

# PALÆOVERTEBRATA

---

MEMOIRE EXTRAORDINAIRE 1974 MONTPELLIER

P. ELLENBERGER

Contribution à la classification des Pistes de  
Vertébrés du Trias :

Les types du Stormberg d'Afrique du Sud (II<sup>ème</sup> Partie :  
LE STORMBERG SUPERIEUR -I. Le biome de la zone B/1 ou niveau de  
Moyeni : ses biocénoses ).

Publié avec le concours de l'ECOLE PRATIQUE des HAUTES ETUDES  
Laboratoire de PALEONTOLOGIE des VERTEBRES

CONTRIBUTION A LA CLASSIFICATION DES PISTES DE VERTEBRES DU TRIAS :

LES TYPES DU STORMBERG D'AFRIQUE DU SUD

DEUXIEME PARTIE : LE STORMBERG SUPERIEUR

I . LE BIOME DE LA ZONE B/1

OU NIVEAU DE MOYENI : SES BIOCENOSSES .

TABLE DES MATIERES

	<u>Pages</u>
- Table des matières,	
- Avant-propos .....	4
- Résumé d'ensemble : Les pistes de Vertébrés du Stormberg supérieur (Trias terminal à Rhétien), ou Quthingien .....	5
- Hors-texte : Dalle de Moyeni (partie Nord, côté couchant) .....	
CHAPITRE      UNIQUE : La zone B/1 .....	6
("Red Beds moyens", "Red Beds supérieurs A", ou plus récemment, "Transition Beds (I)", pour les auteurs),	
- <u>INTRODUCTION</u> : Nature, faciès, flore et faune de la zone B/1 .....	6
A. - Faciès d'ensemble de la zone .....	6
1. "Le fauteuil"	
2. Les sites	
3. Des milieux échelonnés au long d'un même horizon, interdépendants	
4. Les "3 faces ou visages" révélés ainsi	
5. Aperçu sur la nature de chacun de ces 3 faciès :	
(a) Moyeni, (b) Qomoqomong, (c) Parallèles, et Matsepe,	
B. - Faune et flore de la zone .....	9
1. La flore	
2. La faune ostéologiquement reconnue	
3. Conclusion	
- <u>SECTION I : L'île de Moyeni et sa faune</u> .....	11
A. - Introduction .....	11
1. Découverte de l'île	
2. Remerciements	
3. La faune ichnique : le peuplement de l'île de Moyeni	
4. Les alentours	
5. Typologie "au vivant"	
B. - Les grands tridactyles "coureurs" de Moyeni .....	15
<u>Genre Neotrisauropus nov. gen.</u>	
<u>Neotrisauropus deambulator nov. gen.</u>	
<u>Genre Plastisauropus nov. gen.</u>	
<u>Plastisauropus ingens nov. sp.</u>	
Hors-texte : Relevé (a) de la dalle de Moyeni au 1/10° (fragment Centre-Nord),	
C. - Les tridactyles modestes de type Limnavien à Moyeni .....	25
<u>Genre Moyenisauropus nov. gen.</u>	
<u>Moyenisauropus natator nov. sp.</u>	
Hors-texte : Relevé (b) de la dalle de Moyeni au 1/10° (fragment Centre-Ouest),	
<u>Moyenisauropus natatilis nov. sp.</u>	
<u>Moyenisauropus dodai nov. sp.</u>	
<u>Moyenisauropus vermivorus nov. sp.</u>	
<u>Moyenisauropus minor nov. sp.</u>	
<u>Moyenisauropus longicauda nov. sp.</u>	

D. - Le pentadactyle lourd de la berge de Moyeni . . . . .	53
<u>Genre <i>Episcopopus</i> nov. gen.</u>	
<u><i>Episcopopus ventrosus</i> nov. sp.</u>	
E. - Les sauteurs ou glisseurs de l'île de Moyeni . . . . .	57
<u>Genre <i>Amphibiopodiscus</i> nov. gen.</u>	
<u><i>Amphibiopodiscus saltator</i> nov. sp.</u>	
F. - Les rampants de l'île de Moyeni . . . . .	59
<u>Genre <i>Skôlekichnus</i> nov. gen.</u>	
<u><i>Skôlekichnus coprophagus</i> nov. sp.</u>	
Hors-texte : Relevé (c) de la Dalle de Moyeni (Coupes en diagramme).	
G. - Les petits coureurs steppiques de Moyeni . . . . .	61
<u>Genre <i>Eotetrapodiscus</i> nov. gen.</u>	
<u><i>Eotetrapodiscus cursor</i> nov. sp.</u>	
<u><i>Eotetrapodiscus moyenensis</i> nov. sp.</u>	
Hors-texte photo : Dalle de Mokbanametsong ("Phase I" et "Phase II")	
- SECTION II : <u>La mare-abreuvoir de Mokbanametsong</u> . . . . .	65
A. - Introduction . . . . .	65
1. Découverte et situation de la mare : sa nature	
2. La faune	
3. Les alentours	
4. Remerciements	
B. - Les grands tridactyles "coureurs" de Mokbanametsong . . . . .	70
<u><i>Neotrisauropus mokbanametsongensis</i> nov. sp.</u>	
<u><i>Plastisauropus ingens</i> (cf. Moyeni)</u>	
Hors-texte : Relevé (d) de la Dalle de Mokbanametsong au 1/10° (Centre, "Phase I").	
C. - Les tridactyles modestes de type Limnavien à Mokbanametsong . . . . .	76
<u><i>Moyenisauropus levicauda</i> nov. sp.</u>	
D. - Les tridactyles "marcheurs et griffus" de Mokbanametsong . . . . .	79
<u>Genre <i>Aetonychopus</i> nov. gen.</u>	
<u><i>Aetonychopus rapidus</i> nov. sp.</u>	
<u><i>Aetonychopus digitigradus</i> nov. sp.</u>	
E. - Les petits tridactyles "aviens" de Mokbanametsong : les Carnaviens et les Lacunaviens . . . . .	84
. LES CARNAVIENS . . . . .	84
<u>Genre <i>Masitisisauropus</i> nov. gen.</u>	
<u><i>Masitisisauropus palmipes</i> nov. sp.</u>	
( <u><i>V. pugnax</i></u> , <u><i>V. planus</i></u> , <u><i>V. plumiger</i></u> )	
<u><i>Masitisisauropus angustus</i> nov. sp.</u>	
<u><i>Masitisisauropus exiguus</i> nov. sp.</u>	
<u>Genre <i>Masitisisauropezus</i> nov. gen.</u>	
<u><i>Masitisisauropezus minimus</i> nov. sp.</u>	
<u><i>Masitisisauropezus minutus</i> nov. sp.</u>	
<u><i>Masitisisauropezus perdiciformis</i> nov. sp.</u>	
. LES LACUNAVIENS (?) . . . . .	109
<u>Genre <i>Masitisauropodiscus</i> nov. gen.</u>	
<u><i>Masitisauropodiscus turdus</i> nov. sp.</u>	
<u><i>Masitisauropodiscus fringilla</i> nov. sp.</u>	
F. - Le Pseudosuchien ( <u><i>Synaptichnium</i></u> ) de Mokbanametsong . . . . .	112
<u><i>Synaptichnium motutongense</i> nov. sp.</u>	

G.- Le Crocodilien de Mokbanametsong .....	114
<u>Genre Suchopus nov. gen.</u>	
<u>Suchopus bakoenaorum nov. sp.</u>	
- <u>SECTION III : Les alentours paléo-géographiques contemporains : les biotopes blancs de "type Moyeni" (Qomoqomong, Mabetha, Kubake) au sein des zones rouges de "type Mokbanametsong" (la "flaque de Matsepe")</u> .....	116
A.- Introduction .....	116
1. Extension de la zone B/1	
2. Exploration de la zone B/1 ou zone de Moyeni	
3. Les biotopes nouveaux le long de la zone B/1 et les biocénoses corollaires	
B.- Les sites parallèles à l'"île de Moyeni", (ou "milieux clairs en pays rouge"): Qomoqomong, Mabetha, Kubake (zone B/1).	
1. Caractère, aspect général et situation géographique de ces sites,	
2. Le site de Qomoqomong : un banc de sable clair.	
Faune à <u>Moyenisauropus vermivorus</u> , <u>M. longicauda</u> , (cf. <u>M. levicauda</u> ).	
3. Le site de Mabetha : un banc de sable clair.	
Faune à <u>Moyenisauropus aff. natator</u> .	
4. Le site de Kubake ; une réplique de Moyeni.	
Faune à <u>Neotrisauropus sp.</u> ( <u>N. minor nov. sp. ?</u> ), <u>Moyenisauropus natator</u> , <u>M. natatilis</u> , <u>M. vermivorus</u> , <u>Plastisauropus cf. ingens</u> .	
5. Conclusion	
C.- Parallèles à Mokbanametsong ("milieux plus steppiques et plus franchement rouges") : la "flaque de Matsepe" (zone B/1) .....	123
1. La zone B/1 toujours plus rouge :	
(a) La flaque et les ravines fossiles de Matsepe : sa faune ichnique;	
(b) Le remplissage loessique colmatant la dalle B/1 : la faune osseuse B/2,	
2. La faune de la "flaque" à pistes de Matsepe (zone B/1)	
. Les petits tridactyles "aviens" : Carnaviens .....	124
<u>Masitisisauropus angustus (v. cursor)</u>	
<u>Masitisisauropus cf. exiguus</u> , v. <u>ruber ?</u>	
. Les petits tridactyles "aviens" : Lacunaviens .....	127
<u>Genre Trisaurodactylus nov. gen.</u>	
<u>Trisaurodactylus superavipes nov. sp.</u>	
. Les petits coureurs steppiques : - <u>Eopentapodiscidés</u> .....	128
<u>Genre Eopentapodiscus nov. gen.</u>	
<u>Eopentapodiscus mirabilis nov. sp.</u>	
<u>Eopentapodiscus crassus nov. sp.</u>	
<u>Eopentapodiscus major nov. sp.</u>	
- <u>Paraeopentapodiscidés</u> ,	
<u>Genre Paraeopentapodiscus nov. gen.</u>	
<u>Paraeopentapodiscus intentus nov. sp.</u>	
<u>Paraeopentapodiscus parvus nov. sp.</u>	
- <u>Dipodiscidés</u> : groupe <u>Entodipodiscus</u> .	
<u>Genre Entodipodiscus nov. gen.</u>	
<u>Entodipodiscus priscus nov. sp.</u>	
. L'inconnu de la steppe : Lépidosaurien ? .....	139
<u>Genre Sauroeidepus nov. gen.</u>	
<u>Sauroeidepus matsepeensis nov. sp.</u>	
- <u>CONCLUSION GENERALE A LA ZONE B/1</u> .....	141
- <u>APPENDICE</u> : - Bibliographie sommaire .....	142
- Planches dessinées (A à R): figuration des types de la zone B/1	
- Planches photographiques (I à XXX) : les types de la zone B/1	
- Relevés et dépliant (a à n) : les Dalles de la zone B/1	
En pochette : grand dépliant coloré de l'ensemble à l'île de Moyeni,	

AVANT - P R O P O S

En présentant ce deuxième volume d'ichnologie des Vertébrés du Trias d'Afrique du Sud, nous voudrions renouveler nos remerciements à tous ceux qui nous ont permis l'accomplissement de ce rêve poursuivi durant maintes années de vie Africaine, et qui, grâce à eux, touche maintenant à sa réalisation.

Notre reconnaissance renouvelée s'adresse au Laboratoire de Paléontologie de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc, et très spécialement à L. Thaler, Professeur, Directeur du Laboratoire qui, au côté de ses assistants, J.-J. Jaeger, M. Vianey-Liaud et Y. Crochet, nous a continuellement prêté main-forte en mettant à notre disposition toutes les commodités de recherches du Laboratoire.

Notre gratitude va à l'Institut de Montpellier de l'Ecole Pratique des Hautes-Etudes et au Directeur du Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés R. Lavocat, Professeur, qui, au côté de ses assistants J. Michaux et J. Sudre, a permis mon intégration à leur équipe, au sein du C.E.R.E.M. ("Centre de Recherches sur l'Evolution et ses mécanismes"), ainsi qu'à l'E.R.A. ("Equipe de Recherche associée"), regroupant l'Université, l'E.P.H.E. et le C.N.R.S. dans une visée nouvelle.

Nous sommes redevables aux chercheurs du C.N.R.S., au sein de l'E.R.A., à J.-L. Hartenberger, comme à B. Sigé et H. Cappetta, pour les nombreuses occasions où ils se sont dépensés pour nous.

Que le personnel du Laboratoire soit inclus dans l'expression de notre vive satisfaction pour son concours, sa compétence, à commencer par Mme Nicolas, Documentaliste ; M. Martin, Photographe ; au Secrétariat, Mme Saumade et M. Combes ; et - dans le domaine du pratique - Mme Ollier, et M. Julien .

A ceux des divers Laboratoires nous disons merci.

Au Professeur R. Legendre, Directeur du Laboratoire de Zoologie de Montpellier, nous tenons à exprimer toute notre reconnaissance d'avoir bien voulu superviser de façon terminale cet ouvrage un peu inhabituel.

Nous voudrions renouveler notre profond hommage au Muséum National d'Histoire Naturelle, et spécialement à J.-P. Lehman, Professeur, Directeur de l'Institut de Paléontologie, et L. Ginsburg, Sous-Directeur, qui, en tant d'occasions et à tant de reprises, nous ont porté aide. - Que soit remercié conjointement le C.N.R.S. qui, en sus de ses concours si divers, a eu la bonté de participer au financement de notre récent séjour de fouilles et de découvertes, sur le terrain, en Afrique du Sud.

Au Professeur J. Piveteau nous savons gré pour le grand encouragement qu'il nous a prodigué pour la publication du présent mémoire, longtemps attendu.

Nous ne saurions oublier, avant de clore tous ceux, nombreux, qui nous ont apporté leur intérêt. Nous évoquons la longue aide, spécifique, de J. Fabre, Directeur de Recherche au C.R.Z.A. (C.N.R.S.) co-fondateur avec nous du "Groupe Français d'Etude du Gondwana", ainsi que l'appui précieux pour nous de la Commission de Stratigraphie de la Société Géologique de France.

