sur sa partie proximale, avec un bord antérieur concave et un bord postérieur convexe est un caractère dérivé qui caractérise certains pareiasaures évolués et est considéré comme une synapomorphie de ces derniers, à savoir, *Embrithosaurus*, *Pareiasuchus peringueyi*, *P. nasicornis*, le pareiasaure de Welgevonden, *Pareiasaurus*, *Scutosaurus*, *Elginia* et *Anthodon* (Lee 1997c). Les formes plésiomorphes ont un trochanter interne droit. Le trochanter interne délimite vers l'arrière une dépression large et peu profonde pour l'insertion du muscle *puboischiofemoralis externus* (m.pubfem.ext, Fig. 43).

La face dorsale de ARG 514-24 est érodée et le périoste n'est conservé que par endroits.

**Tibia.** Seul un tibia gauche est conservé (ARG 517-2, Fig. 44). Il a été trouvé à proximité de la ceinture pelvienne ARG 517-1. Sa tête tibiale (proximale) est plus étendue que son extrémité distale et porte deux surfaces articulaires pour les condyles du fémur (art.fem, Fig. 44B). Sur sa face externe (ou antérieure), juste en-dessous de la plus petite des deux surfaces articulaires, se trouve la crête cnémiale (cr.cn, Fig. 44B). Postérieurement à la crête cnémiale, une profonde dépression creuse la tête tibiale. Le prolongement distal de la crête cnémiale et une partie de la surface du corps du tibia ne sont pas conservés. Le corps du tibia est comprimé antéropostérieurement et ovale en coupe transversale.

L'extrémité distale du tibia porte une surface articulaire concave qui devait accueillir l'astragalocalcanéal.

#### *Ostéodermes*

Des ostéodermes sont associés à ce matériel post-crânien mais appartiennent tous à l'individu juvénile ARG 514 (Fig. 45). Contrairement à ceux des autres pareiasaures (Boonstra 1934b),

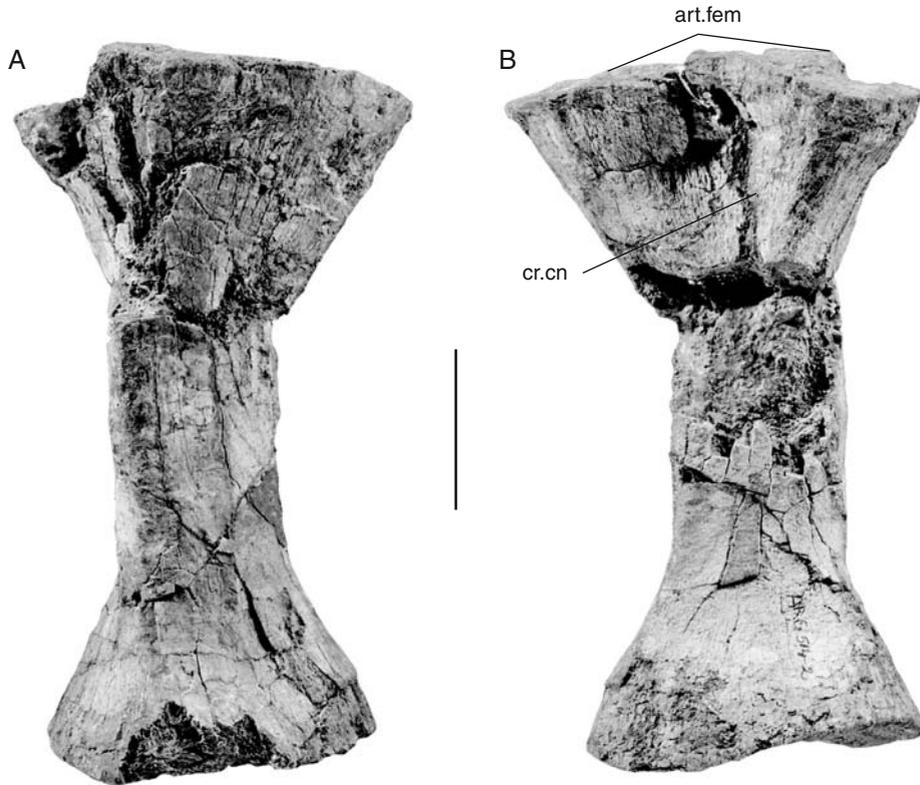


FIG. 44. — Pareiasauria gen. et sp. indet. 1, sommet du Membre Tourbihine de la Formation d'Ikakern, Permien supérieur (Tatarien), région de Tikida et Ierghi, Maroc (MNHN ARG 517-2), tibia gauche en vues antérieure (A) et postérieure (B). Echelle : 3 cm.

ces ostéodermes sont assez minces, probablement du fait de l'état juvénile du spécimen, et sont disposés en trois rangées longitudinales le long de l'axe dorsal de l'animal. Néanmoins, dorsalement à ceux des pareiasaures généralisés, les ostéodermes sont plus nombreux et semblent former une large armure dermique. Aucune zone de recouvrement ou d'articulation entre les ostéodermes n'a été observée. Parmi les ostéodermes surmontant la colonne vertébrale, ceux de la rangée médiane sont plus grands que ceux des deux rangées latérales, du moins sur la partie conservée qui est la partie la plus postérieure du tronc. Ils sont légèrement anguleux et présentent une ornementation faite de crêtes irrégulières rayonnantes et disposées autour d'une grande protubérance centrale (Fig. 45A). Cette dernière présente un petit pincement à sa base. La surface

interne de ces ostéodermes est lisse et ne présente aucun indice de contact avec les vertèbres dorsales qui leurs sont sous-jacentes. Contrairement à ceux des pareiasaures généralisés, les ostéodermes de la rangée médiane sont de grande taille. Aucun des ostéodermes de notre collection n'est conservé dans sa totalité, mais la taille de certains d'entre eux est supérieure au diamètre des centra des vertèbres dorsales du même individu, ce qui représente un état dérivé au sein des pareiasaures (Lee 1997c). Les ostéodermes des deux rangées latérales, de plus petite taille, sont de forme elliptique.

Un troisième type d'ostéodermes est représenté par un seul spécimen (Fig. 45B). Il a une forme sub-pyramidale, à apex pointu et à base ovale. Cet ostéoderme évoque par sa forme les ostéodermes en « bouton-pression » (« bony studs »)

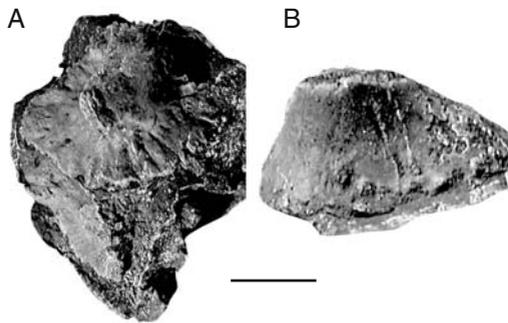


FIG. 45. — *Pareiasauria* gen. et sp. indet. 1, sommet du Membre Tourbihine de la Formation d'Ikakern, Permien supérieur (Tatarien), région de Tikida et Irerhi, Maroc (MNHN ARG 514), ostéoderme dorsal en vue dorsale (A) et ostéoderme de membre en vue latérale (B). Échelle : 1 cm.

qui recouvrent les membres des pareiasaures dérivés.

Aucun élément de gastralium n'a été retrouvé dans le matériel.

#### DESCRIPTION DU *PAREIASAURIA* GEN.

##### ET SP. INDET. 2

##### *Squelette axial*

**Vertèbres dorsales.** Les vertèbres dorsales présentent une morphologie générale qui rappelle celle des vertèbres dorsales du *Pareiasauria* gen. et sp. indet. 1. Les arcs neuraux sont massifs, par comparaison avec les centra sveltes et petits, et larges et projetés latéralement. Leurs flancs présentent des excavations latérales bien marquées qui séparent les prézygapophysys des post-zygapophysys (prz, poz, Fig. 46). En vue antérieure ou postérieure, ils montrent un bord dorsal presque rectiligne légèrement bombé (Fig. 46C), contrairement aux vertèbres présacrées du *Pareiasauria* gen. et sp. indet. 1 (Figs 32 ; 33) chez qui, les arcs neuraux sont nettement plus bombés. Aucune épine neurale n'est conservée dans sa totalité. Seules leurs bases plus ou moins bien conservées sont présentes. Elles ont une section transversale ovale à quadrangulaire, ce qui est plus proche de la forme générale des arcs neuraux des autres pareiasaures. Chez le *Pareiasauria* gen. et sp. indet. 1, les épines neurales sont comprimées latéralement et leur plan de section est ovale.

Trois vertèbres sont présentes sur ARG 511. La partie conservée des épines neurales de la vertèbre la plus antérieure et de la vertèbre la plus postérieure laisse supposer que ces arcs neuraux s'élargissaient vers le haut et que les épines neurales étaient ainsi plus épaisses dorsalement qu'à leur base (ep.n, Fig. 46). Sur la vertèbre du milieu, l'arc neural semble être moins développé. C'est cette morphologie qui avait amené Jalil & Dutuit (1996), à supposer la présence d'une alternance dans la hauteur des épines neurales sur cette série vertébrale. Depuis sa première description par Carroll (1968) sur le Microsaure *Pantylus*, l'alternance dans la hauteur des épines neurales a été signalée chez un grand nombre de tétrapodes permo-carbonifères, dont les captorhinidés (voir Dilkes & Reisz [1986] et Sumida [1987, 1990] pour les références bibliographiques). La signification phylogénétique d'une telle alternance est difficile à établir. Ce caractère est variable au sein des captorhinidés, voire d'une même espèce, comme *Labidosaurus hamatus* (voir Jalil & Dutuit [1996] pour les références bibliographiques). Comme déjà signalé par Jalil et Dutuit (1996), ces vertèbres ne sont pas assez bien conservées pour pouvoir affirmer la présence d'une alternance dans la hauteur des épines neurales. Il est maintenant encore plus incertain qu'il y ait une alternance dans la hauteur des épines neurales de ces vertèbres, puisqu'une telle alternance n'a jamais été signalée chez les pareiasaures. L'alternance de la hauteur des épines neurales observées sur ARG 511 pourrait être un artefact de conservation.

Sur le bord antérieur de la vertèbre la plus antérieure de ARG 510, on peut voir une petite crête séparant deux dépressions situées à la base de l'arc neural, comme c'est le cas chez le *Pareiasauria* gen. et sp. indet. 1. L'état de conservation du spécimen ne permet pas, en revanche, de vérifier la présence des deux profondes dépressions qui creusent la base du bord postérieur des arcs neuraux des procolophonomorphes (*sensu* Lee 1995). Les pré- et post-zygapophysys se projettent latéralement bien au-delà du niveau des processus transverses (prz, poz, Fig. 46). En vue dorsale, les post-zygapophysys ne sont pas aussi larges

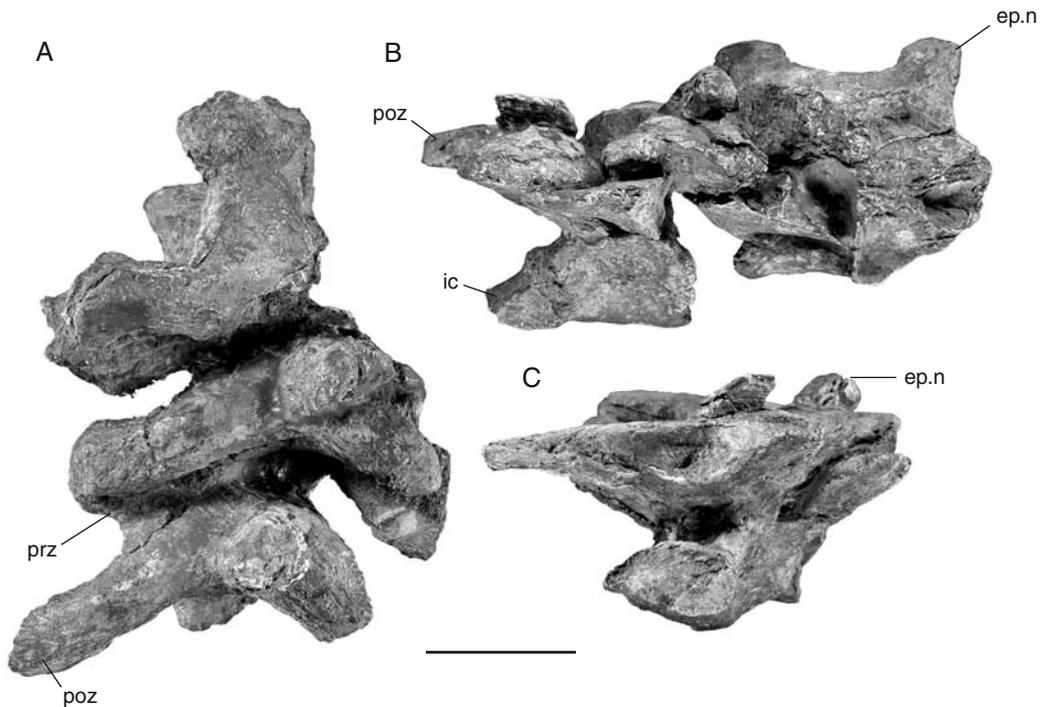


FIG. 46. — *Pareiasauria* gen. et sp. indet. 2, sommet du Membre Tourbihine de la Formation d'Ikakern, Permien supérieur (Tatarien), région de Tikida et Irehhi, Maroc (MNHN ARG 510), trois vertèbres dorsales en connexion en vues dorsale (A), latérale droite (B) et antérieure (C). Échelle : 3 cm.

et n'ont pas la forme très arrondie des postzygapophysys du *Pareiasauria* gen. et sp. indet. 1 (Figs 32 ; 33). Le contrefort osseux portant les processus transverses et supportant les prézygapophysys est beaucoup moins robuste et les surfaces articulaires semblent être horizontales.

Trois processus transverses relativement bien conservés sont présents sur ARG 510 et ARG 511 et situés sur le bord antérieur des arcs neuraux. L'un de ces processus porte encore l'extrémité distale d'une côte. Quoique bien développés, ces processus restent masqués, en vue dorsale, par les expansions osseuses qui supportent les prézygapophysys. Ils se projettent ventrolatéralement et offrent une large surface d'insertion pour les muscles *inter-transversarii*. La diapophyse et la parapophyse ont fusionné et offrent des surfaces articulaires costales très étirées et orientées vers l'arrière. Il n'y a aucune trace, sur les arcs neuraux, des empreintes d'insertion pour la muscula-

ture épaxiale, alors que ces empreintes sont très nettes sur le *Pareiasauria* gen. et sp. indet. 1 et marquent profondément ses arcs neuraux, surtout à la base de l'épine neurale.

Les centra sont fortement amphicoeles et séparés par un espace relativement grand occupé par un intercentre (ic, Fig. 46B). Les centra sont légèrement comprimés latéralement et ne possèdent ni quille ni crête sur leur bord ventral (Fig. 46B).

**Vertèbres caudales.** Cinq vertèbres caudales sont conservées. Sur toutes ces vertèbres, les processus transverses ont fusionné à leurs côtes respectives. Un petit relief sur les projections latérales des vertèbres les plus postérieures conservées sur ARG 509 peut être interprété comme des traces des lignes de sutures entre processus transverses et côtes. Les processus transverses et côtes de toutes les vertèbres caudales conservées sont proéminentes et se projettent loin latéralement.

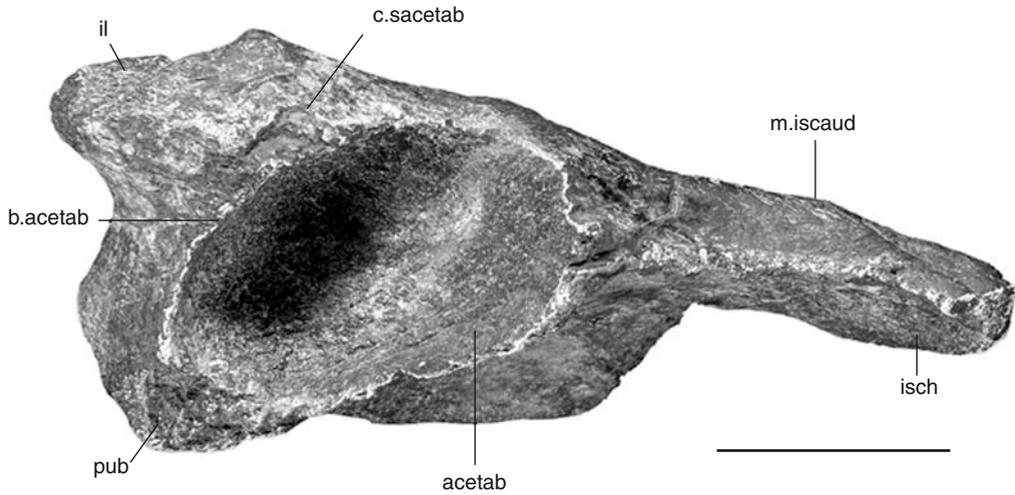


FIG. 47. — *Pareiasauria* gen. et sp. indet. 2, sommet du Membre Tourbihine de la Formation d'Ikakern, Permien supérieur (Tatarien), région de Tikida et Ierghi, Maroc (MNHN ARG 513), ceinture pelvienne incomplète en vue latérale gauche. Échelle : 3 cm.

Les centra ne sont conservés que sur deux vertèbres caudales (Jalil & Dutuit 1996 : fig. 5A-C). Ils sont massifs, légèrement comprimés latéralement, avec une concavité longitudinale sur leur bord ventral. Il n'y a pas de surfaces articulaires pour les arcs hémaux. Il s'agit probablement de vertèbres caudales antérieures car les arcs hémaux ne sont en général présents chez les pareiasaures qu'à partir de la 4<sup>e</sup> caudale (Boonstra 1934c).

#### *Ceintures et squelette appendiculaire*

**Ceinture pelvienne.** ARG 513 est un pelvis gauche (Fig. 47). Il est presque de même taille que le pelvis de l'individu immature du *Pareiasauria* gen. et sp. indet. 1 (ARG 514 ; Figs 38-40), mais, contrairement à ce dernier, l'ilion, l'ischion et le pubis y sont complètement fusionnés entre eux. Une partie de la plaque puboischiatique droite est aussi conservée et reste fusionnée à la plaque puboischiatique gauche. Sur ARG 514, les éléments de la ceinture pelvienne sont conservés séparément et leurs extrémités peu ossifiées ne sont pas fossilisées. Sur ARG 517-1 (Figs 41 ; 42), qui est un pelvis d'un individu plus grand et plus âgé que ARG 514, mais également attribué au *Pareiasauria* gen. et sp. indet. 1, l'ilion, l'ischion et le pubis sont

fusionnés, mais en vue interne, la suture entre l'ilion et la plaque puboischiatique est encore visible (s.il.pubisc, Fig. 42B). En revanche, et en dépit de sa petite taille, le pelvis ARG 513 ne montre aucune ligne de suture entre l'ilion, l'ischion et le pubis (Fig. 47).

Seule la base de la plaque iliaque est conservée. Elle forme le contrefort supra-acétabulaire et le début du corps de l'ilion (il, Fig. 47). Juste au-dessus du contrefort supra-acétabulaire se trouve un étranglement qui devait séparer la fosse acétabulaire ventralement du reste de l'ilion dorsalement (acetab, Fig. 47). Le contrefort supra-acétabulaire est bien développé et se présente sous la forme d'un important épaissement visible en vue ventrale (c.sacetab, Fig. 47), comme chez tous les autres pareiasaures et les tortues. L'acétabulum est très profond, de forme ovale, allongée presque horizontalement (acetab, Fig. 47). L'ilion, l'ischion et le pubis sont complètement fusionnés et rien ne peut être dit quant à la contribution de chacun à la fosse acétabulaire. Sur le *Pareiasauria* gen. et sp. indet. 1 (Fig. 41B), l'ilion participe largement à la fosse acétabulaire. La partie conservée de l'ilion est ici fortement inclinée vers l'avant. Cette inclinaison de l'ilion distingue le *Pareiasauria* gen. et

sp. indet. 2 du Pareiasauria gen. et sp. indet. 1. Chez ce dernier, le corps de l'ilion surmontant le contrefort supra-acétabulaire est presque vertical (Figs 41 ; 42). Une forte inclinaison du corps de l'ilion est un caractère dérivé de certains des pareiasaures évolués (*Shihtienfenia*, *Pareiasaurus*, *Scutosaurus*, *Elginia* et *Pareiasuchus*) (Lee 1997c). La partie conservée de la plaque pubo-ischiatique montre que l'ischion et le pubis sont intimement liés sans aucune trace de séparation entre eux (Fig. 47). Comme chez le Pareiasauria gen. et sp. indet. 1, il existe une profonde dépression longitudinale pour l'insertion du muscle *puboischiofemoralis externus*. Également comme chez le Pareiasauria gen. et sp. indet. 1 (Figs 41 ; 42), le pubis est épais dorsalement, puis s'amincit légèrement ventralement avant de s'épaissir de nouveau. Ventralement au bord antérieur de l'acétabulum s'ouvre un grand foramen obturateur, en avant duquel se trouve un petit tubercule osseux, probablement pour l'insertion du muscle *pubischiofemoralis internus*.

En vue postérieure, le bord postérieur de l'ischion est épais et présente une surface rectangulaire longitudinale et légèrement déprimée, probablement pour l'insertion pour la musculature *ischiocaudalis* (m.iscaud, Fig. 47). Comme celui du pubis, le bord dorsal de l'ischion, en liaison avec l'ilion, est épais et devait contribuer au moins au bord ventral de la cavité acétabulaire.

**Fémur.** Seule l'extrémité proximale d'un fémur gauche est conservée (ARG 505, Jalil & Dutuit 1996 : fig. 5E ; 48). Elle est identique à la partie correspondante du fémur des autres pareiasaures. La lame post-axiale est, de la même façon, développée et s'étend jusqu'à la limite proximale du fémur (l.postax, Fig. 48). Le matériel dont nous disposons ne nous permet pas de connaître l'étendue de cette lame le long du fémur étudié. Le trochanter interne, bien qu'incomplètement conservé (tr.int, Fig. 48), paraît bien développé et délimite postérieurement une dépression large et peu profonde pour l'insertion du muscle *puboischiofemoralis externus* (m.pubfem.ext, Fig. 48). En vue ventrale, il montre une courbure avec un bord convexe vers l'avant et un bord convexe vers

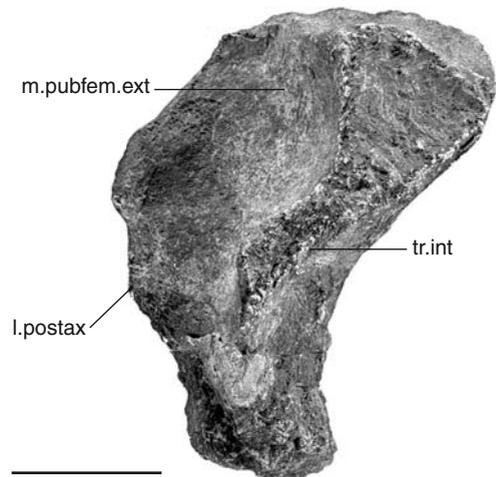


FIG. 48. — Pareiasauria gen. et sp. indet. 2, sommet du Membre Tourbihine de la Formation d'Ikakern, Permien supérieur (Tatarien), région de Tikida et Ierhi, Maroc (MNHN ARG 505), extrémité proximale d'un fémur gauche en vue ventrale. Echelle : 3 cm.

l'arrière (tr.int, Fig. 48). La courbure distale qui donne au fémur de Pareiasauria gen. et sp. indet. 1 (Fig. 43) l'aspect d'un S semble absente sur ARG 505 (Fig. 48). En outre, ce dernier se distingue du fémur de Pareiasauria gen. et sp. indet. 1 par la forte courbure vers l'avant de sa tête proximale. Sur la surface dorsale, se trouve une bosse longitudinale qui devait délimiter l'aire d'insertion du muscle *puboischiofemoralis internus*. Chez le captorhinidé *Labidosaurus*, ce muscle s'insère distalement, sur la face dorsale de la tête du fémur et proximale, à l'intérieur du pelvis en avant du foramen obturateur (Sumida 1989).

## ÉTUDE PHYLOGÉNÉTIQUE ET DISCUSSION

Le consensus actuel sur la phylogénie des amniotes est d'inclure les pareiasaures dans les parareptiles (Gauthier *et al.* 1988a, b ; Rieppel 1994 ; Rieppel & Reisz 1999 ; Laurin & Reisz 1995 ; Lee 1993, 1995, 1996b, 1997a-c ; De Braga & Reisz 1996 ; De Braga & Rieppel 1997 ; Modesto 1999, 2000 ; Reisz & Laurin 2001 ; Reisz & Scott 2002). Néanmoins, les relations

phylogénétiques des pareiasaures au sein des parareptiles restent débattues. Pour Laurin & Reisz (1995), Reisz & Laurin (2001) et Modesto (1999, 2000) les pareiasaures constituent le groupe-frère du clade tortues (chelonina) + procolophonidés. En revanche, pour Ivachnenko (1987), Lee (1993, 1995, 1996b, 1997a-c, 2000) et Spencer (1994 *in* Lee 1997c), ce sont les tortues qui sont les plus proches parentes des pareiasaures et que, ensemble, ils forment le groupe-frère des procolophonidés. Enfin pour Rieppel (1994), De Braga & Rieppel (1997) et Rieppel & Reisz (1999), les pareiasaures constituent le groupe-frère des procolophonidés, alors que les tortues seraient des diapsides lépidosauro-morphes proches des sauroptérygiens.

