

Bakalářská práce



Anna Shchutska

Přehled perm-triasových tetrapodů z oblasti pánve Ruhuhu

Review of Permian-Triassic Tetrapods from the Ruhuhu basin

Vedoucí bakalářské práce: [RNDr. Martin Mazuch, Ph.D.](#)

Studijní program: Geologie

Studijní obor: Praktická geobiologie

Praha 2022

Poděkování

Chtěla bych poděkovat vedoucímu mé bakalářské práce, doktoru Martinu Mazuchu, za trpělivost, pečlivost a pochopení. Děkuji taky garantu oboru Praktická geobiologie, docentce Katařině Holcové, za pomoc a rady během celé mé bakalářské výuky. Na závěr děkuji mým rodičům, bez kterých bych tady nebyla.

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně a výhradně s použitím citovaných pramenů, literatury a dalších odborných zdrojů.

V Praze dne

.....

Abstract

The Ruhuhu Basin in southwestern Tanzania is one of the northernmost parts of a group of Paleozoic-Mesozoic sedimentary basins. These areas are rich in tetrapod fossil material, part of which is also stored in the Chlupač Museum of Earth History. For their future processing, this review of the history of research and tetrapod taxa recorded so far was made, and the geological and the geological and stratigraphic situation in the area was also explained.

Key words

Permian, Triassic, Amniots, Tetrapods, Ruhuhu Basin, Tanzania.

Abstrakt

Pánev Ruhuhu v jihozápadní Tanzánii je jednou z nejsevernějších částí skupiny sedimentárních pánví z přelomu paleozoika a mesozoika. Tyto oblasti jsou bohaté na fosilní materiál tetrapodů, jejichž část je uložena i v Chlupáčově muzeu historie Země. Pro jejich budoucí zpracování byl vyhotoven tento přehled historie výzkumů a dosud zaznamenaných taxonů tetrapodů a došlo i k seznámení s geologickou a stratigrafickou situací v dané oblasti.

Klíčová slova

perm, trias, amniota, tetrapoda, pánev Ruhuhu, Tanzanie.

Obsah

1. Úvod.....	2
2. Historie výzkumu	3
3. Geologie a stratigrafie	6
3.1. Geologie a stratigrafie pánve Karoo	6
3.2. Ruhuhu	8
4. Biologie	11
4.1. Amphibia.....	13
4.1.1. Labyryntodontia.....	13
4.2. Amniota.....	13
4.2.1. Parareptilia.....	14
4.2.2. Eureptilia, Diapsida	15
4.2.2.1. Rhynchosauria.....	16
4.2.2.2. Suchia.....	17
4.2.2.3. Archosauria	18
4.2.3. Synapsida.....	18
4.2.3.1. Anomodontia.....	19
4.2.3.2. Gorgonopsia.....	22
4.2.3.3. Therocephalia.....	24
4.2.3.4. Cynodontia.....	25
5. Závěr.....	27
6. Literatura	28

1. Úvod

Táto bakalárská práca je kompiláci a shromažďuje informácie o geologickej stavbe a stratigrafii pánve Ruhuhu (Tanzanie). Zaznamenáva taxony tetrapodů nalezenných v tejto oblasti a zdejší históriu výzkumu. Je vypracovávaná ako podklad pre navazujúcu magisterskú prácu, v ktorej by mali byť spracované zkmenněliny, nasbírané Ernstem Nowakem a dnes uchovávané ve sbírkách Chlupáčová muzea histórie Země Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy. Sbíрка obsahuje kolem 40 jednotlivých vzorků, patřící pravděpodobně reptiliím permu až jury. Výsledkem navazující práce by mělo být co nejpresnější určení těchto zkmennělin a jejich popis.

Pánev Ruhuhu je součástí superskupiny Karoo. Nachází se v jihozápadní Tanzanii a obsahuje souvislé vrstvy od spodního karbonu do jury. Konkrétně tato oblast (Ruhuhu) byla zkoumaná od roku 1930 větším počtem vědců, z nichž byli průkopníky Stockley, Haughton a již zmíněný Nowak (Stockley 1932, Haughton 1932, Nowack 1937). Ve svých pracích srovnávali pánev Ruhuhu s přilehlými pánvemi, a i s hlavní pánví Karoo a pokoušeli se vyřešit geologickou a stratigrafickou problematiku dané oblasti. Na základě těchto studií rozdělily Ruhuhu na biozóny a vytipovali nejvýznačnější geografické lokality, bohaté na fosilní materiál.

Jejich početné sbírky byly nejčastěji transportované do Evropy, kde docházelo k podrobnějším zpracováním a popisům nalezenných taxonů. Při té příležitosti často docházelo k přesunům mezi různými institucemi a některé z těchto původně celistvých sbírek se díky tomu nalézají na více místech. Většina starších prací patří Broomovi, Broilimu, Schroderovi a Boonstrovi (Broom 1903, Broom 1913, Broom 1936, Broom 1937, Broom 1938, Broom 1940, Broili & Schröder 1935, Broili & Schröder 1936A, Broili & Schröder 1936B, Boonstra 1935A, Boonstra 1935B, Boonstra 1963). Ve svých pracích popisovali druhy patřící převážně zástupce skupin jako jsou parareptiliia, synapsida a diapsida. Od jejich doby výzkumu pokračuje i nadále zkoumání této oblasti a doposud zde bylo popsáno přes 60 druhů tetrapodů.

Moderní výzkumy patří Catunianimu, Coxovi, Angielczykovi (Cox & Angielczyk 2015, Catunianu *et al.* 2005) a dalším.

2. Historie výzkumu

První fosílie tetrapodů v oblasti permo-karbonského souvrství Ruhuhu byly nalezeny v roce 1930 Gordonem Murrayem Stockleyem, během odebrání vzorků uhlí v této oblasti. Sběrka se doplňovala v letech 1932 a 1935. Většina fosilií byly odebrány z Upper Bone Bed, pískovců Kingori a vrstev Manda Beds (Cromptok & Parrington 1955, Angielczyk & Cox 2015).

Ty jsou částečně popsány Haughtonem (1932) a částečně Parringtonem (1936). Pojmenovává nový druh cynodontů *Parathrinaxodon proops* a popisuje chrup dalšího nejistého cynodonta. Při tom poukazuje na jeho příbuzenské vztahy s cynodonty spodního triasu (Parrington 1936).

Další sběry z oblasti Manda Beds byly uskutečněny během roku 1930-1933 Parringtonem, které částečně popsal v roce 1946 a zbytek byl zpracován skupinou vědců během let 1936-1987 (Cromptok & Parrington 1955, Gay & Cruickshank 1999).

V letech 1934-1936 Ernst Nowack během tří expedicí shromáždil velkou sbírku fosilií. Ta je teď rozdělena mezi Zoologickým muzeem Cambridge a Institutem geologie a paleontologie v Tübingenu a částečně v Munchenu. Tübingenské fosílie byly popsány von Huenem (1939, 1942, 1944, 1950) a revidované Coxem (1972) a Rowem (1980). Nálezy z mnichovské sbírky zpracovávají Broili a Schröder (1936) a publikují sérii článků v letech 1935-1936 (Broili & Schröder 1935, 1936A, 1936B). Kolekce jsou částečně zpracované Parringtonem (1946) a Boonstrou (1953A, 1953B). Kolekce v Cambridge zůstávají většinou nepopsané (Cromptok & Parrington 1955, Gay & Cruickshank 1999).

V rámci mnichovských sbírek jsou i zkameněliny z Ruhuhu, objevené Nowackem v roce 1935. Broili s Schröderem v článku, 'Über Theriodontier-Reste aus der Karrooformation Ostafrikas' (Broili & Schröder 1936B) podotýkají, že i když zkameněliny jsou zachovány ve špatném stavu, je možné určit dva gorgonopsidy z Lower Bone Bed (Broili & Schröder 1936B). Jeden z nich patří nově pojmenovanému rodu a druhu *Tetraodon nowaki*. Též zuby a části lebky nově objeveného druhu *Aelurognathus sollasi* a druhu pojmenovaným Haughtonem *Aelurognathus cf. serratidens*. Spoustu zubů určili jako cynodontní, patřící k čeledi Diademodontidae. Avšak nedokázali určit druh kvůli špatné kvalitě zachování a izolovanosti. Zachovaly se jen jednotlivé řezáky a pár špičáků (Cromptok & Parrington 1955).

Druhá expedice Stockeye do uhelné oblasti v údolí Ruhuhu a Msamaryu v jižní Tanzanii proběhly v roce 1950 a nalezené zkameněliny byly popsány Lieuwem Dirkem Boonstrou o tři roky později (Boonstra 1953B).

Boonstra porovnával lebky, části skeletu končetin a obratle s dřívějšími nálezy v oblasti Afriky, příbuznými therapsidy po celém světě (Indie, Jižní Ameriky, Skotska, Austrálie a jiné) taktéž s popiskami jiných fosilií, nalezené Stockleyem a popsány Von Huenem (1939, 1942, 1944) a Haughtonem (1932). Pojmenoval dva druhy: *Scaphonyx stockleye* a *Scaphonyx africanus* (Boonstra 1953A).

Ve druhém článku toho samého periodika ‚Annals of the South African museum‘ popisuje fosilie, předané od Stockleye přímo z Ruhuhu ale taky z oblastí Matomondo, Ngaka-Kingori Hill a Njalila-Mkongeleho (Boonstra 1953B).

Z vrstev Upper Bone Bed popisuje lebky anomodontů: *Dicynodont roberti*, *Rachiocephalus*, nejistý nový typ větších příbuzných therocephalů. A několik nových druhů: anomodonta *Neomegacyclops* n.sp., gorgonopsid *Tangagorgon tenuirostris* a obratle parareptilií, představitelů rodu *Pareiasuarian* (Boonstra 1953B).

Z vrstev Lower Bone Bed popisuje juvenilního parareptila druhu *Anthodon minusculus* a anomodonty druhu *Lystrosaurus* sp., různé části kostry druhu *Eocyclops* sp., nejisté představitele rodů *Kannemeyeria*, *Trirachodon*, *Rhynchosaur*, dříve známého rhynchosaura druhu *Stenaulorhynchus stockleye* a nový druh suchií *Stagonosuchus tanganyikaensis* (Boonstra 1953B).