C'est avec joie que nous évoquons enfin la présence trop courte à notre gré, sur le terrain, de notre frère François Ellenberger, Directeur du Laboratoire de Géologie Structurale de la Faculté d'Orsay. Merci à lui pour son aide précieuse au Lesotho, et par maints relevés minutieux qu'il a accepté de faire, pour nous et avec nous, sur place, au prix de très longues heures d'un travail qui paraissait peut-être alors ingrat, voire fastidieux, - sinon folklorique aux yeux de la Sciences officielle !

## RESUME D'ENSEMBLE

### Les Pistes de Vertébrés du Stormberg Supérieur ("Trias terminal à Rhétien"), ou Quthingien

Si les zones du Stormberg inférieur se sont révélées contenir de nombreuses traces, surtout dans les faciès dits "Molteno moyen et supérieur", représentant apparemment la base du Keuper, il est frappant de voir pratiquement l'ensemble de cette grosse faune "Molteno" disparaître avec la fin de cette période, que nous avons appelée le "Maphutsengien".

Dès les premières zones du Stormberg supérieur, que nous nommons le "Quthingien", la zoocénose et la phytocénose, en même temps que les données d'ensemble manifestées par l'environnement, sont modifiées. Nous ne verrons plus guère de dépôts marécageux à flore riche et variée, parfois même luxuriante. Les fougères elles-mêmes ont disparu. Elles sont remplacées par de maigres plantes, aux feuilles très souvent filiformes qui paraissent témoigner d'un climat continental. Le sol est devenu de plus en plus rouge, avec des variations latérales beaucoup plus accusées. Les fleuves amenant des galets des monts du 'Grand Sud' ont tari. La faune va en subir les conséquences. Certaines des espèces se révéleront sautillantes ou coureuses, pour un grand nombre plus légères et pour la quasi-totalité d'apparence carnivore ou entomophages, les phytophages devant se contenter d'un régime ingrat, difficile ou à tout le moins irrégulier, les dépôts le montrent.

C'est dans ces conditions que s'inaugure notre Etage nouveau, quelque peu discordant sur les zones A/5, A/6 ou A/7 du Stormberg inférieur (Maphutsengien). Le Stormberg supérieur (ou Quthingien) commence avec le paléopaysage remarquable dit de Moyeni, que nous allons maintenant étudier, typologiquement, avec ses homologues du même âge. Quelques 38 types d'animaux tous nouveaux vont défiler à nos yeux lors de la zone de base de cet Etage, ou zone B/1.

L'on nous avait proposé d'intituler ce II<sup>e</sup> Tome de la série : "La grande Dalle de Moyeni et ses homologues. Paléo-spectacles, scènes et paysages animaux au Lesotho à l'approche du Trias finissant". Nous avons préféré garder le sous-titre plus haut, peut-être plus prosaïque.

Un III<sup>e</sup> Tome est en préparation : "Les développements ultérieurs et terminaux de la faune du Gondwana".

---

## CHAPITRE UNIQUE

La zone B/1 ("Red Beds moyens", Red Beds Supérieurs A",  
ou "Transition Beds I", pour les auteurs).

### INTRODUCTION

NATURE : FACIES, FLORE ET FAUNE DE LA ZONE B/1.

#### A. - Faciès d'ensemble de la zone.

##### 1°) Le "fauteuil".

La zone B/1, caractérisée par une Ichnofaune bien typique, est constituée sédimentologiquement d'un grès d'allure le plus souvent continental, rouge foncé, au grain fin, massif, limité vers son sommet par une dalle de grès jaunâtre silicifié, - tirant sur le rouge en bien des lieux -, et d'épaisseur variable. Cette dalle parfois dédoublée montre une structure et une surface complexes, dont on peut observer les multiples et souvent insensibles changements latéraux de proche en proche. Elle a été colmatée, peu après sa formation, par des apports d'apparence éoliens, très fins, pulvérolents, rougeâtres, aujourd'hui bien durcis, et qui forment les "1ers loess à poupées". Sa silicification ou minéralisation a été si grande qu'elle forme bien souvent, découpée par l'érosion et sur de vastes distances au long des coteaux, un banc témoin continu dessinant une sorte de replat ou fauteuil structuralement typique dans le paysage actuel. La formation gréseuse et "loessoïde" de la zone B/1 contraste avec les argilites déliquescents, friables, des zones A/6 et A/7. - La puissance de la zone atteint à peine 9 m. vers le Nord du Lesotho, s'élève à 30 ou 35 m. vers le centre pour s'abaisser un peu vers le Sud du Lesotho, où elle oscille autour de 20 m, suivant la nature des paléo-paysages qui l'ont formée et dont elle est le témoin.

##### 2°) Les sites.

Dans ce même Sud du Lesotho, autour du lieu de Quthing, on remarque peut-être mieux qu'ailleurs, protégée par les sédiments fins qui en forment la couverture, une telle surface, paraissant former à l'examen un ensemble de paléo-sites locaux, échelonnées sur des kilomètres. Ces sites fossiles, en plusieurs cas nettement reliés les uns aux autres en passant par des secteurs plus pauvres, laissent transparaître à nos yeux l'existence d'un authentique "paléo-paysage Triasique".

Il y a là, au travers d'une telle contemporanéité, un ensemble de témoignages concurrents qui nous permettent d'atteindre dès lors à une vision, sinon à une intégration à la vie du Trias, que l'on avait sans doute rarement approchée à ce point, spécialement pour l'Afrique du Sud.

L'on trouverait aujourd'hui des circonstances un peu analogues dans l'inconstance des "marismas" du Guadalquivir (voir La Faune, 6, p. 46 ss) où l'on passe en très peu de kilomètres vers la "dune" ; puis sur la même surface à la "lagune" ; puis au banc plat "steppique" ou à "maquis" ; de là à des "marais" au sol boueux. Chacun de ces biotopes comprend une faune, voire une biocénose, de caractère très précis et limité dans l'espace. Au travers du cycle saisonnier, l'on y perçoit quelques modifications éphémères. A la saison de l'été ou des pluies, époque où les empreintes se font nombreuses mais fragiles, l'on découvre, installées sur place, les véritables biocénoses typiques des lieux. Si l'on néglige la dune où n'habitent que des prédateurs mineurs allant de la vipère à la buse et au corbeau, l'on découvre : (1) à la lagune : une fau-

ne d'oiseaux lacustres dont les grèbes ; (2) à la steppe (maquis) : une faune de migrants dont des prédateurs majeurs, lynx, aux côtés des chouettes, etc, avec des herbivores coureurs, cerfs et sangliers ; (3) à la mare-abreuvoir qui peut se transformer épisodiquement en flaque : des amphibiens, avec canards, hérons et spatules. - En une autre saison (sécheresse) la mare-abreuvoir a tari et se voit investie secondairement des vire-voltes d'un ensemble hétéroclite de rongeurs (rats), de prédateurs (renards) et d'omnivores (sangliers) qui paraissent y rechercher le frais ; tandis que la steppe elle-même, désertée, n'est plus guère parcourue que par des ambulants, dont les prédateurs. - Mais bientôt le cycle va reprendre.

Il est frappant, dans le Karroo actuel, d'assister à des alternances aussi marquées, lorsque l'on quitte le lac ou étang plus ou moins lagunaire ("pool"), pour la vaste plaine sèche ("veld"), ou ses trop rares flaques à demi-sèches ou mares rouges ("pans").

### 3°) Des milieux échelonnés au long d'un même horizon, interdépendants.

Notre paysage Triassique paraît marqué, autour de Quthing, de variations latérales de faciès un tant soit peu du même ordre. Il semble secondairement que quelques marques saisonnières ici aussi (pluie, vent, dessèchement lent ou au contraire brutal, gel, etc) aient pu affecter nos biotopes du Karroo d'alors, "phases" dont il conviendrait de tenir compte lors de la description des types de cet âge.

C'est au prix d'une véritable randonnée dans cette "époque-clef" - une phase de brève durée dans le Trias -, que tour à tour ces divers milieux s'offriront à nous avec leurs collectivités diversifiées.

Ces divers zootopes, ichnologiquement bien distincts, "particularisés", s'avèrent reliés entre eux par des liens non seulement d'ordre stratigraphique (voir P. Ellenberger 1970), mais aussi sédimentologique, avec le concours et l'apport de trop rares données paléo-botaniques et surtout paléo-zoologiques (voir plus bas). Or c'est ichnologiquement que l'on peut, au mieux, constater l'entité spécifique (l'unicité) du banc, avec les arpentages de certains semi-migrateurs ou nomades, visiteurs faisant avec quelques régularité, ou trop d'insistance (?), le pont entre l'un ou l'autre de ces milieux hétérogènes.

L'emboîtement écologique qui en résulte apparaîtra peu à peu aux yeux dans sa nature complexe, au cours des analyses qui suivent. Si ces collectivités hétérotypiques se montrent quant à elles cantonnées, comme nous le verrons, en des points propres, précis mais distants, perdus en apparence, il est frappant de retrouver, par-delà de monotones espaces latéraux intermédiaires, le passage de ces ambulants, "grands marcheurs" ou "coureurs", allant de cadre en cadre, peut-être du fait qu'ils occupaient une position privilégiée vers le haut de la pyramide trophique d'ensemble du moment.

C'est sur plus de 250 km que l'on peut suivre à l'horizontale ce paysage du Karroo supérieur morcelé par l'érosion Quaternaire. Nous nous concentrerons plus exclusivement, dans ce Volume II, sur un secteur ne dépassant que de peu 80 km, autour de Moyeni, à partir de Quthing. Notre niveau baptisé B/1 s'y montre plus riche d'information, en effet, en ce Sud que dans les parties Nord du bassin.

### 4°) Les "3 faces ou visages" révélés ainsi.

Il semble que l'Ecosystème constitué après le déclin final des faciès du Stormberg inférieur, et en cette aurore du Stormberg supérieur, montre une originalité frappante.

En ces temps nouveaux, inaugurant la massive série des "Transition Beds" (Voir Ellenberger et alia, 1964b, p.323), la biosphère a changé. Les conditions physiques,

biologiques, chimiques peut-être, occupées par l'ensemble du biome ont perdu leur relative uniformité d'antan. Ces conditions paraissent varier de lieu en lieu, comme elles ne l'avaient pas fait jusqu'à présent, il faut le répéter.

Au sein d'un même banc on verra les survivants, héritiers évolués de l'ancien biome, se répartir, pour ne pas dire se scinder ou se fragmenter, au mieux de leurs possibilités, en petites biocénoses distinctes, et cela au travers de niches écologiques qui apparaissent elles-mêmes de plus en plus élaborées, ou simplement peut-être de plus en plus restreintes, étriquées, difficiles. Des courants adaptatifs de plus diversifiés se feront jour en même temps (radiations, naissances de genres nouveaux, de spéciations très diverses dont nous tâcherons de suivre un petit nombre).

Ces "micro-milieus" résiduels de la zone B/1 peuvent s'envisager, ou s'énumérer, sous 3 sections représentant chacune un type distinct d'habitat :

Section I : les paysages clairs et humides (rivières, lacs) ;

Section II : les paysages rougeâtres connaissant des dessèchements avancés (mares) ;

Section III : les vastes paysages nettement "steppiques" ou "péri-steppiques" (avec des flaques très rouges, mini-ruissellements ou sheet-floods).

Les gisements-types les plus représentatifs en sont respectivement : Moyeni et son "île" ; Mokbanametsong et sa "mare" ; et bien plus au Nord Matsepe et sa "flaque".

#### 5°) Aperçu sur la nature de chacun de ces 3 faciès.

- (a) Une Section I de l'ouvrage nous montrera l'"île de Moyeni" et sa biocénose. Pour le faciès il s'agit ici d'un milieu exceptionnellement clair dans un pays à l'environnement rouge. L'"île-fossile-type" de ce lieu, oblongue, à la surface un peu verdâtre, et que nous parcourerons dans tous les sens à la suite des animaux qui s'y ébattent, se montre orientée Nord-Sud. Toute en longueur, soit près de 0,100 km, elle se voit bordée à l'Ouest par une rivière temporaire au sable blanc et au courant bien dirigé (On serait tenté d'en analyser la vitesse par les éléments granulométriques, et le caractère par les ripple-marks extrêmement bien conservés que l'on y discerne). L'île plonge vers l'Est sur un "lac" (limon sableux verdâtre) beaucoup plus profond, aux flancs à-pic, avec des marques de ressac ou clapotis successifs (permettant d'assister à une lente décrue des eaux de cette nappe) ; une petite dune allongée occupe de plus la bordure de l'île dominant le lac. La partie dorsale de l'île porte plus de 47 pistes complètes de Vertébrés supérieurs divers, augmentées de déambulations d'Amphibiens et d'Invertébrés ; ces pistes se laissent scruter dans leurs détails parfois mineurs. Une zone à "pipkrakes" et fins "rouleaux de dégel" présumés (rayons fossiles du soleil levant donnant des indications sur les points cardinaux ?) sert de toile de fond à l'ensemble. Le Pôle apparaît avoir "tourné" de 90°, comme le Paléo-magnétisme l'avait depuis longtemps suggéré (Pôle en Australie ?). Une protection presque parfaite de l'ensemble paraît avoir été faite, presque tout de suite, par un re-dépôt de poussières fines (de quelques millimètres). Un vent assez régulier, venant du lac, tout en colmatant une partie de l'île, a occasionné des balafres spécifiques quelque peu zig-zagantes vers le Sud de l'île, au détriment du très fin niveau "pipkrakisé" du lieu (les traces fines n'y sont visibles que dans leur fond).

Ce même type de faciès se retrouve en des lieux distincts (voir Section III).

- (b) Une section II nous montrera la "mare-abreuvoir de Mokbanametsong" et sa faune combien spécialisée au même moment, et cela dans un sens fort différent, avec la prolifération des "Proto-aviens", biocénose attachante, bien distincte de celle de Moyeni et sur laquelle nous aimerions en savoir davantage (Certains étaient-ils sur la voie du vol ?).

Pour le faciès il s'agira, comme dans presque toute la zone B/1, d'un milieu rougeâtre, puis franchement rouge, avec apport d'argile détritique remanié. On aurait là un véritable "abreuvoir" temporaire fossile au sein de notre même banc, colmaté aussitôt après d'argile rouge violacé, et où ont approché à nouveau (IIe phase) un nombre exceptionnel d'animaux qui ne sont plus tout-à-fait les mêmes quant aux formes, avant l'"exode" général apparent de la faune (ripple-marks stériles, puis épais dépôt de loess à poupees venant draper et ensevelir le tout "durablement").