La révision des relations phylogénétiques des pareiasaures au sein des parareptiles n'est pas le but de notre étude qui est de déterminer la position phylogénétique des taxons du Permien d'Argana au sein du groupe des Pareiasauria. Nous nous sommes fondés pour cela sur les travaux de Lee (1997b, c, 2000). Ces études constituent, pour le moment, l'approche des relations phylogénétiques des pareiasaures la plus détaillée et la mieux argumentée. Cet auteur a intégré dans son analyse les pareiasaures, les tortues, les procolophonidés, les procolophonoïdes généralisés (*Owenetta* et *Barasaurus*), *Sclerosaurus*, les lanthanosuchidés et les nyctephruretia (nyctiphuretidés et nycteroleteridés). Il a revu une grande partie du matériel disponible en collection pour ces taxons et c'est la première fois qu'un tel travail est réalisé. Une telle étude était difficile car les fossiles très nombreux de ces groupes sont conservés dans les collections russes et sud-africaines qui furent pendant longtemps inaccessibles aux scientifiques occidentaux. D'autre part, l'éloignement géographique entre les collections abritant des restes des pareiasaures (Afrique du Sud, Brésil, Amérique du Nord, Angleterre, Allemagne, Russie et Chine) rendait cette étude encore plus difficile. Dans la liste des caractères en Annexe 1, chaque caractère est mentionné avec les références des travaux récents dans lesquels il est cité (Laurin & Reisz 1995 ; Lee 1993, 1995, 1997c ; De Braga & Rieppel 1997) ainsi que le numéro sous lequel

il a été cité dans ces travaux. Ces caractères ne sont discutés que s'ils sont redéfinis ou si nous avons de nouvelles propositions de distribution à suggérer.

#### ANALYSE PHYLOGÉNÉTIQUE

Alors que ce travail était déjà soumis pour publication, Sidor *et al.* (2003) ont publié la description d'un nouveau pareiasaure, *Bunostegos akokanensis* Sidor, Blackburn & Gado, 2003, du Permien supérieur du Niger. *B. akokanensis* est donc inclus ici dans notre analyse, car il présente un assortiment de caractères primitifs et de caractères évolués qui influent de façon significative sur les relations phylogénétiques des pareiasaures. Néanmoins, ces résultats doivent être considérés avec prudence puisque *B. akokanensis* n'a été décrit que de façon sommaire et sur la base d'un crâne mal conservé : toute sa partie ventrale manque et une partie du toit crânien, ainsi que presque tout le palais, sont érodés. Notre analyse des relations phylogénétiques des pareiasaures a été effectuée en deux étapes. Dans un premier temps sans *Bunostegos* et dans un deuxième temps avec ce taxon. Les résultats obtenus dans chacun des deux cas sont discutés. Un matériel nouveau et plus complet de ce taxon est actuellement en cours d'étude (Sidor comm. pers. 2004) et celle-ci permettra probablement une meilleure compréhension des relations phylogénétiques des pareiasaures.

Les Pareiasauria gen. et sp. indet. 1 et 2, connus uniquement par des restes post-crâniens, représentent deux formes distinctes et aucune d'elles ne peut être directement rapportée au crâne désigné comme holotype d'*Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp. Par conséquent, dans l'analyse phylogénétique, *Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp. et les Pareiasauria gen. et sp. indet. 1 et 2 ont été considérés indépendamment. Nous nous sommes fondés, pour notre analyse, sur la matrice de caractères publiée par Lee (1997c), avec néanmoins quelques modifications. Les caractères suivants de Lee (1997c) ont été écartés de notre analyse car redondants ou ambigus : 1 (taille du corps), 44 (dimensions du quadratojugal), 56 (nombre de dents sur la mâchoire inférieure),

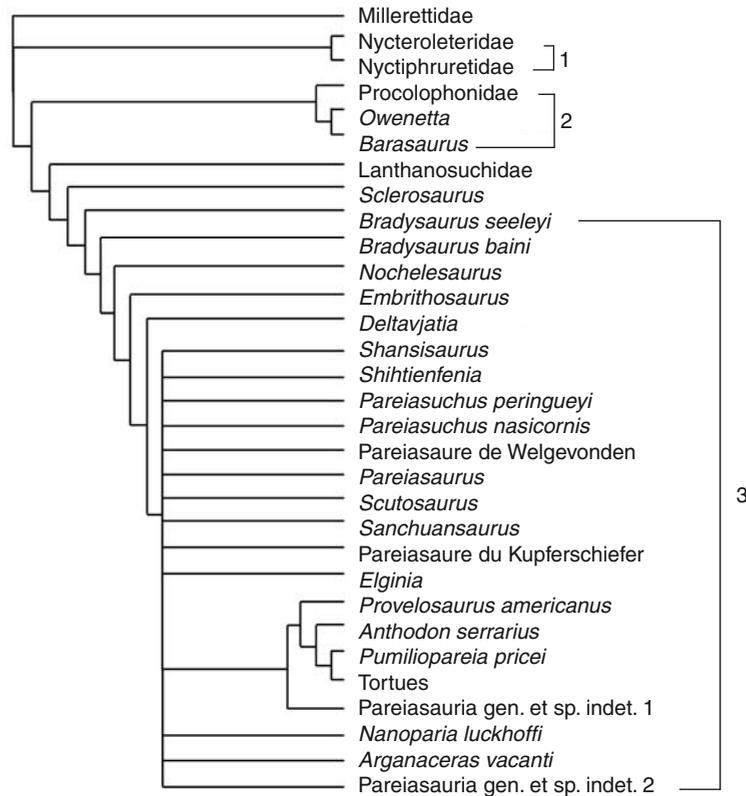


FIG. 49. — Arbre de consensus des arbres les plus parcimonieux (longueur : 235, ci : 0,68, ri : 0,86) des Procolophonomorpha, obtenus lorsque tous les pareiasaures (sauf *Bunostegos*) sont inclus dans l'analyse des caractères. 1, Nyctiphruetia ; 2, Procolophonoidea ; 3, Pareiasauria.

62 (hétérodontie), 78 (bord ventral de la plaque coracoïde concave) et 106 (courbure dorsale de la tête fémorale proximale). En revanche, de nouveaux caractères sont ajoutés à cette matrice : caractères 13 (bosse centrale sur le basioccipital), 17 (expansion latérale du vomer), 19 (présence d'un foramen prépalatin), 56 (expansion latérale de l'articulaire), 69 (pleurocentre atlasique séparé de l'intercentre axial) et enfin le caractère 51 de Lee (1997c) (= caractère 52 de notre analyse : participation des spléniaux à la symphyse mandibulaire) a été codé différemment. Les distributions de caractères qui diffèrent de celles proposées par Lee (1997c) sont discutées dans la liste de caractères en Annexe 1.

La matrice complète comprend 128 caractères pour 32 taxons (voir Annexe 2). Tous les taxons

de pareiasaures les mieux documentés ont été considérés (Lee 1997b ; Sidor *et al.* 2003). Aucune pondération des caractères ou orientation des états multiples n'a été effectuée. L'extragroupe est représenté par les Millerettidae (Watson 1914b, 1957 ; Gow 1972 ; Thommasen & Carroll 1981 ; Lee 1995, 1997c). Quand l'état d'un caractère est incertain ou variable chez les Millerettidae, l'état général est discuté par référence aux amniotes basaux non-parareptiles, synapsides et eureptiles, les plus généralisés (notamment pour les caractères 18, 29, 52, 58, 75, 117). Nous sommes conscients du caractère approximatif, voire subjectif, de cette pratique, mais elle représente un pis-aller, compte-tenu du peu de données analytiques récentes disponibles sur les Millerettidae et de leur variabilité pour

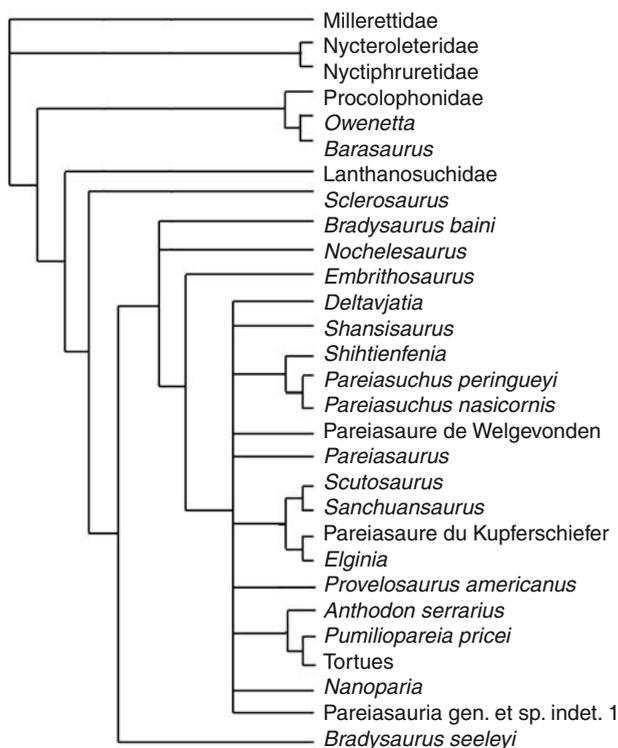


FIG. 50. — Arbre de consensus des 234 arbres les plus parcimonieux (longueur : 230, ci : 0,7, ri : 0,87) des Procolophonomorpha, obtenus lorsque *Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp. (caractères crâniens) et le Pareiasauria gen. et sp. indet. 2 (caractères post-crâniens) sont exclus de l'analyse.

certain caractères. L'analyse des caractères a été réalisée sur MacIntosh à l'aide du logiciel PAUP 3.1.1 (Swofford 1993). La recherche a été effectuée par la méthode « branch and bound » qui garantit de trouver tous les arbres les plus parcimonieux. Les caractères sont optimisés avec l'option de transformation retardée (« delayed transformation » ou DELTRAN).

Quand tous les pareiasaures (sauf *Bunostegos*) sont considérés dans l'analyse, un grand nombre d'arbres (plus de 2 000 arbres) également parcimonieux est obtenu (L : 205 pas, ci : 0,78, ri : 0,92). Le consensus strict (Fig. 49) est long de 235 pas avec un ci de 0,68 et un ri : 0,86).

Les Nyctiphruetia (Nycteroleteridae + Nyctiphruetidae ; 1, Fig. 49) et les Procolophonoidea (*Owenetta*, *Barasaurus* et les Procolophonidae ; 2, Fig. 49) forment chacun un clade. Les Nyctiphruetia, les Procolophonoidea, les

Lanthanosuchidae et *Sclerosaurus*, sont successivement les groupes-frères, du plus au moins inclusif, des Pareiasauria (3, Fig. 49). Contrairement à l'analyse de Lee (1997c), la position phylogénétique de *Bradysaurus baini* est ici résolue. *Bradysaurus seeleyi* Haughton & Boonstra, 1929, *Bradysaurus baini* Seeley, 1892, *Nochelesaurus alexandri* Haughton & Boonstra, 1929 et *Embrithosaurus schwarzi* Watson, 1914, de la base du Permien supérieur (Zone à Assemblage faunique à *Tapinocephalus*) d'Afrique du Sud ainsi que *Deltavjatia vjatkensis* Hartmann-Weinberg, 1937 du Permien supérieur (Tatarien inférieur, Zone IV) de Russie apparaissent comme des pareiasaures plésiomorphes. Ils sont successivement les groupes-frères, du plus au moins inclusif, des autres pareiasaures (Fig. 49). Au sein des Pareiasauria, les tortues forment le groupe-frère de *Pumiliopareia pricei* Broom &

Robinson, 1948 du Permien supérieur (Zone à *Cistecephalus*) d'Afrique du Sud. Les groupes-frères de ce clade sont successivement *Anthodon serrarius* Owen, 1876, *Provelosaurus americanus* Araújo, 1985 et le pareiasaure d'Argana, Pareiasauria gen. et sp. indet. 1. Les relations phylogénétiques des autres pareiasaures demeurent non résolues.

L'analyse phylogénétique sans *Arganaceras* n. gen. et le Pareiasauria gen. et sp. indet. 2 aboutit à 234 arbres également parcimonieux (L : 204, ci : 0,78, ri : 0,92). L'arbre du consensus strict est long de 230 pas avec un ci de 0,7 et ri de 0,87 (Fig. 50). *Bradysaurus seeleyi* apparaît comme le plus inclusif des pareiasaures. *Bradysaurus baini* forme une trichotomie avec *Nochelesaurus* et l'ensemble des autres pareiasaures dérivés. *Provelosaurus* et le Pareiasauria gen. et sp. indet. 1 ne sont plus les groupes-frères du clade ((*Pumiliopareia*-tortues) *Anthodon*). Comme dans l'analyse de Lee (1997c), *Elginia* et étroitement apparenté au pareiasaure du Kupferschiefer et ensemble, ils forment le groupe-frère du clade *Sanchuansaurus*-*Scutosaurus*. Le clade *Pareiasuchus nasicornis*-*Pareiasuchus peringueyi* est étroitement apparenté à *Shihtienfenia* (Fig. 50). Les relations phylogénétiques des autres pareiasaures restent non résolues.

Ce manque de résolution était prévisible pour plusieurs raisons : 1) le grand nombre des données manquantes pour certains taxa (voir matrice de données, par exemple *Sanchuansaurus* n'est connu que par un fragment de mâchoire supérieure et quelques dents isolées et le pareiasaure du Kupferschiefer n'est connu que par le moulage naturel d'un crâne mal conservé) ; 2) du fait qu'aucune comparaison n'est pas possible entre d'une part, les pareiasaures connus uniquement par des restes post-crâniens (*Shihtienfenia* et le Pareiasauria gen. et sp. indet. 1 et 2) et d'autre part, ceux qui ne sont connus que par des restes du crâne (*Arganaceras* n. gen., *Sanchuansaurus*, le pareiasaure du Kupferschiefer et *Nanoparia*) ; et 3) *Nanoparia* et le pareiasaure de Welgevonden présentent beaucoup de données manquantes et tous les caractères pour lesquels ils peuvent être codés présentent les mêmes états que ceux de

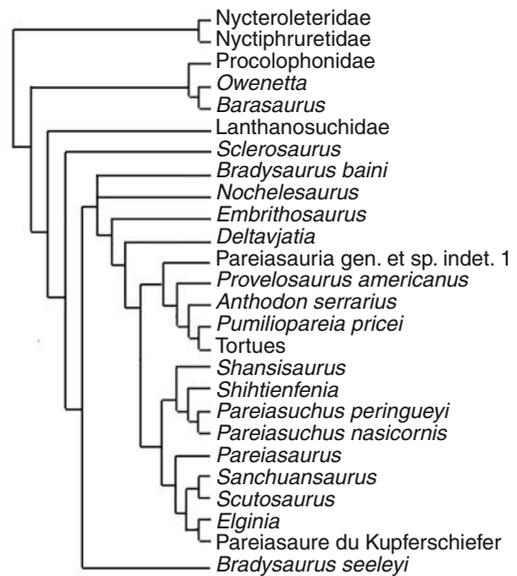


FIG. 51. — Arbre de consensus des trois arbres les plus parcimonieux (longueur : 204, ci : 0,78, ri : 0,9) des Procolophonomorpha, obtenus lorsque *Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp., le Pareiasauria gen. et sp. indet. 2, *Nanoparia* et le pareiasaure de Welgevonden sont exclus de l'analyse.

*Pareiasaurus* (pour le pareiasaure de Welgevonden) et *Provelosaurus americanus* (pour *Nanoparia*).

L'exclusion de *Nanoparia* et du pareiasaure de Welgevonden de l'analyse aboutit à trois arbres également parcimonieux (L : 204, ci : 0,789, ri : 0,91) où seule la position de *Bradysaurus* change (voir l'arbre du consensus strict Fig. 51).

Comme dans l'analyse de Lee (1997c), l'exclusion de *Bradysaurus baini*, du pareiasaure de Welgevonden, et de *Nanoparia* conduit à un seul arbre le plus parcimonieux (Fig. 52) qui est d'un pas plus court (L : 203, ci : 0,78, ri : 0,91). La topologie du cladogramme obtenu est identique à celle de l'arbre de Lee (1997c : fig. 22) à la seule différence de la position phylogénétique du Pareiasauria gen. et sp. indet. 1, qui apparaît dans notre analyse comme le groupe-frère des Pumiliopareiasauria. (3, Fig. 52). Les caractères à chaque nœud sont donnés ci-dessous.

**Les Nyctiphuretia** (Nycteroleteridae + Nyctiphuretidae ; 1, Fig. 52) ont été défini par Lee (1997c) sur la base de sept synapomorphies [25 (narrines externes très allongées antéropostérieurement,

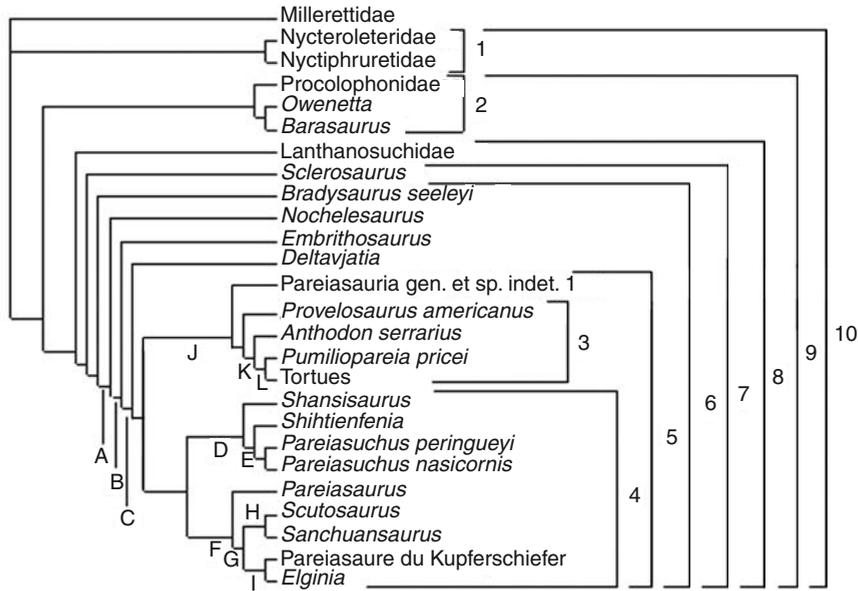


FIG. 52. — Arbre le plus parcimonieux (longueur : 203, ci : 0,79, ri : 0,9) des Procolophonomorpha obtenu lorsque *Bradysaurus baini*, *Nanoparia*, le pareiasaure de Welgevonden, *Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp. et le Pareiasauria gen. et sp. indet. 2 sont exclus de l'analyse (voir le texte pour les caractères définissant les nœuds A-L et les taxons non-terminaux 1-10). 1, Nyctiphruetia ; 2, Procolophonoidea ; 3, Pumulopareiasauria ; 4, Therischia ; 5, Velosauria ; 6, Pareiasauria ; 7, Pareiasauroidea ; 8, Hallucicrania ; 9, Procolophononia ; 10, Procolophonomorpha.

0 → 1, ci : 1), 26 (processus dorsal du prémaxillaire séparant les deux narines orienté postérodorsalement, 0 → 1, ci : 0,5), 29 (maxillaire contribuant largement au contour de l'orbite, 0 → 1, ci : 1), 33 (émargination postérieure des orbites, 0 → 1, ci : 0,5), 34 (foramen pinéal situé postérieurement, 0 → 1, ci : 1), 70 (présence de vertèbres lombaires, 0 → 1, ci : 1) et 85 (foramen ectépicondylien présent, 0 → 1, ci : 0,5) ], auxquelles on pourrait ajouter l'état dérivé du caractère 54 (processus rétroarticulaire développé, 0 → 1, ci : 0,5). Cependant, ce dernier caractère existe également chez les Procolophonoidea (dans notre matrice : *Owenetta*, *Barasaurus* et les Procolophonidae) et pourrait également être une synapomorphie des Procolophonomorpha (Nyctiphruetia + Procolophononia) qui aurait disparu chez les Hallucicrania (8, Fig. 52).

**Les Procolophonoidea** (*Owenetta*, *Barasaurus* et les Procolophonidae ; 2, Fig. 52) peuvent être caractérisés par les huit synapomorphies sui-

vantes : 30 (contrefort pré-orbitaire du préfrontal avec une saillie proéminente postérieure, 0 → 1, ci : 1) ; 33 (élargissement postérieur des orbites, 0 → 1, ci : 0,5, homoplasie avec les Nyctiphruetia) ; 35 (foramen pinéal situé antérieurement, 0 → 1, ci : 0,5, homoplasie avec les pareiasaures) ; 42 (lame occipitale formée par les pariétaux, 0 → 1, ci : 0,1) ; 44 (émargination ventrale au niveau de la joue, 0 → 1, ci : 1) ; 54 (processus rétroarticulaire long et pointu, 0 → 1, ci : 0,5, homoplasie avec les Nyctiphruetia) ; 66 (lame transverse du ptérygoïde édentée, 0 → 1, ci : 0,5, homoplasie avec les tortues) ; et 69 (pleurocentre atlasique séparé de l'intercentre axial, 0 → 1, ci : 0,5, homoplasie avec les tortues).

**Les Procolophononia** (Procolophonoidea + Hallucicrania ; 9, Fig. 52) ont été définis par Lee (1997c) sur la base de cinq synapomorphies (9, processus cultriforme court, 0 → 1, ci : 1 ; 14, tubercules basaux hémisphériques présents, 0 → 1, ci : 1 ; 100, processus postérieur de l'ilion fortement réduit, 0 → 1, ci : 1 ; 103, expansion antérieure

du pubis réduite, 0 → 1, ci : 0,5 ; et 117, tarses distaux au nombre de 4, 0 → 1, ci : 1), auxquelles nous ajoutons ici l'état dérivé du caractère 24 (stapes fin, 0 → 1, ci : 1).

**Les Hallucicrania** (Lanthanosuchidae + Pareiasauroidea ; 8, Fig. 52) partagent quatre synapomorphies : 32 (post-frontal élargi médiolateralement, 0 → 1, ci : 1) ; 45 (faible émargination temporale, 0 → 1, ci : 0,5, réversion chez les tortues) ; 50 (frontaux courts, 0 → 1, ci : 1) ; et 82 (grande extension des branches latérales de l'interclavicule, 0 → 1, ci : 1).

La présence d'une petite lame latérale sur l'exoccipital des Lanthanosuchidae (caractère 4) et leurs choanes en position légèrement médiale, délimitées postérolatéralement par les palatins (caractère 16) peuvent être considérés comme des états intermédiaires entre, d'une part, l'état général des eureptiles et parareptiles plésiomorphes et, d'autre part, l'état dérivé observé chez les pareiasaures (importante lame latérale des exoccipitaux et choanes très médiales), et peuvent de ce fait, être considérés comme des synapomorphies supplémentaires pour le clade des Hallucicrania. Ils sont néanmoins considérés dans notre analyse comme des autapomorphies des Lanthanosuchidae.

**Les Pareiasauroidea** (*Sclerosaurus* + Pareiasauria ; 7, Fig. 52) sont définis par 11 synapomorphies : 2 (présence d'une ossification « pleurosphénoïdienne », 0 → 1, ci : 1) ; 46 (présence d'une collerette jugale, 0 → 1, ci : 0,6, cette collerette est encore plus développée chez les pareiasaures et elle disparaît chez les tortues), 52 (spléniaux exclus de la symphyse mandibulaire, 0 → 1, ci : 0,5, réversion chez les tortues), 68 (20 vertèbres présacrées, 0 → 1, ci : 1) ; 78 (plaque scapulaire haute mesurant deux fois la longueur maximale du diamètre de la cavité glénoïde, 0 → 1, ci : 1) ; 94 (formule phalangienne de la main réduite, 0 → 1, ci : 1) ; 109 (trochanter major ayant la forme d'un petit renflement sur le bord postérieur du fémur, 0 → 1, ci : 1), 116 (fusion de l'astragale et du calcaneum avec présence d'un foramen obturateur 0 → 1, ci : 1) ; 118 (formule phalangienne du pied réduite, 0 → 1, ci : 1) ; 122 (ostéodermes présents et formant une bande lon-

gitudinale juste au-dessus des vertèbres dorsales, 0 → 1, ci : 1) ; 128 (gastralia absentes, 0 → 1, ci : 1).

**Les Pareiasauria** (6, Fig. 52) sont définis par 35 synapomorphies : 1 (articulation palatobasale fixe, 0 → 1, ci : 1) ; 4 (lame latérale de l'exoccipital bien développée et s'étendant le long du processus paroccipital de l'opisthotique, 0 → 2, ci : 2) ; 5 (processus paroccipital de l'opisthotique élargi antéropostérieurement et suturé aux lames ventrales des squamosal et supratemporal, 0 → 1, ci : 1) ; 6 (processus paroccipital de l'opisthotique se présentant sous la forme d'un U en vue occipitale, 0 → 1, ci : 0,5, réversion au sein des Pareiasauria) ; 7 (perte de la fissure otique ventrale, 0 → 1, ci : 1) ; 8 (plancher de la boîte crânienne très épais, 0 → 1, ci : 1) ; 10 (extrémité antérieure du processus cultriforme obtuse, 0 → 1, ci : 1) ; 16 (choanes en position médiale 0 → 2, ci : 1) ; 18 (*foramen palatinum posterius* de grande taille, 0 → 1, ci : 1) ; 19 (présence d'un foramen prépalatin, 0 → 1, ci : 1) ; 20 (ptérygoïdes suturés sur toute leur longueur fermant la fenêtre interptérygoïdienne, 0 → 2, ci : 0,6) ; 21 (lame transverse du ptérygoïde réduite, dirigée vers l'avant et sans contact avec la joue, 0 → 1, ci : 1) ; 22 (lame transverse du ptérygoïde orientée plutôt horizontalement que ventralement, 0 → 1, ci : 1) ; 23 (supraoccipital haut et étroit, formant sur toute sa longueur, un solide pilier suturé au post-pariétal, 0 → 1, ci : 1) ; 28 (contribution du lacrymal au contour de l'orbite, 1 → 0, ci : 0,3, réversion au sein des parareptiles) ; 35 (foramen pinéal situé antérieurement, 0 → 1, ci : 0,5, homoplasie avec les Procolophonoidea) ; 40 (postpariétaux impairs et bien exposés dorsalement, 0 → 1, ci : 1) ; 49 (frontaux exclus du contour orbitaire par un contact préfrontal-post-frontal, 0 → 1, ci : 1) ; 53 (bosse ventrale de l'angulaire bien développée, 0 → 2, ci : 0,5, cette bosse s'atténue chez les pareiasaures *Pumiliopareiasauria* et est absente chez les tortues) ; 55 (projection dorsale sur l'extrémité du processus rétroarticulaire, 0 → 1, ci : 1) ; 60 (dents en forme de feuille allongée antéropostérieurement et pourvues de petites denticules sur leur bord externe 0 → 1, ci : 1) ; 62 (présence de 7 cuspides

sur chaque dent maxillaire, 0 → 1, ci : 1) ; 63 (présence de 7 cuspidés sur chaque dent mandibulaire, 0 → 1, ci : 1) ; 71 (vertèbres sacrées au nombre de 4, 1 → 2, ci : 0,7) ; 74 (projections latérales proéminentes sur au moins les 14 premières vertèbres caudales 0 → 1, ci : 1) ; 76 (arcs hémaux s'articulant chacun à une vertèbre caudale par l'intermédiaire de facettes articulaires situées sur des projections postéroventrales centra, 0 → 1, ci : 1) ; 77 (présence d'un acromion sur le bord antérieur de la scapula, 0 → 1, ci : 1) ; 85 (présence du foramen ectépicondylien, 0 → 1, ci : 0,5 ; homoplasie avec les Nyctiphruretia) ; 96 (*crista sacralis* de l'ilion bien développé, 0 → 1, ci : 1) ; 98 (plaque iliaque étendue antérieurement, 0 → 1, ci : 0,5 ; réversion chez les pareiasaures *Pumiliopareiasauria*) ; 101 (important contrefort supra-acétabulaire, 0 → 1, ci : 1) ; 112 (lame postaxiale du fémur bien développée gardant la même largeur sur toute sa longueur, 0 → 2, ci : 0,6 ; la lame postaxiale du fémur se rétrécit en son milieu et disparaît au sein des pareiasaures *Pumiliopareiasauria*) ; 119 (5<sup>e</sup> doigt du pied réduit, 0 → 1, ci : 1) ; 120 (métapodes très robustes, au moins aussi larges que longs, 0 → 1, ci : 1) ; 121 (phalanges non terminales très courtes et massives, deux fois plus larges que longues, 0 → 2, ci : 1).