Během další expedice 1963 londýnské univerzity bylo nalezeno pár fosilií v okolí souvrství Manda a souvrství Kawinga a jen částečně ze souvrství Ruhuhu. Ty zatím popsány také nejsou (Gay & Cruickshank 1999).

V další práci Boonstra poukazuje na problém, že 12 ze 44 dříve stanovených rodů jsou synonymické a že z 66 druhů jenom 40 bylo určeno na vhodně zachovaných lebkách. Sestavil novou klasifikaci dinocephalů, založenou na 4 čeledích. Karnivorní Anteosauridae a herbivorní Titanosuchidae, Styraocephalidae a Tapinocephalidae (Boonstra 1963).

V roce 1974 Francis Rex Parrington uvedl v časopise ‚Annals of the South Afrika‘ že se snaží určit fragment lebky, určený dříve von Huenem jako *Lycaenops kingoriensis*. Problém byl, že daný fragment byl špatně zachován a nové nálezy z vrstvy Lower Bone Bed souvrství Kawinga dávají možnost přesnějšího určení (Parrington 1974).

Parrington porovnává dřívější práce Boonstry, Brooma, Kempa a Sigognea, kde popisovali lebky a fylogenetické vztahy gorgonopsid, cynodontů a příbuzných. Na základě rozdílu určuje, že lebka by neměla patřit rodu *Lycaenops* a zavedl nový rod *Cephalicustriodus*. Přejmenoval druh *Lycaenops kingoriensis* v *Cephalicustriodus kingoriensis* (Parrington 1974).

Díky průzkumu pánve Karoo bylo zjištěno, že zdejší studené aridní prostředí karbonu se měnilo na teplejší a humidní prostředí permu (Catuneanu *et al.* 2005).

Z geologického hlediska oblast Ruhuhu byla poprvé popsána Stockejem (1932). Ten rozdělil pánev na Upper a Lower Bone Bed. V roce 1937 Nowack prohlásil, že toto pojmenování není vhodné, protože nalezené fosilie patřily k většímu počtu horizontů (Gay & Cruickshank 1999).

Stoklejoy Bone Bed byly přejmenovány Boonstrou (1953B) a doplněny popiskami nové sbírky Stokleje (1950). Lower Bone Bed jsou homotaxické s pozdním permem spodního Beaufortu jižní Afriky. Vrstva Upper Bone Bed je ve skutečnosti sledem mnoha horizontů, homotaxických s raným triasem spodního Beaufortu jižní Afriky (Gay & Cruickshank 1999).

Von Huene došel ke stejným výsledkům již v roce 1950, ale přiřadil vrstvu Lower Bone Bed k triasu (Huene 1950, Gay & Cruickshank 1999).

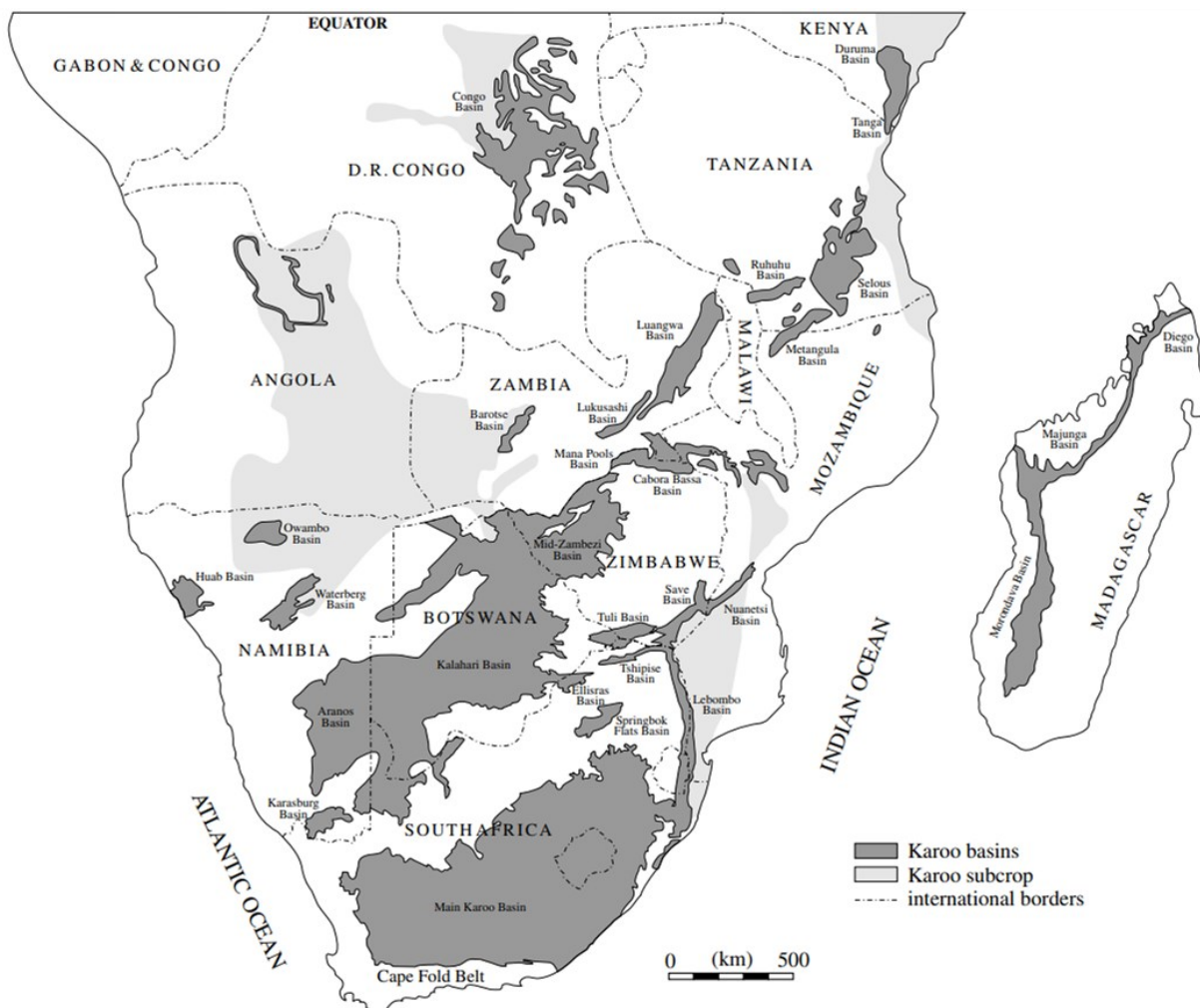
Poslední varianta byla zformulovaná Charigem (1963) a Cruickshanlem (1967). Zjistili, že množství vzorků byly identifikované chybně a že všechny nálezy z vrstvy Upper Bone Bed patří k triasu, přepracovali svou nomenklaturu a stratigrafii. Lower Bone Bed byly označeny souvrství Kawinga jako K6 a Upper Bone Bed v souvrství Manda jako K8 (Gay & Cruickshank 1999).

Později Cox v roce 1964 a jiní vědci určili permskou faunu jako souvrství Ruhuhu K5, ležící u podloží než souvrství Kawinga (Gay & Cruickshank 1999).

3.Geologie a stratigrafie

3.1 Geologie a stratigrafie pánve Karoo

Superskupina Karoo je série sedimentárních pánví ležících v jižní až centrální Africe (Catuneanu *et al.* 2005) (obr.1).



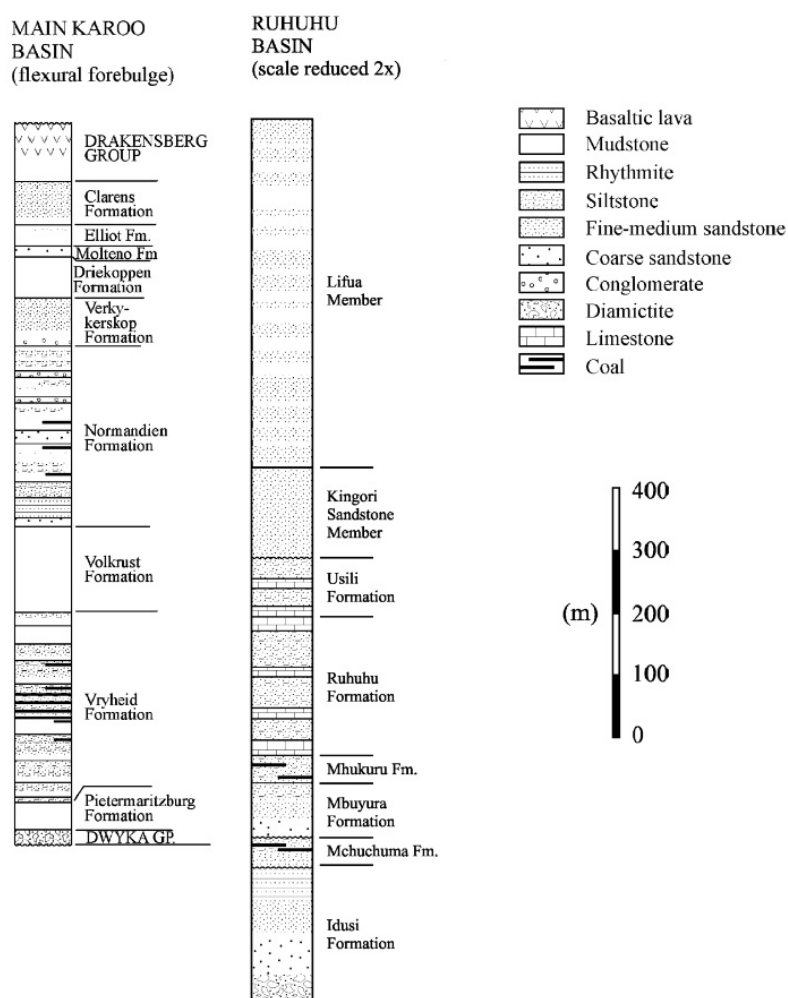
Obrázek 1. Výskyt pánví Karoo v jižní a centrální Africe (Catuneanu *et al.* 2005).

Oblast byla formovaná během vzniku a následujícího rozpadu superkontinentu Pangey během pozdního karbonu, permu a triasu. Na jihu působil konvergentní tektonický režim, způsobený orogenezí, probíhající podél paleopacifického okraje Gondwany. Na severu převládal extenzní režim, šířící se od divergentního tethydního okraje Gondwany (Catuneanu *et al.* 2005).