- (c) La Section III nous fera partir des petits bassins de style Moyeni et Mokana-metsong, à l'aventure, plus loin encore, dans ce monde inconnu de la zone B/1.

Pour le faciès, nous verrons d'abord 3 sites assez analogues à celui de Moyeni : Qomoqomong, Mabetha et Kubake, aux bancs ou îlot fossile clairs évoquant le site de Moyeni, et où déambulent ou s'activent des types bien homologues.

Mais les constants et quelque peu désespérants faciès "steppiques" intermédiaires rouges, nous paraîtront passablement parlants et révélateurs, dans un site tel que celui de la "flaque de Matsepe", plate, lisse, miroitante, à fentes de retrait, où courent quelques petits "Proto-aviens" du style Mokana-metsong, mais gambadent, sortis de leur retraite, de timides "Proto-mammifères".

## B. - Faune et flore de la zone.

- 1°) La flore apparaît rare et clairsemée : Pseudoctenis, Zamites ? (Voir P. Ellenberger 1970, p. 347).

2°) La faune ostéologiquement reconnue y est d'une richesse bien relative. Face à la grande abondance des types révélés par l'Ichnologie dans cet horizon, les restes osseux y sont décevants au triple point de vue du catalogue des types, de leur conservation, de leur représentativité.

- (a) C'est d'abord le nombre très réduit des taxons qui frappe. Soit exhaustivement quant aux os : Gryponyx (cf. G. africanus) Aetonyx (Ae. palustris), Massospondylus (M. carinatus, M. schwarzi, M. harriesi), Thecodontosaurus (T. browni, T. minor) soit 4 genres de Saurischiens "primitifs". Auxquels il faut ajouter l'Ornithischien Heterodontosaurus (H. tucki), le Pseudosuchien Sphenosuchus, les Crocodiliens (Protosuchiens) Erythrochampsia et Orthosuchus (dont O. stormbergi). Il faut avouer qu'une telle liste de 11 formes correspond très mal, à part 2 ou 3, aux plus de 33 principaux types ichniques de Vertébrés supérieurs dont la reconstitution du squelette des autopodes et une vision d'ensemble tentée plus bas, nous montrent la spécificité et le net intérêt, en même temps que la nouveauté, du côté de la Systématique.
- (b) Cette faune est décevante, en second lieu, pour l'état dans lequel nous sont parvenus les restes osseux (voir Haughton, 1924, pour l'inventaire descriptif des principales pièces osseuses ou fragments de pièces découverts). Presque toujours des os isolés forment l'holotype ; des squelettes même dans un état médiocre sont extrêmement rares (ex : Massospondylus).
- (c) Cette faune peut apparaître décevante, enfin, par sa résonance et sa composition-même. L'on y remarque étrangement, on l'a remarqué, une prédominance de groupes archaïques tels que les Paléosauridés ou les Thécodontosauridés, aux doigts sub-parallèles, au médian III très court, évoquant ichniquement plus le biome du Stormberg inférieur (Notre Volume I, 1972, pl. XII) que notre zone.

L'on pourrait finalement se demander s'il ne s'agirait pas là d'une tranche très spéciale de la faune, représentative des seuls bourbiers rouges où les os avaient quelques chances de se conserver, au détriment de pratiquement toutes les formes en général plus évoluées, rapides, coureuses, nageuses (voir plus bas), prédatrices voire carnivores, souvent légères, et dont les pistes nous révèlent la vivacité en même temps que l'abondance, mais dont on peut penser que les restes de surface ont été rapidement anéantis par le temps, comme par les prédateurs, en ces temps difficiles (Dans le fond de nombreux thalwegs on remarque la présence de petits restes osseux, épars, broyés, qui sont peut-être tout ce qu'il reste de cette vaste faune péri-steppeique inconnue ostéologiquement à cette heure).

3°) Conclusion.

Le monde ichnique nous mettrait ainsi en face d'une réalité toute autre que celle que les tableaux de chasse de la Paléontologie classique auraient pu le laisser supposer. On en jugera sans doute en feuilletant les pages qui suivent.

---



SECTION I

L'ILE DE MOYENI ET SA FAUNE.

A. - Introduction :

1°) Découverte de l'"île". Elle a été faite en 1963 (v. Ellenberger et allia 1964 a).

C'est décapé partiellement sur des hectares que s'aperçoit dans plusieurs directions ce site assez extraordinaire. L. Ginsburg a donné (1966) une description vivante de ce cadre étrangement évocateur, spécialement "la petite île" aux premiers rayons du jour qui en ressuscitent d'une façon poignante l'ambiance.

Mais l'impression de dépaysement et de transplantation "dans une ère révolue" peut devenir plus étrange à la nuit lorsque, dans ce silence et cette obscurité propres à l'Afrique, seuls demeurent le bruissement du vent, et au-dessus des têtes les clartés des étoiles. Une lumière allumée soudain au ras du sol, et portée au long des rides de sable de la rivière ou surélevée au-dessus du ressac du lac, vient prendre alors en écharpe tout le dos d'âne de l'île. L'impression devient fascinante comme elle a dû l'être pour les "Bushmen" en d'autres cas (Voir notre travail parallèle : "L'Ichnologie, essai méthodologique" 1974, chap. IV; - en cours).

Le grand dépliant en couleur que nous mettons en appendice et les diverses planches photographiques contribueront mal à donner une idée sur la richesse d'information sans égal que fournit cette île fossile, sans conteste l'une des plus belles du Karroo à ce jour.

2°) Remerciements :

Notre gratitude va à l'équipe française qui nous a prêté main forte pour le dégagement complet de la partie centrale de l'île, - équipe jointe "Muséum-Orsay-C.R.Z.A." avec l'aide du C.N.R.S. et le concours du magistrat local avec ses prisonniers de droit commun devenus ... ichnologues-terrassiers !

Un grand carroyage (v. les photos) a été fait à la craie sur l'ensemble de l' "île de Moyeni" et a permis sur papier millimétré un relevé fidèle au 1/10 de tous les traits majeurs qui y paraissaient perceptibles. Ce travail accompli sur les lieux avec patience et avec une grande minutie, sur notre invitation, par F. Ellenberger, en 1963 (1), nous a servi de base pour une investigation ultérieure beaucoup plus poussée sur l'île et ses environnements immédiats.

---

(1) Nous tenons à le complimenter pour sa minutie : malgré le "bombement" central, ou "dos d'âne" de l'île, ce n'est qu'une petite rectification de 5 cm qu'il eut à effectuer finalement dans l'extrême Sud, c'est-à-dire après 22 ou 23 mètres et quelques 600 à 700 traces relevées ! On voit à quel point le relevé finalement obtenu, et que nous présentons décrypté et enrichi depuis, ressuscite un paléo-paysage précis (Voir aussi le très grand agrandissement de 7 m au "Palais de la Découverte" à Paris).

Nombre d'autres détails ont pu être notés depuis en effet. C'est de 1963 à 1964, puis à nouveau de 1966 à 1970, que nous avons procédé personnellement à un tel démêlage complet des pistes (longueurs totales : 1/4 de km), décodage complété en laboratoire. Ceci a été facilité par les nombreux autres documents que nous avons pu recueillir ou additionner à ce travail de base :

- analyse du paléo-environnement jusqu'aux lieux "steppiques".
- relevé de pistes complètes (nage, etc.) à même le sol, à l'échelle.
- photographies agrandies (plus d'une centaine) des divers secteurs de l'île par éclairage rasant, au lever du soleil, ou de nuit à la lampe.
- moulages de plâtre de large superficie dont l'analyse, pour ne pas dire la "dissection" (en langage d'Ichnologie Myologique), a été précieuse en laboratoire, - au Muséum à Paris, ou à Montpellier...
- dessins sur papier calque de multiples empreintes de chaque groupe d'animal afin d'obtenir par transparence, - d'où renforcement et décantation - force détails intéressants touchant la structure subtile de l'autopode ainsi que les variations de l'appui selon la posture, etc.
- nous avons tenté par ailleurs de mener à bien l'étude un peu plus paléo-écologique, celle-ci, des minuscules traces peuplant l'île (Vers, et Amphibiens, etc.) aux côtés des Vertébrés Supérieurs.
- il en a été de même des menus phénomènes de paléo-météorologie inhérents à l'île : nature des ripple-marks de la rivière ; clapotis et ressac du lac sur le talus abrupt de l'île ; frange sableuse dunaire longitudinale de ce côté (le sol dur de l'île par-dessous ne porte pas de traces : les animaux devaient monter par-dessus) ; bande "crêpelée" et zone à "fins rouleaux" de l'autre côté (pipkrakes, - et phénomènes connexes ?) ; etc.
- nous ne parlons pas des essais de reconstitution de la micro-chronologie de l'île et qui peuvent aussi apporter des éléments intéressants dans certaines diagnoses, et pour la typologie d'ensemble.

Tout cela a donc pu être tenté sur la base primitive des travaux accomplis en 1963, travaux sans lesquels notre île, un étonnant Musée hors les portes, aurait gardé tout son mystère.

Que chacun trouve donc ici nos remerciements.

### 3°) La faune ichnique : le peuplement de l'île de Moyeni.

Mais quels sont les animaux qui ont vécu là ?

- (a) Il faut, d'abord, remarquer l'association typique de ces "êtres" dont nous allons tenter la diagnose (Voir notre travail de Systématique des Archosauriens, Cours E.P.H.E. 1972, inédit); soit, à la suite de cette introduction (A):

- |  |
|--|
| - (B). <u>Neotrissauropus</u> , 26 pas successifs : un "Trissauropodien" } Tridactyles très  |
| <u>Platissauropus</u> , 2 x 3 pas successifs : un "Carnosaurien" } grands, coureurs,   |
| - (C). <u>Moyenisauropus</u> , 545 pas au total : des "Coelurosauriens" (?) modestes, palmés, en marche vers un "grade avien" ("Limnaviens")?            |
| - (D). <u>Episcopopus</u> , 82 pas successifs : un "Crocodylien" ou "Ornithischien"?   |
| - (E). - Biocénose à Amphibiens à la surface de la dalle, et Vers aux terriers spécifiques au travers de la dalle et à sa surface.-(F). (voir plus bas). |

(b) Il faut, d'autre part, remarquer la nette différence d'occupations que révèlent, dans leurs parcours ou par leurs arrêts, ces divers animaux pris, on va le voir, dans leur "vivant" sur l'île et sa périphérie.

I. Certaines espèces, sans exception, "traversent au plus court le banc de sable du lac à la rivière"(ou vice-versa) ; ou marchent dans l'eau ;

soit : - Moyenisauropus natator, 15 pistes.

- M. natatilis, 9 à 11 pistes.

- le grand Plastisauropus ingens, 2 pistes.

II. Certains types font de même, "mais en s'attardant sur la petite dune", bordant le talus du lac (côté oriental) ;

soit : - Moyenisauropus dodai, 5 pistes.

III. D'autres espèces, "terrestres, ne touchent jamais l'eau"-S'ils s'en approchent, c'est pour s'arrêter au bord, et s'en écarter aussitôt (Piste AB). Parcourant le banc de sable de bout en bout ces animaux de taille modeste paraissent "vermivores" et "ranivores", éventuellement "pêcheurs" ; palmure légère ;

soit : - Moyenisauropus vermivorus, 8 à 10 pistes.

- M. minor, 1 piste de 54 pas.

IV. Une autre espèce de taille mineure "descend la rivière et ne s'aventure sur le sol de l'île qu'avec...réticence", ses pattes montrant de plus une palmure spéciale entre les IIe et IIIe doigts ;

soit : - Moyenisauropus longicauda, 1 piste de 33 pas.

V. "Le bipède aux pattes très élancées, animal de grande taille, marche d'un pas remarquablement assuré presque tout au long du banc", montrant bizarrement une hésitation à entrer dans le courant de la rivière où finalement, 2e tentative, les doigts écartés il s'aventurera ;

soit : - Neotrisauropus deambulator, 1 piste de 26 pas.

VI. "Le gros et vraiment balourd animal (au ventre traînant) suit avec une régularité impressionnante les sinuosités de la berge de la rivière, en descendant le cours ;

soit : - Episcopopus ventrosus, 1 piste de 82 pas.

VII. De nombreuses autres pistes "légères et sautillantes" s'aperçoivent au sol, faites par des Amphibiens à la démarche complexe ;

Amphibiopodiscus saltator, parmi les tournoiements des Vers.

#### 4°) Les alentours :

Rappelons, dans les alentours immédiats de ce paléo-site, les "délavages loessiques" rouges qui en forment le soubassement relatif, et qui nous montrent les ébats pour ainsi dire du même âge des petits "Proto-mammifères" archaïques, "steppiques", de cette même zone (Eotetrapodiscus), minuscules formes trotteuses.

La partie la plus riche de l'île dont nous allons poursuivre l'investigation mesure 25 x 6 mètres, soit 150 m<sup>2</sup>. Elle s'achève en pointe entre rivière et lac au Nord.

L'île se prolonge un peu au Sud par le même banc, à Moyenisauropus dodai, à 50 m (même axe); puis à 250 m au Sud-Est, par un petit biotope à M. natator et Neotri-sauropus.

Vers l'Ouest notre rivière paraît afficher une largeur, un "gué", de quelques 60 mètres, vers lequel s'aventurent, en direction des "loess rouges plus lointains", toute une catégorie de nos animaux signalés plus haut. Mais dès les 2 ou 3 mètres de la berge, les traces s'y perdent moins effacées par le courant à ripple-marks que parce que les animaux s'y déplaçaient "à la nage". (voir la description).

Au Nord se voit un ensemble à clapotis (lac), jusqu'à 100 ou 200 m. (plus d'île).

Vers l'Est au delà du "lac" (200 m ?), et aussi loin que l'on peut aller, se suit le banc, "sol fossile rosé", sans trace de vie (Voir Qomogomong à 8 km).