**Le clade A** (A, Fig. 52) est supporté par trois synapomorphies : 46 (collerette jugale très développée formant avec le bord ventral du maxillaire un angle inférieur ou égal à 140°, 1 → 2, ci : 0,6, réversion chez les tortues) ; 47 (bosses d'ornementation des joues faites de tubercules bien individualisés et bien développés, 0 → 2, ci : 0,5, réversion chez les tortues, ces bosses sont encore plus proéminentes, en forme de cornes, chez *Elginia* et *Arganaceras* n. gen.) et 83 (extrémités distale et proximale de l'humérus faisant entre elle un angle inférieur ou égal à 45°, 0 → 1, ci : 1).

**Le clade B** (B, Fig. 52) est supporté par 10 synapomorphies : 3 (paroi médiale du prootique ossifiée, 0 → 1, ci : 1) ; 56 (extension latérale de l'articulaire, 0 → 1, ci : 1) ; 75 (projections latérales des vertèbres caudales droites, 0 → 1, ci : 1) ; 104 (symphyse pelvienne courte et épaisse, 0 → 1, ci : 1) ; 105 (processus orienté ventrale-

ment sur le bord antérieur du pubis, 0 → 1, ci : 1) ; 106 (protubérance médiale sur le bord antérieur du pubis, 0 → 1, ci : 1) ; 109 (trochanter major proéminent, 1 → 2, ci : 1) ; 112 (lame postaxiale du fémur rétrécie en son milieu 2 → 1, ci : 0,6) ; 114 (trochanter interne long et courbe sur sa partie proximale, 0 → 1, ci : 1) ; et 123 (présence d'une bosse centrale arrondie et bien individualisée sur chaque ostéoderme, 0 → 1, ci : 1).

**Le clade C** (C, Fig. 52) est supporté par 12 synapomorphies : 6 (processus paroccipital ne présentant pas la forme d'un U en vue occipitale, 1 → 0, ci : 0,5, réversion) ; 11 (corps du basisphénoïde robuste et non comprimé latéralement, 0 → 1, ci : 1) ; 15 (tubercules basaux en position antérieure ou à mi-distance entre les processus basiptérygoïdiens et le condyle occipital 0 → 1, ci : 1) ; 17 (expansion latérale du vomer, 0 → 1, ci : 1) ; 43 (partie postorbitaire du crâne arrondie, sans nette séparation entre le toit du crâne et la joue, 0 → 1, ci : 1) ; 48 (bosses de l'ornementation présentes sur le bord ventral et postérieur du quadratojugal, 0 → 1, ci : 1) ; 58 (nombre de dents maxillaires inférieur ou égal à 18, 0 → 1, ci : 0,3 ; homoplasie avec *Sclerosaurus* et les *Procolophonidae*) ; 61 (cuspidés réparties de façon régulière le long du bord externe des dents, 0 → 1, ci : 1) ; 62 (9 à 11 cuspidés sur les dents mandibulaires, 1 → 3, ci : 1) ; 68 (au plus 19 vertèbres présacrées, 1 → 2, ci : 1) ; 80 (bord dorsal du post-coracoïde orienté postéro-ventralement, 0 → 1, ci : 1) ; 81 (cleithrum absent 0 → 1, ci : 1).

La présence d'os surnuméraires pourrait caractériser le clade C (*Deltavjatia* + *Velosauria*), puisque ces ossifications existent chez *Deltavjatia* et *Nanoparia*, mais leur présence ne peut être vérifiée sur les *Pumiliopareiasauria* (Fig. 52).

**Les Velosauria** (*Therischia* + *Pumiliopareiasauria* ; 5, Fig. 52) comprennent le plus récent ancêtre commun de *Pumiliopareia*, *Elginia* et *Pareiasuchus* et tous ses descendants. Ils sont définis par les neuf synapomorphies suivantes : 63 (plus de 12 cuspidés sur chaque dent mandibulaire, 1 → 4, ci : 1) ; 67 (rangées dentaires médiales du palais parallèles et rapprochées,

0 → 2, ci : 1) ; 73 (moins de 20 vertèbres caudales, 0 → 1, ci : 1) ; 90 (présence d'une crête transversale sur la dépression intercondyloïde de l'humérus, 0 → 1, ci : 1) ; 122 (ostéodermes recouvrant toute la surface du corps, 1 → 2, ci : 1) ; 124 (crêtes d'ornementation des ostéodermes relativement peu nombreuses et plus larges, 0 → 2, ci : 1) ; 125 (ostéodermes de grande taille, 0 → 1, ci : 1) ; 126 (ostéodermes densément répartis, pouvant se toucher mais sans contact articulaire ou sutural, sauf au niveau de la région des ceintures, 0 → 1, ci : 1) ; et 127 (membres recouverts par des ostéodermes coniques, 0 → 1, ci : 1).

Les *Therischia* (4, Fig. 52) comprennent le plus récent ancêtre commun de *Pareiasuchus* et *Elginia* et tous ses descendants. Ils sont définis par les synapomorphies suivantes : 20 (fenêtre interptérygoïdienne avec un bord antérieur en forme de U, 2 → 1, ci : 6) ; 37 (os surnuméraires sous forme de petites ossifications entre le postpariétal et le supratemporal, 0 → 1, ci : 0,6) ; 64 (surface linguale des dents mandibulaires avec une crête triangulaire large à sa base, 0 → 1, ci : 1) ; 97 (corps de l'ilion incliné vers l'avant et faisant avec la verticale un angle supérieur à 20°, 0 → 1, ci : 1) ; 99 (expansion antérieure de la plaque iliaque avec un bord antéroventral recourbé lui donnant un aspect pointu et une surface latérale étroite, 1 → 2, ci : 0,6).

Le clade D (D, Fig. 52) regroupe des formes chinoises (*Shansisaurus* et *Shihtienfenia*) et les deux espèces de *Pareiasuchus* (*P. nasicornis* et *P. peringueyi*). Il est supporté par l'état dérivé d'un seul caractère : 78 (plaque scapulaire très haute mesurant plus de trois fois la longueur maximale du diamètre de la fosse glénoïde, 1 → 2, ci : 1).

Le clade E (*Shihtienfenia* + *Pareiasuchus* ; E, Fig. 52) n'est supporté que par une seule synapomorphie : 87 (présence d'un sillon entépicondylien, 0 → 1, ci : 0,5). Sept caractères dérivés supportent le clade *Pareiasuchus* : 84 (ectépicondyloïde étroit et arrondi, 0 → 1, ci : 0,25 ; homoplasie avec Millerettidae, *Owenetta*, les pareiasaures *Pumiliopareiasauria* et le *Pareiasauria* gen. et sp. indet. 1) ; 86 (entépicondyloïde arrondi, 0 → 1, ci : 0,25 ; homoplasie avec *Owenetta*, les tortues et le

*Pareiasauria* gen. et sp. indet. 1) ; 89 (importante projection distale des enté- et ectépicondyloïdes donnant à l'extrémité distale de l'humérus un aspect fourchu, 0 → 1, ci : 1) ; 95 (importante compression dorsoventrale des deuxième et troisième côtes sacrées, 0 → 1, ci : 1) ; 97 (importante inclinaison du corps de l'ilion qui fait un angle supérieur à 45° avec la verticale, 1 → 2, ci : 1) ; 102 (présence d'une encoche bien individualisée sur le bord antérieur de l'acétabulum, 0 → 1, ci : 1) ; 107 (forte courbure préaxiale de la tête proximale du fémur lui donnant l'aspect d'un boomerang en vues dorsale ou ventrale, 1 → 2, ci : 0,6).

Le clade F (F, Fig. 52) est supporté par trois synapomorphies : 12 (présence de tubercules sur la surface ventrale du neurocrâne juste en arrière des processus basiptérygoïdiens, 0 → 1, ci : 1) ; 27 (présence d'une bosse proéminente et bien développée sur le maxillaire juste en arrière de la narine externe 0 → 1, ci : 0,5, homoplasie avec les *Lanthanosuchidae*) ; 31 (crâne avec un museau aussi haut que large, 0 → 1, ci : 1).

Le clade G (G, Fig. 52) n'est supporté que par une seule synapomorphie : 123 (bosses centrales des ostéodermes surmontées d'une épine conique, 1 → 2, ci : 1).

Le clade H (*Sanchuansaurus* + *Scutosaurus* ; H, Fig. 52) n'est supporté que par une seule synapomorphie : 65 (présence d'un cingulum sur la face linguale des dents marginales, 0 → 1, ci : 1).

Le clade I (*Elginia* et le pareiasaure du Kupferschiefer ; I, Fig. 52) n'est supporté que par une seule synapomorphie : 37 (os surnuméraires s'étendant postérieurement bien au-delà des postpariétaux, 1 → 2, ci : 0,6).

Le clade J (J, Fig. 52) est supporté par deux synapomorphies : 84 (ectépicondyloïde étroit et arrondi, 0 → 1, ci : 0,25, homoplasie avec les Millerettidae, *Owenetta* et *Pareiasuchus*) et 98 (plaque iliaque non étendue ou légèrement étendue antérieurement, 1 → 0, ci : 0,5 ; réversion).

Les *Pumiliopareiasauria* (3, Fig. 52) comprennent le plus récent ancêtre commun de *Provelosaurus* et *Pumiliopareia* et tous ses descendants. Ils partagent cinq synapomorphies : 83 (extrémités proximale et distale de l'humérus

presque dans le même plan, faisant entre elles un angle inférieur à 20°, 1 → 2, ci : 1) ; 88 (foramen entépicondylien situé sur le bord de l'entépicondyle et faiblement exposé en vue dorsale, 0 → 1, ci : 1) ; 91 (important tubercule portant la crête de l'articulation avec l'ulna, 0 → 1, ci : 1) ; 92 (surface articulaire avec le radius en position terminale sur l'extrémité distale de l'humérus, 0 → 1, ci : 1) ; et 124 (ostéodermes ornements de crêtes régulièrement réparties, fines, droites et rayonnantes à partir de la bosse centrale, 2 → 1, ci : 1).

**Le clade K** (*Anthodon*, *Pumiliopareia* et les tortues ; K, Fig. 52) est supporté par 14 synapomorphies : 20 (fenêtre interptérygoïdienne en forme d'un V allongé antérieurement, 2 → 0, ci : 0,6 ; réversion) ; 53 (présence d'une bosse basse et arrondie sur la surface ventrale de l'angulaire, 2 → 1, ci : 0,5, homoplasie avec *Sclerosaurus*) ; 60 (aplatissement labiolingual des dents très prononcé leur donnant la forme d'un éventail, 1 → 2, ci : 1) ; 62 (grand nombre de cuspides, dépassant 12 pour chaque dent maxillaire, 3 → 4, ci : 1) ; 79 (plaque scapulaire à section transversale cylindrique, 0 → 1, ci : 1) ; 93 (ulna avec un processus olécrane fortement réduit et une surface articulaire proximale en position terminale alors que la surface articulaire sur l'humérus est en position ventrale, 0 → 1, ci : 1) ; 107 (pas de courbure préaxiale de la tête du fémur, 1 → 0, ci : 0,6) ; 108 (capitellum ayant la forme d'une surface courbe et empiétant sur la surface dorsale de la tête fémorale, 0 → 1, ci : 1) ; 110 (*trochanter major* très proche de l'extrémité proximale de la tête fémorale et situé presque sous le capitellum, 0 → 1, ci : 1) ; 111 (lame postaxiale du fémur se projetant presque ventralement rendant profonde la fosse inter-trochantérique, 0 → 1, ci : 1) ; 112 (lame postaxiale du fémur réduite se limitant à la région proximale du fémur 1 → 0, ci : 0,6, réversion) ; 113 (trochanter interne se projetant antérieurement au-delà du bord antérieur du corps du fémur, 0 → 1, ci : 1) ; 115 (crête cnémiale du tibia très réduite et effacée, 0 → 1, ci : 1) ; et 126 (ostéodermes formant une armure dermique continue sur toute la surface dorsale du corps, 1 → 2, ci : 1).

**Le clade L** (*Pumiliopareia* et tortues ; L, Fig. 52) n'est supporté que par une seule synapomorphie : 72 (côtes de la région du tronc élargies antéro-postérieurement, 0 → 1, ci : 1).

#### POSITION PHYLOGÉNÉTIQUE D'*ARGANACERAS*

*VACANTI* N. GEN., N. SP.

Quand *Arganaceras* n. gen. est inclus dans l'analyse, 119 arbres également parcimonieux sont obtenus ; longueur : 204, ci : 0,7, ri : 0,91 ; voir consensus strict Fig. 53). *Bradysaurus seeleyi* Haughton & Boonstra, 1929, *Nochelesaurus alexandri* Haughton & Boonstra, 1929 et *Embrithosaurus schwarzi* Watson, 1914, de la base du Permien supérieur (Zone à Assemblage faunique à *Tapinocephalus*) d'Afrique du Sud apparaissent comme les pareiasaures les plus plésiomorphes. Ils sont successivement groupes-frères, de moins en moins inclusifs, du reste des pareiasaures. *Arganaceras* n. gen. est plus dérivé que ces pareiasaures et partage avec les taxons du clade C (C, Figs 52 ; 53) les états dérivés des caractères suivants : 15 (tubérosités basales situées antérieurement, à mi-chemin entre le condyle occipital et les processus basiptygoïdiens. Chez *Bradysaurus baini*, *B. seeleyi*, *Nochelesaurus* et *Embrithosaurus*, ces tubérosités sont situées postérieurement) ; 46 (colerette jugale bien développée ; l'état plésiomorphe, soit une colerette jugale faiblement développée et ne dépassant que légèrement le niveau des alvéoles dentaires, est présent chez *Bradysaurus seeleyi*) ; 47 (bosses proéminentes sur le quadratojugal ; ces bosses sont effacées chez *Bradysaurus seeleyi*, *B. baini* et *Embrithosaurus*. *Arganaceras* n. gen., *Nochelesaurus* et les autres pareiasaures ont des quadratojugaux avec des bosses proéminentes ; ces dernières sont nettement plus marquées chez *Scutosaurus*, *Elginia*, et *Arganaceras* n. gen., malgré l'immaturation du spécimen étudié) ; 61 (cuspides sur les dents marginales serrées et régulièrement réparties ; *Bradysaurus baini*, *B. seeleyi*, *Nochelesaurus* et *Embrithosaurus* ont des dents à trois cuspides centrales très proches les unes des autres et à cuspides latérales moins serrées et situées de part et d'autre des cuspides centrales) ; 62 (dents maxillaires présentant au moins

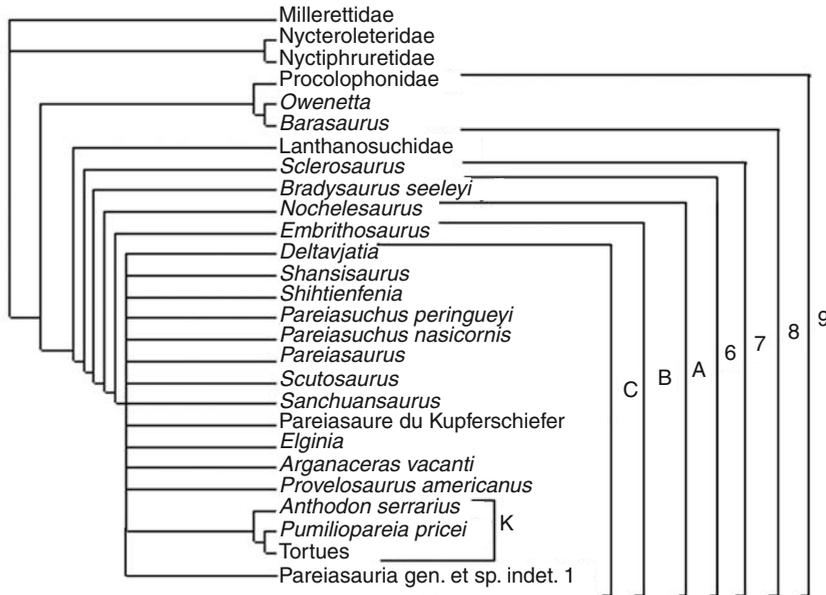


FIG. 53. — Arbre de consensus des 119 arbres les plus parcimonieux (longueur : 252, ci : 0,63, ri : 0,8) des Procolophonomorpha, obtenus lorsque *Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp. (caractères crâniens) est inclus dans l'analyse (*Bradysaurus baini*, *Nanoparia*, le pareiasaure de Welgevonden et le Pareiasauria gen. et sp. indet. 2 sont exclus de l'analyse) (voir le texte pour la distribution des caractères aux nœuds). **A**, **B**, **C**, **K**, clades A, B, C, K respectivement ; **6**, Pareiasauria ; **7**, Pareiasauroidea ; **8**, Hallucicrania ; **9**, Procolophononia.

neuf cuspidés ; *Bradysaurus baini*, *B. seeleyi*, *Nochelesaurus* et *Embrithosaurus* ont sept à huit cuspidés ; la seule dent marginale d'*Arganaceras* n. gen. conservée présente au moins 11 cuspidés) ; excepté le clade K (*Anthodon* (*Pumiliopareia*-tortues)) (K, Fig. 53), aucune résolution n'est obtenue au sein du clade C (C, Fig. 53). Ce résultat était prévisible en dépit du fait que beaucoup des caractères d'*Arganaceras* n. gen. laissaient supposer d'étroites relations phylogénétiques avec *Elginia*. D'une part, il est dû au grand nombre de données manquantes pour certains taxons (voir matrice des données). D'autre part, ce manque de résolution s'explique par le fait que la position phylogénétique d'*Arganaceras* n. gen., connu uniquement par son crâne, ne peut pas être évaluée directement par rapport aux clades définis uniquement sur des caractères post-crâniens, comme c'est le cas pour les Pumiliopareisauria, les clades D et E, et *Pareiasuchus* (3, D, E, Fig. 52). Par ailleurs, sur les neuf synapomorphies définissant les Velosauria (5, Fig. 52), deux seulement

sont crâniennes, mais ne peuvent être observées sur le matériel disponible d'*Arganaceras* n. gen.

L'exclusion du pareiasaure du Kupferschiefer de l'analyse phylogénétique conduit à six arbres également parcimonieux (longueur : 203, ci : 0,79, ri : 0,91 ; voir consensus strict Fig. 54A). L'examen des arbres montre que seule la position de *Sanchuansaurus* varie (S, Fig. 54B). Les relations des autres taxons les uns par rapports aux autres demeurent constantes. L'exclusion de *Sanchuansaurus* de l'analyse phylogénétique a conduit à un seul arbre le plus parcimonieux (longueur : 203, ci : 0,79, ri : 0,9 ; Fig. 55), où *Arganaceras* n. gen. apparaît comme le groupe-frère d'*Elginia* (Fig. 55).

Par sa possession des états dérivés des caractères 4, 7, 8, 16, 18, 23, 28, 37, 40, 49 et 60, *Arganaceras* n. gen. appartient au clade des Pareiasauria. Les états dérivés des caractères 6, 15, 43, 46, 48, 56, 58, 61 et 62 permettent de le placer parmi les Pareiasauria plus dérivés que *Bradysaurus*, *Nochelesaurus*, et *Embrithosaurus* (B,

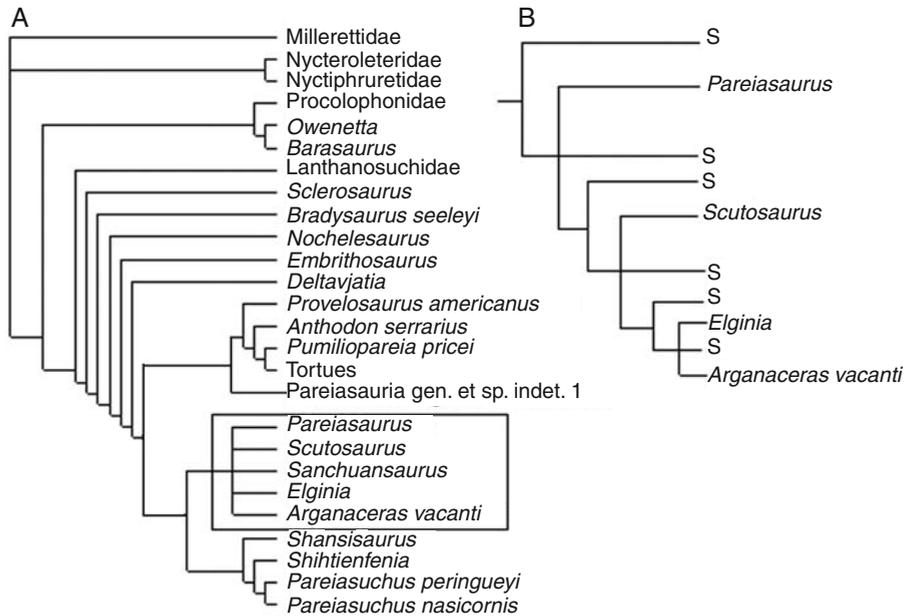


FIG. 54. — **A**, arbre de consensus des six arbres les plus parcimonieux (longueur : 208, ci : 0,77, ri : 0,9) incluant *Arganaceras* n. gen., obtenus après exclusion du pareiasaure du Kupferschiefer, de *Bradysaurus baini*, *Nanoparia*, du pareiasaure de Welgevonden et du *Pareiasauria* gen. et sp. indet. 2 ; **B**, positions respectives de *Sanchuansaurus* (S) dans les six arbres obtenus (clade encadré en A).

Fig. 52) et, enfin, la présence d'os surnuméraires permet de le placer parmi les Therischia (5, Fig. 52). Tous les caractères diagnostiques des clades D et E et de *Pareiasuchus* sont post-crâniens et ne peuvent être observés sur *Arganaceras* n. gen. En revanche, les états dérivés des caractères 12 et 31 permettent de placer *Arganaceras* n. gen. dans le clade F (F, Fig. 52), où il est étroitement apparenté à *Elginia*, avec lequel il partage trois synapomorphies liées au développement de l'os surnuméraire et à l'ornementation dermique. De tous les pareiasaures seuls *Arganaceras* n. gen., *Elginia* et le pareiasaure du Kupferschiefer (Permien terminal d'Allemagne ; Wild 1985 ; Lee 1997c) ont des os surnuméraires bien développés et s'étendant postérieurement au-delà des postpariétaux. *Arganaceras* n. gen. et *Elginia* se distinguent en outre par le contact postérieur entre les os surnuméraires excluant le postpariétal du contour du toit crânien (caractère 38). Les pareiasaures généralisés (*Bradysaurus seeleyi*, *B. baini* et *Embrithosaurus*) sont dépourvus d'os surnuméraires, alors que chez *Pareiasuchus nasi-*

*cornis*, *P. peringueyi*, *Nanoparia luckhoffi* et probablement aussi *Deltavjatia vjatkensis* et *Scutosaurus karpinskii*, les os surnuméraires sont petits et se trouvent entre le supratemporal et le postpariétal (Broom & Robinson 1948 ; Ivachenko 1987 ; Lee 1997b, c) (il est probable que *Bunostegos akokanensis*, par ailleurs plésiomorphe, possède aussi un os surnuméraire aussi bien développé que ceux d'*Elginia* et d'*Arganaceras* n. gen. ; voir plus bas). Les tubercules des quadratojugaux proéminents, en forme de cornes pointues (caractère 47), et l'ornementation dermique avec des bosses centrales proéminentes, également en forme de cornes pointues (caractère 51), supportent aussi l'étroite relation de parenté entre *Arganaceras* n. gen. et *Elginia*.

*Sanchuansaurus pygmaeus* Gao, 1989 et *Scutosaurus karpinskii* (Amalitsky, 1922) ont des dents maxillaires avec un cingulum denticulé, sur toutes les dents maxillaires de *Sanchuansaurus* et sur seulement quelques unes chez *Scutosaurus* (Gao 1989 ; Lee 1997b, c, 2000). En se fondant sur l'absence de l'état dérivé de ce caractère chez le

pareiasaure du Kupferschiefer, Lee (1997c) avait supposé qu'un cingulum denticulé serait absent chez *Elginia*. La présence d'un tel cingulum sur la seule dent maxillaire conservée d'*Arganaceras* n. gen. et l'étroite relation de parenté de ce dernier avec *Elginia* laissent supposer qu'un tel cingulum pourrait en fait être présent chez *Elginia*.