Co se týče klimatu, obecným trendem permu i karbonu je oteplování a zvyšování humidity (Rowley *et al.* 1985).

Superskupina je pojmenována podle největší hlavní pánve Karoo (Main Karoo Basin) na jihu Afriky. Díky podobným tektonickým a klimatickým podmínkám po celé jižní Africe, horizonty všech afrických pánví jsou tím víc podobné hlavní pánve Karoo, čím blíže k ní leží. Díky tomu se litostratigrafické jednotky různých pánví dají porovnávat mezi sebou i s hlavní pánví Karoo (Cadle *et al.* 1993, Catuneanu *et al.* 2005) (obr.2).

Karoo se dělí na čtyři litostratigrafické jednotky (souvřství): Dwyka, Ecca, Beaufort, Stormberg. Jako první vzniká souvrství Dwyka, ještě v karbonu. Poté v rámci hlubokovodní sedimentace vzniká Ecca. Koncem permu pak vznikají souvrství Beaufort a Stormberg. Každé souvrství se dělí dále na dílčí horizonty (Cadle *et al.* 1993, Catuneanu *et al.* 2005).



Obrázek 2. Korelace litostratigrafických jednotek hlavní pánve Karoo a pánve Ruhuhu (Catuneanu *et al.* 2005).

Pánve Karoo jsou obklopeny z jižní části Kapskými horami a kratonem Kaapvaal ze severní. Májí rozlohu 550 000 km² a jako jediné v Africe obsahují souvislé sedimentované vrstvy od pozdního karbonu do jury, kdy se zastavila sedimentace kvůli rozpadu superkontinentu v jeho jižní části, a začalo se formování rozsáhlé provincie vyvřelých hornin. Proto se jižní struktury řadí k mladším (Cadle *et al.* 1993, Catuneanu *et al.* 2005).

Sedimentace v tomto místě probíhá pod vlivem dvou faktorů: klimatu a tektoniky. Flexe na jihu: subdukce, akrece a horotvorné procesy na konvergentním okroji Gondwany. Extenze na severu: rozšiřování podél oblasti oceánu Thetys (Catuneanu *et al.* 2005).

V hlavní pánvi Karoo a ve východních pánvích začala sedimentace usazováním glacienních materiálů. Další periodu denudace a eroze zformoval extrémně nízký reliéf. Druhá sekvence začala ze sedimentace z divočícího říčního toku a následného formování členu Mpera Sandstone na bázi souvrství Mchuchuma (Catuneanu *et al.* 2005).

Starší sedimenty Karoo byly uloženy a zachovány uvnitř starších příkopových propadlin, většina v nejhlubších částech pánve. Během expanze riftů mladší sedimenty se obnažily v soustavě hrází a propadlin. Pokud v nejhlubších částech riftů probíhala nepřetížitelná sedimentace, na ramenech riftů sedimentace byla přerušena erozí a tím se vytvořil hiát (Catuneanu *et al.* 2005).

3.2 Ruhuhu

Pánev Ruhuhu je část komplexu paleozoických riftových systémů, které expandovaly na východ a jih Afriky. I přesto, že je to jedna z nejsevernějších pánví, zachovala si kompletní pořadí horizontů. I přes své vyzdvihnutí na rameni Neogene Nyasa Rift jsou dané horizonty dobře sledovatelné. Je proto ideálním příkladem pro studování pánve Karoo (Catuneanu *et al.* 2005).

První nálezy v okolí Ruhuhu, byly provedeny v roce 1932 Stockeyem. Ten pojmenoval permio-triasové geologické horizonty K1 až K8 (Gay & Cruickshank 1999).

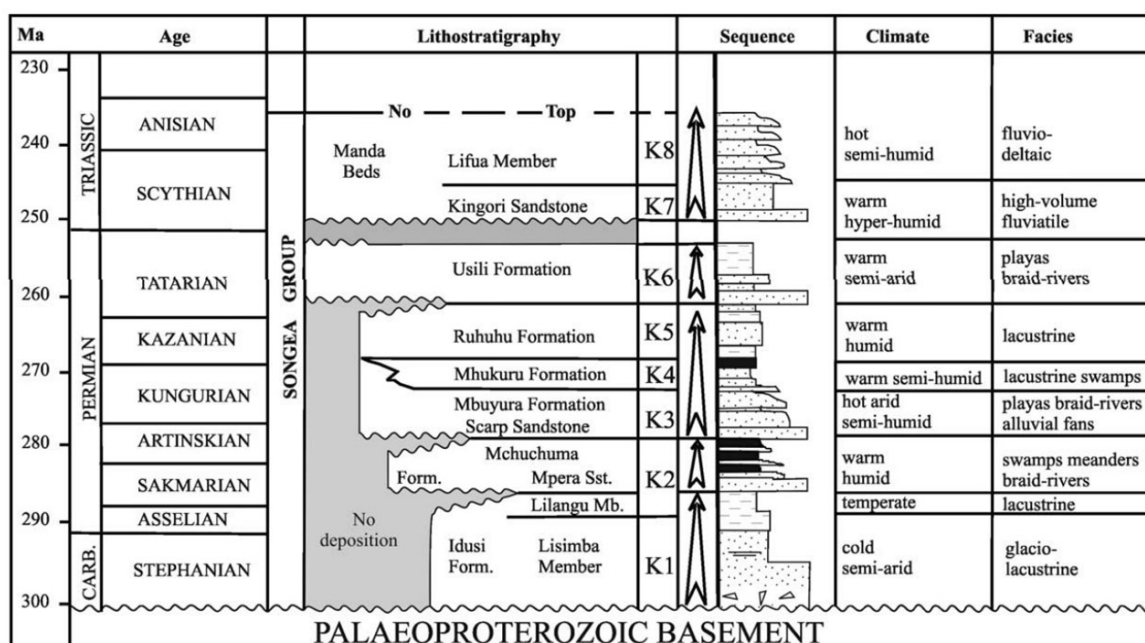
V roce 1956 tento systém byl modifikován a částečně přejmenován Quennellem. Stále měl 8 horizontů, ale v různém rozsahu jednotlivých členů (Catuneanu *et al.* 2005).

Ve své práci o pánvi Selous v Tanzanii, Wopfner také popisuje tyto jednotky Ruhuhu, ale stanoví také různé rozsahy a pojmenování. (Wopfner & Kaaya 1991).

Další klasifikace horizontů byla provedena v roce 2005 skupinou vědců O. Catuneanu *et al.*, kteří propojili a upravili starší data (Boutakoff, 1948; Besairie, 1972; Utting, 1978; Verniers *et al.*

., 1989; Catuneanu *et al.* 2005).

Jedna z posledních variant rozdělení patří autorům Wopfner a Kaaya (1991). V stratigrafické tabulce jsou označeny vertikálními šipky sedimentární sekvence (obr.3). Horizonty K1-K8 jsou rozděleny podle Quennella *et al.* (1956). Klimatická data a facie podle Wopfnera & Diekmanna 1996. Absolutní staří je stanoveno podle Wardlaw, 1999 (Catuneanu *et al.* 2005).

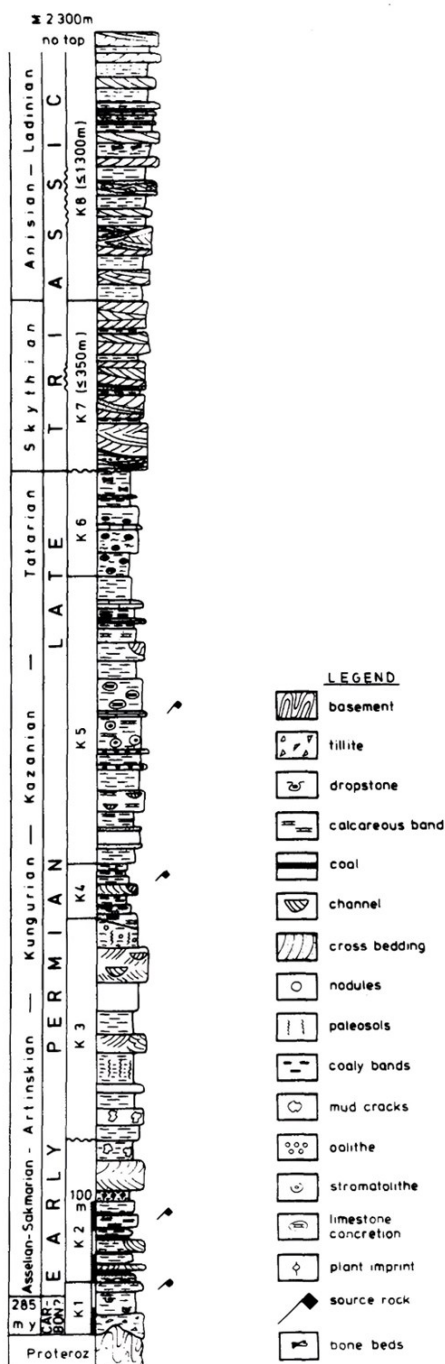


Obrázek 3. Stratigrafie, klima a facie skupiny Songea, která zachycena i v pánvi Ruhuhu (Catuneanu *et al.* 2005).

Sedimentární struktury Ruhuhu byly zkoumány i z ekonomického hlediska díky rozsáhlým akumulacím černého uhlí a výskytu ložisek diamantů. Začátkem 90. let 20. století byla stanovena sekvence výskytu fosilií, uhlí a jiných sedimentárních vrstev v Ruhuhu (Kreuser *et al.* 1990) (obr. 4).

Podle příslušnosti nalezených fosilií indexových skupin plazů, pánve Karoo (včetně Ruhuhu) se dělí na 9 biozón: *Massospondylus*, *Scalenodontides*, *Cynognathus*, *Lystosaurus*, *Daptocephalus*, *Cistecephalus*, *Endothiodon*, *Tapinocephalus*, a *Eodicynodon* (Smith *et al.* 2020).

Stockley taky určil nejvýznamnější lokality (resp. Stanovil jejich geografické rozšíření) Lower Bone Bed (K6), Kingori Sandstones (K7) a Upper Bone Bed (8) (Haughton 1932; Stockley 1932) (obr. 5).



Obrázek 4. Stratigrafické členění a litologie pánve Ruhuhu (Kreuser *et al.* 1990).