##### 5°) Typologie "au vivant".

Nous nous concentrerons dans ce IIe volume comme dans le précédent sur la typologie. Mais cette typologie de la zone B/1 sera plus essentiellement zoologique, on le comprend et on nous en excusera(!) les animaux étant ici fort heureusement réapparus dans leur mode de vie combien varié. Et mieux, en ce cadre de vie saisissants quant au réalisme! - Il n'y a guère que dans les zones A/3 et A/4 du Molteno que l'on pressentait une pareille ambiance globale; telle au long de l'immense dalle de Seaka-Falatsa (où sur 300 ou 400 m, voire 1 km et plus, s'apercevaient les évolutions de la faune combien différente du Stormberg inférieur, dans un bassin beaucoup plus uniforme: voyez par ex. P. Ellenberger 1972, Pl. XVIII) - Les zones ultérieures et terminales du Stormberg supérieur, fréquemment hachurées de loess à délavages pluviaux, à plaques à évaporites (Ostracodes), ou à grands systèmes dunaire, se refuseront à nous octroyer cet avantage à l'avenir.

La Dalle de Moyeni et ses prolongements horizontaux dans le niveau de base B/1 de cet Etage nouveau nous offrent de la sorte un privilège rare dont nous profiterons au mieux. L'analyse fine de la démarche et du mode de vie de l'animal tout au long de ses périples, analyse par laquelle nous introduirons chaque type, contribuera à nous faire saisir d'une façon on ne peut plus "actuelle" certains d'entre eux. On pourra se demander si pareille approche serait possible pour des faunes mal connues d'aujourd'hui? Pendant plus de ce quart de kilomètre, au total, nous pourrions accompagner pas à pas, piste après piste, nos bêtes du Trias, sans aucunement démolir les signes précis de leurs activités ordinaires. Saurions-nous en faire de même aujourd'hui sur les bords d'un marécage, où nos pas à nous endommageraient irrémédiablement les subtiles et légères traces des êtres, pourtant nos contemporains?

Il y a là comme un renversement de situation assez cocasse. Ce plongeon typologique dans la Zoologie du Trias touche à l'Ecologie, voire à une Ethologie peut être, autant qu'à la Paléontologie au sens géologique le plus habituel, à laquelle nous serons pourtant ramenés directement.

En abordant ainsi ces animaux tels qu'ils consentent à nous apparaître en leur présent dans ce monde libre du Gondwana, nous serons amenés à tâter leurs pieds, leurs mains, ou d'autres parties du corps sur les moulages naturels qui nous sont prodigués. D'où les mensurations très diverses que cette vision spécifique dans les 3 dimensions nous obligera à noter par écrit. Myologiquement, arthrologiquement, splanchnologiquement, peut-être plus que selon la traditionnelle ostéologie, ces animaux nous deviendront proches.

Notre typologie s'efforcera d'en tenir compte.

B. - LES GRANDS TRIDACTYLES "COUREURS" DE MOYENI.

Les tridactyles francs, bipèdes marcheurs à grands pas, il faudrait peut-être dire "coureurs", ont repris, dans notre partie du Gondwana, l'ensemble de la biosphère au Trias Supérieur. Il est remarquable de voir combien leur présence devient caractéristique au Stormberg supérieur.

Certes ils avaient existé depuis longtemps, dès les débuts du Stormberg inférieur (Molteno basal), et beaucoup plus tôt pensons-nous. Mais il n'étaient là que comme des parents pauvres face à la vaste faune pullulante des Dinosauriens tétradactyles semi-bipèdes, ou des pentadactyles presque quadrupèdes et aux formes énormes (Voir notre 1er Volume 1972, p. 24 à 95).

S'ils s'étaient déjà bien spécialisés dans ce domaine de la marche, le fait sera beaucoup plus marquant à l'avenir avec les "Trisauropodiens", à doigt médian projeté vers l'avant et à la démarche sur une voie de largeur pratiquement nulle.

---

Genre Neotrisauropus nov. gen.

1°) Diagnose générique :

- bipède haut sur pattes, aux longs pas strictement alignés ;
- les 3 doigts médians sont rectilignes, le IIIe se projetant très fortement vers l'avant dans l'axe du pied qui est aussi celui de la marche ;
- coussinets phalangiens en lobes très distincts, ovales, séparés par des rétrécissements ou seuils importants ;
- plis de la peau transversaux, complexes, déterminants aux points de flexion des doigts. Le doigt médian III a toutes les phalanges mobiles, griffe comprise. Pour les doigts latéraux, voir aux espèces ;
- griffes de chacun des 3 doigts bien marquées au sol distalement ;
- resserrement stable des 3 doigts à la marche au sec ; forte divarication du IIe et surtout du IVe en terrain mou ;
- articulations digito-métatarsiennes formant au sol des bourrelets révélateurs de la nature distale des métatarsiens et du faisceau relativement serré qu'ils forment. Métatarsiens : le IVe aboutit toujours au sol ; le IIIe, beaucoup plus long, quelquefois ; le IIe sub-égal ou à peine plus long que le IVe, pratiquement jamais (il ne fait qu'effleurer le sol, occasionnellement).
- pointe de l'hallux au sol : un peu à l'arrière du niveau articulaire digito-métatarsien II-IV, bien vers l'intérieur ; la phalange, ou son articulation proximale, font voir ce doigt réduit, perpendiculaire à l'axe du pied ou à peine tourné vers l'avant, et piqué vers le bas.

2°) Affinités du genre Neotrisauropus :

On en tentera la reconstruction du squelette du pied, sur la base de tous les éléments visibles de l'autopode au sol . Mais quels en sont les affinités ichniques ?

(a) Le "groupe Trisauropodien", s. stricto.

Ostéologiquement, on a pensé (pour ce genre d'empreintes) à un possible apparemment avec les "Coelurosauriens" (Voir Lull 1953, p. 152 ss, Haubold 1971, p. 65 ss). - Mais nous pensons que les Coelurosauriens classiques ont le doigt médian plus court, le pied plus étalé, le faisceau métatarsien plus resserré et probablement plus allongé que chez notre animal et ses homologues. Ces animaux sont encore ostéologiquement inconnus...

Neotrisauropus se rattache nettement au groupe des "Trisauropodiens", à l'exceptionnellement long doigt médian; à la démarche sûre et droite; à la main ne prenant pour ainsi dire jamais appui au sol (une rare petite main pentadactyle, à peine tournée vers le dehors, s'abaissant au sol en métacarpograde: se reporter à notre travail de Systématique pour plus de détails, - en cours). - Ils sont ichnologiquement caractéristiques.

L'histoire phylogénique de ce groupe, éminemment Triasique, des Trisauropodiens, qui se poursuivra jusqu'à l'Infra-Lias au moins, paraît avoir une origine remontant au bas mot au Trias moyen (Voir P. Ellenberger, 1972: spécialement pour les figures des types indiqués ci-dessous).

(b) Prototrisauropus du Molteno moyen :

Si notre forme se présente de façon assez directe dans la lignée qui a pu donner les Grallatoridés (plus légers et menus) et les Anchisauripodidés (à l'hallux retourné à l'arrière), faune qui paraît caractériser l'Infra-Lias, il semble que l'on puisse aussi tenter de remonter vers ses origines. - Dans la zone A/3 du Stormberg inférieur, c'est-à-dire au Molteno moyen, l'ancien Prototrisauropus, à la spéciation déjà très avancée (Fig. 14 à 17 ; 18-20), se présente un peu de la même manière. Toutefois les 3 doigts et tout spécialement le IIIe et le IVe sont incurvés, arqués vers l'intérieur et non rectilignes comme chez N. - Prototrisauropus montre, de plus, une articulation digito-métatarsienne d'ensemble moins souple, plus "monolithique", épousant moins le sol. Ses enjambées peuvent être considérables, comparées à celles de N. (Voir P. Ellenberger ibid. : Tableaux phylogéniques d'ensemble en fin de volume).

(c) Deuterotrisauropus du Molteno supérieur. - Un peu moins ancien, Deuterotrisauropus, petite forme de la zone A/4 du Stormberg inférieur, montre des articulations peu mobiles au sol, apparemment peu fonctionnelles, y compris celles des phalanges. Les doigts, rectilignes au contraire ici, comme chez N., se montrent par contre non-lobés, et comme figés dans un angle de divarication d'apparence immuable. Le doigt médian III ne se projette que modérément vers l'avant. L'hallux n'apparaît pas, fonctionnellement, au sol. Il pourrait s'agir d'un phylum latéral.

(d) Qemetrisauropus du Molteno inférieur :

Dans des horizons plus anciens que ceux des précédentes formes, soit la zone A/2 du Stormberg inférieur (Molteno inférieur), l'antique Qemetrisauropus (Fig. 6, 7) montre des doigts très incurvés, à la pulpe épaisse, joints dès leur origine proximale dans une sole pédieuse raccourcie (d'apparence cartilagineo-fibreuse ?). Cet animal, qui lui aussi déambule à grands pas, paraît représenter une forme ancestrale à maint "Trisauropodien", dont Neotrisauropus?

- (e) Anatrisauropus des mêmes horizons, au doigt IV "tordu" vers l'extérieur (Fig. 8), semble par contre à l'origine de groupes de bipèdes tridactyles très différents. Il n'est pas impossible que des animaux tels que Otouphepus (Fig. 92 à 85) du Stormberg supérieur (et des U.S.A.) soient sortis de ces formes primitives. Cette voie paraît bien divergente de celle de Neotrisauropus.
- (f) Senqutrisauropus de la limite Beaufort-Molteno basal (A/1). Ce petit animal, au fragile pied tridactyle insuffisamment défini (Fig. 4A et B), paraît trouver sa place au sein des lignées originelles de bien des types que nous passons en revue? Nous sommes ici au Trias moyen (Les Trisauropodiens et les Carnosauriens sembleraient déjà différenciés).

3°) Comparaison du genre Neotrisauropus avec les autres principaux groupes de bipèdes tridactyles du Trias Sud-Africain, ichnologiquement décelés.

Bien distincts des Trisauropodiens dans nos niveaux du Trias apparaissent :

- (a) Les animaux à allures d' "Ornithopodes".

Paratrisauropus et Psilotrisauropus, du Molteno moyen et supérieur (zones A/3 et A/4), doivent peut-être être rangés, avec leur doigt médian minime, la grande divergence de leurs 3 doigts, avec leurs phalanges unguales ou ongles très émoussés, aux côtés des Ornithopodes (?) dont de grandes formes paraissaient déjà exister à cette époque. Nous sommes là loin des Trisauropodiens et de Neotrisauropus.

- (b) Les animaux à allure de "Thécodontosauridés".

Trichristolopus, du Beaufort supérieur (Trias moyen), et plus tard Pseudotrisauropus (Fig. 2 ; 49,54), bipèdes tridactyles, aux 3 doigts sub-parallèles, ont, à l'inverse de N., le doigt médian fort télescopé. Ils paraissent proches des Thécodontosauridés.

- (c) Les animaux à allure de "Paléosauridés" (?).

Plastisauropus et Megatrisauropus (Fig. 63 et 126). Ces deux très grandes formes, à l'autopode plus primitif (persistance d'un Ve doigt), seront étudiées typologiquement plus bas. L'on aperçoit un certain parallélisme entre eux et les Trisauropodiens. Mais la structure du pied, le raccourcissement du doigt médian, et surtout la présence d'un tel Ve doigt, éloignent nos animaux des Trisauropodiens, pour les rapprocher des "Paléosauridés" ou de formes plus primitives encore.

Aetonychopus (zone B/1) par contre, griffu assez proche sans doute des Carnosauriens, contraste considérablement avec notre Neotrisauropus pour son pied, ici raccourci dans sa totalité, le doigt médian inclus, avec l'arrière (partie métapodienne) étalé dans une large et presque parfaite symétrie (Voir gisement de Mokbanametsong).

- (d) Les animaux à allure de "Carnosauriens".

Bosiutrisauropus et Mafatrisauropus (Fig. 23-24 ; 45). Ces animaux, émanés peut-être de petites formes au pied de "Carnosaurien" (?) de la limite Beaufort-Molteno (zone A/1 du Stormberg inférieur), montrent, respectivement aux zones A/3 et A/4 du Molteno, des pieds souples, griffus, aux 3 doigts lobés musclés, forts, largement étalés au sol, le doigt III peu allongé, le pied bien symétrique dans son appui proximal. Ces pieds, annonciateurs d'Eubrontes et des Carnosauriens francs, nous montrent des bipèdes tridactyles fort éloignés, dans leur spécialisation, de nos Trisauropodiens et de Neotri-

sauropus. On en verra des développements volumineux et "redoutables" à la fin du Stormberg (cf. Kleitotrisauropus Fig. 124, zone B/5).

(e) Les animaux à allure de "Proto-aviens".

Dans un ordre complètement différent, et pour clore ce panorama général des bipèdes tridactyles du Stormberg face à Neotrisauropus, il n'y aurait lieu d'oublier :

- I. - le groupe des petits Carnaviens, avec Masitisisauropus. Il s'agit là, de petits "Proto-aviens" apparemment prédateurs, qui nous éloignent de plus en plus du Neotrisauropus, dont ils sont contemporains (même gisement de Mokanametsong, zone B/1).
- II. - le groupe des Limnaviens, avec Moyenisauropus, à la patte palmée et au long talon métatarsien. Emanés peut-être des anciens Seakatrisauropus (Fig. 21, 22) ou davantage Prototrisauropodiscus au petit talon central isolé (Fig. 13) du Molteno supérieur ou moyen, nous les suivrons dans le détail, dans leur vaste spéciation, face à Neotrisauropus, sur l'île de Moyeni" (zone B/1).
- III. - le groupe des Lacunaviens, avec Masitisisauropodiscus. Ces "Proto-Avien aux minuscules pattes de passereaux, déjà abondants au Stormberg inférieur (zones A/4 et A/6), persisteront face à Neotrisauropus lors de la zone B/1, et même ultérieurement (zone B/3).

4°) L'entité de Neotrisauropus comme genre nouveau :

Neotrisauropus forme au sein de ce vaste monde Triasique, dont on voit l'extrême variété, et une richesse surprenante (et encore ne parlons-nous que des bipèdes tridactyles !), un type générique bien distinct, tant pour l'anatomie du pied que pour la démarche. D'où l'appellation générique que nous lui conférons de "nouveau" (= "neo-") parmi les dinosauriens tridactyles ("tri-sauro-pus"), et plus spécialement au sein du groupe restreint des Trisauropodiens.