#### POSITION PHYLOGÉNÉTIQUE DU PAREIASAURIA GEN. ET SP. INDET. 1

Des trois pareiasaures décrits dans cette étude, c'est le Pareiasauria gen. et sp. indet. 1 qui montre les relations phylogénétiques les plus stables. Le Pareiasauria gen. et sp. indet. 1 est classé parmi les Velosauria (5, Fig. 52) où il est plus étroitement apparenté aux Pumiliopareiasauria (3, Fig. 52) qu'aux Therischia (4, Fig. 52), différant ainsi de la position phylogénétique d'*Arganaceras* n. gen. (Fig. 54). Les états dérivés des cinq caractères suivants supportent son attribution aux Pareiasauria : 74 (projections latérales proéminentes sur au moins les 14 premières vertèbres caudales), 76 (arcs hémaux s'articulant directement sur les vertèbres caudales par l'intermédiaire de facettes articulaires situées sur des projections postéroventrales des centra), 85 (foramen ectépicondylien présent), 96 (*crista sacralis* de l'ilion bien développée) et 101 (important contrefort supra-acétabulaire). Il est plus dérivé que les pareiasaures *Bradysaurus seeleyi*, *Nochelesaurus* et *Deltavjatia* puisqu'il possède les états apomorphes des caractères suivants : 83 (extrémités distale et proximale de l'humérus faisant entre elle un angle inférieur ou égal à 45°), 75 (projections latérales des vertèbres caudales presque droites et orientées latéralement), 104 (symphyse pelvienne courte et épaisse) et 112 (lame postaxiale du fémur s'étendant sur toute la longueur du fémur mais se rétrécissant en son milieu). Enfin le Pareiasauria gen. et sp. indet. 1 partage deux synapomorphies avec les Pumiliopareiasauria : 84 (ectépicondyle étroit et arrondi) et 98 (plaque iliaque non étendue ou légèrement étendue antérieurement). Il est donc considéré ici comme le groupe-frère des Pumiliopareiasauria puisqu'il présente les états plésiomorphes des caractères 83, 107, 11, 112, 113, 115, 124 et 126.

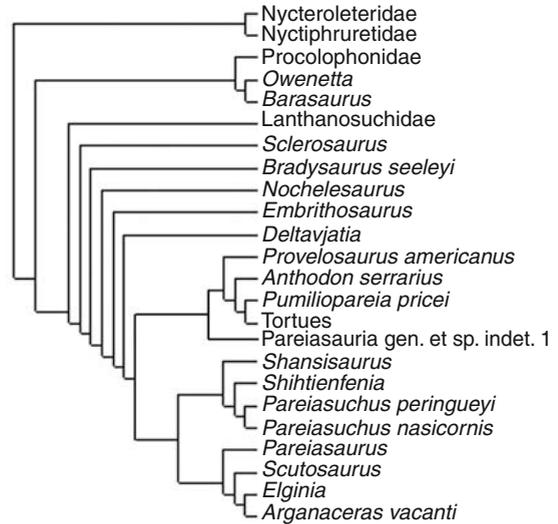


FIG. 55. — Arbre le plus parcimonieux montrant les relations d'*Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp. (longueur : 203, ci : 0,79, ri : 0,9) lorsque *Sanchuansaurus* est exclu de l'analyse, en plus du pareiasaure du Kupferschiefer, *Bradysaurus baini*, *Nanoparia*, du pareiasaure de Welgevonden et du Pareiasauria gen. et sp. indet. 2.

#### POSITION PHYLOGÉNÉTIQUE DU PAREIASAURIA GEN. ET SP. INDET. 2

Les restes post-crâniens du Pareiasauria gen. et sp. indet. 2 sont trop fragmentaires pour être attribués à un pareiasaure connu ou à un nouveau taxon, néanmoins, ils montrent l'existence d'au moins une deuxième forme de pareiasaure dans le Permien supérieur d'Argana. Il diffère du Pareiasauria gen. et sp. indet. 1 par les caractères suivants : 1) arcs neuraux moins renflés. En vues antérieure et postérieure, ils ont un bord dorsal presque rectiligne (Fig. 46) alors que chez le Pareiasauria gen. et sp. indet. 1, les arcs neuraux présentent, en vue postérieure ou antérieure, un bord dorsal bombé (Figs 32 ; 33) ; 2) épines neurales non comprimées latéralement et à section transversale presque quadrangulaire alors que chez le Pareiasauria gen. et sp. indet. 1, elles sont comprimées latéralement et présentent un plan de section ovale (Figs 34 ; 46) ; 3) pré- et post-zygapophyses moins larges. Chez le Pareiasauria gen. et sp. indet. 1 elles sont élargies et présentent en vue dorsale une forme circulaire ; 4) plaque iliaque plus étranglée à sa base avec un corps

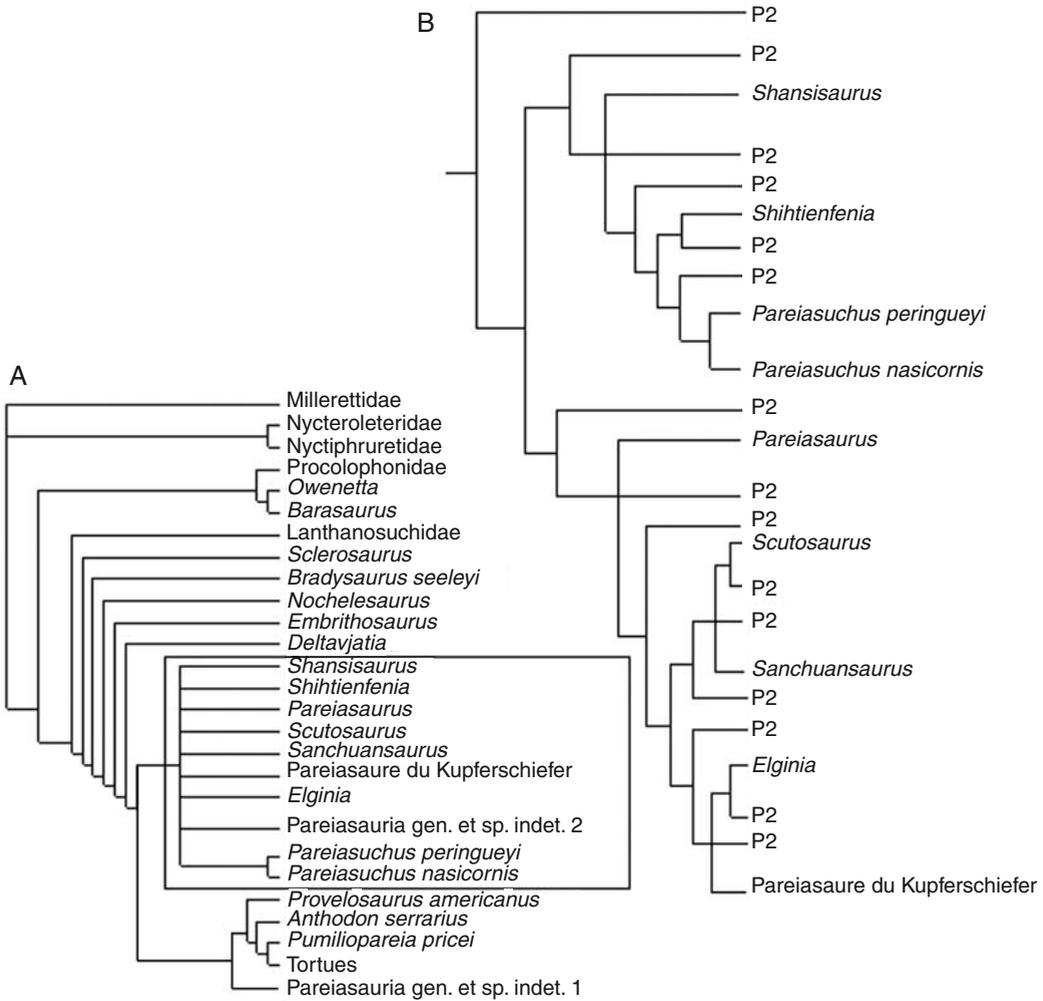


FIG. 56. — **A**, arbre de consensus des 15 arbres les plus parcimonieux (longueur : 212, ci : 0,75, ri : 0,9) obtenus lorsque le Pareiasauria gen. et sp. indet. 2 d'Argana, représenté par du matériel post-crânien, est considéré dans l'analyse. *Bradysaurus baini*, *Nanoparia*, le pareiasaure de Welgevonden et *Arganaceras* n. gen. sont exclus de l'analyse ; **B**, positions respectives du Pareiasauria gen. et sp. indet. 2 (P2) dans les 15 arbres obtenus (clade encadré en A).

incliné vers l'avant alors que chez le Pareiasauria gen. et sp. indet. 1, l'étrangement est moins prononcé et le corps de l'ilion est presque droit (Figs 41 ; 47) ; et enfin 5) une tête proximale du fémur plus recourbée vers l'avant (Figs 43 ; 48). Quand le Pareiasauria gen. et sp. indet. 2 est inclus dans l'analyse, 15 arbres également parcimonieux sont obtenus (longueur : 203, ci : 0,79, ri : 0,91 ; voir consensus strict Fig. 56A). Le Pareiasauria gen. et sp. indet. 2 est donc inclus

dans les Therischia, comme *Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp., mais sa position varie considérablement selon les arbres considérés, les relations entre les autres taxons de Therischia ne variant pas (P2, Fig. 56B). Par la morphologie des processus transverses de ses vertèbres caudales (processus droits, bien développés et se projetant latéralement au lieu d'avoir une forme en L dirigé vers l'arrière, parallèlement à l'axe du corps), le Pareiasauria gen. et sp. indet. 2 est plus dérivé

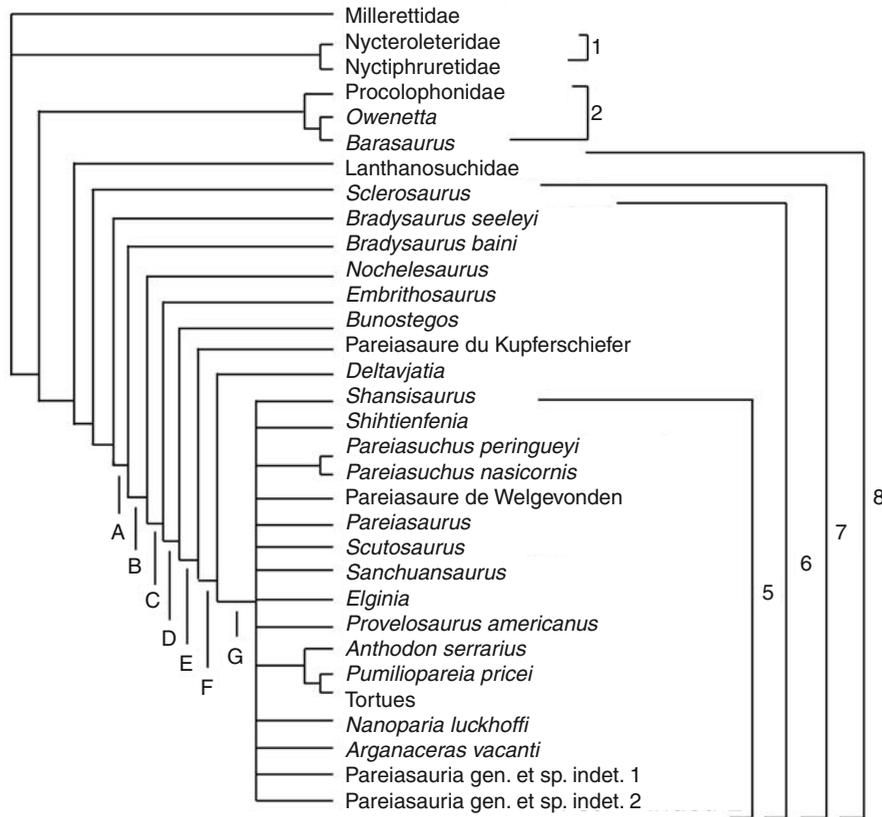


FIG. 57. — Arbre de consensus des arbres les plus parcimonieux (longueur : 243, ci : 0,66, ri : 0,52) des Procolophonomorpha, obtenus lorsque tous les pareiasaures (y compris *Bunostegos*) sont inclus dans l'analyse des caractères. **A, B, C, D, E, F, G**, clades A, B, C, D, E, F, G respectivement ; **5**, Velosauria ; **6**, Pareiasauria ; **7**, Pareiasauroidea ; **8**, Hallucicrania.

que *Bradysaurus baini*. Il est également plus dérivé que *Bradysaurus baini*, *B. seeleyi* et *Nochelesaurus* par la forme courbe du trochanter interne de son fémur (Fig. 48). Les relations phylogénétiques du Pareiasauria gen. et sp. indet. 2 au sein des Therischia restent non résolues en raison du grand nombre de données manquantes (voir matrice de caractères).

#### RELATIONS PHYLOGÉNIQUES DE *BUNOSTEGOS* ET IMPLICATIONS QUANT À LA PHYLOGÉNIE DE PAREIASAURES

Quand l'espèce nigérienne, *Bunostegos akokanensis* est incluse dans l'analyse phylogénétique, celle-

ci aboutit à un très grand nombre d'arbres également parcimonieux (plus de 2000) longs de 208 pas avec un ci de 0,77 et un ri de 0,91. L'arbre du consensus strict (Fig. 57) est long de 243 pas (ci : 0,66, ri : 0,52). Les nœuds de base du cladogramme sont identiques à ceux des analyses précédentes, *Bradysaurus seeleyi*, *B. baini*, *Nochelesaurus alexandri* et *Embrithosaurus schwarzi* apparaissent toujours comme les plus inclusifs des pareiasaures (A, B, C, Fig. 57). Contrairement aux analyses précédentes et au travail de Lee (1977c : figs 21, 22), le pareiasaure du Kupferschiefer est alors exclu du clade des Velosauria (5, Fig. 57). Il apparaît comme le groupe-frère des Velosauria, plus inclusif que *Deltavjatia* (E, Fig. 57). Excepté les clades (*Anthodon* (tortues-*Pumiliopareia pricei*)) et

(*Pareiasauchus nasicornis*-*Pareiasuchus peringueyi*), les relations phylogénétique au sein des Velosauria ne sont pas résolues (5, Figs 52 ; 57). Les relations phylogénétiques des pareiasaures d'Argana (*Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp., et les Pareiasauria gen. et sp. indet. 1 et 2), qui sont inclus au sein des Velosauria (5, Fig. 57), demeurent également non résolues.

*Bunostegos akokanensis* présente un assortiment de caractères dérivés et primitifs, mais l'hypothèse la plus parcimonieuse est de le considérer comme un pareiasaure généralisé, groupe-frère du clade (pareiasaure du Kupferschiefer (*Deltavjatia*-Velosauria)) (Fig. 57). Ces nouvelles relations phylogénétiques du pareiasaure de Kupferschiefer impliquent une interprétation nouvelle de la distribution de certains caractères qui, jusqu'à présent, étaient considérés comme phylogénétiquement significatifs. C'est le cas par exemple des caractères 37 et 38 : la présence d'un os surnuméraire était considérée comme une synapomorphie du clade des Therischia (Fig. 52 ; caractère 37 : 0 → 1, clade 4 ; homoplasie avec *Deltavjatia*) ; des os surnuméraires très développés s'étendant postérieurement au-delà du bord postérieur des post-pariétaux constituaient une synapomorphie du clade I (Fig. 52 ; caractère 37, 1 → 2) ; et enfin des os surnuméraires bien développés excluant les postpariétaux du bord postérieur du toit crânien caractérisaient le clade (*Elginia*-*Arganaceras* n. gen.) (caractère 38, 0 → 1). La nouvelle distribution des états de caractères imposée par le cladogramme de la Figure 57 suggère au contraire que des os surnuméraires de grande taille seraient apparus plus tôt, dans le clade C (Fig. 57), ils se seraient réduits au niveau du clade D (Fig. 57 ; avec une reversion chez *Elginia*) et que l'exclusion des post-pariétaux du bord postérieur du toit crânien par les os surnuméraires serait apparue indépendamment chez *Bunostegos*, d'une part, et *Elginia* et *Arganaceras* n. gen. au sein de Velosauria, d'autre part.

Les données morphologiques sur *Bunostegos* influent de façon significative sur les relations phylogénétiques des pareiasaures, il faut néanmoins rester prudent puisque ce taxon n'a été décrit que sur la base de restes d'un seul crâne mal

conservé. L'étude d'un matériel plus complet de ce taxon (trois crânes et des restes post-crâniens ; Sidor *et al.* 2003), donnera des renseignements plus précis sur son anatomie et aidera à l'analyse de ses relations phylogénétiques.

#### CONCLUSION

C'est avec *Elginia mirabilis* qu'*Arganaceras* n. gen. partage le plus de caractères dérivés, en particulier les os surnuméraires très développés se touchant médialement, excluant l'os postpariétal impair du bord postérieur du toit crânien, et l'ornementation dermique avec des protubérances corniformes. Même lorsqu'elles sont bien développées (*Scutosaurus*, *Bunostegos*), les protubérances de l'ornementation dermique des autres pareiasaures, restent toujours sous forme de bosses. En outre, ces « cornes » occupent sur *Arganaceras* n. gen. exactement le même emplacement que sur le crâne d'*Elginia mirabilis*. Toutefois, le nombre de « cornes » est moins élevé chez *Arganaceras* n. gen. et son ornementation dermique moins accentuée. Compte-tenu de l'imaturité du spécimen étudié, il est très probable qu'à un stade de croissance plus avancé, *Arganaceras* n. gen. devait avoir une ornementation dermique plus accentuée et un nombre d'excroissances plus important. Même lorsqu'on lui associe, dans la matrice de caractères, les caractères du squelette post-crânien des Pareiasauria gen. et sp. indet. 1 ou 2, *Arganaceras* n. gen. reste étroitement apparenté à *Elginia*. Quand il est associé au Pareiasauria gen. et sp. indet. 1, l'arbre le plus parcimonieux a une longueur de 206 pas (ci : 0,7, ri : 0,9) et quand il est associé au Pareiasauria gen. et sp. indet. 2, l'arbre le plus parcimonieux est plus court (longueur : 200, ci : 0,8, ri : 0,9). Les caractéristiques morphologiques du matériel post-crânien provisoirement attribué au Pareiasauria gen. et sp. indet. 2, sont donc plus compatibles avec la position phylogénétique d'*Arganaceras* n. gen. et il est possible que ce matériel appartienne, soit à *Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp., soit à une espèce proche. *Arganaceras* n. gen. se distingue d'*Elginia* et de tous les autres pareiasaures par ses nombreuses autapomorphies (voir diagnose). Le Pareiasauria gen. et sp. indet.

1 partage le plus de synapomorphies avec le clade des Velosauria et apparaît comme groupe-frère de ce taxon.

Le Pareiasauria gen. et sp. indet. 2 est représenté par des restes trop fragmentaires pour être attribué à un pareiasaure connu ou un nouveau taxon, mais il démontre l'existence d'au moins une deuxième forme de pareiasaure dans le Permien supérieur d'Argana.

*Bunostegos akokanensis* présente un assortiment de caractères dérivés et évolués qui impliquent une interprétation nouvelle des relations phylogénétiques des pareiasaures, mais celle-ci reste toutefois tributaire de l'étude d'un matériel plus complet de cette espèce.

#### REMARQUES SUR LA POSITION PHYLOGÉNÉTIQUE DE *SCLEROSAURUS* ET DES TORTUES

*Sclerosaurus*, du Trias inférieur de Suisse, reste un genre de position phylogénétique ambiguë. Il a été considéré comme le groupe-frère des pareiasaures par Lee (1993, 1995, 1996b, 1997a, c), mais certains des caractères dérivés soutenant cette hypothèse sont également présents chez des procolophonidés évolués : présence de collerettes jugales et présence de bosses sur les bords libres des quadratojugaux (partagés avec *Scoloparia*, *Hypsognathus* et *Leptopleuron*), fusion de l'astragale et du calcanéum en un simple tarsien proximal (partagé avec *Leptopleuron*), des phalanges au moins aussi larges que longues, présence d'une armure dermique (partagé avec *Scoloparia* du Trias supérieur de Nouvelle-Écosse et probablement aussi *Tricuspisaurus* du Trias supérieur du Pays de Galles) (Sues & Baird 1998). De plus, les ostéodermes de *Sclerosaurus* ressemblent plus à ceux des procolophonidés qu'à ceux des pareiasaures (Sues & Baird 1998). Par ailleurs, *Sclerosaurus* possède des caractères dérivés de procolophonidés : dents marginales avec des couronnes étendues latéralement et probablement aussi présence de l'ouverture orbitotemporale (Sues & Baird 1998). L'absence d'une émargination ventrale au niveau de la joue chez

*Sclerosaurus* n'est pas très significative puisque *Hypsognathus* présente une émargination ventrale faible à absente (Colbert 1946 ; Sues & Baird 1998). La position de *Sclerosaurus* est d'autant plus difficile à établir que l'unique spécimen connu de ce genre monospécifique est perdu et que les deux seules études descriptives de ce genre (Huene 1912 ; Rieth 1932) sont contradictoires. Néanmoins, une étude, basée sur des moulages très fidèles de *Sclerosaurus* est en cours et ses résultats préliminaires concordent avec les descriptions plus anciennes de ce genre (notamment Huene [1912] et Colbert [1946]), et laissent supposer qu'il s'agirait plutôt d'un procolophonidé (Sues comm. pers. 2002). Comme l'a souligné Lee (1995), beaucoup des caractères partagés par *Sclerosaurus* et les autres pareiasaures pourraient très bien être en relation avec leur grande taille et il est possible que *Sclerosaurus* soit un procolophonidé atypique, ayant acquis par convergence des caractères de pareiasaures en raison de sa grande taille. Une meilleure connaissance des relations phylogénétiques des Procolophonoidea et des états plésiomorphes pour ce groupe faciliterait aussi leur étude comparative avec les taxons qui leurs sont les plus proches, dont les pareiasaures.

Le résultat de notre analyse suggère que les tortues sont enracinées dans les pareiasaures, où elles sont le groupe-frère de *Pumiliopareia* ; ce résultat était prévisible puisque nous nous sommes appuyés sur l'étude de Lee (1997c) et que nous n'avons considéré dans notre analyse que les parareptiles et les tortues, à l'exclusion des eureptiles. Une révision des relations phylogénétiques des tortues devrait prendre en considération tous les taxons qui leur sont supposés proches, les pumiliopareiasauria (Lee 1997c), les procolophonidés (Laurin & Reisz 1995), les sauroptérygiens (De Braga & Rieppel 1997) et même les archosaures ; ceci est hors du cadre de notre étude. Par leur morphologie très particulière et fortement dérivée, les tortues sont un clade difficile à placer. Un autre obstacle à leur classification réside dans la limite des données morphologiques sur les taxons qui leurs sont supposés proches et que certains des caractères dérivés partagés avec l'un ou l'autre

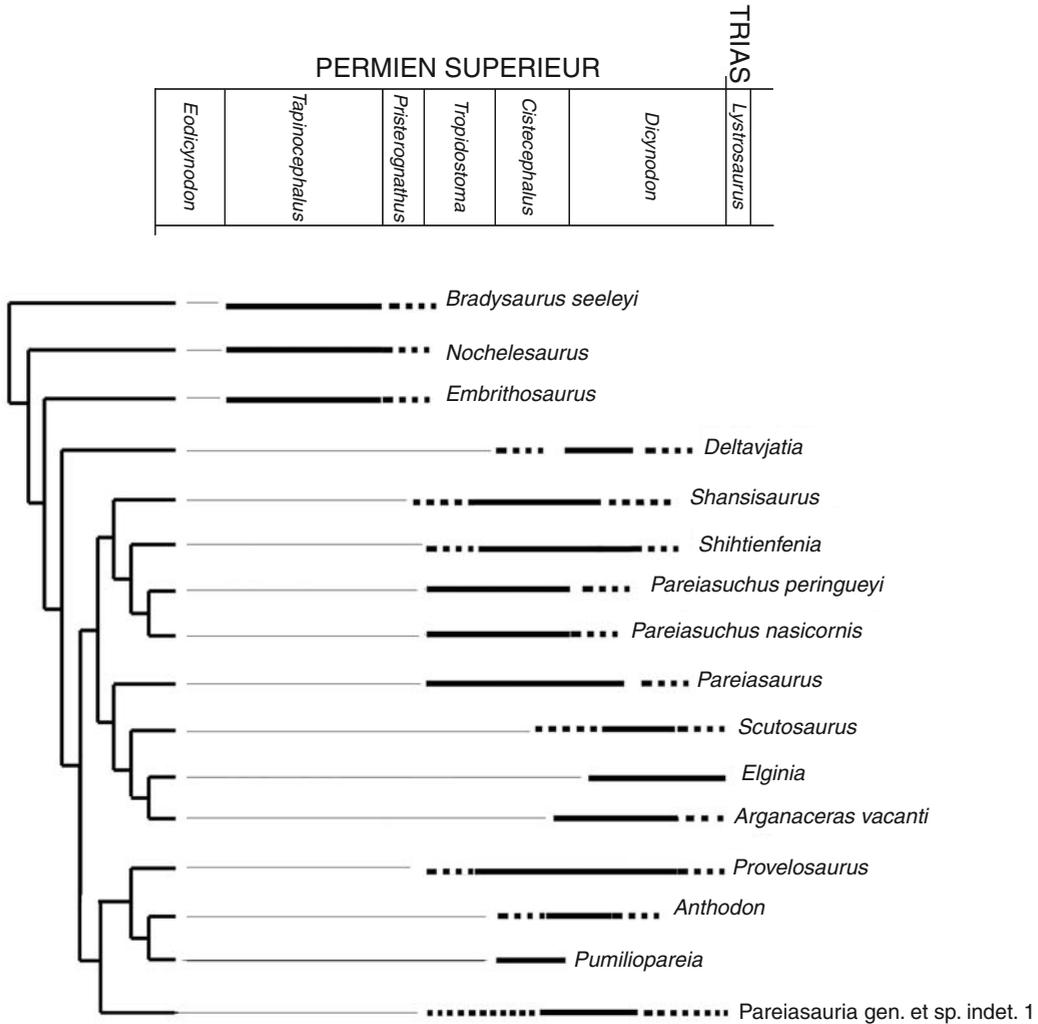


FIG. 58. — Relations phylogénétiques et répartition stratigraphique des Pareiasauria (à l'exception de *Bradysaurus baini*, *Sanchuansaurus*, *Nanoparia*, les pareiasaures de Welgewonden et du Kupferschiefer, ainsi que le Pareiasauria gen. et sp. indet. 2 d'Argana). Les traits en pointillé indiquent la marge d'erreur approximative dans la répartition stratigraphique des taxons.

de ces taxons sont probablement des homoplasies (Wilkinson *et al.* 1997). Quant aux phylogénies moléculaires, elles donnent des résultats également variés, bien que plaçant généralement les tortues dans les diapsides, et plus particulièrement comme groupe-frère des archosaures (Zardoya & Meyer 1998). Or, seule une position en groupe-frère des diapsides serait compatible avec l'hypothèse d'une relation avec les parareptiles.