Lokality Lower Bone Bed (K6):

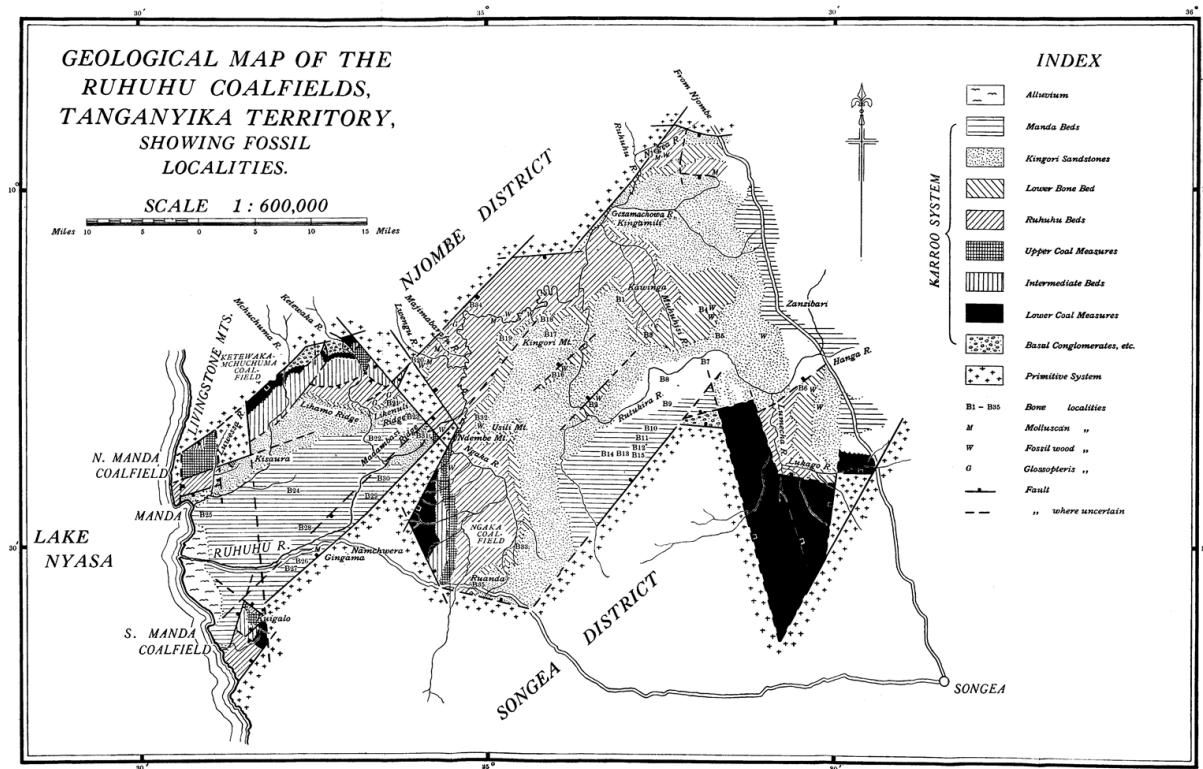
- B1 – průrva Kawinga;
- B2 – hory Kiwohe;
- B3 – Mkila;
- B4 – Katumbi Viwili;
- B16 – poblíž Matamondo;
- B18 – na jih a východ od Kingori;
- B19 – na západ od Kingori;
- B21 – na jih od Likenu Ridge;
- B31 – vedle soutoku řek Ngaka a Ruhuhu.

Lokality Kingori Sandstones (K7):

- B8 – poblíž kopce Kihoho.

Lokality Upper Bone Bed (K8):

- B9 – mezi kopci Kihoho a Mkongoleko;
- B10-15 – Njalila;
- B22 – poblíž řeky Ketewaka;
- B24 – řeka Kambaku;
- B25 – poblíž Manda U.M.C.A. misijní stanice;
- B27 – na jihu od řeky Ruhuhu.



Obrázek 5. Lokality Ruhuhu (Stockley 1932).

4. Biologie

První tetrapodi vznikají koncem devonu. Podle jedné s nejuznávanějších teorií – teorie Romera – kostnatí, rybovití obratlovci sarcopterygii, měli vyhledávat nevyschlé nádrže v aridním prostředí a tím se pohybovat po souši. Tím dali základ vzniku obojživelníků a z nich odvozených amniotů (Romer 1966).

K autapomorfiním znakům tetrapodů patří ty, jejichž vznik je bezprostředně vázán na přechod na souš. Vznik plic, schopných přijímat vzdušný kyslík. Vznik končetin, zápěstí, zánártí a silných svalů pro překonávání zemské tíže. Fyziologické adaptace na rychle se měnící teplotu suchozemského prostředí. Vznik víčka k zvlhčování oka. Vznik bubínku k zachycování zvukových vln. A také zánik na souš nefunkční postranní čáry (Špinar 1984, Roček 2002, Benton 2014).

Mezi další znaky patří: široký kontakt jugale a quadratojugale, rozšířená žebra, směřované ventrálně, ilium prodloužené dorzálním směrem, chybí koronoidní tesáky a jiné (Weishampel *et al.* 2007).

V časném karbonu jsou tetrapodi reprezentováni pouze obojživelníky, ale od pozdního karbonu se začínají rozvíjet první amniota a během permu a triasu začínají postupně v terrestrických ekosytémech převažovat (Špinar 1984, Roček 2002, Benton 2014).

V dalších kapitolách jsou uvedeny přehledové tabulky tetrapodních taxonů vyskytujících se v pánvi Ruhuhu, popř i v jiných (stratigraficky ekvivalentních) částech Tanzánie.. Jednou hvězdičkou (*) jsou označeny druhy, které byly proazatelně nalezeny v oblasti pánve Ruhuhu. Dvěma hvězdičkami (**) jsou pak označeny druhy, kterébyly nalezeny v oblasti Tanzanii, ale mimo pánev Ruhuhu.

Použité zkratky (u názvů celých kostí vynecháno os/ossa):

aoc – crista anguli oris	p – parietale
aof – fenestra antorbitalis	pal – palatum (patro)
cp – processus cultriformis	pf – fenestra posttemporale
d – dentale	pl – palatinum
eam – meatus acusticus externus	pm, pmx – premaxilla
epi – epipterygoid	po – postorbitale
f – frontale	pof – postfrontale
itf – fenestra infratemporale	prf – prefrontale
j – jugale	pt – pterygoid
jpr – processus jugalis suborbitalis	ptf – processus pterygoideus
l – lacrimale	q – quadratum
lmf – fenestra mandibularis	qj – quadratojugale
ls – laterosphenoid	reflam – lamina reflecta
m – maxila	smx – septomaxilla
mx – maxila	sq – squamosum
n – nasale	sqq – squamosoquadratum
op – opisthoticum	sr – su(p)rangulare
orb – orbita (očnice)	st – supratemporale
os – orbitosphenoid	zyg – arcus zygomaticus

Synonymní druhy jsou uváděny bez autora, neboť jejich uvedení by extrémně zvýšilo rozsah práce a není to cílem této bakalářské práce.

4.1 Amphibia

Diagnóza: členění končetin na zápěstí (zánártí) a prsty, vznik krku, lopatkového pletence, prvotního čelistního kloubu (articulare + quadratum). Na vodu jsou přímo vázané jen rozmnožováním (Špinar 1984, Roček 2002, Benton 2014).

Časový rozsah: devon – recent.

Vnitřní klasifikace: nyní přežívající Apoda, Urodela, Salientia a vymřelé Labyrinthodontia a Lepospondyli (Roček 2002).

4.1.1 Labyrinthodontia

Diagnóza: zvrásnění dentinu, nepárové intercentrum a párová pleurocentra, výrazný otický zářez, odlišený atlas a axis (Špinar 1984, Roček 2002, Benton 2014).

Časový rozsah: časný devon – časná křída.

Vnitřní klasifikace: Temnospondyli, Ichthyostegalia, Anthracosauria (Roček 2002).

Z Ruhuhu jsou známý jen jeden představitel obojživelníků – *Peltobatrachus pustulatus*, patřící k řádu Temnospondyli (Panchen 1959).

Diagnóza řádu Temnospondyli: dominantní intercentrum ve srovnání s pleurocentry, malé tabulare, oddělené od parientale supratemporalem, dominance obou pterygoidů, interpterygoidní dutina s tenkým výběžkem uprostřed, a pár plochých vomerů. Obecně lebka je široká, zaoblená zepředu (Roček 2002, Sidor *et al.* 2010, Benton 2014).

4.1 Amniota

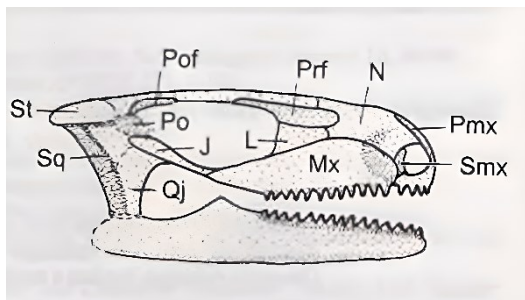
Diagnóza: vznik vaječných obalů, amnion, chorion, allantois, zabraňující vysychání a fyzickému dráždění, čímž získávají nezávislost rozmnožování na vodě. Přímý ontogenetický vývoj, zánik stádií larvy, výkonnější svalstvo dolní čelisti a tím vznik spánkových jam k přichycení většího žvýkacího svalstva, splývající intertemporale s supratemporale, pohyblivý krk (Špinar 1984, Roček 2002, Benton 2014).

Časový rozsah: pozdní karbon – recent.

Vnitřní klasifikace: Anapsida, Diapsida, Testudinata, Synapsida (Roček 2002).

Diagnóza: žebra na ocasních obratlích, redukovaný počet zubů, ty jsou tenké a háčkovité, velké orbity, jejichž posteriorní část je propojená se svaly čelisti, quadratojugale je rozšířeno v ,roh‘, u pozdějších forem do několika ,rohů‘, lebka je pokryta výrůstky (obr. 7). Obecně měli robustní tělo a relativně širokou lebku (Roček 2002, Benton 2014).

Časový rozsah: pozdní perm – pozdní trias.