---

Neotrisauropus deambulator nov. sp. (Type 62; Pl. A-B; Pl. VIII-IX).

Hypodigme (Type) : Dalle de grès dite "La Dalle de Moyeni", de couleur blanc-verdâtre, intercalaire au sein des premiers grès rouges de faciès Stormberg supérieur.

L'hypodigme y comprend une piste complète (Piste Y), bien définie, avec 26 pas consécutifs dégagés, représentant un scénario vivant qui sera décrit plus bas. - Un certain nombre d'autres pistes s'aperçoivent ailleurs (Banc de sable à 250 m au Sud-Est ; gisement de Mokanametsong, etc.)

(a) Diagnose brève :

- espèce-type ;
- bipède strict, rapide, "haut sur pattes" plus encore que l'espèce N. mokanametsongensis de la même zone B/1 ; certains Grallatoridés du futur auront une démarche semblable, mais sans l'usage de l'hallux ;
- l'hallux touche le sol de sa pointe, sur le côté interne du pied un peu à l'arrière, plus nettement chez notre espèce que chez l'autre ;
- le doigt médian III se projette plus à l'avant des doigts latéraux II et IV que chez l'espèce voisine ;

- le coussinet articulaire digito-métatarsien externe IV est de loin le mieux imprimé des 3 ; faible appui exceptionnel du IIe chez cette espèce ;
- les pieds, aux 3 doigts rectilignes, sub-parallèles à la marche, et construits de façon plus gracile, s'impriment, sveltes, dans un alignement presque strictement rectiligne, par opposition à notre autre espèce ;
- en dimension, dépasse de presque  $\times 5/4$  l'autre espèce.

(b) Démarche et mode de vie ("fossilisés au vivant") sur la Dalle de Moyeni.

Nous avons le privilège de pouvoir étudier typologiquement nos animaux dans leur contexte éthologique. Nous suivrons donc N. deambulator dans les détails les plus fins de son activité, pour mieux le comprendre. Nous oublierons un moment qu'il est objet pour le prendre comme sujet.

- I. - (Il "déambule" d'abord). - Le grand animal remonte la rivière sur sa rive droite : on le voit en suivre la berge à peu de distance de l'eau, soit à guère plus d'1 mètre, sur un sol d'apparence "légèrement gélivé une nuit précédente (?)" (Voir description de ce paléo-phénomène à Episcopopus). Il avance sur une voie étroite au sens le plus précis de terme. Sur cette voie à la largeur pratiquement nulle, il va déambulant à grands pas réguliers 0,95 m (des "pas valgus" à + 5° au plus), les 3 doigts resserrés. - Tel est ce que nous montrent les premiers pas visibles de cette longue marche.
- II. - (Il "vire sur sa droite comme s'il allait à l'eau"). - Il n'est plus maintenant qu'à 0,80 m de l'eau (limite extrême vers lui des ripple-marks de la petite anse ou crique "k"). Face à lui sur sa droite il y a le petit promontoire de la berge (promontoire "j"), itinéraire de 3 pistes mineures : D sortant de l'eau, et E et F y descendant, toutes trois antérieures à sa venue. Il s'y enfile : le 7e pas brusquement inférieur de 0,30 m aux précédents s'y est tourné résolument. On croirait que l'animal va entrer dans l'eau ; les 3 doigts se sont écartés peut-être en raison du sol meuble.
- III. - (Il "se détourne soudain vers la terre"). - Or, à ce point précis (8e et 9e pas), il opère une vire-volte de 40° sur sa gauche, les doigts bien écartés (pas raccourcis de 0,20 puis 0,15 m par rapport à la normale) ; puis, se tournant encore plus de ce côté pour éviter la petite crique "i", il reprend sa marche à pas majestueux de 0,95 m, rectiligne, en abandonnant ainsi la rivière (10e au 18e pas). Le voici sur la croupe médiane de l'île qu'il remonte longuement. Aux abords d'un léger cordon dunaire bordant le côté "lac" de l'île, N. deambulator amorce une légère courbe qui le ramène ainsi peu à peu vers la rivière en contre-bas sur sa droite (19e au 22e pas, toujours de 0,95 m). Les doigts se sont fortement resserrés.
- IV. - (Il "va résolument à l'eau à présent"). - Il a quitté la dorsale de l'île et sans aucune hésitation va cette fois à l'eau. Les 23e et 24e pas ralentissent (0,75 m). - Du 25e pas (droit), il franchit la berge au bout du très léger promontoire "b", les doigts écartés, tandis qu'au 26e il disparaît dans l'eau, les doigts écartés à l'extrême : les ongles des doigts II et IV s'enfoncent dans les ripple-marks comme pour amorcer une solide poussée à contre-courant dans la rivière. On aperçoit une petite éclaboussure boueuse à l'arrière du pied.
- Les pas de N. deambulator s'associent ici aux autres pistes de l'île, bien que surimposés à la majorité d'entre elles, donc légèrement plus récents qu'elles.

(c) Les autres pistes. C'est dans un contexte nettement moins varié, et avec Moyeni-sauropus natator, que l'on retrouvera N. deambulator, sur le banc de sable Sud-Est (à 250 m). - Mais l'ambiance de Mokanametsong, où le portent aussi ses pas, s'avère d'un tout autre ordre. Cet animal paraît poussé à "migrer" ou mieux à "visiter" des lieux très divers, comme nous le verrons plus bas.

(d) Diagnose détaillée de l'espèce (description).

Aux caractères définis plus haut (diagnose générique et notre diagnose brève), s'ajoutent maints traits spécifiques précis (mensurations) :

- I. PES - Longueur mesurable du pied 260 mm. Longueur de l'appui latéral, interne, du doigt I au sol, 50 mm, parfois réduit à l'articulation proximale ou au seul coussinet unguilo-phalangien ; longueur de l'appui distal du IIe doigt, 135 mm, soit 167 mm avec le coussinet articulaire digito-métatarsien (faiblement imprimé sur 50 % des empreintes) ; longueur de l'appui distal du IIIe doigt 167 mm, soit 195 mm avec le coussinet articulaire digito-métatarsien (même remarque) ; longueur du IVe doigt avec le coussinet articulaire proximal, 178 mm. Longueur du Ve doigt : ?
- Le squelette du pied, reconstruit, sur les nombreuses données de la piste-type, révèle pour cet impressionnant animal, une formule phalangienne de type assez classique : 1-2-3-4-(0). La mesure des doigts, faite sur la reconstitution du squelette, peut s'estimer (avec une très petite marge d'erreur, - griffes comprises) à : I, 60 mm ; II, 155 mm ; III, 190 mm ; IV, 163 mm ; V, ?. Les griffes en elles-mêmes mesurent, d'après l'analyse de la piste : II, 55 mm ; III, 47 mm ; IV, 43 mm ; la plus solide est celle du IIe doigt ; celle de l'hallux peut mesurer 25 mm. - Des métatarsiens, on ne perçoit fonctionnellement que l'extrémité distale : le IIIe est le plus long, le IVe est un peu plus court que le IIe. Le Ier, beaucoup plus court, se situe pratiquement sous le IIe, à la façon des Carnosauriens. Au contraire le faisceau très resserré et parallèle, que forment entre eux les métatarsiens, rapproche cette forme du pied de celle des Coelurosauriens, dont elle s'éloigne par la longueur exceptionnelle du doigt médian III (?).
  - La projection du IIIe doigt, en avant du bout des doigts latéraux II et IV, atteint 88 mm, chiffre considérable!
  - La largeur du pied, entre l'extrémité des griffes II et IV, atteint la valeur moyenne de 175 mm, mais descend à 160 mm par resserrement du doigt IV en terrain sec, pour s'élever à 220 mm à l'eau, ce qui représente une très grande mobilité latérale possible du doigt IV, et à un moindre degré celle du doigt II. Le court doigt I, perpendiculaire aux autres, n'est que faiblement mobile, son ongle capable tout au plus d'avancer vers l'avant de quelques millimètres (10 mm au maximum).
  - La divarication totale des doigts, II-IV, varie de 33° au sec, à 63° à l'eau (II-III, 19° - 33° ; III-IV, 14° - 30°), ce qui montre une variation possible pouvant aller pratiquement du simple au double dans cet écartement, le pied posé à plat. Le doigt I est toujours orienté à 83° par rapport au doigt III (chiffre qui s'abaisse une seule fois à 75°, soit au 5e pas, piste Y, face à l'eau).
  - La mobilité des doigts, dans le sens vertical, est attestée par une étude précise des petits replis transversaux de la peau sous les doigts : plis obscurs sous le pouce I, mais très forts pour les doigts II, III, IV, dont toutes les phalanges sont flexibles en direction du bas, avec 2 petits plis associés à la griffe, spécialement du IIIe doigt. L'articulation inter-phalangienne la plus distale de chaque doigt s'accompagne, de façon frappante, de 2 à 3 fins plis toujours nets vers le bord interne de ces doigts (et ornementant l'étranglement un peu oblique séparant, au sol, les lobes des doigts). Le IIIe doigt, particulièrement mobile (fléchisseur superficiel puissant), montre le même phénomène également pour son articulation plus proximale : les petits plis, ne mesurant normalement que 8 à 10 mm de long, atteignent ici 20 mm de longueur visible. L'analyse fine montre qu'à la manière des oiseaux marcheurs, ces plis de la peau se sont faits, chez Neotrisauropus, un tant soit peu à l'avant de l'articulation osseuse (un peu distalement donc)? - Le pied, levé, se repliait vers l'intérieur de la voie.

- Le revêtement cutané des pieds porte de faibles "alignements" de quelques millimètres, réticulés.

II. MANUS - La main est inconnue, même lorsque l'animal hésite ou lorsqu'il pénètre dans l'eau (Bipède au sens le plus strict du terme, Neotrisauropus deambulator évoque très mal les Carnosauriens, les Coelurosauriens ou les Thécodontosauridés. - L'autopode sépare radicalement notre animal du groupe des Carnosauriens, quant à l'allure de ses métatarsiens par exemple). Il est regrettable que la main se cache à nos yeux. C'est chez une forme plus tardive de Trisauropodien que nous pourrions observer la main, petite, pentadactyle, spéciale.

III. PISTE - L'enjambée mesure 1,90 m (le pas : 0,95 m), mais peut s'abaisser à 1,48 m (pas : 0,74 m) en lieu humide. Le ped. angulatio est presque nul, 3° à 5° (pas valgus à peine). La démarche se fait sur une voie à l'écartement nul ou peu s'en faut (écartement oscillant entre 0,02 et 0,03 m), et ceci quelle que soit la longueur ou la brièveté des pas. D'où, en vision animalière, un animal haut sur pattes. Même dans l'eau (écartement : 0,07 m), il paraît encore profiter de sa haute stature (Ped. angulatio : 10°...).

- Pas plus que les mains, la queue ne vient servir d'appui au sol, même aux points les plus délicats de l'itinéraire, - tournants, ou descente à l'eau, - à l'inverse des 'Coelurosauriens', etc.

(e) Plésiotype : Sur la dalle voisine (autre îlot), on a 4 ou 5 pistes qui paraissent identiques à celle de notre type (après une petite formation loessoïde rouge intercalaire). - Au sein de la mare loessoïde rouge de Mokanametsong, on trouve N. mokanametsongensis, dont l'analyse sera faite plus bas, plus trapu, plus "gros", plus "agressif" d'allure au milieu d'un environnement faunique un peu différent.

(f) Derivatio nominis et discussion. Nommé en égard à sa belle et noble démarche, du verbe cicéronien deambulare : "aller se promener, et se promener longtemps" ; tel est à Moyeni le cas de notre animal aux jambes élancées, arpentant son banc de sable de bout en bout, pour pénétrer dans sa rivière au point choisi de lui seul.

Une discussion sur : le modelé général de Neotrisauropus deambulator, la restitution de son bâti osseux, sa place zoologique, son comportement, en application des données de l'Ichnologie Myologique et Fonctionnelle (Voir P. Ellenberger "L'Ichnologie, essai méthodologique", op.cit. chap. II à IV) sera tentée ultérieurement (Pour l'emplacement systématique des Trisauropodiens on peut se reporter à notre Cours sur la Systématique des Archosauriens, op. cit.)

N. deambulator doit mesurer environ 3,20 m de long. Sa bipédie haute sur pattes lui élèverait la tête à plus de 2,00 m.

---

Genre Plastisauropus nov. gen.

Au sein de la grande faune spéciale qui inaugure le Stormberg supérieur (ou Quthingien) se remarque Plastisauropus.

1°) Diagnose générique :

- nouveau genre de "tridactyle" géant, bipède strict d'apparence, ne se rapprochant peut-être que par un éventuel phénomène de convergence du genre Neotrisauropus, son voisin et contemporain.

- le pied plus large a pu être annoncé en petit par Mafatrisauropus et précédemment Bosiutrisauropus (Fig. 45 ; 23-24) ; il évoque celui de Carnosauriens anciens ;
- les 3 doigts II-III-IV apparaissent en effet quelque peu analogues à Eubrontes pour leur proportion, leur disposition, leurs longueurs relatives (assez forte divarication, télescopage modéré des phalanges).
- le médian III se montre peu projeté vers l'avant ; l'angle formé distalement entr'elles par les griffes II-III-IV est nettement obtu : 102° seulement.
- en corollaire possible à son ampleur, le pied montre vers le bord externe l'appui supplémentaire, exceptionnel, du Ve doigt ; la présence de ce doigt V écourté mais porteur d'une griffe, et situé en position quasi-parallèle avec le IVe doigt, différencie notre genre de Neotrisauropus et des Trisauropodiens, comme des Carnosauriens.
- il semble que, du côté interne, l'on aperçoive la marque de la griffe du Ier doigt qui a effleuré le sol à la marche.
- formule phalangienne: de type (1 ?) - 2 - 3 - 4 - 1, si l'on admet pour le Ier doigt une phalange allongée porteuse de la griffe (?). On peut comparer avec Pseudotetrasauropus du Stormberg inférieur (Fig. 28 à 34, zone A/3). Voir aussi Megatrisauropus (Type 126, zone B/5).

## 2°) Nom du genre :

Le nom dérive du grec "plastos" : "façonné, modelé", mais aussi "simulé, contrefait" (en allusion aux ressemblances sans doute superficielles, ou dues à des convergences, entre notre animal et ses voisins).