#### IMPLICATIONS BIOSTRATIGRAPHIQUES

Au cours du Permien, les tétrapodes ont généralement une répartition géographique globale. L'acquisition d'un régime alimentaire herbivore et le contexte paléogéographique favorisent encore plus une large dispersion des faunes continentales à travers la Pangée. Par conséquent, les faunes terrestres du Permien, du Trias et même du Jurassique sont constituées, en grande partie,

de formes communes ou étroitement apparentées, ce qui en fait de bons repères pour les corrélations stratigraphiques dans le Permien continental (voir par ex. : Anderson & Cruickshank 1978 ; Padian 1986 ; Behrensmeyer *et al.* 1992 ; Milner 1993 ; Fraser & Sues 1994 ; Rubidge 1995 ; Lozovsky 1998 ; Lucas 1998 ; Modesto & Rybczynski 2000 ; Shishkin *et al.* 2000 ; Berman *et al.* 2001 ; Reisz & Laurin 2001).

Avant même la découverte des pareiasaures dans le bassin d'Argana, il n'y avait pas de doutes quant à l'âge permien du Membre Tourbihine, mais un âge plus précis restait difficile à établir (Dutuit 1988 ; Milner 1993 ; Jalil 1995, 1999 ; Jalil & Dutuit 1996 ; Olsen *et al.* 2000). La présence d'amphibiens diplocaulidés (*Diplocaulus minimus* ; Dutuit 1988) et de reptiles captorhinidés, dont un moradisauriné, conduisait à deux hypothèses biostratigraphiques (Jalil 1995, 1996, 1999 ; Jalil & Dutuit 1996). La première, fondée sur la présence de *Diplocaulus minimus*, attribuait un âge Permien inférieur au sommet du Membre Tourbihine (unité lithostratigraphique T2 ; Dutuit 1988 ; Milner 1993) et la seconde, fondée sur la présence des captorhinidés moradisaurinés, favorisait un âge Permien inférieur terminal à Permien supérieur basal (Jalil & Dutuit 1996).

Les pareiasaures d'Argana apportent un élément de datation supplémentaire, car les parareptiles sont essentiellement connus au Permien supérieur et les pareiasaures sont cantonnés au Permien supérieur (Fig. 58). Avec une distribution géographique cosmopolite (Afrique du Sud : Groupe Beaufort ; Brésil : Formation Rio do Rasto ; Allemagne : Kupferschiefer de Richelsdorf ; Écosse : Formation des Grès de Cutties Hillock, Elgin ; Russie : Kotel'nich province de Kirov et au nord de Dvina, province de Arkhangel'sk ; et Chine : Formation de Shihtienfeng, province de Shanxi), et n'étant connus que dans le Permien supérieur (de la Zone à Assemblage faunique à *Tapinocephalus* d'Afrique du Sud jusqu'au Permien supérieur terminal, à la limite Permien-Trias), les pareiasaures permettent de confirmer l'âge Permien supérieur pour le Membre Tourbihine. La comparaison de nos spé-

cimens avec les autres pareiasaures connus autorise à proposer un âge plus précis.

Actuellement, ce sont les dépôts continentaux d'Afrique du Sud et de Russie qui documentent le mieux l'évolution des faunes terrestres au cours du Permien supérieur. Une longue tradition de collection et de fouilles dans ces régions a conduit à la constitution d'une impressionnante somme de données. Des zones à Assemblage faunique, correspondant à des successions de faunes terrestres, ont été définies en Afrique du Sud et en Russie et constituent, aujourd'hui, les références pour les corrélations biostratigraphiques pour les dépôts continentaux du Permien supérieur à travers le monde.

Ce fut Seeley qui, dès le XIX<sup>e</sup> siècle (1892), proposa la première subdivision des dépôts continentaux d'Afrique du Sud fondée sur des vertébrés terrestres. Dans les travaux ultérieurs, cette subdivision fut affinée (voir Rubidge *et al.* 1995, pour l'historique de ces travaux). Actuellement le groupe Beaufort d'Afrique du Sud est subdivisé en huit zones (Rubidge 1995 ; Hancox & Rubidge 1997). Les pareiasaures sont connus de la Zone à Assemblage faunique à *Tapinocephalus* à la Zone à Assemblage faunique à *Dicynodon*.

*Bradysaurus baini*, *B. seeleyi*, *Nochelesaurus* et *Embrithosaurus* sont les pareiasaures les plus généralisés et aussi les plus anciens (Fig. 58). Ils sont connus dans les zones à Assemblage faunique à *Tapinocephalus* et à *Priesterognathus* (Lee 1995 ; Smith & Keyser 1995a, b). *Pareiasaurus*, *Nanoparia luckhoffi*, *Pareiasuchus peringueyi* et *P. nasicornis* sont connus dans les niveaux à Assemblage faunique à *Tropidostoma* et à *Cistecephalus* (Lee 1995 ; Smith & Keyser 1995c) avec une extension de *Pareiasaurus* jusque dans la Zone à Assemblage faunique à *Dicynodon* (Kitching 1995). *Anthodon* et *Pumiliopareia* (*Nanoparia pricei*) proviennent de la Zone à Assemblage faunique à *Cistecephalus* (Lee 1995 ; Smith & Keyser 1995c). L'âge du pareiasaure de Welgevonden (Afrique du Sud) est mal connu. Il proviendrait soit de la Zone à Assemblage faunique à *Tropidostoma* soit de celles à *Cistecephalus* ou à *Dicynodon*.

*Provelosaurus americanus* provient des niveaux supérieurs de la Formation Rio do Rasto, datée du Permien supérieur (Araùjo 1985a, b, 1986a, b, 1987, 1989a, b). Ses relations phylogénétiques étroites avec les pareiasaures dérivés *Nanopareia* et *Anthodon* suggèrent une corrélation avec les Zones à Assemblage faunique à *Tropidostoma* et à *Cistecephalus*.

Les premières biozonations, fondées sur les tétrapodes, du Permien continental russe furent celles d'Efremov (1937, 1940a, b). Il reconnut quatre zones qui sont de la plus ancienne à la plus récente : deux zones à dinocéphales (Zone I ou Zone II) ; une zone à cotylosaures (Zone III) ; et une zone à pareiasaures (Zone IV). Plus tard, Efremov & V'yushkov (1955), réduisirent ces biozones à trois : deux zones à dinocéphales et une zone à pareiasaures. La Zone III, représentée initialement par un assemblage de procolophonidés et de petits captorhinidés, fut corrélée par ces auteurs avec les Complexes à dinocéphales. Ce schéma de distribution stratigraphique des faunes russes fut largement accepté et, actuellement, on reconnaît trois principales zones comprenant huit assemblages fauniques de reptiles (Ochev 1976 ; Ochev *et al.* 1979 ; Chudinov 1969, 1983 ; Modesto & Rybczynski 2000). Ces zones s'étalent du Kazanien au Tatarien. Les pareiasaures proviennent de la Zone à pareiasaures-gorgonopsiens. Des 15 espèces de pareiasaures russes décrites, seules trois sont actuellement retenues : *Deltavjatia vyatkensis* (de la faune inférieure de Kotel'nich, Horizon Severodvinskien, Tatarien supérieur), *Proelginia permiana* (Tatarien supérieur) et *Scutosaurus karpinskii* (de la faune de Sokolki, base de l'Horizon Vyatskien, Tatarien supérieur) (Ivachnenko 1987 ; Lee 1997b, 2000 ; Modesto & Rybczynski 2000).

Les trois espèces de pareiasaures de Chine proviennent de la Formation Shihtienfeng (transcrite Shih-Tien-Feng, Shiqianfeng, Shihqianfen ou Sunjiaogou selon les auteurs [Young 1979 ; Young & Yeh 1963 ; Cheng 1980 ; Gao 1989 ; Sun *et al.* 1992 ; Lee 1995, 1997c]). Stratigraphiquement, la Formation de Shihtienfeng est située au-dessus de la Formation Shihezi (Shi-Ho-Tze). Elle est fossilifère dans la province de

Shanxi. La répartition stratigraphique des pareiasaures chinois et les corrélations stratigraphiques entre la Formation Shihtienfeng et les zones à assemblage faunique d'Afrique du Sud et de Russie ont été récemment discutées (Battail 1989 ; Gao 1989 ; Sun *et al.* 1992 ; Li & Cheng 1995 ; Lucas 1998). En évoquant l'âge Permien terminal proposé pour la Formation Shihtienfeng (Young & Yeh 1963 ; Sun 1980 ; Cheng 1981 ; Gao 1983), Battail (1989, p. 103), émet quelques réserves. À cause de la présence de Tapinocephalidae, il suppose qu'« ou bien ces Tapinocephalidae sont des formes reliques, qui auraient persisté en Chine plus tard qu'en Afrique du Sud, ou bien peut être s'agit-il en fait de Pareiasauriens mal déterminés... ». Gao (1989) a divisé la Formation de Shihtienfeng en deux parties : 1) une partie inférieure qui a notamment fourni *Shansisaurus* et *Sanchuansaurus* et qu'il a corrélée, d'une part avec le niveau A de la Zone IV de Russie et d'autre part avec les Zones à assemblages fauniques à *Tropidostoma* et à *Cistecephalus* d'Afrique du Sud ; et 2) une partie supérieure d'où provient *Shihtienfenia* et qu'il a corrélée avec le niveau B de la Zone IV de Russie et avec la Zone à Assemblage faunique à *Dicynodon* d'Afrique du Sud. Li & Cheng (1995) ont corrélé la Formation Shihtienfeng à la Zone IV de Russie et à la Zone à Assemblage faunique à *Dicynodon* d'Afrique du Sud. Enfin, Pour Lucas (1998), les niveaux qui ont fourni les pareiasaures chinois pourraient être corrélés avec la Zone à Assemblage faunique à *Tapinocephalus*.

*Shansisaurus* et *Shihtienfenia* sont proches de *Pareiasuchus*, des Zones à Assemblages fauniques à *Tropidostoma* et à *Cistecephalus*, et *Sanchuansaurus* est étroitement apparenté à *Scutosaurus* de la Zone à pareiasaures-gorgonopsiens (faune de Sokolki, base de l'Horizon Vyatskien, Tatarien supérieur). Eux-mêmes, *Sanchuansaurus* et *Scutosaurus*, sont proches de *Pareiasaurus* qui persiste jusqu'à la Zone à Assemblage faunique à *Dicynodon*. Comme suggéré par Gao (1989) et Li & Cheng (1995), la Formation de Shihtienfeng pourrait être plutôt corrélée aux zones à Assemblage faunique à *Tropidostoma*, *Cistecephalus* et *Dicynodon*. L'hypothèse de Lucas (1998) est la

moins compatible avec les relations phylogénétiques des pareiasaures.

Le pareiasaure du Kupferschiefer est contemporain du Prolacertiformes *Protorosaurus speneri*, du lépidosauromorphe planeur *Coelurosauravus jaeckeli* et de *Nothosauravus geraensis* (Sues & Munk 1996). Le Kupferschiefer d'Allemagne pourrait donc être corrélé avec la Formation de la Sakamena inférieure de Madagascar, qui a également livré le genre *Coelurosauravus*. La Formation de la Sakamena inférieure est datée du Tatarien par des spores et pollens et pourrait être corrélée avec la Zone à Assemblage faunique à *Dicynodon* (Evans & Haubold 1987 ; Kitching 1995 ; Sues & Munk 1996).

Outre *Elginia mirabilis*, la Formation des Grès des Cutties Hillock (Cutties Hillock Sandstones Formation) a fourni un procolophonidé probable et les thérapsides dicynodontes *Geikia elginensis* et *Gordonia traquairi*. L'âge de la Formation des Grès de Cutties Hillock a été discuté par Walker (1973), Rowe (1980), Benton & Walker (1985), Benton & Spencer (1995), Battail (1989) et Sues & Munk (1996). Tous ces auteurs s'accordent pour leur attribuer un âge Permien supérieur, les situant même près de la limite Permien-Trias. Les principaux arguments à l'appui de cette datation sont le haut degré de spécialisation de *Elginia* et le fait qu'*Elginia* et le dicynodonte *Geikia* sont plus évolués que leurs plus proches parents respectifs du Permien supérieur d'Afrique du Sud et de Russie. La Formation des Grès des Cutties Hillock serait donc plus jeune que la Zone à Assemblage faunique à *Dicynodon* d'Afrique du Sud et pourrait être d'âge intermédiaire entre les zones à Assemblages fauniques à *Dicynodon* et à *Lystrosaurus*.

Au sein des pareiasaures, *Arganaceras* n. gen. appartient au clade des Therischia qui comprend 10 espèces : les espèces chinoises (*Shansisaurus xuecunensis*, *Shihtienfenia permica* et *Sanchuan-saurus pygmaeus*), une espèce russe (*Scutosaurus karpinskii*), quatre espèces sud-africaines (le pareiasaure de Welgevonden, *Pareiasaurus serridens*, *Pareiasuchus peringueyi* et *P. nasicornis*) et les espèces européennes (le pareiasaure du Kupferschiefer et *Elginia mirabilis*). *Arganaceras*

n. gen. est le plus étroitement apparenté à *Elginia mirabilis* et ces deux espèces auraient pour espèce-sœur le pareiasaure du Kupferschiefer. *Arganaceras* n. gen. montre donc le plus d'affinités avec les pareiasaures plus tardifs : le pareiasaure du Kupferschiefer (Zone à Assemblage faunique à *Dicynodon*, Tatarien supérieur) et *Elginia* (Permien supérieur terminal). Sur la base de ces données, un âge tatarien supérieur pourrait donc être proposé pour le sommet du Membre Tourbihine (ou unité lithostratigraphique T2).

## CONCLUSIONS

Le matériel de pareiasaure du Permien du Couloir d'Argana comprend un nouveau taxon, *Arganaceras vacanti* n. gen., n. sp., connu par un seul crâne. *A. vacanti* n. gen., n. sp. est un pareiasaure thérischien très dérivé et présentant de nombreuses autapomorphies. Il est le plus proche d'*Elginia mirabilis*, du Permien terminal d'Écosse, avec lequel il partage des caractères dérivés liés au grand développement des os surnuméraires et à la présence de grands processus corniformes sur le toit crânien. La désarticulation des os du crâne d'*A. vacanti* n. gen., n. sp., liée à son état juvénile ou immature, permet l'étude détaillée de nombreux caractères anatomiques, dont le stapes, jusqu'alors inconnu chez les pareiasaures. Cette étude montre également que l'os surnuméraire des pareiasaures n'est ni un tabulaire, ni un ostéoderme intégré au crâne, mais un élément néoformé.

Le matériel post-crânien provenant de divers gisements de la même région se répartit en deux ensembles attribués ici aux Pareiasauria gen. et sp. indet. 1 et 2, et qui diffèrent par leur taille et leur morphologie, mais dont aucun ne peut être attribué avec certitude à *A. vacanti* n. gen., n. sp. Parmi ce matériel post-crânien, celui attribué au Pareiasauria gen. et sp. indet. 1 diffère de celui d'*Elginia* par la morphologie de l'humérus et du pelvis et partage des synapomorphies avec le groupe des Pumiliopareiasauria. Ce matériel post-crânien évoque également celui de *Pareiasuchus*. En revanche, le matériel attribué au

Pareiasauria gen. et sp. indet. 2 est compatible avec la position phylogénétique de *A. vacanti* n. gen., n. sp., telle que suggérée sur la base du seul matériel crânien. En dépit de sa petite taille (pour un individu adulte), il n'est pas exclu qu'il appartienne à *A. vacanti* n. gen., n. sp.

Les relations phylogénétiques étroites entre *A. vacanti* n. gen., n. sp. et *Elginia mirabilis* suggèrent un âge permien très tardif, probablement tatarien supérieur, pour le sommet du Membre Tourbihine de la Formation d'Ikakern du Couloir d'Argana.

### Remerciements

Les auteurs remercient R. Reisz (Toronto) pour les conseils et informations qu'il leur a donnés durant la réalisation et la critique de ce travail et H. Lelièvre pour ses conseils sur l'analyse phylogénétique. N.-E. Jalil remercie le Muséum national d'Histoire naturelle pour lui avoir donné accès aux collections de Paléontologie et l'avoir aidé matériellement pendant plusieurs années dans l'étude du matériel décrit ici. Il remercie également J.-M. Dutuit et A. de Ricqlès (Paris) pour les données de terrain qu'ils lui ont transmises. Une partie de la rédaction de ce travail a été faite lors du séjour de N.-E. Jalil au National Science Museum de Tokyo, grâce à une bourse de la Japan Society for the Promotion of Science, dont il remercie vivement le Dr Makoto Manabe. Enfin, ce travail est l'un des résultats de l'Action Concertée 95-369 du CNRS (France) et du CNRST (Maroc). N.-E. Jalil remercie D. Geffard (Paris) pour son assistance informatique. Les photographies sont de D. Serrette et P. Loubry (Paris). Le montage des figures a été effectué par H. Lavina (Paris).

### RÉFÉRENCES

AMALITSKY V. 1922. — Diagnoses of the new forms of vertebrates and plants from the Upper Permian on North Dvina. *Bulletin of the Russian Academy of Science* 16 (6): 1-12.  
 AMBROGGI R. 1963. — Étude géologique du versant méridional du Haut-Atlas occidental et de la plaine

du Souss. *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc* 157: 1-32.  
 ANDERSON J. M. & CRUICKSHANK A. R. I. 1978. — The biostratigraphy of the Permian and the Triassic. Part 5. A review of the classification and distribution of Permo-Triassic tetrapods. *Palaeontologia Africana* 21: 15-44.  
 ARAMBOURG C. & DUFFAUD F. 1960. — Note sur la découverte d'un gisement de vertébrés continentaux dans le Trias du Haut Atlas. *Bulletin de la Société géologique de France* 2 (2): 172-177.  
 ARAÚJO D. C. F. 1985a. — Sobre *Pareiasaurus americanus* sp. nov., do Permiano Superior do Rio Grande do Sul, Brasil. I. Diagnose específica. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 57 (1): 63-66.  
 ARAÚJO D. C. F. 1985b. — Estudo do material Sul-Americano de Pareiasauroida: II. Descrição osteológica de *Pareiasaurus americanus*. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 57 (1): 67-84.  
 ARAÚJO D. C. F. 1986a. — Estudo do material Sul-Americano de Pareiasauroida. III. Descrição Osteológica da escápula-corácóide de *Pareiasaurus americanus*. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 58: 379-385.  
 ARAÚJO D. C. F. 1986b. — Estudo do material Sul-Americano de Pareiasauroida. VI. Descrição Osteológica do propódio e epipódio dos membros anterior de *Pareiasaurus americanus*. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 58: 387-401.  
 ARAÚJO D. C. F. 1987. — Armadura osteodérmica de *Pareiasaurus americanus* Araújo, 1985 (Cotylosauria, Procolophonia, Pareiasauroida) do Permiano Superior do Rio Grande do Sul, Brasil. *Paula-Coutiana* 1: 11-16.  
 ARAÚJO D. C. F. 1989a. — Estudo do material Sul-Americano de Pareiasauroida. V. Descrição do pelvis de *Pareiasaurus americanus* Araújo, 1985. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 61: 285-294.  
 ARAÚJO D. C. F. 1989b. — Estudo do material Sul-Americano de Pareiasauroida. VI. Descrição do esqueleto axial de *Pareiasaurus americanus* Araújo, 1985. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 61: 295-309.  
 BATAILL B. 1989. — *Les Cynodontes : systématique, phylogénie, contexte biostratigraphique*. Volume 3 : *Biostratigraphie des couches continentales à Vertébrés tétrapodes, du Permien terminal au Trias inférieur*. Thèse de Doctorat d'État, Muséum national d'Histoire naturelle, Université Pierre et Marie Curie, Paris VI, France, 170 p.  
 BEHRENSMEYER A. K., DAMUTH J. D., DI MICHELE W. A., POTTS R., SUES H.-D. & WING S. L. (eds) 1992. — *Terrestrial Ecosystems Through Time. Evolutionary Paleocology of Terrestrial Plants and Animals*. University of Chicago Press, Chicago, 588 p.  
 BENTON M. J. 1985. — Classification and phylogeny of the diapsid reptiles. *Zoological Journal of the Linnean Society* 84: 97-164.

- BENTON M. J. & WALKER A. D. 1985. — Palaeoecology, taphonomy, and dating of Permo-Triassic reptiles from Elgin, North-East Scotland. *Palaeontology* 28 (2): 207-234.
- BENTON M. J. & SPENCER P. S. 1995. — *Fossil Reptiles from Great Britain*. Chapman & Hall, London, 386 p.
- BERMAN D. S., SUMIDA S. S. & LOMBARD R. E. 1992. — Reinterpretation of the temporal and occipital regions in *Diadectes* and the relationships of diadectomorphs. *Journal of Paleontology* 66 (3): 481-499.
- BERMAN D. S., REISZ R. R., MARTENS T. & HENRICI A. C. 2001. — A new species of *Dimetrodon* (Synapsida: Sphenacodontidae) from the Lower Permian of Germany records first occurrence of genus outside North America. *Canadian Journal of Earth Sciences* 38: 803-812.
- BOONSTRA L. D. 1932. — Pareiasaurian studies. Part VIII. The osteology and myology of the locomotor apparatus. Forelimb. *Annals of the South African Museum* 28: 437-503.
- BOONSTRA L. D. 1934a. — Pareiasaurian studies. Part IX. The cranial osteology. *Annals of the South African Museum* 31 (1): 1-38.
- BOONSTRA L. D. 1934b. — Pareiasaurian studies. Part X. The dermal armour. *Annals of the South African Museum* 31 (1): 39-48.
- BOONSTRA L. D. 1934c. — Pareiasaurian studies. Part XI. The vertebral column and ribs. *Annals of the South African Museum* 31 (1): 49-66.
- BOY J. A. & MARTENS T. 1991. — Ein neues captorhinomorphes Reptile aus dem thuringischen Rotliegend (Unter-Perm; Ost-Deutschland). *Paläontologische Zeitschrift* 65: 363-389.
- BRINK A. S. 1955. — On *Nanoparia* Broom. *Palaeontologia Africana* 3: 57-63.
- BROOM R. & ROBINSON J. T. 1948. — Two new cotylosaurian reptiles. *Annals of the Transvaal Museum* 21: 51-54.
- BROWN R. H. 1980. — Triassic rocks of Argana Valley, Southern Morocco, and their regional structural implications. *Bulletin of American Association of Petroleum Geologists* 64 (7): 988-1003.
- BYSTROW A. P. 1957. — [Le crâne des pareiasaures]. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta, Akademia Nauk SSSR* 68: 3-18 (en russe).
- CARROLL R. L. 1964. — The earliest reptiles. *Journal of the Linnean Society of London, Zoology* 45 (304): 61-83.
- CARROLL R. L. 1968. — The post-cranial skeleton of the Permian microsaure *Pantylus*. *Canadian Journal of Zoology* 46: 1175-1192.
- CARROLL R. L. 1969. — A Middle Pennsylvanian captorhinomorph, and the interrelationships of the primitive reptiles. *Journal of Paleontology* 43 (1): 151-171.
- CARROLL R. L. 1987. — *Vertebrate Paleontology and Evolution*. Freeman, New York, 698 p.
- CARROLL R. L. & LINDSAY W. 1985. — Cranial anatomy of the primitive reptile *Procolophon*. *Canadian Journal of Earth Sciences* 22: 1571-1587.
- CHENG Z.-W. 1980. — *Mesozoic Stratigraphy and Paleontology of the Shanxi-Gansu-Ningxia Basin*. Vol. 2. Publishing House of Geology, Beijing: 115-172, 180-188.
- CHENG Z.-W. 1981. — Permo-Triassic continental deposits and vertebrate fauna of China, in CRESSWELL M. M. & VELL P. (eds), *Gondwana five. Proceedings of the fifth International Gondwana Symposium, Wellington, 11-16 January 1980*. Balkema, Rotterdam: 65-70.
- CHUDINOV P. K. 1969. — [Sur la répartition stratigraphique des Vertébrés permien dans les régions est-européennes de l'URSS], in [Questions concernant la Géologie de l'Oural méridional et Povol'zhe]. Izdatel'stvo Saratovskogo Universiteta, Saratov: 96-105 (en russe).
- CHUDINOV P. K. 1983. — [Les thérapside anciens]. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademia Nauk SSSR* 202: 1-230 (en russe).
- CLARK J. & CARROLL R. L. 1973. — Romeriid reptiles from the Lower Permian. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard* 144 (5): 353-407.
- COLBERT E. H. 1946. — *Hypsognathus*, a Triassic reptile from New Jersey. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 86: 225-274.
- COLBERT E. H. & KITCHING J. W. 1975. — The Triassic Reptile *Procolophon* in Antarctica. *American Museum Novitates* 2566: 1-23.
- DAMIANI R. J. & MODESTO S. P. 2001. — The morphology of the pareiasaurian vomer. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 7: 423-434.
- DE BRAGA M. & REISZ R. R. 1996. — The Early Permian reptile *Acleistorhinus pteroticus* and its phylogenetic position. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16 (3): 384-395.
- DE BRAGA M. & RIEPPEL O. 1997. — Reptile phylogeny and the interrelationships of turtles. *Zoological Journal of the Linnean Society* 120: 281-354.
- DILKES D. & REISZ R. R. 1986. — The axial skeleton of the Early Permian reptile *Eocaptorhinus laticeps* (Williston). *Canadian Journal of Earth Sciences* 23: 1288-1296.
- DOWNS J. & SHUBIN N. 2001. — A new basal phytosaur from the Talaint, Morocco and biomechanical analysis of the phytosaur feeding apparatus. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21: 46A.
- DUFFAUD M. F., BRUN L. & PLANCHUT B. 1966. — Le bassin du sud-ouest Marocain, in REYRE D. (ed.), *Bassins sédimentaires du littoral africain*. Symposium New Delhi 1964. 1<sup>re</sup> partie : Littoral Atlantique. *Publications de l'Association des Services géologiques d'Afrique*, Paris: 5-25.
- DUTUIT J.-M. 1988. — *Diplocaulus minimus* n. sp. (Amphibia : Nectridea), lépospondyle de la formation d'Argana dans l'Atlas occidental marocain.

- Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris 307: 851-854.
- EFREMOV I. A. 1937. — [Nouveaux reptiles permien de l'URSS]. *Doklady Akademii Nauk SSSR* 19: 771-776 (en russe).
- EFREMOV I. A. 1940a. — Kurze Übersicht über die Formen der Perm- und Trias-Tetrapoden-Fauna der USSR. *Zentralblatt für Mineralogie, Geologie, und Paläontologie B* 1940: 372-383.
- EFREMOV I. A. 1940b. — Die Messen-Fauna der permischen Reptilien. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie, und Paläontologie B*, 84: 379-466.
- EFREMOV I. A. & V'YUSHKOV B. P. 1955. — [Catalogue des localités à vertébrés terrestres du Permien et du Trias dans les territoires de l'URSS]. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR* 46: 1-147 (en russe).
- EVANS S. E. 1986. — The braincase of *Prolacerta broomi* (Reptilia, Triassic). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 173: 181-200.
- EVANS S. E. 1987. — The braincase of *Youngina capensis* (Reptilia: Diapsida, Permian). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 4: 193-203.
- EVANS S. E. 1988. — The early history and relationships of the Diapsida, in BENTON M. J. (ed.), *The phylogeny and the classification of the tetrapods, vol. 1: Amphibians, reptiles, birds*. *Systematics Association Special Volume* 35A: 221-260.
- EVANS S. E. & HAUBOLD H. 1987. — A review of the Upper Permian genera *Coelurosauravus*, *Weigeltisaurus* and *Gracilisaurus* (Reptilia: Diapsida). *Zoological Journal of the Linnean Society of London* 90: 275-303.
- FINDLAY G. H. 1970. — Skin structure of small pareiasaurs. *Palaeontologia Africana* 13: 15-23.
- FRASER N. C. & SUES H.-D. (eds) 1994. — *In the Shadow of the Dinosaurs. Early Mesozoic Tetrapods*. Cambridge University Press, Cambridge, 435 p.
- GAFFNEY E. S. 1979. — Comparative cranial morphology of Recent and fossil turtles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 164: 65-376.
- GAFFNEY E. S. 1990. — The comparative osteology of the Triassic turtle *Proganochelys*. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 194: 1-263.
- GAFFNEY E. S. & KITCHING J. W. 1994. — The most ancient African turtle. *Nature* 369: 55-58.
- GAO K. 1983. — A new pareiasaur from Liulin, Shanxi. *Vertebrata Palasiatica* 21 (3): 193-203.
- GAO K. 1989. — Pareiasaurs from the Upper Permian of North China. *Canadian Journal of Earth Sciences* 26 (6): 1234-1240.
- GAUTHIER J. A., KLUGE A. G. & ROWE T. 1988a. — Amniote phylogeny and the importance of fossils. *Cladistics* 4: 105-109.
- GAUTHIER J. A., KLUGE A. G. & ROWE T. 1988b. — The early evolution of the Amniota, in BENTON M. J. (ed.), *The Phylogeny and Classification of Tetrapods*. Clarendon, Oxford: 103-155.
- GOW C. E. 1972. — The osteology and relationships of the Millerettidae (Reptilia: Cotylosauria). *Journal of Zoology, London* 167: 219-264.
- HANCOX P. J. & RUBIDGE B. S. 1997. — The role of fossils in interpreting the development of the Karoo basin. *Palaeontologia Africana* 33: 41-54.
- HARTMANN-WEINBERG A. 1933. — Die Evolution der Pareiasauriden. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR* 3: 3-66.
- HARTMANN-WEINBERG A. 1937. — Pareiasauriden als Leitfossilien. *Problemy Paleologii* 2/3: 649-712.
- HAUGHTON S. H. 1929. — Pareiasaurian studies. Part II. Notes on some Pareiasaurian brain-cases. *Annals of the South African Museum* 28 (3): 88-96.
- HAUGHTON S. H. & BOONSTRA L. D. 1929. — Pareiasaurian studies. Part I. An attempt at a classification of Pareiasauria based on skull features. *Annals of the South African Museum* 28 (3): 79-87.
- HAUGHTON S. H. & BOONSTRA L. D. 1930. — Pareiasaurian studies. Part VI. The osteology and myology of the locomotor apparatus. A- Hind limb. *Annals of the South African Museum* 28 (9): 297-367.
- HEATON M. J. 1979. — Cranial anatomy of primitive captorhinid reptiles from the Pennsylvanian and Early Permian of Oklahoma and Texas. *Bulletin of the Oklahoma Geological Survey* 127: 1-84.
- HEATON M. J. 1980. — The Cotylosauria: a reconsideration of a group of archaic tetrapods, in PANCHAN A. L. (ed.), *The terrestrial environment and the origin of land vertebrates*. *Systematics Association Special Volume*, 5, Academic Press, London; New York: 71-85.
- HEATON M. J. & REISZ R. R. 1986. — Phylogenetic relationships of captorhinomorph reptiles. *Canadian Journal of Earth Sciences* 23: 402-418.
- HUENE F. V. 1912. — Die cotylosaurier der Trias. *Palaeontographica* 59: 69-102.
- IVACHNENKO M. F. 1979. — [Procolophonina permien et triasiques de la Plateforme russe]. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta, Akademia Nauk SSSR* 164: 1-79 (en russe).
- IVACHNENKO M. F. 1987. — [Les parareptiles permien de l'URSS]. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta, Akademia Nauk SSSR* 223: 3-160 (en russe).
- JALIL N.-E. 1995. — Preliminary review of the Permian-Triassic vertebrates from the Argana Formation, Morocco, with particular reference to the presence of a ?Lower Permian captorhinid reptile. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15, suppl. 3, Abstract: 10A.
- JALIL N.-E. 1996. — Les vertébrés permien et triasiques de la Formation d'Argana (Haut Atlas occidental): liste faunique préliminaire et implications stratigraphiques, in MEDINA F. (ed.), *Le Permien et le Trias du Maroc: état des connaissances*. PUMAG, Marrakech: 227-250.

- JALIL N.-E. 1999. — Continental Permian and Triassic vertebrate localities from Algeria and Morocco and their stratigraphical correlations. *Journal of African Earth Sciences* 29 (1): 219-226.
- JALIL N.-E. & DUTUIT J. M. 1996. — Permian captothinid reptiles from the Argana Formation, Morocco. *Palaeontology* 39 (4): 907-918.
- KEMP T. S. 1974. — The braincase and associated structures of the cotylosaur reptile *Procolophon trigoniceps* Owen. *Annals of the South African Museum* 64: 11-26.
- KITCHING J. W. 1995. — Biostratigraphy of the *Dicynodon* Assemblage Zone, in RUBIDGE B. S. (ed.), *Biostratigraphy of the Beaufort Group (Karoo Supergroup)*. *South African Committee for Stratigraphy, Biostratigraphy Series* vol. 1: 29-34.
- LAURIN M. & REISZ R. R. 1995. — A reevaluation of early amniote phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society of London* 113: 165-223.
- LEE M. S. Y. 1993. — The origin of the turtle body plan: bridging a famous morphological gap. *Science* 261: 1716-1720.
- LEE M. S. Y. 1994. — *Evolutionary Morphology of Pareiasaurs*. Ph.D. thesis, University of Cambridge, UK.
- LEE M. S. Y. 1995. — Historical burden in systematics and the interrelationships of "parareptiles". *Biological Reviews* 70: 459-547.
- LEE M. S. Y. 1996a. — The homologies and early evolution of the shoulder girdle in turtles. *Proceedings of the Royal Society of London B* 263: 111-117.
- LEE M. S. Y. 1996b. — Correlated progression and the origin of turtles. *Nature* 379: 812-815.
- LEE M. S. Y. 1997a. — Reptile relationships turn turtle. *Nature* 389: 245-246.
- LEE M. S. Y. 1997b. — Taxonomic revision of pareiasaurian reptiles: implications for Permian terrestrial palaeoecology. *Modern Geology* 21: 231-298.
- LEE M. S. Y. 1997c. — Pareiasaur phylogeny and the origin of turtles. *Zoological Journal of the Linnean Society of London* 120: 197-280.
- LEE M. S. Y. 2000. — The Russian pareiasaurs, in BENTON M. J., SHISHKIN M. A., UNWIN D. M. & KUROCHKIN E. N. (eds), *The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia*. Cambridge University Press, Cambridge: 71-85.
- LEE M. S. Y., GOW C. E. & KITCHING J. W. 1997. — Anatomy and relationships of the pareiasaur *Pareiasuchus nasicornis* from the Upper Permian of Zambia. *Palaeontology* 40 (2): 307-335.
- LI J. & CHENG Z. 1995. — A new Late Permian vertebrate fauna from Dashankou, Gansu with comments on Permian and Triassic vertebrate assemblage zones of China, in SUN A. & WANG Y. (eds), *Sixth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota*, Short papers, China Ocean Press, Beijing: 33-37.
- LOMBARD R. E. & HETHERINGTON T. E. 1993. — Structural basis of hearing and sound transmission, in HANKEN J. & HALL B. K. (eds), *The skull*, vol. 3: *Functional and Evolutionary Mechanisms*. Chicago University Press, Chicago: 241-302.
- LOZOVSKY V. R. 1998. — The Permian-Triassic boundary in the continental series of Eurasia. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 143: 273-283.
- LUCAS S. P. 1998. — Toward a tetrapod biochronology of the Permian. *Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History and Science* 12: 71-91.
- MAXWELL W. D. 1991. — *The Pareiasaur Elginia from Elgin, Northeast Scotland, and the Late Permian Extinction Event*. Ph.D. Thesis, Queen's University, Belfast, Ireland.
- MEDINA F., TOURANI A., BENAOUISS N. & JALIL N.-E. 2000. — *Les Bassins d'Argana*. Livret-guide de la première journée de l'excursion AGP-GMPT, « Bassins Permians du Maroc », 17 p.
- MILNER A. R. 1993. — Biogeography of Paleozoic tetrapods, in LONG J. A. (ed.), *Paleozoic Vertebrate Biostratigraphy and Biogeography*. Belhaven Press, London: 324-353.
- MODESTO S. P. 1999. — Observations on the structure of the Early Permian reptile *Stereosternum tumidum* Cope. *Palaeontologia Africana* 35: 7-19.
- MODESTO S. P. 2000. — *Eunotosaurus africanus* and the Gondwana ancestry of anapsid reptiles. *Palaeontologia Africana* 36: 15-20.
- MODESTO S. P. & RYBCZYNSKI N. 2000. — The amniote fauna of the Russian Permian: implications for the Late Permian terrestrial vertebrate biogeography, in BENTON M. J., SHISHKIN M. A., UNWIN D. M. & KUROCHKIN E. N. (eds), *The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia*. Cambridge University Press, Cambridge: 17-34.
- OCHEV V. G. 1976. — [Les stades de l'histoire des tétrapodes permians et triasiques dans la partie européenne de l'URSS], in [Problèmes de stratigraphie et de paléontologie]. Izdatel'stvo Saratovskogo Universiteta, Saratov: 44-49 (en russe).
- OCHEV V. G., TVERDOKHLEBOVA G. I., MINIKH M. G. & MINIKH A. V. 1979. — [L'importance stratigraphique et paléontologique des vertébrés du Permien et du Trias dans la Plateforme est-européenne et la région Cis-Ouralienne]. Izdatel'stvo Saratovskogo Universiteta, Saratov, 158 p. (en russe).
- OLSEN P. E., KENT D. V., FOWELL S. J., SCHLISCHE R. W., WITHJACK M. O. & LETOURNEAU P. M. 2000. — Implications of a comparison of the stratigraphy and depositional environments of the Argana (Morocco) and Fundy (Nova Scotia, Canada) Permian-Jurassic basins, in OUJIDI M. & ET-TOUHAMI M. (eds), *Le Permien et le Trias du Maroc: Actes de la Première Réunion du Groupe marocain du Permien et du Trias*. Hilal Impression, Oujda: 165-183.
- OLSEN P. E., KENT D. V., FOWELL S. J., ET-TOUHAMI M., FOWELL S. J. & WITT B. 2002. — *Cyclicality, Time Scale, and Correlation of the Triassic and Early Jurassic Rift Strata of the Argana Basin, Morocco*.

- Troisième Réunion du Groupe marocain du Permien et du Trias, Casablanca, 18-20 avril 2002: 29-30.
- PADIAN K. (ed.) 1986. — *The Beginning of the Age of the Dinosaurs. Faunal Change across the Triassic-Jurassic boundary*. Cambridge University Press, Cambridge, 378 p.
- PARRINGTON F. R. 1962. — Les relations des cotylosaures diadectomorphes. *Colloques internationaux du Centre national de la Recherche scientifique* 104: 175-185.
- PARRISH J. M. 1993. — Phylogeny of the Crocodylotarsi, with particular reference to archosaurian and crurotarsan monophyly. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13: 287-308.
- REISZ R. R. 1981. — A diapsid reptile from the Pennsylvanian of Kansas. *Special Publication of the Museum of Natural History, University of Kansas* 7: 1-74.
- REISZ R. R. & LAURIN M. 2001. — The reptile *Macroleter*: first vertebrate evidence for correlation of Upper Permian continental strata of North America and Russia. *Geological Society of America Bulletin* 113 (9): 1229-1233.
- REISZ R. R. & SCOTT D. 2002. — *Owenetta kitchingorum*, sp. nov., a small parareptile (Procolophonina: Owenettidae) from the Lower Triassic of South Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22 (2): 244-256.
- REISZ R. R., BERMAN D. S. & SCOTT D. 2001. — The skull of *Mesenosaurus romeri*, a small varanopseid (Synapsida: Eupelycosauria) from the Upper Permian of the Mezen River basin, Northern Russia. *Annals of the Carnegie Museum* 70 (2): 113-132.
- RIEPEL O. 1993. — Patterns of diversity of the reptilian skull, in HANKEN J. & HALL B. K. (eds), *The skull*, vol. 2: *Patterns of Structural and Systematic Diversity*. University of Chicago Press, Chicago: 344-390.
- RIEPEL O. 1994. — Osteology of *Simosaurus gaillardoti*, and the phylogenetic interrelationships of stem-group Sauropterygia. *Fieldiana: Geology* N.S. 28: 1-85.
- RIEPEL O. & REISZ R. R. 1999. — The origin and early evolution of turtles. *Annual Reviews Ecology and Systematics* 30: 1-22.
- RIETH A. VON 1932. — Schädelstacheln als Grabwerkzeuge bei fossilen und rezenten Reptilien. *Paläontologische Zeitschrift* 14: 182-193.
- ROMER A. S. 1956. — *The Osteology of Reptiles*. University of Chicago Press, Chicago, 772 p.
- ROUGIER G. W., DE LA FUENTE M. S. & ARCUCCIA A. B. 1994. — Late Triassic turtles from South America. *Science* 268: 855-858.
- ROUGIER G. W., DE LA FUENTE M. S. & ARCUCCIA A. B. 1995. — Late Triassic turtles from South America. *Science* 268: 855-858.
- ROWE T. 1980. — The morphology, affinities and age of the dicynodont reptile *Geikia elginensis*, in JACOBS L. (ed.), *Aspects of Vertebrate History*. Museum of Northern Arizona Press, Flagstaff: 269-294.
- RUBIDGE B. S. (ed.) 1995. — Biostratigraphy of the Beaufort Group (Karoo Supergroup). *South African Committee for Stratigraphy, Biostratigraphic Series* vol. 1: 1-46.
- RUBIDGE B. S., JOHNSON M. R., KITCHING J. W., SMITH R. M. H., KEYSER A. W. & GROENEWALD G. H. 1995. — An introduction to the biozonation of the Beaufort Group, in RUBIDGE B. S. (ed.), Biostratigraphy of the Beaufort Group (Karoo Supergroup). *South African Committee for Stratigraphy, Biostratigraphic Series* vol. 1: 1-46.
- SÄVE-SÖDERBERGH G. 1946. — On the fossa hypophyseos and the attachment of the retractor bulbi group in *Sphenodon*, *Varanus* and *Lacerta*. *Arkiv för Zoologi* 38A, 11: 1-24.
- SEELEY H. G. 1892. — Researches on the structure, organization, and classification of the fossil Reptilia. Further observations on *Pareiasaurus*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* B 183: 311-370.
- SHISHKIN M. A., OCHEV V. G., LOZOVSKII V. R. & NOVIKOV I. V. 2000. — Tetrapod biostratigraphy of the Triassic of Eastern Europ, in BENTON M. J., SHISHKIN M. A., UNWIN E. N. & KUROCHKIN E. N. (eds), *The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia*. Cambridge University Press, Cambridge: 120-139.
- SIDOR C. A., BLACKBURN D. C. & GADO B. 2003. — The vertebrate fauna of the Upper Permian of Niger – II, Preliminary description of a new pareiasaur. *Palaeontologia Africana* 39: 45-52.
- SMITH R. M. H. & KEYSER A. W. 1995a. — Biostratigraphy of the *Tapinocephalus* Assemblage Zone, in RUBIDGE B. S. (ed.), Biostratigraphy of the Beaufort Group (Karoo Supergroup). *South African Committee for Stratigraphy, Biostratigraphic Series* vol. 1: 8-12.
- SMITH R. M. H. & KEYSER A. W. 1995b. — Biostratigraphy of the *Pristerognathus* Assemblage Zone, in RUBIDGE B. S. (ed.), Biostratigraphy of the Beaufort Group (Karoo Supergroup). *South African Committee for Stratigraphy, Biostratigraphic Series* vol. 1: 13-17.
- SMITH R. M. H. & KEYSER A. W. 1995c. — Biostratigraphy of the *Tropidostoma* Assemblage Zone, in RUBIDGE B. S. (ed.), Biostratigraphy of the Beaufort Group (Karoo Supergroup). *South African Committee for Stratigraphy, Biostratigraphic Series* vol. 1: 18-22.
- SPENCER P. S. 1994. — *The Early Evolution of Amniota*. Ph. D. thesis, University of Bristol, Bristol, UK.
- SPENCER P. S. & LEE M. S. Y. 2000. — A juvenile *Elginia* and early growth in pareiasaurs. *Journal of Paleontology* 74 (6): 1191-1195.
- SUES H.-D. & MUNK W. 1996. — A remarkable assemblage of terrestrial tetrapods from the Zechstein (Upper Permian: Tatarian) near Korbach (north-

- western Hess). *Paläontologische Zeitschrift* 70 (1/2): 213-223.
- SUES H. D. & BAIRD D. 1998. — Procolophonidae (Reptilia: Parareptilia) from the Upper Triassic Wolfville Formation of Nova Scotia, Canada. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18 (3): 525-532.
- SUMIDA S. S. 1987. — Two different forms in the axial column of *Labidosaurus* (Captorhinomorpha: Captorhinidae). *Journal of Paleontology* 61 (1): 155-167.
- SUMIDA S. S. 1989. — The appendicular skeleton of the Early Permian genus *Labidosaurus* (Reptilia, Captorhinomorpha, Captorhinidae) and the hind limb musculature of captorhinid reptiles. *Journal of Vertebrate Paleontology* 9 (3): 295-313.
- SUMIDA S. S. 1990. — Vertebral morphology, alternation of neural spine height, and structure in Permian-Carboniferous tetrapods, and a reappraisal of primitive modes of terrestrial locomotion. *University of California Publications in Zoology* 122: 1-133.
- SUN A. 1980. — [Late Permian and Triassic terrestrial tetrapods of North China]. *Vertebrata Palasiatica* 18 (2): 100-110 (en chinois avec résumé en anglais).
- SUN A., LI J., YE X., DONG Z. & HOU L. 1992. — *The Chinese Fossil Reptiles and their Kins*. Science Press, Beijing, 260 p.
- SWOFFORD D. L. 1993. — *PAUP. Phylogenetic Analysis using Parsimony, Version 3.1*. Computer program distributed by the Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois.
- TIXERONT M. 1973. — Lithostratigraphie et minéralisations cuprifères et uranifères stratiformes, syn-génétiques et familières des formations détritiques permio-triasiques du couloir d'Argana, Haut-Atlas occidental (Maroc). *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc* 33 (249): 147-177.
- TIXERONT M. 1974. — Carte géologique et minéralisations du Couloir d'Argana. *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc*, vol. 205.
- THOMMASEN H. & CARROLL R. L. 1981. — *Broomia*, the oldest known Millerettid reptile. *Palaeontology* 24: 379-390.
- TOURANI A., LUND J. J., BENAOUISS N. & GAUPP R. 2000. — Stratigraphy of Triassic syn-rift deposition in Western Morocco. *Zentralblatt für Geologie und Paläontologie* 9-10: 1193-1215.
- WALKER A. D. 1973. — The age of the Cuttie's Hillock Sandstone (Permo-Triassic) of the Elgin area. *Scottish Journal of Geology* 9: 177-183.
- WATSON D. M. S. 1914a. — *Procolophon trigoniceps*, a cotylosaurian reptile from South Africa. *Proceedings of Zoological Society of London* 1914: 735-747.
- WATSON D. M. S. 1914b. — *Broomia perplexa*, gen. et sp. nov. A fossile reptile from South Africa. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1914: 995-1010.
- WATSON D. M. S. 1957. — On *Millerosaurus* and the early history of the sauropod reptiles. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Ser. B* 240: 325-400.
- WILD R. 1985. — Ein Schädelrest von *Parasaurus geinitzi* H. V. Meyer (Reptilia; Cotylosauria) aus dem Kupferschiefer (Permian) von Richelsdorf (Hessen). *Geologische Blätter für Nordost-Bayern* 34/35: 897-920.
- WILKINSON M., THORLEY J. & BENTON M. J. 1997. — Uncertain turtle relationships. *Nature* 387: 466.
- YOUNG C.-C. 1979. — [A new Late Permian fauna from the Tsiyuan, Henan]. *Vertebrata Palasiatica* 17 (2): 99-113 (en chinois avec résumé en anglais).
- YOUNG C.-C. & YEH H.-K. 1963. — [On a new pareiasaur from the Upper Permian of Shansi, China]. *Vertebrata Palasiatica* 7 (3): 195-212 (en chinois avec résumé en anglais).
- ZARDOYA R. & MEYER A. 1998. — Complete mitochondrial genome suggests diapsid affinities of turtles. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA* 95: 1426-14231.

Soumis le 17 octobre 2003;  
 accepté le 13 septembre 2004.

## ANNEXE 1

### Liste et codage argumenté des caractères.

1. Ptérygoïde et/ou épityroïde formant une articulation mobile avec le processus basiptyroïdien (0), articulation palatobasale fixe (1) (Lee 1997c : caractère 2 ; De Braga & Rieppel 1997 : caractère 72). Une articulation palatobasale mobile est l'état plésiomorphe pour les amniotes. Une articulation palatobasale fixe est l'un des caractères les plus distinctifs du crâne des tortues autres que *Proganochelys* (Gaffney 1979, 1990 ; Gaffney & Kitching 1994 ; Rougier *et al.* 1995). *Proganochelys* présente l'état primitif sur ce caractère (Gaffney 1990) et la fusion du ptérygoïde au neurocrâne pourrait avoir été acquise indépendamment par les tortues.

2. Absence d'ossification « pleurosphénoïdienne » (0), présence d'une ossification « pleurosphénoïdienne » au niveau de la région antérieure de la cavité crânienne comprise entre le parabasisphénoïde et le toit crânien (1) (Lee 1995, 1997c : respectivement caractères 10 et 3). Existe chez les pareiasaures et la tortue triasique *Proganochelys* (Gaffney 1990).

3. Paroi médiale du prootique ossifiée (1), paroi médiale du prootique non ossifiée (0) (Lee 1993, 1995, 1997c : respectivement caractères A6, 1 et 4 ; De Braga & Rieppel 1997 : caractère 68).

4. Exoccipital sans expansion latérale (0), présence d'une petite lame latérale sur l'exoccipital (1), lame latérale de l'exoccipital bien développée et s'étendant le long du processus paroccipital de l'opisthotique (2) (Lee 1993, 1995, 1997c : respectivement caractères A4, 2 et 5 ; Laurin & Reisz 1995 : caractère 64).

5. Processus paroccipital non suturé au squamosal et supratemporal (0), processus paroccipital de l'opisthotique élargi antéro-postérieurement et suturé aux lames ventrales des squamosal et supratemporal (1) (Lee 1993, 1995, 1997c : respectivement caractères A3, 4 et 6, modifiés ; De Braga & Rieppel 1997 : caractères 61 et 66, modifiés). Chez tous les pareiasaures, le processus paroccipital de l'opisthotique est élargi antéro-postérieurement et est orienté presque horizontalement. Son extrémité distale se projette dorsalement pour se suturer aux lames ventrales du supratemporal et du squamosal. Parmi les parareptiles, ce sont les tortues qui présentent l'état de caractère le plus proche des pareiasaures. Leur opisthotique est aussi suturé au toit crânien, mais cette suture ne se fait pas avec le supratemporal qui est réduit (*Proganochelys*) à absent (chez les autres tortues), elle se fait avec le squamosal et le carré.

Chez *Arganaceras* n. gen. (ARG 518, Figs 3 ; 9-11) les os du toit crânien et du neurocrâne sont désarticulés, mais comme chez les autres pareiasaures, le squamosal

et le supratemporal projettent des lames ventrales qui délimitent la zone de contact avec l'opisthotique. *Arganaceras* n. gen. se distingue des autres pareiasaures par la participation de l'os surnuméraire à cette lame ventrale. L'os surnuméraire d'*Arganaceras* n. gen. était probablement en contact avec le processus paroccipital de l'opisthotique.

6. Processus paroccipital droit et se projetant latéralement du neurocrâne (0), processus paroccipital de l'opisthotique se présentant sous la forme d'un U en vue occipitale (1) (Lee 1997c : caractère 7).

7. Fissure otique ventrale présente (0), fissure otique ventrale absente (1) (Lee 1993, 1995, 1997c : respectivement caractères A5, 5 et 8 ; De Braga & Rieppel 1997 : caractère 63).