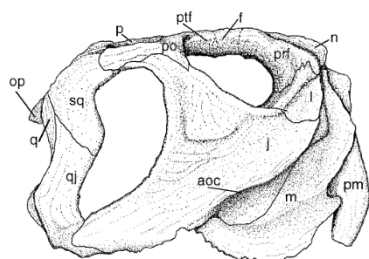
Obrázek 7. Lebka rodu *Colleta*, nalezená v jižní Africe (Gow 2000).

Nálezy v oblasti Ruhuhu:

Druhové nebo rodové jméno	Autor, rok	Synonymické druhy
<i>Ruhuhuarina reisi</i> *	Tsuji <i>et al.</i> , 2013	
<i>Anthodon serrarius</i> *	Owen, 1876	<i>Anthodon minusculus</i> ; <i>Propappus parvus</i> ;
<i>Pareiasaurus serridens</i> *	Owen, 1876	<i>Anthodon gregoriy</i> ; <i>Anthodon nesemanni</i> ; <i>Brachypareia rogersi</i> ; <i>Pareiasaurus minor</i> ; <i>Pareiasaurus pinnatus</i> ; <i>Pareiasaurus rubidgei</i> ; <i>Propappus omocratus</i> ; <i>Propappus rogersi</i> ;
<i>Pareiasaurus</i> *	Owen, 1876	

4.1.2 Eureptilia, Diapsida

Diagnóza: rozsáhlé supra- a laterotemporalní jámy, laterotemporalní jáma občas druhotně zakrytá, squamosum a prosquamosum často redukované a separované, velké quadratum, obecně týlní část lebky je zkrácená, obličejová je prodloužená (Osborn 1903).



Obrázek 9. Lebka rodu *Hyperodapedon* (Langer & Schultz 2000).

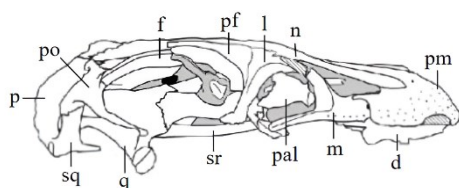
Nálezy v oblasti Ruhuhu:

Druhové nebo rodové jméno	Autor, rok	Synonymické druhy
<i>Hyperodapedon stockleyi</i> **	Boonstra, 1953A	<i>Scaphonyx stockleyi</i> ; <i>Supradapedon stockleyi</i> ;
<i>Scaphonyx africanus</i> **	Boonstra, 1953A	
<i>Stenaulorhynchus stockleyi</i> *	Haughton, 1932	
<i>Stenaulorhynchus major</i> *	Haughton, 1932	<i>Stagonosuchus major</i> ;

4.2.2.2 Suchia

Diagnóza: chybí septomaxilla (obr. 10), dolní spánková jáma je redukována velikostně a má formu trojúhelníku, tekodontní chrup, bezzubá přední část čelisti, pubis delší než ischium. Obecně vzhledem už jsou podobní dnešním krokodýlům, ale mají kratší lebku (Roček 2002, Benton 2014, Benton & Clark 1988).

Časový rozsah: časný trias – recent.



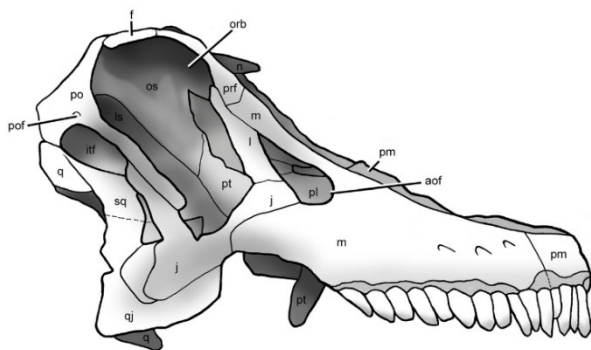
Obrázek 10. Lebka rodu *Effigia* (Nesbitt *et al.* 2006).

Z Ruhuhu je známý jediný představitel *Stagonosuchus tanganyikaensis* (Boonstra 1953A).

4.2.2.3 Archosauria

Diagnóza: antorbitální okno, laterální mandibulární otvor (obr. 11), výběžek trochanter na femuru, vroubkované okraje zubů, redukováná kost postfrontale nebo její absence (Benton 1999; Khana 2004).

Časový rozsah: pozdní perm – recent.



Obrázek 11. Lebka rodu *Sarmientosaurus* (Martínez *et al.* 2016).

Nálezy v oblasti Ruhuhu:

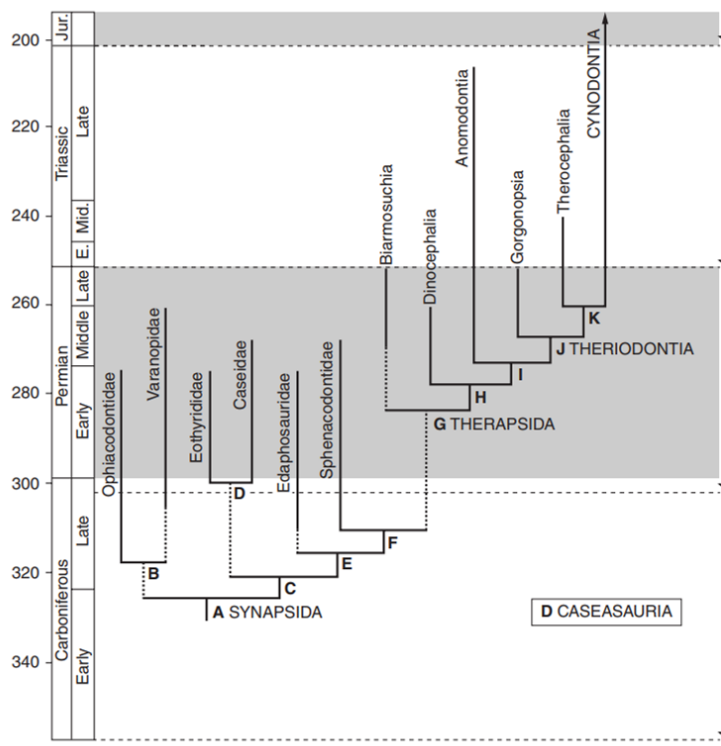
Druhové nebo rodové jméno	Autor, rok	Synonymické druhy
<i>Anthodon serrarius</i> *	Owen, 1876	<i>Anthodon minusculus</i> ; <i>Propappus parvus</i> ;
<i>Asilisaurus kongwe</i> *	Nesbitt <i>et al.</i> , 2010	
<i>Coelophysis collis</i> *	Haughton, 1932	
<i>Thecodontosaurus alophos</i> *	Haughton, 1932	<i>Nyasaosaurus parringtoni</i> ;
<i>Teleocrater rhadinus</i> *	Nesbitt <i>et al.</i> , 2017	
<i>Nundasuchus songeaensis</i> *	Nesbitt <i>et al.</i> , 2014	
<i>Parringtonia gracilis</i> *	Huene, 1939	

4.2.3 Synapsida

Diagnóza: synapsidní typ lebky – jedna velká spánková jáma, quadratum redukováné, nepohyblivé, cranium prodloužené, obličejová část lebky zkrácená (Osborn 1903).

Časový rozsah: časný karbon – recent.

Vnitřní klasifikace: velmi diverzifikovaná skupina (obr. 12), ze kterých v Ruhuhu jsou zastoupeny jenom 4 podskupiny: Anomodontia, Gorgonopsia, Therocephalia a Cynodontia (Benton 2014).

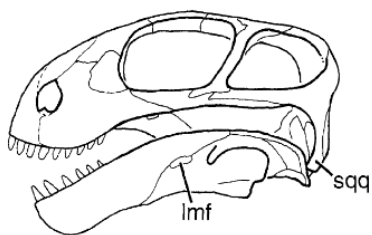


Obrázek 12. Vztahy synapsidních skupin (Benton 2014).

4.2.3.1 Anomodontia

Diagnóza: dentice je redukována na jeden pár maxilárních zubů, mají tvar a proporce klů; dva nosní otvory (obr. 13), fixovaný bubínek, bikonkávní obratle, žebra jsou dlouhá a zakřivená, arteriální žebra mají rozdvojenou hlavu, kost křížová se skládá z více než dvou obratlů (Owen 1860).

Časový rozsah: střední perm – pozdní trias.



Obrázek 13. Lebka anomodonta rodu *Patronomodon* (Hopson 1994).

Nálezy v oblasti Ruhuhu:

Druhové nebo rodové jméno	Autor, rok	Synonymické druhy
<i>Angonisaurus</i> **	Cox & Jin-Ling, 1983	
<i>Lystrosaurus</i> **	Cope, 1870	
<i>Oudenodon magnus</i> **	Owen, 1876	<i>Eocyclops longus</i> ; <i>Dicynodon scheepersi</i> ; <i>Eocyclops magnus</i> ; <i>Kitchingia planifrons</i> ; <i>Megacyclops rugosus</i> ; <i>Megacyclops usiliensis</i> ; <i>Megacyclops whaitsi</i> ; <i>Neomegacyclops cyclops</i> ; <i>Pelanomodon wesselsi</i> ; <i>Platycyclops haughtoni</i> ; <i>Platycyclops latirhinus</i> ; <i>Platycyclops rubidgei</i> ; <i>Platypodosaurus angusticeps</i> ; <i>Rhachiocephalus cyclops</i> ; <i>Rhachiocephalus haughtoni</i> ; <i>Rhachiocephalus longus</i> ; <i>Rhachiocephalus magnus</i> ; <i>Rhachiocephalus rugosus</i> ; <i>Rhachiocephalus usiliensis</i> ; <i>Rhachiocephalus wesselsi</i> ; <i>Rhachiocephalus whaitsi</i> ;
<i>Kannemeyeria</i> *	Seeley, 1909	
<i>Dicynodontoides</i> *	Broom, 1940	<i>Kingoria</i> ;
<i>Dicynodon lacerticeps</i> **	Owen, 1845	<i>Daptocephalus pardiceps</i> ; <i>Dicynodon aetorhamphus</i> ; <i>Dicynodon cadlei</i> ; <i>Dicynodon dutoiti</i> ; <i>Dicynodon kitchingi</i> ;