---

Plastisauropus ingens nov. sp. (Type 63; Pl. K; Pl. II, XXIV).

Hypodigme (syntypes) : Dalle de Moyeni. L'hypodigme y comprend deux pistes (G1 et G2), avec chacune 3 pas consécutifs sur 5 mètres, et association avec la grande faune de Moyeni.

- (a) Diagnose brève : comme pour la diagnose générique, le groupe étant monospécifique.
  - (b) Démarche et mode de vie. Les deux pistes nous montrent l'animal sortant de l'eau du "lac" en bipédie et, dès le 3ème pas (3 pas réguliers), disparaissant dans la "rivière" et ses ripple-marks. - Ces deux "scénarios" sont complétés par les pistes très homologues de Mokbanametsong, à moins de 3 km à l'Ouest (co-type).
  - (c) Diagnose détaillée : Ce bipède tridactyle considérable, qui paraît faire usage de son doigt V pour augmenter l'appui de son pied au sol, sera décrit avec plus de détail au sein de l'ensemble faunistique sans doute contemporain de la très voisine "mare" de Mokbanametsong (Voir la Section II).
- I. PES - Longueur du pied 320 mm ; largeur 235 mm. - Lors du 2e pas (Piste G1), on devine la longue marque du talon métatarsien (?), mesurant 550 mm depuis l'ongle du doigt médian, soit 270 mm depuis l'articulation digito-métatarsienne III.

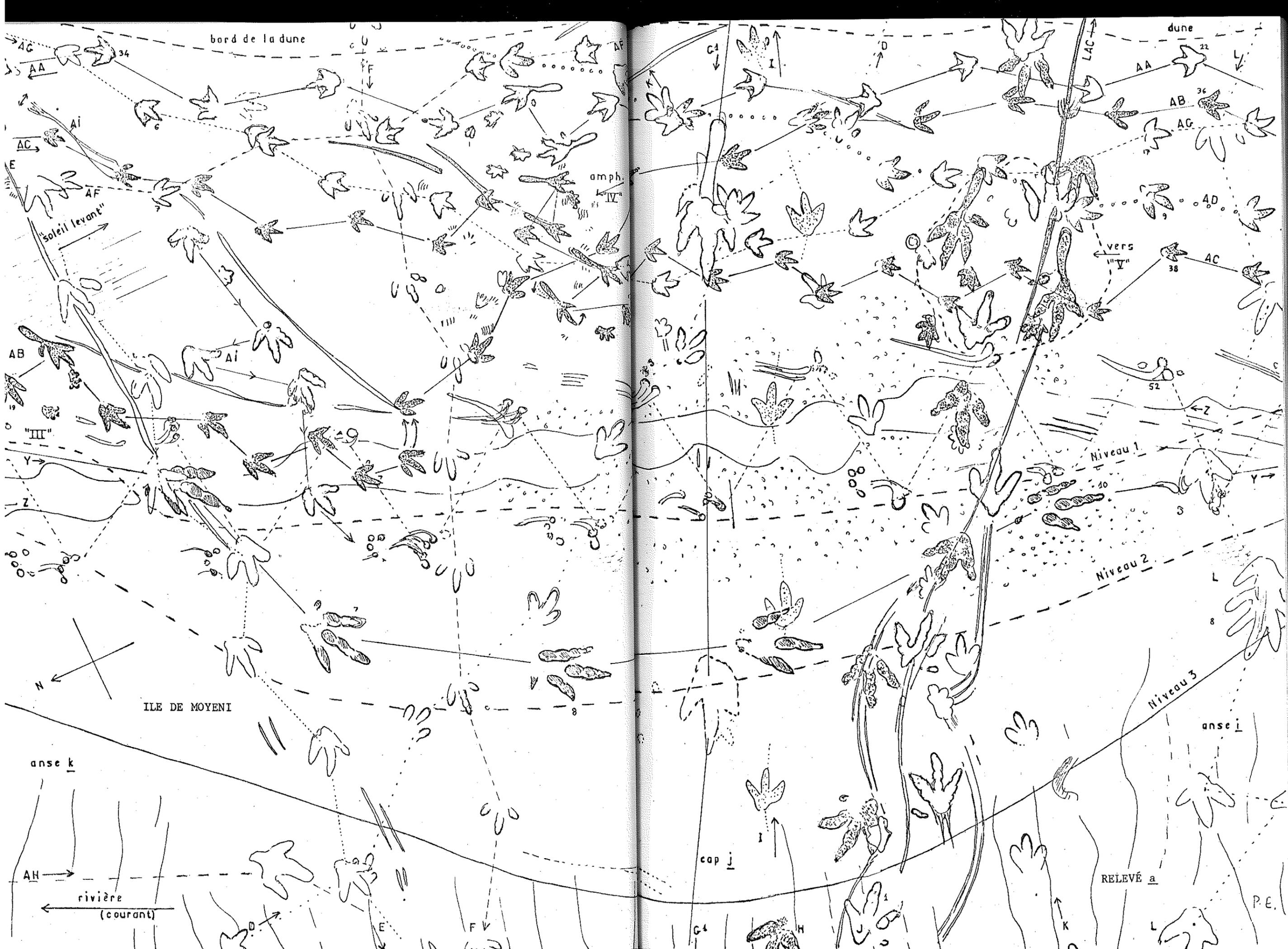
II. MANUS - La main n'est pas connue.

III. PISTE - Enjambée 2,90 m (Pas 1,45 m). La démarche est particulièrement rectiligne (Ped. ang. 5°). La piste G1, surimposée d'un peu de moucheture et rayure dû au "gel" (?), est plus ancienne que la piste G2 fraîche, récente.

(d) Plésiotypes : voir la mare-abreuvoir de Mokanametsong (cotypes).

(e) Derivatio nominis et discussion : voir à Mokanametsong. Le nom vient de la grosseur. P. ingens mesure plus de 5,00 m de long. Sa tête s'élève à près de 3,00 m de haut, à ce qu'il semble (?). Chez Plateosaurus la longueur du corps approche on le sait de quelques 20 fois la longueur du pied au sol (voir Romer 1956, p. 618) ; si nous prenions ce paramètre, notre animal serait alors un peu plus grand :  $0,32 \text{ m} \times 20 = 6,40 \text{ m}$  de long. Nous pensons qu'un paramètre 16 est davantage dans les normes. Un tel paramètre a été vérifié pour plusieurs de nos animaux à peu près contemporains du Stormberg, dont Massospondylus (cf. M. harriesi, échantillon N° 5135 de S. African Museum, squelette complet recueilli à 19 km au S-W de notre gisement).

---



bord de la dune

dune

ILE DE MOYENI

anse k

anse l

rivière  
(courant)

RELEVÉ a

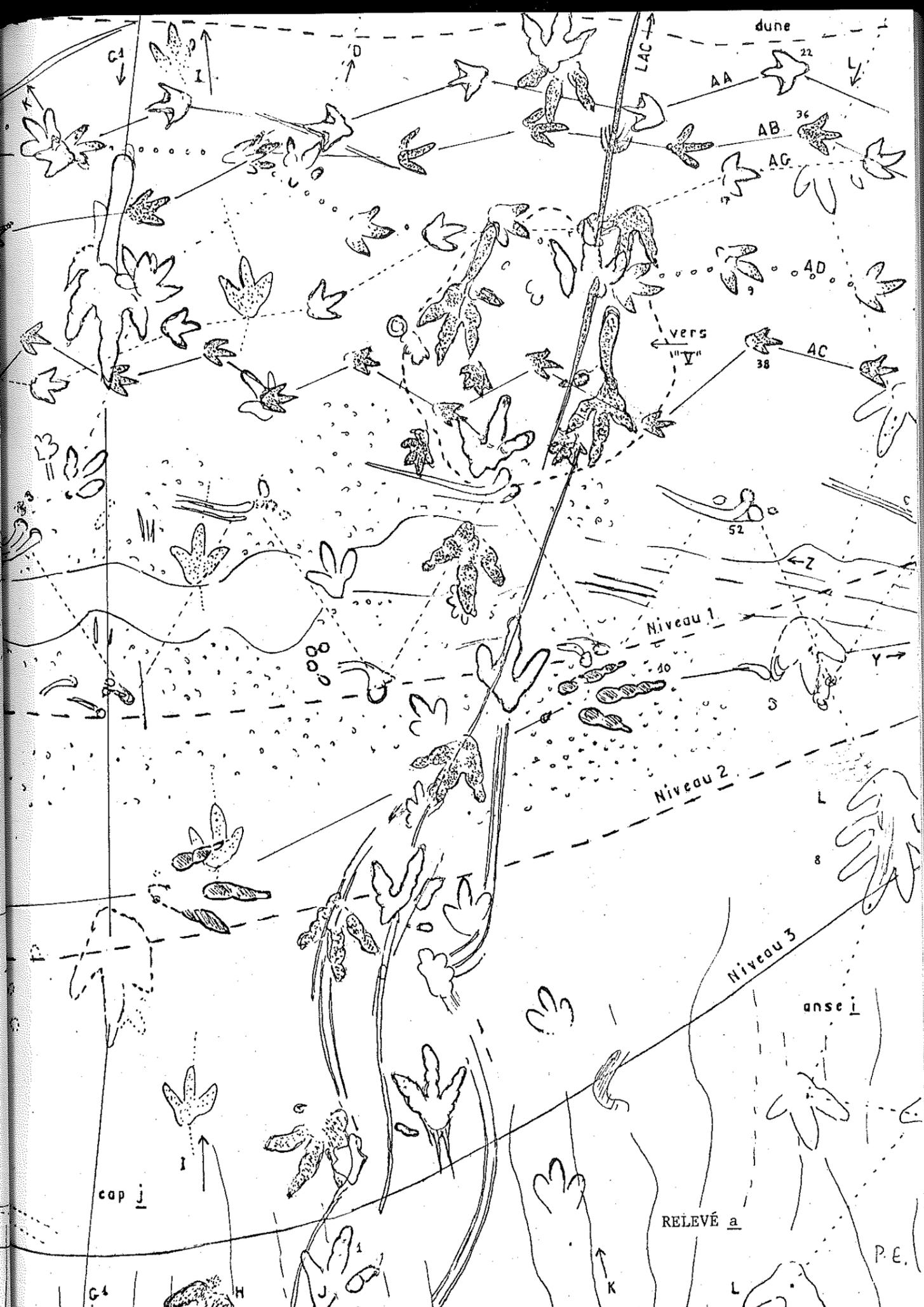
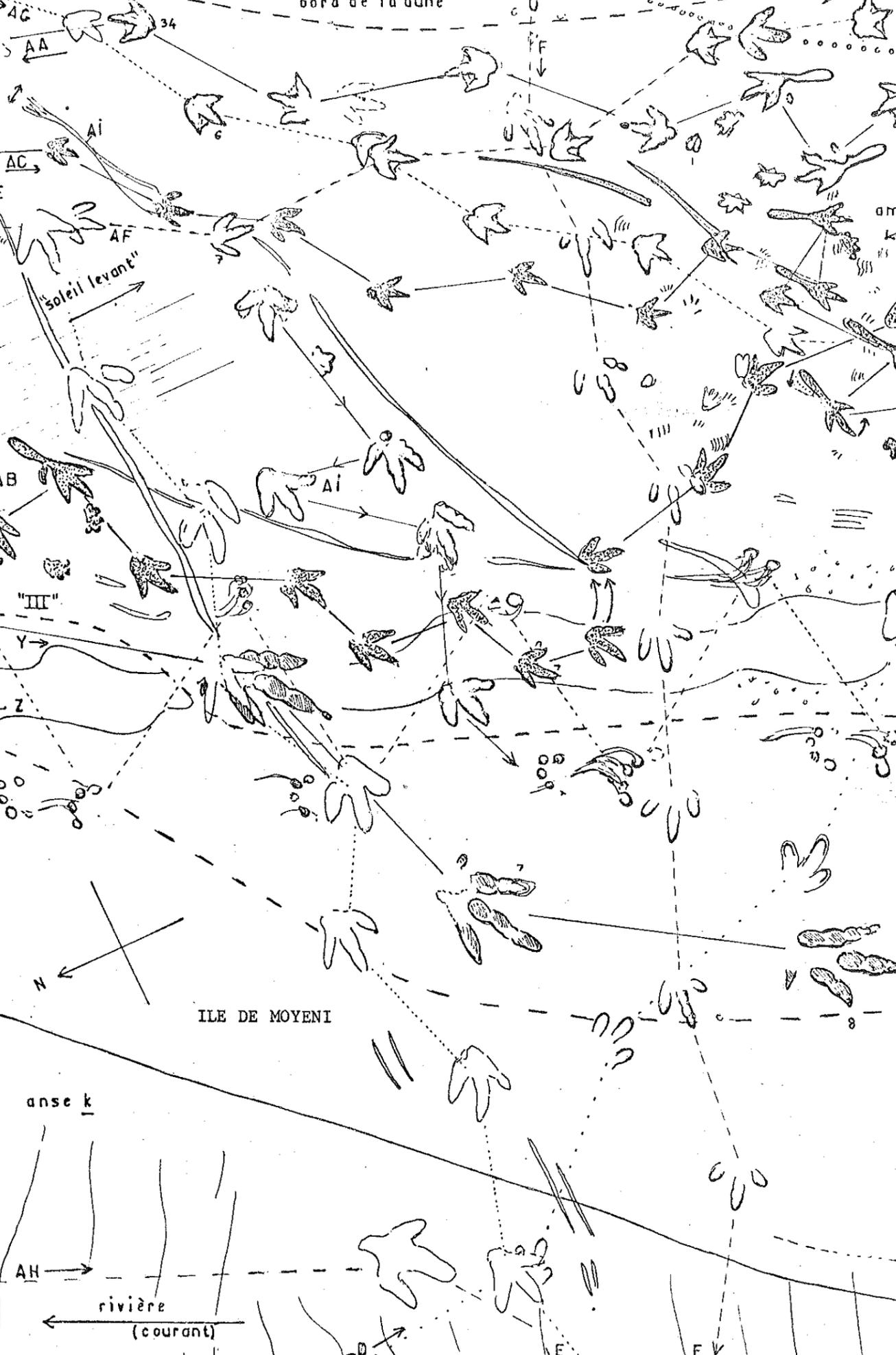
P.E.

amph.  
"IV"

Niveau 1

Niveau 2

Niveau 3



C. - LES TRIDACTYLES MODESTES DE TYPE LIMNAVIEN A MOYENI.

En contraste avec les deux genres précédents, de l' "île de Moyeni", Moyenisauropus, bipède tridactyle lui aussi, montre au travers de toute la spéciation du genre, des traits évoquant un peu les futures moeurs des Oiseaux lacustres ou de marécage. Le nom de "Limmaviens" (voir plus bas) est proposé pour cet ensemble, en partie sur la base de considérations d'ordre éthologique. Il s'agit là, taxonomiquement, au moins d'une famille si ce n'est une super-famille, sans doute à intégrer à l'infra-ordre des Coelurosauriens (Voir notre "Systématique des Archosauriens ...").