8. Plancher de la boîte crânienne, formé par le parabasisphénoïde et le basioccipital, peu épais (0), plancher de la boîte crânienne très épais (1) (Lee 1995, 1997c : respectivement caractères 6 et 9).

9. Processus cultriforme relativement long, s'étendant sur plus de la moitié de la distance séparant l'extrémité antérieure du museau des tubercules basiptyroïdiens (0), processus cultriforme court, s'étendant sur moins du tiers de cette distance (1) (Lee 1993, 1995, 1997c : respectivement caractères C2, 7 et 10).

10. Extrémité antérieure du processus cultriforme pointue (0), extrémité antérieure du processus cultriforme obtuse (1) (Lee 1995, 1997c : respectivement caractères 8 et 11).

11. Corps du basisphénoïde fortement comprimé, donnant au basisphénoïde une forme de sablier en vue ventrale (0), corps du basisphénoïde robuste non comprimé latéralement (1) (Lee 1997c : caractère 12 ; De Braga & Rieppel 1997 : caractère 64).

12. Absence de tubercules sur la surface ventrale des processus basiptyroïdiens (0), présence de tubercules sur la surface ventrale du neurocrâne juste en arrière des processus basiptyroïdiens (1) (Lee 1997c : caractère 13).

13. Absence de bosse centrale sur la surface ventrale du basioccipital (0), présence d'une bosse centrale sur la surface ventrale du basioccipital (1). Une bosse centrale sur le basioccipital est absente chez les Nycteroleteridae, les Nyctiphruetidae, *Owenetta*, les Procolophonidae, les Lanthanosuchidae, les tortues et chez tous les pareiasaures autres que *Scutosaurus karpinskii* et *Arganaceras* n. gen. Une bosse centrale sur la face ventrale du basioccipital a été considérée comme une autapomorphie de *Scutosaurus* (Lee 1997b), mais

elle est désormais partagée avec *Arganaceras* n. gen. (tub.m, Fig. 23B).

14. Tubercules basaux hémisphériques absents (0), tubercules basaux hémisphériques présents (1) (Lee 1995, 1997c : respectivement caractères 9 et 14).

15. Tubercules basaux situés postérieurement, plus proches du condyle basioccipital que des processus basiptérygoïdiens (0), tubercules basaux en position antérieure ou à mi-distance entre les processus basiptérygoïdiens et le condyle occipital (1) (Lee 1997c : caractère 15).

16. Choanes situées en position latérale, avec des bords latéraux bordés par les maxillaires et, de ce fait, divergent postérieurement (0), choanes parallèles, en position plus médiale et délimitées postérolatéralement par les palatins (1), choanes en position encore plus médiale, avec des bords latéraux formés sur plus de 50 % de leur longueur par les palatins, les bords médiaux étant formés presque exclusivement par les vomers (2) (Lee 1993, 1995, 1997c : respectivement caractères A1, 11 et 16 modifiés ; Laurin & Reisz 1995 : caractère 40 ; De Braga & Rieppel 1997 : caractère 8).

17. Absence de l'expansion latérale du vomer (0), présence de l'expansion latérale du vomer donnant à la narine interne un aspect réniforme (1) (modifié de Damiani & Modesto 2001). De tous les parareptiles, seuls les pareiasaures présentent une expansion latérale du vomer donnant à la narine interne un aspect réniforme. Dans leur description d'un vomer droit isolé d'un pareiasaure indéterminé de la Zone à Assemblage faunique à *Tropidostoma* d'Afrique du Sud, Damiani & Modesto (2001) mettent en évidence un certain nombre de caractères propres à ce vomer et les considèrent comme des autapomorphies des pareiasaures. Les détails anatomiques de ce vomer sont importants, néanmoins, une meilleure connaissance de la distribution de ces caractères au sein des parareptiles et au sein des pareiasaures serait nécessaire avant d'en tirer des conclusions systématiques.

18. *Foramen palatinum posterius* de petite taille ou absent et délimité par les os du toit crânien (0), *foramen palatinum posterius* de grande taille, situé médialement et délimité par le palatin et l'ectoptérygoïde, sans participation des os du toit crânien (1) (Lee 1993, 1995, 1997c : respectivement caractères A2, 12 et 17 modifiés ; Laurin & Reisz 1995 : caractère 41 modifié ; De Braga & Reisz 1996 : caractère 74 modifié). L'état dérivé de ce caractère distingue les pareiasaures. Les tortues triasiques *Proganochelys* et *Palaeochersis* présentent l'état le plus proche de celui des pareiasaures. Elles ont un *foramen palatinum posterius* médial, de grande taille et non bordé par les os du toit crânien. Mais contrairement aux pareiasaures, ce foramen est bordé chez *Proganochelys* par le palatin et le ptérygoïde, l'ectoptérygoïde étant absent (Gaffney

1990 ; Rougier *et al.* 1994). *Australochelys*, tortue primitive du Jurassique inférieur d'Afrique du Sud, possède également un foramen médial de grande taille, mais, contrairement à *Proganochelys* et aux pareiasaures, ce foramen est bordé par les os du toit crânien (le maxillaire et le jugal), comme c'est le cas chez les autres amniotes basaux (Gaffney & Kitching 1994). Par ailleurs, une participation des os du toit crânien au contour du *foramen palatinum posterius* est l'état plésiomorphe pour les tortues Casichelydia (Gaffney 1990). Admettre, comme le fait Lee (1993, 1995, 1997c), que *Proganochelys* présente l'état plésiomorphe des tortues pour ce caractère serait aussi admettre qu'il y a eu réversion sur ce caractère chez *Australochelys* et les Casichelydia plésiomorphes. Les tortues sont ici codées « ? » pour ce caractère.

Chez les diapsides, la fenêtre sous-orbitaire est orientée longitudinalement et est bordée latéralement par les os du toit crânien (Reisz 1981 ; Benton 1985 ; Evans 1988). Chez les squamates, le bord antérolatéral de cette fenêtre est constitué par le palatin, mais les os contribuant au reste de son contour sont variables, avec participation de l'ectoptérygoïde, du ptérygoïde, du maxillaire et du jugal (Gaffney 1990). Chez les autres eureptiles et parareptiles, cette fenêtre, quand elle existe, est de petite taille et bordée latéralement par les os du dermocrâne (Carroll 1969 ; Clark & Carroll 1973 ; Heaton 1979 ; Ivachnenko 1979, 1987 ; Carroll & Lindsay 1985 ; De Braga & Rieppel 1997). La distribution de ce caractère est ambiguë pour les amniotes basaux. Admettre comme Gaffney (1990), Laurin & Reisz (1995) et De Braga & Rieppel (1997) que le *foramen palatinum posterius* des parareptiles est l'homologue de la fenêtre sous-orbitaire des eureptiles serait aussi admettre que cette fenêtre est une synapomorphie des Reptilia (Parareptilia et Eureptilia), qui aurait disparu, par réversion, chez les taxons qui en sont dépourvus, comme c'est le cas par exemple de l'eureptile *Paleothyris*, des sauroptérygiens et des parareptiles millerettidés et lanthanosuchidés. Nous retons pour notre analyse que de tous les parareptiles, seuls les pareiasaures sont pourvus d'un *foramen palatinum posterius* de taille relativement grande et compris entre le palatin et l'ectoptérygoïde.

19. Présence d'un foramen prépalatin médial délimité par les prémaxillaires et les vomers (0), absence du foramen prépalatin médial (1). Ce foramen existe chez les pareiasaures et la tortue triasique *Proganochelys* (Gaffney 1990). Les millerettidés, *Nycteroleter*, *Nyctiphruetus*, *Acleistorhinus*, *Lanthanosuchus*, *Macroleter*, *Owenetta* et *Procolophon* sont dépourvus d'un tel foramen (Gow 1972 ; Carroll & Lindsay 1985 ; Ivachnenko 1987 ; Lee 1995, 1997c ; De Braga & Reisz 1996 ; Reisz & Scott 2002). Les tortues autres que *Proganochelys* sont pourvues d'une paire de foramens s'ouvrant au niveau ou à proximité de la zone de suture prémaxillaires-vomers (Gaffney 1990). Il est à noter que de toutes les tortues, seule *Proganochelys*

possède encore des vomers pairs, ce qui est l'état plésiomorphe, par rapport à l'état dérivé, les vomers fusionnés des autres tortues.

20. Fenêtre interptérygoïdienne en forme d'un V allongé antérieurement (0), fenêtre interptérygoïdienne avec un bord antérieur en forme de U (1), ptérygoïdes suturés sur toute leur longueur et fermant la fenêtre interptérygoïdienne (2) (Lee 1997c : caractère 18 ; De Braga & Rieppel 1997 : caractère 73).

21. Lame transversale du ptérygoïde de grande taille et dirigée latéralement (0), lame transversale du ptérygoïde réduite, dirigée vers l'avant et sans contact avec la joue (1) (Lee 1993, 1995, 1997c : respectivement caractères A7, 13 et 19 ; De Braga & Rieppel 1997 : caractère 80 modifié). Chez les formes généralisées de parareptiles, la lame transversale du ptérygoïde est large, elle se projette latéralement et, chez certaines formes, elle arrive presque au niveau de la joue, comme c'est le cas chez *Nyctiphruetus* et *Owenetta*. Chez ce dernier l'expansion distale du ptérygoïde n'est séparée de la joue que par le *foramen palatinum posterius* (Reisz & Scott 2002). Les tortues sont dépourvues d'ectoptérygoïde (perdu ou fusionné au ptérygoïde). De ce fait, l'aile latérale du ptérygoïde s'étend jusqu'à toucher la joue (Gaffney 1990). Toutefois, la branche latérale de leur ptérygoïde est orientée vers l'avant, comme chez les pareiasaures, et non latéralement comme c'est le cas des formes présentant l'état présumé plésiomorphe de ce caractère.

22. Lame transversale du ptérygoïde s'étendant ventralement au-dessous du niveau des crêtes alvéolaires (0), lame transversale du ptérygoïde orientée plutôt horizontalement que ventralement et portant le niveau ventral du palais au-dessus du niveau des crêtes alvéolaires (1) (Lee 1993, 1993, 1997c : respectivement caractères A9, 14, 20).

23. Supraoccipital large et sans contact longitudinal avec le post-pariétal (0), supraoccipital haut et étroit, formant sur toute sa longueur, un solide pilier suturé à une projection ventrale du post-pariétal (1) (Lee 1993, 1995, 1997c : respectivement caractères A8, 3 et 21 modifiés). L'état dérivé de ce caractère existe chez les pareiasaures. Une suture longitudinale entre le supraoccipital et le dermocrâne existe aussi chez les tortues, mais contrairement à ce qui existe chez les pareiasaures, cette suture se fait avec le pariétal et non avec le post-pariétal, absent chez les tortues.

24. Stapes massif (0), stapes fin (1). *Owenetta*, les Procolophonidae et les tortues ont un stapes fin (Lee 1995, 1997c). En mentionnant un stapes mal conservé et mal préparé sur un crâne de *Scutosaurus*, Lee (1995) a supposé que ce stapes est massif. Le matériel disponible d'*Arganaceras* n. gen. nous a permis de décrire et figurer pour la première fois un stapes de pareiasaure (Fig. 26). Comme chez les procolophonidés et les tortues, le stapes d'*Arganaceras* n. gen. est fin.

25. Narines externes arrondies et/ou de petite taille (0), narines externes très allongées antéropostérieurement (1) (Lee 1995, 1997c : respectivement caractères 16 et 23).

26. Processus dorsal du prémaxillaire orienté presque dorsalement donnant au museau un aspect obtus en vue latérale (0), processus dorsal du prémaxillaire séparant les deux narines externes orienté postérodorsalement donnant au museau un aspect pointu en vue latérale (1) (Lee 1997c : caractère 24).

27. Bosse du maxillaire absente ou faiblement développée, ne se différenciant pas nettement du reste de l'ornementation dermique (0), présence d'une bosse proéminente et bien développée sur le maxillaire juste en arrière de la narine externe (1) (Lee 1997c : caractère 25 ; De Braga & Rieppel 1997 : caractère 12). Les maxillaires conservés d'*Arganaceras* n. gen. ont une surface latérale lisse (Fig. 12), or le spécimen étudié est juvénile à sub-adulte et il a été montré que l'ornementation dermique du maxillaire des formes juvéniles des pareiasaures est effacée (Lee *et al.* 1997). *Arganaceras* n. gen. n'étant représenté que par un individu juvénile, ce caractère est codé comme inconnu pour ce taxon.

28. Expansion dorsale du maxillaire réduite, n'arrivant pas au nasal, et contribution du lacrymal au contour de l'orbite (0), grande expansion antérodorsale du maxillaire excluant le lacrymal du rebord de la narine externe (1) (Laurin & Reisz 1995 : caractère 19 ; Lee 1997c : caractère 26 ; De Braga & Rieppel 1997 : caractère 17 modifié). Laurin & Reisz (1995) supposent qu'un processus dorsal du maxillaire en avant de l'orbite caractérise les pareiasaures, alors qu'un processus plus prononcé allant jusqu'à toucher le nasal pourrait être une synapomorphie du clade procolophonidés-tortues. Lee (1997c), De Braga & Reisz (1996) et De Braga & Rieppel (1997) ont discuté la distribution de ce caractère et ont montré qu'un processus antérodorsal du maxillaire est une synapomorphie acquise au sein du clade des parareptiles. Les pareiasaures auraient perdu, par réversion, le contact maxillaire-nasal. Les eureptiles et les synapsides auraient acquis indépendamment un maxillaire avec une grande expansion antérodorsale excluant le lacrymal du contour de la narine externe (Carroll 1987 ; Lee 1995 ; Reisz *et al.* 2001).

29. Maxillaire largement ou totalement exclu du rebord de l'orbite (0), maxillaire contribuant largement au contour de l'orbite (1) (Lee 1995, 1997c ; respectivement caractères 21 et 28 modifiés). Chez les milleretidés l'état de ce caractère est variable : chez *Millerosaurus pricei*, le maxillaire contribue largement au contour de l'orbite (Watson 1957), alors que chez *Milleretta rubidgei* il est presque exclu du contour de l'orbite (Gow 1972). Chez les amniotes primitifs autres que les parareptiles, le maxillaire est exclu du rebord de l'orbite par un contact lacrymal-jugal

(Heaton 1979 ; Reisz 1981 ; Carroll & Lindsay 1985 ; Heaton & Reisz 1986 ; Lee 1995, 1997c). C'est cet état de caractère qui se retrouve chez *Acleistorhinus*, les lanthanosuchidés, les pareiasaures, les procolophonoides généralisés (*Owenetta* et *Barasaurus*), les procolophonidés et la tortue primitive *Proganochelys* (Ivachnenko 1987 ; Gaffney 1990 ; Lee 1995, 1997b, 1997c ; De Braga & Reisz 1996). Le maxillaire contribue largement au contour de l'orbite chez les nyctiphruetidés, les nycteroleteridés et *Macroleter* (Heaton 1980 ; Ivachnenko 1987 ; Lee 1995, 1997c). L'exclusion complète ou partielle du maxillaire au contour de l'orbite pourrait être l'état plésiomorphe des para-reptiles.

30. Absence de saillie sur le contrefort pré-orbitaire du préfrontal (0), contrefort pré-orbitaire du préfrontal avec une saillie proéminente dirigée postérieurement (1) (Lee 1995, 1997c ; respectivement caractères 22 et 29).

31. Partie antérieure du museau plus large que haute (0), partie antérieure du museau aussi haute que large (1) (Lee 1997c ; caractère 30).

32. Post-frontal sous forme d'une longue baguette osseuse contribuant largement au bord de l'orbite (0), post-frontal élargi transversalement et ne contribuant que faiblement au bord de l'orbite (1) (Lee 1995, 1997c ; respectivement caractère 25 et 31).

33. Orbites régulièrement arrondies et sans élargissement postérieur (0), élargissement (« émargination ») postérieure des orbites (1) (Lee 1995, 1997c ; respectivement caractères 23 et 32).

34. Foramen pinéal situé au milieu de la suture inter-pariétale (0), foramen pinéal situé postérieurement, proche ou au niveau de la suture pariétal-postpariétal (1) (Lee 1995, 1997c ; respectivement caractères 17 et 33).

35. Foramen pinéal situé au milieu de la suture inter-pariétale (0), foramen pinéal situé antérieurement, à proximité de la suture frontal-pariétal (1) (Lee 1993, 1995, 1997c ; respectivement caractères C2, 18 et 34 ; Laurin & Reisz : caractère 3).

36. Post-frontal largement séparé du supratemporal (0), post-frontal s'étendant postérieurement jusqu'à toucher le supratemporal (1) (Lee 1995, 1997c ; respectivement caractères 19 et 35).

37. Absence d'os surnuméraires dans la région temporale du crâne entre le postpariétal et le supratemporal (0), présence de petites ossifications au niveau de la région temporale du crâne entre le postpariétal et le supratemporal (1), os surnuméraires de la région temporale du crâne développés, s'étendant postérieurement au-delà des postpariétaux (2) (Lee 1997c ; caractère 36 modifié).

38. Os surnuméraires absents ou, quand ils sont présents, ne se touchant pas postérieurement (0), os surnuméraires très développés, se touchant postérieurement et excluant les postpariétaux du rebord postérieur du toit crânien (1).

39. Postpariétaux de grande taille (0), postpariétaux réduits à de fines baguettes osseuses (1), postpariétaux absents (2) (Lee 1995, 1997c ; respectivement caractères 20 et 37).

40. Postpariétaux pairs (0), postpariétaux fusionnés en un seul élément et bien exposés dorsalement (1) (Laurin & Reisz 1995 : caractère 4 et 5 modifiés ; Lee 1997c : caractère 38 ; De Braga & Rieppel 1997 : caractère 52 modifié). Laurin & Reisz (1995 : caractère 4) supposent que la présence d'un postpariétal médian est une autapomorphie des diadectomorphes, or les pareiasaures possèdent aussi un postpariétal médian mais ces derniers se distinguent par la position dorsale du postpariétal. Ce caractère ne s'applique pas aux taxons qui ont perdu leurs postpariétaux. Ces derniers seront codés « ? » pour ce caractère.

41. Bord postérieur du toit crânien régulier, sans projection médiane des postpariétaux (0), postpariétaux formant une saillie médiane en arrière du toit crânien (1) (Lee 1995, 1997c ; respectivement caractères 31 et 39).

42. Lame occipitale des pariétaux absente (0), présence d'une lame occipitale formée par les pariétaux (1) (Lee 1995, 1997c ; respectivement caractères 30 et 40).

43. Table crânienne et joue formant un angle distinct, particulièrement en arrière des orbites (0), partie post-orbitaire de la table crânienne arrondie, sans séparation nette entre le toit crânien et la joue (1) (Lee 1997c : caractère 41).

44. Absence d'émargination ventrale de la joue (0), présence d'une émargination ventrale au niveau de la joue, bordée par le quadratojugal et le jugal (1) (Lee 1995, 1997c ; respectivement caractère 26 et 42).

45. Émargination temporale absente ou peu profonde (0), présence d'une émargination temporale, sur le bord postérieur de la joue, bordée par le quadratojugal et le squamosal (1) (Lee 1995, 1997c ; respectivement caractères 29 et 43). Les millerettidés, les nycteroleteridés, *Nyctiphruetus*, *Owenetta*, *Barasaurus*, les procolophonidés et les tortues possèdent une émargination sur le bord postérieur de la joue, délimitée par le quadratojugal et le squamosal. La présence d'une telle émargination laisse apparaître, en vue latérale, une portion du rameau dorsal du carré. Une telle émargination est absente chez *Sclerosaurus*, les lanthanosuchidés et les pareiasaures.

46. Absence de collerette jugale, le bord ventral de la joue étant en continuité avec le bord ventral du maxillaire (0), présence d'une collerette jugale s'étendant

ventrolatéralement en dessous du niveau des dents maxillaires (1), collerette jugale très développée formant avec le bord ventral du maxillaire un angle inférieur ou égal à 140° (2) (Lee 1997c : caractère 45). Certains procolophonidés ont une collerette jugale bien développée (Lee 1997c ; Sues & Baird 1998), mais comme les procolophonoïdes et procolophonidés généralisés (*Barasaurus*, *Owenetta*, *Tichvinskia* et *Procolophon*) ne possèdent pas de quadratojugal bien développé, il est probable que l'état dérivé de ce caractère soit apparu indépendamment au sein des procolophonidés.

Les caractères 31 et 33 de Laurin & Reisz (1995 : émargination temporale visible en vue postérieure seulement ; et bord ventral de la région postorbitaire du dermo-crâne convexe) sont liés au développement de la collerette jugale. Ces caractères sont écartés de notre liste.

47. Absence d'ornementation sur les bords de la joue (0), présence d'ornementation de la joue, sous forme de larges bosses arrondies et basses (1), bosses des joues formées de tubercules bien individualisés et bien développés (2), bosses des joues proéminentes et se présentant sous la forme de cornes coniques et pointues (3) (Lee 1995, 1997c : respectivement caractères 27 et 46 modifiés ; De Braga & Rieppel 1997 : caractère 43). Certains procolophonidés possèdent un quadratojugal dont les bords sont ornementés, mais comme les procolophonoïdes et procolophonidés généralisés possèdent un quadratojugal non-ornementé, il est probable que cette apomorphie est apparue indépendamment chez les procolophonidés (Lee 1997c ; Sues & Baird 1998).

48. Bord ventral du quadratojugal régulier, sans ornementation ; même lorsqu'elle est présente, celle-ci est cantonnée au bord postérieur du quadratojugal (0), bosses de l'ornementation dermique présentes aussi bien sur le bord ventral que postérieur du quadratojugal (1) (Lee 1997c : caractère 47).

49. Frontaux contribuant au contour de l'orbite (0), frontaux exclus du contour orbitaire par un contact préfrontal-post-frontal (1) (Laurin & Reisz 1995 : caractère 2 ; Lee 1997c : caractère 48, modifié ; De Braga & Rieppel 1997 : caractère 22). La distribution de ce caractère n'est pas sans ambiguïté chez les tortues. Chez la tortue triasique *Proganocheilus*, le frontal est exclu du bord de l'orbite, néanmoins, chez ce taxon comme chez toutes les tortues, les post- et préfrontaux sont remplacés par une seule ossification. L'état de ce caractère n'est pas connu chez les tortues primitives *Australocheilus* et *Palaeocheilus*. Chez les cryptodiro-morphes basaux *Kayentachelys* et *Kallokibotion* la contribution du frontal au bord de l'orbite existe, bien que très réduite (Lee 1997c).

50. Frontaux étroits et longs, quatre fois plus longs que larges (0), frontaux courts, avec une longueur ne

dépassant pas deux fois leur largeur (1) (Lee 1995, 1997c : respectivement caractères 24 et 49 ; De Braga & Rieppel 1997 : caractère 26).

51. Absence d'ornementation avec des bosses centrales en forme de cornes pointues (0), ornementation dermique du crâne avec des bosses centrales en forme de cornes longues et pointues (1).

52. Spléniaux formant la portion ventrale de la symphyse mandibulaire (0), spléniaux exclus de la symphyse mandibulaire (1) (Lee 1997c : caractère 51). L'état de ce caractère est variable chez les millerettidés : *Broomia* (Thommasen & Carroll 1981 ; Lee 1997c) et *Millerosaurus* (Watson 1957) ont des spléniaux qui contribuent à la symphyse mandibulaire, alors que *Milleretta* (Gow 1972), a des spléniaux qui en sont exclus. Chez les parareptiles généralisés (*Nyctiphruetus* et les nycteroleteridés), *Owenetta*, les procolophonidés, les lanthanosuchidés et les tortues, les spléniaux sont exclus de la symphyse mandibulaire (Lee 1997c). Les pareiasaures, en revanche, possèdent des spléniaux qui contribuent à la symphyse mandibulaire. L'hypothèse la plus parcimonieuse pour la distribution de ce caractère est de considérer que l'exclusion des spléniaux de la symphyse mandibulaire est l'état plésiomorphe pour les parareptiles.

53. Surface ventrale de l'angulaire lisse et régulière sans bosse (0), présence d'une bosse basse et arrondie sur la surface ventrale de l'angulaire (1), bosse de la surface ventrale de l'angulaire bien développée et se présentant sous forme d'un tubercule proéminent et pointu (2) (Lee 1997c : caractère 52).

54. Processus rétroarticulaire de petite taille et arrondi postérieurement (0), processus rétroarticulaire long et pointu postérieurement (1) (Lee 1995, 1997c : respectivement caractères 32 et 53).

55. Processus rétroarticulaire sans projection dorsale et finissant postérieurement en pointe (0), petite projection dorsale au niveau de l'extrémité postérieure du processus rétroarticulaire (1) (Lee 1997c : caractère 54).

56. Absence d'extension latérale de l'articulaire, la surface latérale de ce dernier, habituellement couverte par le surangulaire, étant surtout étendue dorsalement (0), extension latérale de l'articulaire, la surface latérale de ce dernier étant étendue dorsolatéralement (1) (Laurin & Reisz 1995 : caractère 78). L'état dérivé de ce caractère existe chez les pareiasaures. Les tortues se caractérisent aussi par un élargissement latéral de la partie postérieure de la mandibule, mais cet élargissement est dû à l'extension latérale du surangulaire, et non de celle de l'articulaire. En outre, chez les tortues, le surangulaire contribue à la surface articulaire de la mandibule (Laurin & Reisz 1995).

57. Dents maxillaires orientées ventralement (0), dents maxillaires orientées ventromédialement (1) (Lee

1997c : caractère 27 modifié). Bien que les dents maxillaires d'*Arganaceras* n. gen. se projettent vers l'avant, ce qui est une autapomorphie de ce taxon, elles sont orientées ventralement, ce qui est l'état primitif chez les pareiasaures. *Arganaceras* n. gen. est donc codé (0) pour ce caractère.

58. Nombre de dents maxillaires supérieur ou égal à 20 (0), nombre de dents maxillaires inférieur ou égal à 18 (1) (Lee 1997c : caractère 55). Ces deux états de caractères se retrouvent chez les millerettidés (Watson 1957 ; Gow 1972 ; Lee 1997c), néanmoins un nombre de dents supérieur à 20 est l'état général chez les eureptiles basaux et les synapsides. Comme suggéré par Lee (1997c), nous considérons qu'un nombre de dents marginales supérieur ou égal à 20 est l'état plésiomorphe pour les parareptiles.