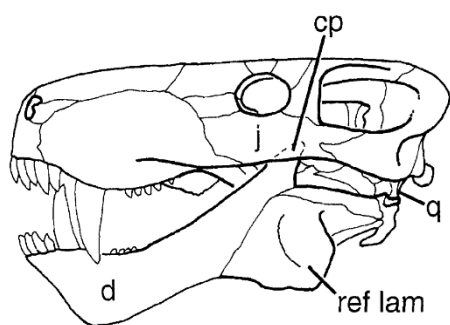
		<i>Dicynodon pardiceps</i> ; <i>Dicynodon taylora</i> ; <i>Dicynodon trigonocephalus</i> ;
<i>Dicynodon nowacki</i> *	von Huene, 1942	<i>Dicynodontoides nowacki</i> ; <i>Kingoria nowacki</i> ;
<i>Dicynodon bathyrhynchus</i> *	von Huene, 1942	<i>Euptychognathus bathyrhynchus</i> ;
<i>Endothiodon bathystoma</i> *	Owen, 1876	<i>Emydochampsia platyceps</i> ; <i>Endothiodon paucidens</i> ; <i>Endothiodon platyceps</i> ; <i>Endothiodon uniseris</i> ; <i>Endothiodon whaitsi</i> ; <i>Pachytegos stockleyi</i> ;
<i>Dicynodon locusticeps</i> *	von Huene, 1942	<i>Geikia locusticeps</i> ; <i>Pelanomodon tuberosus</i> ;
<i>Dicynodon angielczyki</i> *	Kammerer, 2019	
<i>Dolichuranus</i> **	Keyser, 1973	<i>Rhopalorhinus</i> ;
<i>Cryptocynodon parringtoni</i> *	von Huene, 1942	<i>Katumbia parringtoni</i> ; <i>Pristerodon parringtoni</i> ;
<i>Kawingasaurus fossilis</i> *	Cox, 1972	
<i>Oudenodon bainii</i> *	Owen, 1860	
<i>Pristerodon mackayi</i> **	Huxley, 1868	
<i>Rhachiocephalus behemoth</i> *	Maisch, 2005	
<i>Oudenodon magnus</i> *	Owen, 1876	<i>Rhachiocephalus magnus</i> ; <i>Rhachiocephalus rugosus</i> ; <i>Rhachiocephalus usiliensis</i> ; <i>Rhachiocephalus wesselsi</i> ; <i>Rhachiocephalus whaitsi</i> ; <i>Megacyclops rugosus</i> ; <i>Megacyclops usiliensis</i> ; <i>Megacyclops whaitsi</i> ; <i>Dicynodon scheepersi</i> ; <i>Eocyclops longus</i> ;

		<i>Eocyclops magnus</i> ; <i>Kitchingia planifrons</i> ; <i>Neomegacyclops cyclops</i> ; <i>Pelanomodon wesselsi</i> ; <i>Platycyclops haughtoni</i> ; <i>Platycyclops latirhinus</i> ; <i>Platycyclops rubidgei</i> ; <i>Platypodosaurus magnus</i> ;
<i>Pelanomodon</i> **	Broom, 1938	
<i>Endothiodon tolani</i> *	Cox & Angielczyk, 2015	
<i>Cistecephalus</i> *	Owen, 1876	
<i>Dicynodon huenei</i> *	Haughton, 1932	<i>Platypodosaurus huenei</i> ;
<i>Dicynodon tealei</i> *	Haughton, 1932	
<i>Dicynodon leoniceps</i> *	Owen, 1876	<i>Daptocephalus leoniceps</i> ; <i>Daptocephalus leontops</i> ; <i>Daptocephalus lissops</i> ; <i>Daptocephalus osborni</i> ; <i>Daptocephalus watsoni</i> ; <i>Dicynodon daptocephalus</i> ; <i>Dicynodon leontocephalus</i> ; <i>Dicynodon leontops</i> ; <i>Dicynodon lissops</i> ; <i>Dicynodon osborni</i> ; <i>Dicynodon watsoni</i> ;
<i>Sangusaurus</i> **	Cox, 1969	
<i>Platypodosaurus</i> *	Owen, 1880	

4.2.3.2 Gorgonopsia

Diagnóza: spánkové jámy jsou částečně zakryté, s širokou mozkovnou, ukončenou vertikální occipitalní kosti, kosti lebky jsou tenké, navazující se na vnitřní chrupavku, palatonares je umístěna vepředu, zuby jsou kuželovité, zašpičatělé (Seeley 1894) (obr. 14).

Časový rozsah: střední perm – pozdní perm.



Obrázek 14. Lebka gorgonopsida rodu *Leontocephalus* (Sidor & Hopson 1998).

Nálezy v oblasti Ruhuhu:

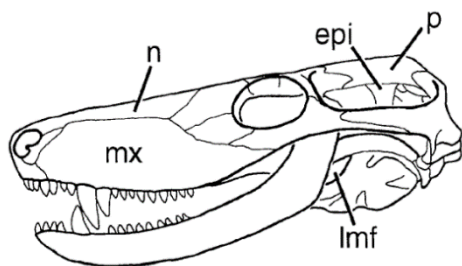
Druhové nebo rodové jméno	Autor, rok	Synonymické druhy
<i>Tetraodon nowaki</i> *	Broili & Schröder, 1936	<i>Cephalicustriodus kingoriensis</i> ; <i>Leontocephalus intactus</i> ; <i>Lycaenops kingoriensis</i> ; <i>Sycosaurus kingoriensis</i> ; <i>Sycosaurus nowaki</i> ;
<i>Aelurognathus sollasi</i> **	Broili & Schröder, 1935	<i>Lycaenops sollasi</i> ; <i>Scymnognathus holmesi</i> ;
<i>Tangagorgon tenuirostris</i> **	Boonstra, 1953B	<i>Lycaenops tenuirostris</i> ;
<i>Scymnognathus tigriiceps</i> **	Broom & Haughton, 1913	<i>Aelurognathus alticeps</i> ; <i>Aelurognathus brodiei</i> ; <i>Aelurognathus kingwilli</i> ; <i>Aelurognathus serratidens</i> ; <i>Aelurognathus tigriiceps</i> ; <i>Arctops minor</i> ; <i>Gorgonorhinus luckhoffi</i> ; <i>Gorgonorhinus minor</i> ; <i>Leontocephalus cadlei</i> ; <i>Lycaenops kingwilli</i> ; <i>Prorubidgea alticeps</i> ; <i>Prorubidgea brinki</i> ; <i>Prorubidgea brodiei</i> ; <i>Prorubidgea maccabei</i> ;

		<i>Scymnognathus serratidens</i> ; <i>Sycosaurus brodiei</i> ; <i>Tigricephalus kingwilli</i> ;
<i>Dinogorgon rubidgei</i> *	Broom, 1936	<i>Dinogorgon</i> <i>quinquemolaris</i> ; <i>Dinogorgon oudebergensis</i> ; <i>Prorubidgea robusta</i> ; <i>Rubidgea quinquemolaris</i> ;
<i>Aelurognathus haughtoni</i> *	Huene, 1950	<i>Ruhuhucerberus terror</i> ; <i>Sycosaurus terror</i> ; <i>Ruhuhucerberus haughtoni</i> ; <i>Leontocephalus haughtoni</i> ;
<i>Scylacops capensis</i> **	Broom, 1913	
<i>Rubidgea atrox</i> *	Broom, 1938	<i>Titanogorgon maximus</i> ; <i>Broomicephalus laticeps</i> ; <i>Clelandina laticeps</i> ; <i>Gorgonognathus maximus</i> ; <i>Rubidgea kitchingi</i> ; <i>Rubidgea laticeps</i> ; <i>Rubidgea majora</i> ;
<i>Cyonosaurus</i> **	Olson, 1937	
<i>Aelurosaurus</i> **	Owen, 1881	
<i>Titanosuchus</i> *	Owen, 1879	<i>Parascapanodon</i>

4.2.3.3 Therocephalia

Diagnóza: chybí postfrontale, supratemporale a quadratojugale, dobře je vyvinuté samostatné quadratum, dentice na maxillare a premaxillare je diferencovaná podobně jako u savců, často i víc než jeden pár špičáků a jednoduché stoličkovité zadní zuby (Broom 1903) (obr. 15).

Časový rozsah: pozdní perm – střední trias.



Obrázek 15. Lebka therocefala rodu *Ictidosuchooides* (Hopson 1994).

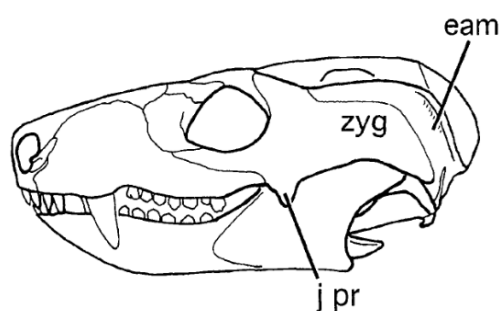
Nálezy v oblasti Ruhuhu:

Druhové nebo rodové jméno	Autor, rok	Synonymické druhy
<i>Silphoictidooides ruhuhuensis</i> *	Huene, 1950	
<i>Theriognathus microps</i> **	Owen, 1876	<i>Alopecopsis atavus</i> ; <i>Aneugomphis ictidoceps</i> ; <i>Hyenosaurus platyceps</i> ; <i>Moschorhynchus brachyrhinus</i> ; <i>Moschorhynchus gracilis</i> ; <i>Moschorhynchus latirostris</i> ; <i>Notaelurops paucidens</i> ; <i>Notosollasia boonstrai</i> ; <i>Notosollasia laticeps</i> ; <i>Notosollasia longiceps</i> ; <i>Notosollasia luckhoffi</i> ; <i>Whaitsia platyceps</i> ; <i>Whaitsia major</i> ; <i>Whaitsia pricei</i> ;
<i>Theriognathus</i> *	Owen, 1876	

4.2.3.4 Cynodontia

Diagnóza: zvýšená intenzita metabolismu a vznik endotermie, předpokládaná existence srsti, větší spánková jáma, u pokročilých forem plně vyvinuté druhotné patro (obr. 16) (Roček 2002, Benton 2014).

Časový rozsah: pozdní perm – časná křída.



Obrázek 16. Lebka cynodonta rodu *Trirachodon* (Hopson 1994).