---

Genre Moyenisauropus nov. gen.

1°) Introduction :

Ce genre de tridactyle à doigt médian relativement court, au pied étalé, palmé, ayant tendance à appuyer simultanément au sol, lors de la pose: ses deux talons métatarsiens allongés, son hallux vers l'intérieur, sa queue à l'arrière, ses petites mains à l'avant, n'est pas sans évoquer quelque peu, on va le voir, l'ichnogène "Anomoepus" Hitchcock 1848, d'Amérique du Nord.

Lull (1953 p. 193) disait d' "Anomoepus" en effet :

" Bipède quant à la démarche, les mains s'imprimant seulement lorsqu'assis. Pes :  
" t-étridactyle, mais fonctionnellement tridactyle, digitigrade avec un segment  
" métatarsien allongé, mis en évidence lors de la pause de l'animal. Hallux à moi-  
" tié pivoté, griffe s'imprimant occasionnellement. Membres modérément longs. Mar-  
" que de la queue lors du ralentissement, mais jamais traînante lorsque l'animal  
" marche normalement".

Tous ces traits correspondent à Moyenisauropus. Mais ils sont grandement insuffisants pour déterminer la bête, et correspondent à au moins 4 genres d'animaux du Connecticut, sans doute du reste un peu plus récents (Les arkoses du Portland ou Newark supérieur y représenteraient le Trias finissant ou mieux le Rhétien, voire l'Infra-Lias (?) - cf. Lull 1953 p. 16-17, etc.).

2°) Diagnose générique.

En complément aux caractères génériques offerts par Lull à son "Anomoepus" et variables pour bien des scènes d'animaux assis (voir par exemple Lull, ibid p. 205-208, et son Sauropus, qui fait presque certainement partie d'un groupe tout différent), nous donnons pour le genre Moyenisauropus du Trias Sud-Africain (Stormberg supérieur, zone B/1) la diagnose générique précise suivante :

I. Traits génériques déterminants de Moyenisauropus à l'arrêt :

- *les 3 doigts médians* II-III-IV: desserrés à la marche, se resserrent à l'arrêt (adduction)-(ce fait reste imprécisé chez "A", voir Lull ibid Fig. 60, etc).
- *le doigt I* (hallux) : se montre beaucoup plus fréquemment chez notre espèce-type que pour les formes américaines ; parfois en son entier (ce que l'on ne voit jamais au Connecticut).
- *nature des doigts* : les plis cutanés, le sens de leur flexion, leur torsion, leur plongeon au sol lorsqu'ils s'y piquent, donnent des indications capitales sur la nature de l'autopode (traits souvent ignorés au Connecticut).

- *métatarsiens* : ils forment une figure dissymétrique à l'arrière du pied, seul le IVe métatarsien touchant distalement le sol, à l'opposé des IIIe et surtout IIe dont les appuis ne sont que proximaux (A ce point de vue notre genre s'oppose aussi à Sauropus. - Voyez Lull ibid, Fig. 60 et 63 ; 61).
- *mains* : petites, pentadactyles, extrêmement mobiles, se posant parfois plusieurs fois de suite à l'arrêt, dans un cercle très large, tantôt devant les pieds à l'intérieur, tantôt beaucoup plus loin à l'extérieur (Ce phénomène s'oppose à ce qui nous est donné pour "A" : voir Lull ibid, p. 192 ss). La main révèle une tendance métacarpograde chez l'espèce-type, tendance "avienne" nous le verrons (réalité inconnue au Connecticut).
- *marque ischiale* : marque en forme de 3 petits croissants emboîtés, chez l'espèce-type (Elle diffère du point circulaire d' "A" cf. intermedius, Lull ibid, Fig. 60), comme du cercle un peu échancré de Sauropus (ibid p. 205-207). - La marque du poitrail (typique chez "A". scambus, ibid Fig. 61) n'apparaît jamais chez notre genre.
- *queue* : marque presque entière, régulière, typique et mesurable à chaque pose (à l'inverse des "Anomoepodidés" chez qui elle paraît rare, peu déterminante et fugitive, ibid p. 193).
- *"museau"* : marque un peu latérale à la voie, dont la description et l'interprétation sera donnée plus bas, aux diagnoses d'espèces.

## II. Traits génériques typiques de Moyenisauropus à la marche :

- *la divarication* : lors de la marche les 3 doigts du pied, un peu resserrés à l'arrêt, se desserrent pour se stabiliser dans une divarication que la nature du sol n'influencera plus, tout au long du "sec" comme du "mouillé" (c'est là l'inverse de ce que nous avons vu chez Neotrisauropus et les Trisauropodiens). Ce n'est qu'à l'arrêt qu'ils se resserreront chez notre genre.
- *la palmure* : la membrane (palmure) qui relie, chez toutes nos espèces, les 3 doigts médians, se tend à la marche ; elle disparaît lors du ralentissement et de l'arrêt (rien de tel n'a été signalé chez "Anomoepus" sous ses diverses formes d'Amérique du Nord).
- *les griffes* : on constate la présence de griffes (et non d'ongles d' "Ornithischiens", comme l'avait pensé Lull pour son "Anomoepus", ibid p. 193).
- *le dandinement* : la démarche montre un dandinement spécial (ped. angul. dépassant 20°) avec les pieds tournés en dedans, "pas varus" (ped. orientatio de -15° à -20°). A l'arrêt les pieds se tourneront en dehors (+ 5°).
- *la nage* (espèce-type) : les doigts de pieds, beaucoup plus que ceux des mains, se mettent à piquer le sol à la verticale, la voie de l'animal s'élargissant alors considérablement (jamais de nage au Connecticut).

3°) L'entité du nouveau genre Moyenisauropus, face aux "Anomoepodidés" de Hitchcock et Lull, apparaît donc très nettement.

L'unité générique de Moyenisauropus, en dépit d'une spéciation déjà avancée, semble frappante, devant le polymorphisme des formes américaines.

Une analyse typologique poussée, touchant le genre Moyenisauropus, et pour commencer celle de son espèce-type M. natator, nous amènera, en conclusion à l'étude de ces animaux, à les classer au sein d'une famille nouvelle, celle que nous appelons les "Moyenisauropodidés" ou, sous une forme paléo-écologique, les "Limniviens"; ou "animaux à adaptation avienne des marécages ou lacs".

Pour une discussion systématique plus approfondie, voir à la fin de l'étude typologique en même temps que bio-écologique consacrée à l'espèce-type.

4°) Le nom donné au genre.

L'appellation conférée à ce petit groupe si spécifique de Dinosauriens, dans notre zone B/1, l'est en hommage au lieu-dit de Moyeni, chef-lieu du District de Quthing dans le Sud du Lesotho, et plus encore en témoignage de reconnaissance aux autochtones de Moyeni dont l'étonnement et l'intérêt ont été grands au moment de la découverte du gisement ("1000 ans sont ... comme le jour d'hier quand il n'est plus, comme une veille dans la nuit !").

Un intérêt lucide et constructif qui n'a jamais diminué depuis ...

---

Moyenisauropus natator nov. sp. (Type 64 ABC; Pl. C-D; Pl. X à XVI).

Hypodigme (Syntypes) : Dalle de grès blanc-verdâtre dite de Moyeni, intercalée au sein des premiers grès rouges du Stormberg supérieur, en association avec Neotrisauropus, Plastisauropus et l'abondante faune du lieu (v. Ellenberger et alia 1964 a, p. 315-6).

L'hypodigme y comprend 15 pistes, d'apparence identiques (voir plus bas), montrant toutes les possibilités de cet animal.

(a) Diagnose brève :

- espèce-type ;
- spécifiquement M. natator dépasse toutes les autres espèces du genre, même M. natatilis par sa corpulence, et son adaptation plus poussée à la nage ou l'eau.

(b) Démarches et mode de vie fossilisés pris sur le vif. Nous avons l'avantage très exceptionnel de pouvoir suivre cet animal-type du genre, au plus intime de son habitat, dans son cadre écologique, dans ses actions combien diverses.

En attendant la découverte d'un squelette, il nous appartient de tirer tous les avantages possibles d'une observation minutieuse de ses ébats et pour l'approcher zoologiquement au mieux .

Les péripéties de la vie de cet animal, auxquelles les pistes nous permettent d'accéder ou de prendre part, peuvent être énumérées comme suit : De nage à bipédie (Piste X) ; un accostage vers l'amont (Piste Q) ; nage propre (Piste AW) ; un "repas" à terre (Piste H) ; une sortie de la rivière les mains ballottantes (Piste J) ; une rentrée à la rivière pour la nage (Pistes L, N, P, M) ; marche dans la rivière vers l'amont (Piste AH) et vers l'aval (Piste W).

Pour la compréhension du texte qui suit, il est fondamentalement important de se reporter au grand dépliant, ainsi qu'aux photos et autres documents, que nous joignons à l'ouvrage.

I. Piste X. "De nage à bipédie" Nage de haut-fond, l'animal descendant la rivière en en frisant de plus en plus le bord (anses "e" et "g") :

- ("Fin de la nage") - Lors de la trace (1), l'animal, des doigts II et III de son pied droit, touche furtivement le fond de l'eau. La main décrit dès ce point, traînante, une immense balafre rectiligne de 1,50 m de long sur le fond à ripple-marks fins, avant d'aller s'y planter à son tour (brève

traînée courbe, de 3 doigts distants de 4 cm l'un de l'autre, juste avant). La nage ralentit. Sur l'élan de tout le corps encore à demi soutenu par l'eau, le pied tridactyle vient encore piquer le sol loin à l'avant de la main, soit 0,40 m à l'avant (pas 3) (le couple manus-pes est fortement inversé !).

-("L'animal prend pied") - Qu'arrive-t-il ensuite ? Les enjambées, toujours plus courtes, atteignent 1,40 m encore, mais les couples pes-manus cessent de s'inverser: l'animal a freiné. La voie assez étroite à la nage (moins de 0,20 m) est devenue très large (0,30 à 0,40 m), les pieds marquant désormais le sol de fortes traînées ou balafres parallèles, sub-rectilignes (pas 4, 5, 6, 7). Sur les ripple-marks moins saillants d'une eau proche de la rive, l'animal donne l'impression de retrouver son poids, sa "pesanteur". Aux pas 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13 les traînées rectilignes dessinées par les pieds se font de plus en plus puissantes sur le fond ; l'animal enfin y repose pleinement ses pieds, avec l'hallux bien étendu, net, parfois se piquant fortement au sol (10e pas). Le talon (170 mm à l'arrière de l'articulation digito-métatarsienne) fait son apparition du 10e au 13e pas. Les petites mains que l'on distingue maintenant pentadactyles décrivent une longue courbe (en forme de "S", un "S" renversé pour la main droite). Le couple pes-manus se rétablit, les mains se portent de plus en plus à l'avant des pieds à chaque pas.

-("L'animal commence à surélever son train arrière")-A mesure que les enjambées postérieures diminuent (1,30 ; 1,20 ; 1,10 ; 1,00 m), on constate que "celles" décrites par les bras demeurent de même ampleur (1,30 m ; 1,20 m) : dans le ralentissement, il change d'équilibre et se redresse sur ses acropodes, ce qui porte son train avant plus loin, à l'avant des pieds, le torse restant forcément encore surbaissé (Voir la restauration de Sauropus, Lull 1953, p. 207). On constate, en même temps, qu'alors que la main gauche se pose sur la voie, la main droite a tendance à s'"accrocher" sur la rive de plus en plus loin, en dehors de la voie : la main tire sur les doigts externes (Pas 11 et 13). Pour retrouver une telle dissymétrie, voir Dijaquesopus et Episcopopus, ou plus encore Pseudotetrasauropus augustus et jaquesi (N° 12, 70 et 34-35).

-("L'animal surélève son train avant et se met en bipédie")-S'il y a là une paléo-vision étonnante, elle l'est davantage au 14e pas. Sur l'extrémité du petit promontoire "h" de l'île, le pied gauche s'est planté à peu de centimètres seulement à l'avant du pied droit (0,25 cm). Le gros "nageur", tourné résolument vers la terre ferme, ne se contente plus de sa "traction sur les doigts de la main droite": il repousse énergiquement le sol, de sa main gauche aux 5 courts doigts, étalés proximalelement : d'abord près, puis une deuxième fois de façon bien plus excentrique, à 1,10 m vers l'avant sur sa gauche, ce qui a pour effet de le faire vire-volter debout vers sa droite, sur le rebord de la berge.

Au 15e pas, il s'est ainsi redressé en position strictement bipède : un dernier appui de la main droite lui fait parachever son équilibre. Il s'avance (pas 16, 17, 18) vers le dos d'âne de l'île sur ses seules pattes de derrière, les pieds s'alignant sur une voie à la largeur quasi-nulle (0,03 m !), comme tout authentique bipède.

-("Marche au sable dunaire et plongeon probable dans le lac")-Du 19e au 21e pas, il passe sur une étendue sablonneuse dunaire, où ses pas se sont effacés, et, dès le 22e ou 23e pas probable, a dû disparaître dans le talus très à-pic qui domine le lac, vers l'Est. Jamais, dans la piste X, la queue n'a traîné au sol, sauf derrière les pas 11-12 (une seule fois)?