59. Dents marginales non étendues latéralement (0), dents marginales étendues latéralement (1) (Lee 1997c : caractère 57).

60. Dents non comprimées labio-lingualement (0), dents comprimées labio-lingualement, avec une couronne en forme de feuille allongée antéropostérieurement et pourvues de petites denticules sur leur bord externe (1), compression labio-linguale très prononcée, donnant aux dents marginales la forme d'un éventail (2) (Lee 1997c : caractère 58 modifié). Des dents présentant une telle morphologie indiquent une adaptation à un régime herbivore et sont connues chez divers groupes d'amniotes. On les retrouve chez les pelycosaures caseidés, les dinosaures prosauropodes et ornithischiens et les squamates iguanidés, mais parmi les parareptiles, seuls les pareiasaures présentent une telle morphologie dentaire.

61. Présence de trois cuspides centrales et de cuspides latérales (0), cuspides réparties de façon régulière le long du bord externe des dents (1) (Lee 1997c : caractère 61).

62. Dents maxillaires à contours réguliers et sans cuspides (0), présence de 7 cuspides sur chaque dent maxillaire (1), présence de 7 à 9 cuspides sur les dents maxillaires (2), présence de 9 à 11 cuspides sur les dents maxillaires (3), nombre de cuspides supérieur à 11 sur les dents maxillaires (4) (Lee 1997c : caractère 59).

63. Dents mandibulaires à contour régulier et sans cuspides (0), présence de 7 cuspides sur chaque dent mandibulaire (1), présence de 7 à 9 cuspides sur les dents mandibulaires (2), présence de 9 à 11 cuspides sur les dents mandibulaires (3), nombre de cuspides supérieur à 11 sur les dents mandibulaires (4) (Lee 1997c : caractère 60 modifié).

64. Surface linguale des dents mandibulaires sans crête (0), surface linguale des dents mandibulaires avec une large crête triangulaire large à sa base (1) (Lee 1997c : caractère 63).

65. Absence de cingulum sur la face linguale des dents marginales (0), présence d'un cingulum sur la face linguale des dents marginales, se présentant sous la forme d'une crête horizontale portant de petites cuspides (1) (Lee 1997c : caractère 64).

66. Présence de dents sur la lame transverse du ptérygoïde (0), lame transversale du ptérygoïde édentée (1) (Lee 1997c : caractère 65).

67. Rangées dentaires médiales du palais séparées l'une de l'autre et convergeant antérieurement (0), rangées dentaires médiales du palais parallèles et séparées l'une de l'autre (1) rangées dentaires médiales du palais parallèles et proches de l'axe médian du crâne (2) (Lee 1997c : caractère 66).

68. Plus de 20 vertèbres présacrées (0), 20 vertèbres présacrées (1), au plus 19 vertèbres présacrées (2) (Lee 1993, 1995, 1997c : respectivement caractères B1, 35 et 67 ; Laurin & Reisz 1995 : caractère 81 ; De Braga & Rieppel 1997 : caractère 97).

69. Pleurocentre atlasique et intercentre axial fusionnés (0), pleurocentre atlasique séparé de l'intercentre axial (1) (Laurin & Reisz 1995 : caractère 85). Excepté sur quelques individus, probablement des individus âgés, les pareiasaures ont un pleurocentre de l'atlas séparé de l'intercentre de l'axis (Boonstra 1934c). Chez les eureptiles *Eocaptorhinus* et *Paleothyris* le pleurocentre de l'atlas et l'intercentre de l'axis sont fusionnés (Heaton & Reisz 1986). Chez *Petrolacosaurus* ces deux éléments sont soudés et la ligne de suture qui persiste serait due à l'état juvénile des spécimens étudiés (Heaton & Reisz 1986). Chez les mésosaures, les procolophonidés et les tortues, le pleurocentre de l'atlas et l'intercentre de l'axis sont fusionnés (Carroll 1969 ; Sumida 1990 ; Laurin & Reisz 1995). Chez le parareptile *Macroleter*, le pleurocentre atlasique touche l'intercentre axial, mais ne fusionne pas avec ce dernier (Reisz comm. pers. 2003). Les pareiasaures auraient acquis cette apomorphie par réversion puisqu'ils partagent l'état primitif observé chez *Seymouria* (Sumida 1990) et probablement aussi les millerettidés (Gow 1972). Les diadectidés sont polymorphes pour ce caractère (Sumida 1990).

70. Vertèbres lombaires absentes (0), présence de vertèbres lombaires (1) (Lee 1995, 1997c : respectivement caractères 36 et 68).

71. Vertèbres sacrées au nombre de deux (0), vertèbres sacrées au nombre de trois (1), vertèbres sacrées au nombre de quatre (2), vertèbres sacrées au nombre de cinq (3) (Lee 1997c : caractère 93).

72. Côtes de la région du tronc étroites et séparées par un large espace intercostal (0), côtes de la région du tronc élargies antéropostérieurement et formant de larges plaques (1) (Lee 1997c : caractère 69).

73. Queue longue avec un nombre de vertèbres caudales supérieur à 25 (0), queue courte avec moins de 25 vertèbres caudales (1) (Lee 1997c : caractère 70).

74. Projections latérales proéminentes sur les vertèbres caudales les plus antérieures, généralement sur les cinq premières mais jamais au-delà des neuf premières vertèbres caudales (0), projections latérales proéminentes sur au moins les 14 premières vertèbres caudales (1) (Lee 1993, 1995, 1997c : respectivement caractères A10, 37 et 71 ; Laurin & Reisz 1995 : caractère 90 ; De Braga & Rieppel 1997 : caractère 110 modifié).

La distribution de ce caractère a été diversement interprétée par ces auteurs. Pour Lee (1993, 1995, 1997c), la présence de projections latérales proéminentes sur au moins les 14 premières caudales constitue un caractère dérivé partagé par les pareiasaures et les tortues, alors que pour Laurin & Reisz (1995) la présence de ces projections sur les 13 premières caudales est une synapomorphie du clade formé par les pareiasaures, les procolophonidés et les tortues. Enfin, pour De Braga & Rieppel (1997), des projections latérales bien développées sur les cinq premières caudales constituent une synapomorphie des procolophonidés et des pareiasaures, acquise indépendamment par les tortues.

La présence de l'état plésiomorphe pour ce caractère aussi bien chez les procolophonoides généralisés (*Owenetta* et *Barasaurus*), que chez les procolophonidés généralisés (Colbert & Kitching 1975 ; Ivachnenko 1987 ; Lee 1995, 1997c) laisse supposer que les procolophonidés ont acquis indépendamment l'état dérivé de ce caractère.

Seules 13 vertèbres caudales ont pu être préparées chez le *Pareiasauria* gen. et sp. indet. 1. Or la différence de taille entre le centrum le plus postérieur conservé sur le bloc ARG 510-2 et le centrum le plus antérieur sur le bloc ARG 510-3 (Fig. 35), laisse supposer qu'au moins une vertèbre caudale s'insérerait entre ces deux vertèbres. Les projections latérales étant proéminentes sur les 13 caudales disponibles, il est donc probable que ce pareiasaure marocain présente l'état dérivé pour ce caractère.

75. Projections latérales des vertèbres caudales en forme de L, leurs portions distales étant recourbées postérieurement parallèlement à l'axe du corps (0), projections latérales des vertèbres caudales presque droites et dirigées latéralement (1) (Lee 1997c : caractère 72 ; De Braga & Rieppel 1997 : caractère 111). Les eureptiles et les parareptiles généralisés autres que les millerettidés (*Nyctiphruretus*, *Owenetta*, *Barasaurus*), *Sclerosaurus* et les procolophonidés ont des projections latérales en forme de L (Watson 1957 ; Lee 1997c). De Braga & Rieppel (1997) considèrent la présence de projections latérales des premières vertèbres caudales comme une autapomorphie des pareiasaures, or *Bradysaurus baini* présente l'état plésiomorphe de ce caractère et c'est probablement

aussi le cas chez *Bradysaurus seeleyi* (Lee 1997c). Il est clair que des projections latérales des vertèbres caudales est un état dérivé qui apparaît au sein des pareiasaures.

76. Arcs hémaux s'insérant chacun entre deux vertèbres caudales (0), arcs hémaux s'articulant chacun à une vertèbre caudale par l'intermédiaire de facettes articulaires situées sur des projections postéroventrales des centra (1) (Lee 1993, 1995, 1997c : respectivement caractères A11, 39 et 73 ; Laurin & Reisz 1995 : caractère 91 ; De Braga & Rieppel 1997 : caractère 112). L'état dérivé de ce caractère est présent chez les pareiasaures mais existe aussi chez les mésosaures, les tortues et les mosasaures. Le *Pareiasauria* gen. et sp. indet. 1 présente l'état dérivé pour ce caractère. Les arcs hémaux s'insèrent directement sur des surfaces articulaires situées sur le bord postéro-ventral des centra. Ce caractère ne peut être observé chez le *Pareiasauria* gen. et sp. indet. 2.

77. Scapula dépourvue de processus acromial (0), présence d'un acromion sur le bord antérieur de la scapula (1) (Lee 1993, 1995, 1997c : respectivement caractères A12, 40 et 74 ; Laurin & Reisz 1995 : caractère 99 ; De Braga & Rieppel 1997 : caractère 118). Les tortues présentent également un acromion. Ce caractère et sa distribution ont été différemment interprétés. Pour Lee (1993, 1995, 1996a, b, 1997c), les acromions des pareiasaures et des tortues sont homologues et témoignent d'une étroite relation de parenté, alors que pour Laurin & Reisz (1995) et De Braga & Rieppel (1997, voir aussi Rieppel & Reisz 1999) ces structures ne sont pas homologues. Ces auteurs justifient leur hypothèse par des différences anatomiques entre l'acromion des pareiasaures et celui des tortues. Dans notre analyse nous retiendrons que chez tous les pareiasaures chez qui ce caractère peut être vérifié, l'acromion est toujours présent sur le bord antéro-latéral de la scapula et se présente sous la forme d'un processus comprimé latéralement. Les tortues seront codées « ? » pour ce caractère.

78. Plaque scapulaire basse, ayant une longueur inférieure à deux fois la longueur maximale du diamètre de la fosse glénoïde (0), plaque scapulaire haute, ayant au moins deux fois la longueur maximale du diamètre de la fosse glénoïde (1), plaque scapulaire encore plus haute, ayant plus de trois fois la longueur maximale du diamètre de la fosse glénoïde (2) (Lee 1993, 1995, 1997c : respectivement caractères B2, 41 et 75 ; Laurin & Reisz 1995 : caractère 96).

79. Plaque scapulaire à section transversale aplatie (0), plaque scapulaire à section transversale cylindrique (1) (Laurin & Reisz 1995 : caractère 95 ; Lee 1997c : caractère 76).

80. Bord dorsal du coracoïde postérieur, presque horizontal, faisant avec la plaque scapulaire un angle inférieur à 135° (0), bord dorsal du coracoïde postérieur orienté postéroventralement, formant avec le bord

postérieur de la plaque scapulaire un angle supérieur à  $135^\circ$  (1) (Lee 1997c : caractère 77).

81. Cleithrum présent (0), cleithrum absent (1) (Laurin & Reisz 1995 : caractère 94 ; De Braga & Rieppel 1997 : caractère 113 ; Lee 1997c : caractère 79).

82. Branches latérales de l'interclavicule non-étendues et interclavicule nettement plus longue que large (0), branches latérales de l'interclavicule très étendues, rendant cette dernière au moins aussi large que longue (1) (Lee 1995, 1997c : respectivement caractères 42 et 80).

83. Importante torsion de l'humérus, les extrémités proximale et distale faisant entre elles un angle supérieur à  $60^\circ$  (0), extrémités distale et proximale de l'humérus faisant entre elle un angle inférieur ou égal à  $45^\circ$  (1), extrémités proximale et distale de l'humérus presque dans le même plan ou faisant entre elles un angle inférieur à  $20^\circ$  (2) (Lee 1997c : caractère 81 ; De Braga & Rieppel 1997 : 123).

84. Ectépicondyle étendu, prenant la forme d'une lame rectangulaire se projetant loin en avant du condyle avec le radius (0), ectépicondyle étroit et arrondi (1) (Lee 1997c : caractère 82). L'ectépicondyle étroit et arrondi des millerettidés serait une autapomorphie de ces derniers, liée à la finesse de leur humérus.

85. Foramen ectépicondylien absent (0), foramen ectépicondylien présent (1) (Lee 1993, 1995, 1997c : respectivement caractères A13, 43 et 83 ; Laurin & Reisz 1995 : caractère 102 ; De Braga & Rieppel 1997 : caractère 127 modifié).

86. Entépicondyle en forme de large lame rectangulaire se projetant postérieurement en arrière du condyle radial (0), entépicondyle arrondi avec une expansion distale très réduite (1) (Lee 1997c : caractère 84).

87. Foramen entépicondylien présent et complètement fermé (0), présence d'un sillon entépicondylien (1), absence des foramen et sillon entépicondyliens (2) (Lee 1995 et 1997c : respectivement caractères 44 et 85).

88. Foramen entépicondylien bien exposé en vue dorsale (0), foramen entépicondylien situé sur le bord de l'entépicondyle et faiblement exposé en vue dorsale (1) (Lee 1997c : caractère 86).

89. Entépicondyle et ectépicondyle ne se projetant pas distalement (0), importante projection distale des entépicondyle et ectépicondyle, bien au-delà de la région intercondyloire, donnant à l'extrémité distale de l'humérus un aspect fourchu (1) (Lee 1997c : caractère 87).

90. Dépression intercondyloire sans crête transversale (0), présence d'une crête transversale sur la dépression intercondyloire ; cette crête se trouve sur le bord distal de la dépression intercondyloire et délimite dorsalement la surface articulaire avec l'ulna (1) (Lee 1997c : caractère 88).

91. Surface articulaire de l'humérus avec l'ulna se présentant sous la forme d'un sillon bordé postérieurement par une faible crête (0), présence d'un important tubercule portant la crête de l'articulation avec l'ulna (1) (Lee 1997c : caractère 89).

92. Surface articulaire de l'humérus avec le radius hémisphérique et entièrement localisée sur la surface ventrale de l'humérus (0), surface articulaire avec le radius en position terminale sur l'extrémité distale de l'humérus (1) (Lee 1997c : caractère 90).

93. Ulna avec un processus olécranien bien développé et une surface articulaire pour l'humérus orientée médialement (0), ulna avec un processus olécranien très réduit et une surface articulaire proximale en position terminale, alors que la surface articulaire pour l'humérus est en position ventrale (1) (Lee 1997c : caractère 91).

94. Formule phalangienne de la main non réduite (23453) (0), formule phalangienne de la main réduite à 23332 (1) (Lee 1993, 1995, 1997c : respectivement caractères B5, 45 et 92 ; Laurin & Reisz 1995 : caractère 106). L'état dérivé de ce caractère serait également présent chez *Sclerosaurus* (Lee 1997c). Selon Lee (1995), les tortues auraient primitivement une formule phalangienne réduite à 23333 ou 23332 (Lee 1995). Néanmoins, les formes les plus primitives de ce groupe, *Proganocheilus* et *Palaeochersis* ont une formule phalangienne de 22222 et 2222 ?, respectivement (Gaffney 1990 ; Rougier *et al.* 1995). Une formule phalangienne encore plus réduite que celle des pareiasaures pourrait être l'état plésiomorphe pour les tortues. Les tortues seront codées ici « ? » pour ce caractère.

95. Faible compression dorsoventrale des deuxième et troisième côtes sacrées (0), importante compression dorsoventrale des deuxième et troisième côtes sacrées, qui prennent ainsi un aspect de lames (1) (Lee 1997c : caractère 94).

96. *Crista sacralis* faiblement développée (0), *crista sacralis* de l'ilion bien développée (1) (Lee 1997c : caractère 95). La *crista sacralis* est une crête oblique sur la surface médiale de la plaque iliaque et qui correspond à la zone d'articulation avec la première côte sacrée.

97. Corps de l'ilion droit ou orienté postérodorsalement (0), corps de l'ilion incliné vers l'avant et faisant avec la verticale un angle supérieur à  $20^\circ$  (1), corps de l'ilion encore plus incliné vers l'avant et faisant avec la verticale un angle supérieur à  $45^\circ$  (2) (Lee 1997c : 96).

98. Plaque iliaque non étendue ou légèrement étendue antérieurement (0), plaque iliaque étendue antérieurement, bien au-delà du corps de l'ilion (1) (Lee 1997c : caractère 97).
99. Bord antéroventral de l'expansion antérieure de la plaque iliaque non recourbé et surface latérale de l'expansion antérieure de la plaque iliaque plate (0), bord antéroventral de l'expansion antérieure de la plaque iliaque légèrement recourbé, donnant à cette dernière une surface latérale concave (1), bord antéroventral de l'expansion antérieure de la plaque iliaque encore plus recourbé, donnant à cette dernière un aspect pointu et une surface latérale étroite (2) (Lee 1997c : caractère 98).
100. Important processus postérieur prolongeant la plaque iliaque vers l'arrière (0), processus postérieur de l'ilion fortement réduit (1) (Lee 1995, 1997c : respectivement caractères 48 et 99).
101. Contrefort supra-acétabulaire peu développé (0), important contrefort supra-acétabulaire (1) (Lee 1993, 1995, 1997c : respectivement caractères A16, 47, 100 ; Laurin & Reisz 1995 : caractère 109).
102. Acétabulum ayant un rebord antérieur régulier arrondi ou légèrement ovale (0), présence d'une encoche bien individualisée sur le bord antérieur de l'acétabulum (1) (Lee 1997c : caractère 101).
103. Plaque ventrale du pubis s'étendant antérieurement bien au-delà de l'acétabulum (0), expansion antérieure du pubis réduite, le bord antérieur du pubis étant presque au même niveau que le bord antérieur de l'acétabulum (1) (Lee 1997c : 102).
104. Symphyse pelvienne longue et fine (0), symphyse pelvienne courte et épaisse (1) (Lee 1997c : 103).
105. Bord antérieur du pubis régulier sans processus ventral (0), présence d'un processus orienté ventralement sur le bord antérieur du pubis (1) (Lee 1997c : caractère 104).
106. Bord antérieur du pubis sans protubérance médiale (0), présence d'une protubérance médiale sur le bord antérieur du pubis (1) (Lee 1997c : caractère 105).
107. Pas de courbure préaxiale de la tête du fémur (0), tête proximale du fémur légèrement courbée vers l'avant (1), forte courbure préaxiale de la tête proximale du fémur donnant à ce dernier l'aspect d'un boomerang en vues dorsale ou ventrale (2) (Lee 1997c : caractère 107).
108. Capitellum terminal sous forme d'une surface plate cantonnée à la tête du fémur (0), capitellum ayant la forme d'une surface courbe et empiétant significativement sur la surface dorsale de la tête fémorale (1) (Lee 1997c : caractère 108).
109. Bord postérieur du fémur sans trochanter major, ou grand trochanter (0), trochanter major formant un petit renflement sur le bord postérieur du fémur (1), trochanter major proéminent, se présentant sous la forme d'un renflement bien distinct sur le bord postérieur du fémur (2) (Lee 1993, 1995, 1997c : respectivement caractères A14, 50 et 109).
110. Trochanter major situé loin de l'extrémité proximale du fémur (0), trochanter major très proche de l'extrémité proximale de la tête fémorale et situé presque sous le capitellum (1) (Lee 1997c : caractère 110).
111. Lame postaxiale du fémur orientée postérieurement et légèrement ventralement, la fosse inter-trochantérique (fosse située entre le trochanter major et le trochanter interne ou petit trochanter) paraissant ainsi peu profonde (0), lame postaxiale du fémur se projetant presque ventralement et rendant profonde la fosse inter-trochantérique (1) (Lee 1997c : 111).
112. Lame postaxiale du fémur réduite et se limitant à la région proximale du fémur (0), lame postaxiale du fémur présente, s'étendant sur toute la longueur du fémur mais rétrécie en son milieu (1), lame postaxiale du fémur bien développée s'étendant sur toute la longueur du fémur, du trochanter major au condyle postaxial distal, et gardant la même largeur sur toute sa longueur (2) (Lee 1997c : caractère 112).
113. Trochanter interne (petit trochanter) situé sur la face ventrale, près du bord antérieur du corps du fémur, et non visible en vue dorsale (0), trochanter interne se projetant antérieurement au-delà du bord antérieur du corps du fémur et, de ce fait, visible en vue dorsale (1) (Lee 1997c : caractère 113).
114. Trochanter interne (petit trochanter) droit en vue ventrale (0), trochanter interne long et courbe dans sa partie proximale (avec un bord antérieur concave et un bord postérieur convexe) (1) (Lee 1997c : caractère 114). Les *Pareiasauria* gen. et sp. indet. 1 et 2 présentent l'état dérivé de ce caractère (Figs 43 ; 48). Le *Pareiasauria* gen. et sp. indet. 1 se distingue en outre par une autre courbure, sur la partie distale du petit trochanter, qui donne à ce dernier l'aspect d'un S (Fig. 43).
115. Crête cnémiale du tibia bien développée et proéminente (0), crête cnémiale du tibia très réduite et effacée (1) (Lee 1997c : caractère 115).
116. Astragale et calcanéum séparés (0), fusion de l'astragale et du calcanéum avec présence d'un foramen obturateur (1) (Lee 1993, 1995, 1997c : respectivement B6, 51 et 116 modifiés ; Laurin & Reisz 1995 : caractère 117 ; De Braga & Rieppel 1997 : caractère 149). Laurin & Reisz (1995) et De Braga & Rieppel (1997) ont considéré la fusion de l'astragale et du calcanéum comme un caractère dérivé partagé par les pareiasaures et les procolophonidés. Or les procolo-

phonoïdes généralisés (*Owenetta* et *Barasaurus*) et les procolophonidés basaux présentent l'état primitif pour ce caractère (Watson 1914a ; Lee 1995). La fusion de l'astragale et du calcanéum serait apparue indépendamment chez les procolophonidés. Les tortues ont également un astragale fusionné au calcanéum. Néanmoins, les tortues se distinguent des pareiasaures par l'absence du foramen obturateur (Rieppel & Reisz 1999). Dans notre analyse les tortues sont codées « ? » pour ce caractère.

117. Tarsiens distaux au nombre de cinq (0), tarsiens distaux au nombre de quatre (absence du 5<sup>e</sup> tarsien distal) (1) (Lee 1995, 1997c : respectivement caractères 52 et 117). Les millerettidés présentent ces deux états de caractères. Les tarsiens distaux sont au nombre de cinq chez *Broomia perplexa*, alors qu'ils sont au nombre de quatre chez *Milleropsis pricei* (Gow 1972 ; Thommasen & Carroll 1981).

118. Formule phalangienne du pied : 23454 ou 23453 (0), formule phalangienne du pied : 23343 (1) (Lee 1993, 1995, 1997c : respectivement caractères B7, 53 et 118 ; Laurin & Reisz 1995 : caractère 122 ; De Braga & Rieppel 1997 : caractère 161). Lee (1995) suppose qu'une formule phalangienne réduite à (23333) est l'état plésiomorphe pour les tortues or les formes les plus primitives, *Proganochelys* et *Palaeochersis*, ont une formule phalangienne encore plus réduite (respectivement 22222 et 2222 ?) (Gaffney 1990 ; Rougier *et al.* 1995). La formule phalangienne serait encore plus réduite primitivement chez les tortues qu'elle ne l'est chez les pareiasaures. Les tortues sont codées « ? » pour ce caractère.

119. Cinquième doigt du pied de grande taille et toujours plus long que le premier doigt du pied (0), cinquième doigt du pied réduit, plus fin et plus court que le premier doigt du pied (1) (Lee 1993, 1995, 1997c : respectivement caractères A15, 54, 119 ; Laurin & Reisz 1995 : caractère 120 ; De Braga & Rieppel 1997c : caractère 159).

120. Métapodes fins et presque deux fois plus longs que larges (0), métapodes très robustes, au moins aussi larges que longs (1) (Lee 1997c : caractère 120).

121. Phalanges non terminales fines et 50 % plus longues que larges (0), phalanges non terminales courtes, au moins aussi longues que larges (1), pha-

langes non terminales encore plus courtes et massives et étant deux fois plus larges que longues (2) (Lee 1995, 1997c : respectivement caractères 46 et 121).

122. Absence d'ostéodermes sur le corps (0), ostéodermes présents et formant une bande longitudinale juste au-dessus des vertèbres dorsales (1), ostéodermes sur toute la surface du corps y compris sur les flancs (2) (Lee 1997c : caractère 122 ; De Braga & Rieppel 1997 : caractère 165).

123. Surface dorsale des ostéodermes lisse, convexe et démunie de bosse centrale (0), présence d'une bosse centrale arrondie et bien individualisée sur chaque ostéoderme (1), bosse centrale des ostéodermes surmontée d'une épine conique (2) (Lee 1997c : caractère 123).

124. Surface externe des ostéodermes lisse et sans ornementation (0), ostéodermes ornements de crêtes irrégulièrement réparties, fines, droites et rayonnantes à partir de la bosse centrale (1), crêtes d'ornementation sur les ostéodermes moins nombreuses et plus larges (2) (Lee 1997c : caractère 124 ; De Braga & Rieppel 1997 : caractère 166).

125. Ostéodermes ronds et de petite taille, leurs dimensions ne dépassant jamais le diamètre des centra des vertèbres dorsales (0), ostéodermes de grande taille avec une longueur maximale égalant ou dépassant le diamètre des centra des vertèbres dorsales (1) (Lee 1997c : caractère 125).

126. Ostéodermes ne se touchant pas les uns les autres et séparés par un espace (0), ostéodermes densément répartis sur le corps de l'animal, pouvant se toucher les uns les autres mais ne présentant de contact articulaire ou sutural qu'au niveau de la région des ceintures (1), ostéodermes articulés ou suturés formant une armure dermique continue sur toute la surface dorsale du corps (2) (Lee 1997c : caractère 126 modifié).

127. Absence d'ostéodermes sur les membres (0), membres antérieurs et postérieurs recouverts par des ostéodermes coniques (1) (Lee 1997c : 127 ; De Braga & Rieppel 1997 : caractère 167).

128. Gastralies présentes (0), gastralies absentes (1) (Lee 1995, 1997c : respectivement caractères 56 et 128 ; De Braga & Rieppel 1997 : 168).