Nálezy v oblasti Ruhuhu:

Druhové nebo rodové jméno	Autor, rok	Synonymické druhy
<i>Cynognathus</i> **	Seeley, 1895	<i>Karroomys</i>
<i>Procynosuchus delaharpeae</i> *	Broom, 1937	<i>Aelurodraco microps</i> ; <i>Galecranium liorhynchus</i> ; <i>Galeophrys kitchingi</i> ; <i>Leavachia duvenhagei</i> ; <i>Leavachia gracilis</i> ; <i>Leavachia microps</i> ; <i>Mygalesaurus platyceps</i> ; <i>Nanictosuchus melinodon</i> ; <i>Paracynosuchus rubidgei</i> ; <i>Procynosuchus rubidgei</i> ; <i>Protocynodon pricei</i> ; <i>Scalopocynodon gracilis</i> ; <i>Silphedestes polyodon</i> ; <i>Silphedocynodon gymnotemporalis</i> ;
<i>Cricodon metabolus</i> *	Cromptok, 1955	
<i>Aleodon brachyrhamphus</i> *	Cromptok, 1955	
<i>Scalenodon</i> *	Cromptok, 1955	
<i>Trirachodon</i> **	Seeley, 1894	
<i>Trirachodon angustifrons</i> *	Parrington, 1946	<i>Scalenodon angustifrons</i> ;

4. Závěr

První geologicko-paleontologické expedice v oblasti pánve Ruhuhu proběhly v roce 1930. Od té doby do dneška v oblasti Ruhuhu, případně v oblasti dnešní Tanzanie, bylo nalezeno minimálně 66 druhů a rodů amniot a jeden druh obojživelníku ze skupiny Temnospondylia. Mezi amnioty patří: Parareptilia – 3 druhy, patřící ke 3 rodům a 1 neurčený druh, Rhynchosauria - 4 druhy, patřící ke 3 rodům, Suchia - 1 druh, Archosauria - 7 druhů, patřící do 7 rodu, Anomodontia - 17 druhů, patřících ke 7 rodům a 9 neurčených druhů, Gorgonopsida – 8 druhů, patřících k 7 rodům a 3 neurčených druhy, Therocephalia – 2 druhy, patřící k 2 rodům a 1 neurčený druh, Cynodontia - 4 druhy, patřící ke 4 rodům a 3 neurčené druhy (obr. 17).

Oproti hlavní pánvi Karoo je těchto zástupců poměrně málo, ale to je podmíněné i větší prozkoumaností (výzkumy na jihu Afriky probíhali již od druhé poloviny 19. století) (Broom, 1903). Vliv má jistě i menší rozloha pánve a s tím související menší počet lokalit. Přesto lze očekávat, že při následujícím zpracování fosilií z této oblasti v rámci navazujícího magisterského studia se můžeme kromě výše zmíněných taxonů setkat i s některými, dosud z této oblasti, nepopsanými.



Obrázek 17. Počet druhů a rodů, nalezených na teritorii Ruhuhu a Tanzanii.

5. Literatura

- Angielczyk, K. D. & Barry Cox, C. (2015). Distinctive emydopoid dicynodont (Therapsida, Anomodontia) mandibles from the Permian Ruhuhu and Usili formations (Songea Group), Ruhuhu Basin, Tanzania. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35(6), e1008699, pp. 10. DOI: 10.1080/02724634.2015.1008699.
- Benton, M. J. (1999). *Scleromochlus taylori* and the origin of dinosaurs and pterosaurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 354(1388):1423-1446. DOI: 10.1098/rstb.1999.0489.
- Benton, M. J. (2014). *Vertebrate palaeontology*. 4th edition. John Wiley & Sons. pp. 297.
- Benton, M. J. & Clark, J. M. (1988). Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. *The phylogeny and classification of the tetrapods*, 1: 295-338.
- Besairie, H. & Collignon M. (1972). Géologie de Madagascar. I. Les terrains sédimentaires. *Annales géologiques de Madagascar*, 35: 1-463.
- Boonstra, L. D. (1953A). *A note on some rhynchosaurian remains from Tanganyika Territory. Annals of the South African Museum. Annale van die Suid-Afrikaanse Museum*, 42: 1-4.
- Boonstra, L. D. (1953B). *A report on a collection of fossil reptilian bones from Tanganyika Territory. Annals of the South African Museum*, 42: 5-18.
- Boonstra, L. D. (1963). Diversity within the South African Dinocephalia. *South African Journal of Science*, 59(5): 196-206.
- Boutakoff, N. (1948). Les formations glaciaires et postglaciaires fossilifères d'âge permocarbonifère (Karoo inférieur) de la région de Walikale (Kivu, Congo belge). *Mém. Inst. Géol. Univ. Louvain*, 9, pp. 124.
- Broili, F. & Schröder, J. (1935). Beobachtungen an Wirbeltieren der Karrooformation: Über die Skelettreste eines Gorgonopsiers aus den unteren Beaufort-Schichten. *Sitzungsberichte der mathematisch-naturwissenschaftlichen Abteilung der Bayerischen Akademie der Wissenschaften zu München*, 279-331.

- Broili, F. & Schroder, J. (1936A). Beobachtungen an Wirbeltieren der Karrooformation XVIII. über Cynodontier-Wirbel. *Sitzungsberichte der Bayerischen Akademie der Wissenschaften*, 61-76.
- Broili, F. & Schröder, J. (1936B). Beobachtungen an Wirbeltieren der Karrooformation. XXIV. Über Theriodontier-Reste aus der Karrooformation Ostafrikas. *Sitzungsberichte der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Abteilung der Bayerischen Akademie der Wissenschaften zu München*, 311-356.
- Broom, R. & Haughton, S. H. (1913). On a new species of Scymnognathus (*S. tigriceps*). *Annals of the South African Museum*, 12: 26-35.
- Broom, R. (1903). On the classification of the theriodonts and their allies. *Report of the South African Association for the Advancement of Science*, 1: 286-295.
- Broom, R. (1913). On some new genera and species of dicynodont reptiles with notes on a few others. *Bulletin of American Museum of Natural History*, 32: 441-457.
- Broom, R. (1936). On some new genera and species of Karroo fossil reptiles, with notes on some others. *Annals of the Transvaal Museum*, 18(4): 349-386.
- Broom, R. (1937). A further contribution to our knowledge of the fossil reptiles of the Karroo. In *Proceedings of the Zoological Society of London*. Oxford, UK: Blackwell Publishing Ltd, 107(3): 299-318
- Broom, R. (1938). On two new anomodont genera. *Annals of the Transvaal Museum*, 19(2): 247-250.
- Broom, R. (1940). On some new genera and species of fossil reptiles from the Karroo Beds of Graaff-Reinet. *Annals of the Transvaal Museum*, 20:157–192.
- Cadle, A. B., Cairncross, B., Christie, A. D. M. & Roberts, D. L. (1993). The Karoo Basin of South Africa: type basin for the coal-bearing deposits of southern Africa. *International Journal of Coal Geology*, 23(1-4): 117-157.
- Catuneanu, O., Wopfner, H., Eriksson, P. G., Cairncross, B., Rubidge, B. S., Smith, R. M. H. & Hancox, P. J. (2005). The Karoo basins of south-central Africa. *Journal of African Earth Sciences*, 43(1-3): 211-253. DOI: 10.1016/j.jafrearsci.2005.07.007.

- Charig, A. J. (1963). Stratigraphical nomenclature in the Songea Series of Tanganyika. *Records of the Geological Survey of Tanganyika*, 10: 47-53.
- Cope, E. D. (1870). On the skull of dicynodont Reptilia. *Lystrosaurus frontosus* from Cape Colony. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 11: 419.
- Cox, C. B. & Angielczyk, K. D. (2015). A new endothiodont dicynodont (Therapsida, Anomodontia) from the Permian Ruhuhu Formation (Songea Group) of Tanzania and its feeding system. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35(4): 25, e935388. DOI: 10.1080/02724634.2014.935388.
- Cox, C. B. & Ling, L. J. (1983). A new genus of Triassic dicynodont from East Africa and its classification. *Palaeontology*, 26(2): 389-406.
- Cox, C. B. (1964). On the palate, dentition, and classification of the fossil reptile Endothiodon and related genera. *American Museum Novitates*, 2171: 25.
- Cox, C. B. (1969). Two new dicynodonts from the Triassic Ntawere Formation, Zambia. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology*, 17(0006): 257-294.
- Cox, C. B. (1972). A new digging dicynodont from the Upper Permian of Tanzania. *Studies in Vertebrate Evolution.*, 173-189.
- Crompton, A. W. & Parrington, F. R. (1955, November). On some Triassic cynodonts from Tanganyika. In *Proceedings of the Zoological Society of London*, 125(3-4): 617-669. Oxford, UK: Blackwell Publishing Ltd.
- Cruikshank, A. R. I. (1967). A new dicynodont genus from the Manda Formation of Tanzania (Tanganyika). *Journal of Zoology*, 153(2): 163-208.
- Gay, S. A. & Cruikshank, A. R. (1999). Biostratigraphy of the Permian tetrapod faunas from the Ruhuhu Valley, Tanzania. *Journal of African Earth Sciences*, 29(1): 195-210.
- Gow, C. E. (2000). A new procolophonid (Parareptilia) from the Lystrosaurus assemblage zone, Beaufort Group, South Africa. *Palaeontologia africana*, 36: 21-23.
- Debraga, M. & Rieppel, O. (1997). Reptile phylogeny and the interrelationships of turtles. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 120(3): 281-354.
- Haughton, S. H. (1932). On a collection of Karroo vertebrates from Tanganyika Territory. *Quarterly Journal of the Geological Society*, 88(1-4): 634-671.

Hopson, J. A. (1994). Synapsid evolution and the radiation of non-eutherian mammals. *Short Courses in Paleontology*, 7: 190-219.

Huene, F. von (1939) Ein kleiner Pseudosuchier und ein Saurischier aus den ostafrikanischen Mandaschichten. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Beilage-Band, Abteilung B81(1)*: 61-69.

Huene, F. von(1939). Die Karroofauna im ostafrikanischen Ruhuhu-Gebiet. *Zentralblatt für Mineralogie, Geologie, und Paläontologie B*: 69-71.

Huene, F. von (1942). Die Anomodontier des Ruhuhu-Gebietes in der Tübinger Sammlung. *Palaeontographica Abteilung A*: 154-184.

Huene, F. von (1944). Pareiasaurierreste aus dem Ruhuhu-Gebiet. *Palaeontologische Zeitschrift*, 23(3): 386-410.

Huene, F. von (1950). Die theriodontier des ostafrikanischen Ruhuhu-Gebietes in der Tübinger Sammlung. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 92: 47-136.

Huxley, T. H. (1868). I.—On Saurosternon Bainii, and Pristerodon McKayi, Two New Fossil Lacertilian Reptiles from South Africa. *Geological Magazine*, 5(47): 201-205.

Kammerer, C. F., Angielczyk, K. D. & Fröbisch, J. (2011). A comprehensive taxonomic revision of Dicynodon (Therapsida, Anomodontia) and its implications for dicynodont phylogeny, biogeography, and biostratigraphy. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31(sup1): 1-158.

Kammerer, C. F. (2019). Revision of the Tanzanian dicynodont *Dicynodon huenei* (Therapsida: Anomodontia) from the Permian Usili formation. *PeerJ*, 7, e7420. DOI: 10.7717/peerj.7420.

Keyser, A. W. (1973). New triassic vertebrate fauna from South Westh Africa. *South African Journal of Science*, 69(0004): 113-115.

Khanna, D. R. (2004). Biology of reptiles. *Discovery Publishing House*, pp. 424.

Kreuser, T., Wopfner, H., Kaaya, C. Z., Markwort, S., Semkiwa, P. M. & Aslandis, P. (1990). Depositional evolution of Permo-Triassic Karoo basins in Tanzania with reference to their

- economic potential. *Journal of African Earth Sciences (and the Middle East)*, 10(1-2): 151-167.
- Langer, M. C. & Schultz, C. L. (2000). A new species of the Late Triassic rhynchosaur Hyperodapedon from the Santa Maria Formation of south Brazil. *Palaeontology*, 43(4): 633-652. DOI: 10.1111/1475-4983.00143.
- Maisch, M. W. (2005). Observations on Karoo and Gondwana vertebrates. Part 6. A new rhachiocephalid dicynodont (Therapsida) from the Upper Permian of the Ruhuhu Basin (Tanzania). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, 313-355. DOI: 10.1127/njgpa/237/2005/313.
- Martínez, R. D., Lamanna, M. C., Novas, F. E., Ridgely, R. C., Casal, G. A., Martínez, J. E., ... & Witmer, L. M. (2016). A basal lithostrotian titanosaur (Dinosauria: Sauropoda) with a complete skull: implications for the evolution and paleobiology of Titanosauria. *PloS one*, 11(4), e0151661. DOI: 10.1371/journal.pone.0151661.
- Nesbitt, S. J., Butler, R. J., Ezcurra, M. D., Barrett, P. M., Stocker, M. R., Angielczyk, K. D., ... & Charig, A. J. (2017). The earliest bird-line archosaurs and the assembly of the dinosaur body plan. *Nature*, 544(7651): 484-487. DOI:10.1038/nature22037.
- Nesbitt, S. J. & Norell, M. A. (2006). Extreme convergence in the body plans of an early suchian (Archosauria) and ornithomimid dinosaurs (Theropoda). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1590): 1045-1048. DOI: 10.1098/rspb.2005.3426.
- Nesbitt, S. J., Sidor, C. A., Angielczyk, K. D., Smith, R. M. & Tsuji, L. A. (2014). A new archosaur from the Manda beds (Anisian, Middle Triassic) of southern Tanzania and its implications for character state optimizations at Archosauria and Pseudosuchia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34(6): 1357-1382. DOI: 10.1080/02724634.2014.859622.
- Nesbitt, S. J., Sidor, C. A., Irmis, R. B., Angielczyk, K. D., Smith, R. M. & Tsuji, L. A. (2010). Ecologically distinct dinosaurian sister group shows early diversification of Ornithodira. *Nature*, 464(7285): 95-98. DOI: 10.1038/nature08718.
- Nowack, E. (1937). Zur Kenntnis der Karruformation im Ruhuhu-Graben (DOA). *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie, und Paläontologie Abteilung B78*: 380-412.
- Olson, E. C. (1937). The cranial morphology of a new gorgonopsian. *The Journal of Geology*, 45(5): 511-527.

- Osborn, H. F. (1903). The reptilian subclasses Diapsida and Synapsida and the early history of the Diaprosauria, *Knickerbocker Press*, 1(8): 449-519.
- Owen, R. (1841). Report on British Fossil Reptiles, *R. and JE Taylor*, pp. 145.
- Owen, R. (1845). Report on the Reptilian Fossils of South Africa. Part I.—Description of certain Fossil Crania, discovered by A. G. Bain, Esq., in Sandstone Rocks at the South-eastern extremity of Africa, referable to different species of an Extinct genus of Reptilia (Dicynodon), and indicative of a new Tribe or Sub-order of Sauria, *Transactions of the Geological Society of London*, (2)7: 59–84
- Owen, R. (1860). Palaeontology, or a systematic summary of extinct animals and their geological relations, *Adam and Charlos Black*, pp. 420.
- Owen, R. (1876). Descriptive and illustrated catalogue of the fossil Reptilia of South Africa in the collection of the British Museum, *British Museum*, pp. 88.
- Owen, R. (1879). Description of fragmentary indications of a huge kind of theriodont reptile (*Titanosuchus ferox*, Ow.) from Beaufort West, Gough Tract, Cape of Good Hope, *Quarterly Journal of the Geological Society*, 35(1-4): 189-199.
- Owen, R. (1880). Description of parts of the skeleton of an anomodont reptile (*Platypodosaurus robustus*, Ow.) from the Trias of Graaff Reinet, S. Africa, *Quarterly Journal of the Geological Society*, 36(1-4): 414-425.
- Owen, R. (1881). On the Order Theriodontia, with a description of a new genus and species (*Ælurosaurus felinus*, Ow.), *Quarterly Journal of the Geological Society*, 37(1-4): 261-265.
- Parrington, F. R. (1936). IV-On the tooth-replacement in theriodont reptiles. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 226(532): 121-142.
- Parrington, F. R. (1946). On the cranial anatomy of cynodonts. In *Proceedings of the Zoological Society of London*, Oxford, UK: Blackwell Publishing Ltd, 116(2): 181-197.
- &Parrington, F. R. (1974). A new genus of gorgonopsid from east africa. *Annals of the South African Museum, Annale van die Suid-Afrikaanse Museum*, 64: 47–52.
- Roček, Z. (2002). Historie obratlovců. *Academia, Praha*, 300-363.
- Romer, A. S. (1966). Vertebrate paleontology, *University of Chicago Press*, pp. 468.

- Rowe, T. (1980). The morphology, affinities, and age of the dicynodont reptile *Geikia elginensis*. *Aspects of vertebrate history*, 269-194.
- Rowley, D. B., Raymond, A., Parrish, J. T., Lottes, A. L., Scotese, C. R. & Ziegler, A. M. (1985). Carboniferous paleogeographic, phytogeographic, and paleoclimatic reconstructions. *International Journal of Coal Geology*, 5(1-2): 7-42.
- Seeley, H. G. (1894). XI. Researches on the structure, organisation and classification of the fossil reptilia. Part IX., Section 1. On the therosuchia. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B185: 987-1018.
- Seeley, H. G. (1895). II. Researches on the structure, organization, and classification of the fossil reptilia. Part IX., section 5. On the skeleton new cynodontia from the karroo rocks. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B186: 59-148.
- Sidor, C. A., Angielczyk, K. D., Weide, D. M., Smith, R. M., Nesbitt, S. J. & Tsuji, L. A. (2010). Tetrapod fauna of the lowermost Usili Formation (Songea Group, Ruhuhu Basin) of southern Tanzania, with a new burnetiid record. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30(3): 696-703. DOI: 10.1080/02724631003758086.
- Sidor, C. A. & Hopson, J. A. (1998). Ghost lineages and “mammalness”: assessing the temporal pattern of character acquisition in the Synapsida. *Paleobiology*, 24(2): 254-273.
- Smith, R. M. H., Rubidge, B. S., Day, M. O. & Botha, J. (2020). Introduction to the tetrapod biozonation of the Karoo Supergroup. *South African Journal of Geology* 2020, 123(2): 131-140. DOI: 10.25131/sajg.123.0009.
- Smith, R. M., Sidor, C. A., Angielczyk, K. D., Nesbitt, S. J. & Tabor, N. J. (2017). Taphonomy and paleoenvironments of Middle Triassic bone accumulations in the Lifua Member of the Manda Beds, Songea Group (Ruhuhu Basin), Tanzania. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 37(sup1): 65-79. DOI: 10.1080/02724634.2017.1415915.
- Spinar, Z. V. (1984). Paleontologie obratlovcu, *Academia*, pp. 864.
- Stockley, G. M. (1932). The geology of the Ruhuhu coalfields, Tanganyika Territory. *Quarterly Journal of the Geological Society*, 88(1-4), 610-NP.
- Tsuji, L. A., Sobral, G. & Müller, J. (2013). Ruhuhuaria reiszi, a new procolophonoid reptile from the Triassic Ruhuhu Basin of Tanzania. *Comptes Rendus Palevol*, 12(7-8): 487-494.

Utting, J. (1978). The Karroo stratigraphy of the northern part of the Luangwa Valley (No. 4), *Republic of Zambia, Ministry of Mines*, 12(7-8): 487-494, DOI: 10.1016/j.crpv.2013.08.002.

Verniers, J., Jourdan, P. P., Paulis, R. V., Frasca-Spada, L. & De Bock, F. R. (1989). The Karroo Graben of Metangula Northern Mozambique. *Journal of African Earth Sciences (and the Middle East)*, 9(1): 137-158.

Wardlaw, B. R. (1999). Notes from the SOS Chair. *Permophiles* 35: 1–2.

Weishampel, D. B., Dodson, P. & Osmólska, H. (Eds.). (2007). The dinosauria, *Univ of California Press*, pp. 861.

Wopfner, H. & Diekmann, B. (1996). The Late Palaeozoic Idusi Formation of southwest Tanzania: a record of change from glacial to postglacial conditions. *Journal of African Earth Sciences*, 22(4): 575-595.

Wopfner, H. & Kaaya, C. Z. (1991). Stratigraphy and morphotectonics of Karoo deposits of the northern Selous Basin, Tanzania. *Geological Magazine*, 128(4): 319-334.