- II. Piste Q. "Un accostage vers l'amont".-La piste Q nous montre une fin de "nage" assez analogue. Mais ici l'animal, qui "nageait" en remontant (amont de la rivière), atterrit assez brusquement au petit promontoire "d" de la berge. Quatre pas lui suffiront pour se relever, avec un fort appui de sa main gauche excentrée, et, à l'arrière, de sa queue. Il continue ensuite son voyage, sa large voie s'étant rétrécie à l'extrême, en direction du lac, obliquement.
- III. Piste AW. "Nages pures".-Des marques de queue en eau profonde s'aperçoivent dans le lac (Photo Pl V) dont la "Piste AW". Des sorties de lac, avec escalade du talus, se montrent tout près de là (Piste A, un peu estompée, se rendant à un 'repas').
- IV. Piste H. "Un 'repas' à terre".-La piste H, succédant elle aussi à une sortie du lac, nous fait discerner, vers la "fin du jour" (mouchetures consécutives, par léger "gel" nocturne), ce qui a été sans doute un "repas vespéral" parmi le grouillement tout-à-fait spécial à cet endroit des vers de vase (on a aussi aux alentours des marques d'amphibiens mineurs). L'hypothèse 'repas' est à retenir).
- "Scène de repas" : l'animal, venant du lac, s'est arrêté là un moment (6e et 7e pas, depuis le lac, environ). Ses grands pieds joints (voir aussi la piste A) sont accompagnés à l'arrière de longues marques de talons métatarsiens et les pouces (hallux) se déploient vers l'intérieur. A l'arrière (à 0,55 m derrière les pieds), furtive marque d'une callosité ischiale en croissants emboîtés que viendra rayer la queue, laquelle repose elle aussi temporairement au sol (longueur de l'appui à l'arrière des pieds : jusqu'à 1,00 à 1,10 m). La main gauche est un instant immobile - petite main pentadactyle, circulaire, griffue; - mais la main droite, appuyée sur le bord externe, se déplace d'arrière en avant, alors que de ce côté le 'museau' (?) tendu en dehors de la piste était venu se plonger dans la vase sèche comme pour y happer (?) quelque chose ("museau effilé, plus ou moins cylindrique" ?). Après cette pose-repas, un scénario véritablement pris sur le vif, l'animal s'est redressé. Il a appuyé le sol de cette main, et s'en est allé, la queue ne touchant manifestement plus le sol, vers la rivière où il s'embarque pour une "traversée" perpendiculaire au courant, qui descend vers sa droite (Pas 8 à 13). Reviendra-t-il ? Les pistes suivantes sont beaucoup plus fraîches.
- V. Piste J. "Une sortie de la rivière les mains ballottantes".-Exactement sur le même itinéraire, mais en sens inverse, s'aperçoit, sur la piste J, le retour "au matin" de l'animal, ou celui d'un homologue ou comparse identique à lui. Sortant des ripple-marks profonds (qui ont lavé ses traces ?), l'animal fait face au petit promontoire (j) celui d'où était descendu, précédemment (la "veille"), la piste H. Il accoste en ne se dressant qu'à demi sur ses pieds ; pendant ses premiers pas, ses mains aux doigts traînants (surtout les doigts internes) dessinent de grands arcs sur le sable : les bras ballottent vers le dehors de la voie puis vers l'avant. Ces grands mouvements en forme de "C" (un "C" renversé pour la main droite) contrastent avec ceux en "S" prolongé qu'il faisait lors de la demi-nage de la piste X). La fine marque sinueuse de sa queue devient rectiligne (6e pas), puis elle cesse (7e pas) ; l'animal s'étant bien redressé sur ses pieds, avance à pas fermes sur le pommelage léger qui a un peu oblitéré les traces de la "veille" (H), franchit le mince cordon sableux dunaire pour disparaître dans le lac, à l'opposé de la rivière (11e pas). Hallux aux seuls pas 1-4.
- VI. Pistes L, N, P, M. "Une rentrée à la rivière pour la nage".

- La piste L nous montre une manière particulière de s'élancer dans l'eau de la rivière. L'animal avait débarqué du lac, au lieu précis où avait pris pied, précédemment aussi, l'animal de la piste H. Sur le petit replat dominant l'abrupt du lac, on voit son piétinement (pas 1 et 2); mais aussitôt après, il a franchi le mince petit cordon dunaire et amorce une "descente" en direction de la petite crique (i) de la rivière. De son 8e pas, l'animal a voulu ralentir, en amenant le pied (pied gauche) à l'eau. Mais le sol

étant sans doute en pente et l'arrêt brutal, on voit ce pied triplement imprimé dans une authentique glissade de 16 cm de long, direction: lit de la rivière. Mais dans une eau certainement assez profonde (voir ripple-marks), son équilibre paraît rétabli du pied droit, au côté duquel il plante son pied gauche ("pieds-joints" écartés, de 33 cm). Et c'est du pied droit avancé à nouveau et fortement poussé dans l'eau qu'il s'élançe, son corps paraissant flotter au-dessus des ripple-marks du fond de cette rivière de Moyeni, à l'onde suffisamment haute.

- Les pistes N, P et M partent d'un lieu de débarquement dans le talus du lac, situé à 4,50 m plus au Sud que le précédent; débarquement en étoile:
- La piste N nous montre, à la rivière, le même processus que la piste L, glissade en moins. L'animal y débute sa flottaison à la petite crique (g); les deux pieds gauche et droite extrêmement écartés l'un de l'autre, il amorçe ainsi la poussée (40 cm = une mesure d'écartement pareille à celle de la fin de nage de la piste X).
  - La piste P, bien semblable à la piste N, diverge d'elle sur sa gauche en approchant de la rivière, qu'elle atteint aussi à la crique (g), mais en amont, un peu face au courant. Départ pour la flottaison des deux pieds à la fois, le gauche plus poussé dans la vase.
  - La piste M, bien du même ordre que les piste N et P, diverge d'elles sur leur droite. L'animal commence par obliquer un instant vers le Nord, pour virer aussitôt après sur sa gauche, à 15°, et foncer en ligne droite vers le petit promontoire (h), en aval de la crique (g). Le prenant en écharpe, il se baisse (9e pas), en s'appuyant à l'arrière sur sa queue fine (longueur : 1,00 m). Il se surbaisse plus encore, éraflant furtivement le sol, là où débutent les ripple-marks du courant, de sa main gauche d'abord (9e pas), de sa main droite (10e pas), et soudain des deux à la fois (11e pas), la droite montrant qu'il va tourner à sa gauche dans cette eau profonde, pour remonter le courant de la rivière. Ce fait se confirme par la violente ruade qu'il donne un instant après du pied droit, piqué dans le fond à la verticale (12e pas). Après cela, on ne voit plus que des ripple-marks vierges : il nage sur le haut-fond.

VII. Pistes AH, W et O (cf. R. et U). "Marche dans la rivière". Une autre scène est celle de l'animal, ici; arpentant la rivière en remontant le cours de l'eau (AH, à moins d'1,00 m de la rive); soit la redescendant (W à 1,50 ou 2,00 m de la rive). La piste O nous le fait voir y pénétrant de pleins pieds, ce qui est rare: peut-être était-ce un "second jour", "jour ultérieur", quand l'eau avait déçu (voir plus bas M. vermivorus et remarques de micro-chronologie).

VIII. Une vue de synthèse.-La Dalle de Moyeni nous permet de prendre sur le vif un nombre d'informations véritablement exceptionnel touchant M. natator, sa conformation, ses adaptations, voire ses mesures corporelles.

(c) Tableau synoptique et récapitulatif des 15 pistes hypodigme de N. natator, à l'île de Moyeni. Les pistes A et H datent de juste avant le "gel nocturne", les autres du "lendemain" :

(Voir le tableau d'ensemble à la page suivante, page 31).

piste	Nb. de pas	$\frac{1}{2}$ enjambée (cm)	Pes L (cm)	Pes 1 (cm)	Pace ang	Ped ang	Ecart <sup>+</sup> (cm)	Remarques
A	5	de 60 à 30, repas.	20	16-17	138	21	40	Vers la rivière, repas "avant gel".
H	10	<u>43</u> repas, marche.	19 (34)	16-20	<u>150</u>	15	30-37	Vers la rivière, repas complet "avant gel".
J	8	43-44 fin nage, accostage.	20	18-17	<u>145</u>	17	30	Retour au lac, "après gel".
L	11	45 glissade, nage.	18	18-20	<u>150</u>	15	32	Vers rivière, glissade.
M	9	55 ruade, nage.	20 <sup>+</sup>	20	158-150	15(11)	25-33	Vers rivière, départ nage.
N	10	42 à 54 marche (sec; eau).	18-20 <sup>+</sup>	15	135-143	22-18	35	Vers rivière sol dur départ nage.
O	9	56 à 60 à sec.	20	20-21	160	10	33 à 34	Vers lac, sol mou marche imperturbable.
P	8	40 à 45, puis arrêt (rive).	18	20	120!	30	42	V. rivière, sol dur.
Q	8	55 fin nage à bipédie.	18 <sup>+</sup>	16-20	121- <u>180</u>	29-2	48	Vers lac, accostage.
R	8	47, 54 à l'eau.	19-17	19	136	22	30	Vers rivière et nage.
U	3	45 à sec.	18	18	143	18	32	Vers rivière sol dur.
W	9	57 descend la rivière.	19-20	17-20	(160)-135	22(10)	37-50	Dans la rivière.
X	18	80 (eau); 72, 67, 65, 51, 47, 37 (accostage); 55 à 57 (au sec).	20 à 17	14-20	75-170	52-5	20(nage) 35-40(eau) 2 (sec)	De rivière à lac.
AH	9	55 (dans la rivière).	16-20	19-20	-	-	-	Dans la rivière.
AW	-	queue seule nette.	-	-	-	-	-	Eau profonde du lac.

TOTAL 15 125 (60 mètres +)

- Nulle part N. natator ne garde les pieds en terre ferme pour une longue durée. On assiste constamment à des sorties ou des rentrées dans l'eau, avec d'éphémères passages transversaux de l'île.

- M. natator se trouve en association sur cette île, ceci est capital, avec une véritable biocénose de Vers, Amphibiens ... (environnement typique).
- Notre bipède, au sein de la niche écologique que lui disputent ses collègues plus petits, du même genre, possède comme eux une palmure aux pieds, mais qui semble ici plus rudimentaire (voir pistes O, X, etc.); il est d'autre part assez frappant de voir notre animal, avant son débarquement de la piste X, suivre presque rigoureusement, et sur plusieurs mètres, l'itinéraire, datant de peu avant, d'un grand Crocodilien (?), Episcopopus (Voyez les pas 25 à 40 de ce dernier, pages 53 ss).

(d) Diagnose détaillée. Une superposition méthodique, faite minutieusement des empreintes, - assez similaires, - des différentes pistes, a permis :

1. d'éliminer ce qu'il pouvait y avoir d'accidental dans les empreintes ;
2. d'obtenir, par décantation, maints traits essentiels tombant l'autopode ;
3. de visualiser d'une manière de plus en plus précise cet animal au vu de ses pistes.

Nous compléterons la diagnose comme suit (chiffres globaux obtenus) :

- I. PES - Longueur du pied 205 mm (griffes comprises), avec le talon métatarsien compris 380 mm. Longueur des doigts : de I, 70 mm; de II, appui distal visible moyen 95 mm ; de III, appui distal visible 115 mm, depuis l'appui articulaire métatarsien 157 mm ; de IVe, appui normal depuis l'articulation métatarsienne 150 mm ; de V : ?
- Sur l'analyse détaillée de très nombreuses traces de pieds faites dans des conditions variées par cet animal, ainsi que d'inédites découvertes osseuses faites dans les niveaux de cet âge, nous pouvons nous représenter avec un assez bon degré de précision le squelette du pied de M. natator. Longueur des doigts : I, 67 mm; II, 115 mm ; III, 150 mm ; IV, 122 mm ; longueur des métatarsiens I, 155 mm environ, II, 195 mm ; III, 210 mm ; IV, 190 mm ; V, 85 ? mm (d'après l'empreinte du talon). Les plis articulaires de la peau sous les doigts paraissent toujours un peu en avant des articulations osseuses des phalanges entre elles ; ces animaux fléchissent puissamment leurs doigts pour piquer le sol (voir Pistes M, X..)
  - Projection du doigt III en avant du bout des doigts latéraux, 65mm seulement. Largeur du pied entre l'extrémité des doigts latéraux II et IV, 200 mm (170 mm seulement à l'arrêt "repas", pieds-joints ; resserrement jusqu'à 140 mm à la nage, les pieds piquant le sol).-Une palmure, ne réunissant que la partie proximale des doigts, est visible lorsque le pied s'étale (Pistes O, X).-Divergences totales des doigts II-IV, 83° (65° seulement à l'arrêt ; et beaucoup moins encore à la nage) ; soit divergence II-III 40° (30°) ; III-IV 43° (35°).-Les coussinets phalangiens sont marqués, écourtés, formant des lobes arrondis ; les plis articulaires sont mieux marqués distalement, montrant un doigt médian qui se fléchit vers le bord interne du pied. Les extenseurs sont également puissants, l'animal pouvant marcher en digitigradie (Pistes AH, O, etc).-Le coussinet de l'articulation proximale (digito-métatarsienne) est fort bien visible pour le doigt IV, quelquefois pour le doigt III, à l'arrêt pour le doigt I, mais en fait jamais pour le doigt II, à la différence notable des Carnosauriens et de Masitisauropus (Section II, p.79; p.84 ss).
  - On a un "pied varus". On a simultanément un "pas varus" à -15°, -20° à la marche. Ped. orient. passant à +5° à l'arrêt.-Dans ce cas spécial (repos ou "repas"), le long talon métatarsien, formé par le faisceau très resserré des divers métatarsiens, est instructif et bien caractéristique (170 mm). Le IIIe métatarsien paraît nettement plus enfoncé, proximale, au sol que les latéraux (qui le bordent étroitement en cette partie spéciale du fuseau).

On aperçoit une palmure bien plus nette entre les IVe et IIIe doigts qu'entre les IIIe et IIe (Pistes J, X fin, etc).

II. MANUS - Longueur de la main, 100 mm (du doigt I, 35 mm ; de II, 40 mm ; de III, 36 mm ; de IV, 26 mm ; de V, 15 mm). Projection de III en avant du bout des doigts latéraux, 20 mm seulement. Largeur de la main entre I et V, 100 mm. Divarication totale I-V : 120°. La main, mobile, reste toujours très ouverte, et les doigts très écartés. A l'arrêt elle touche le sol en position fortement "pas valgus" (manus orient. : + 30° à 37°), trait nous l'avons dit relativement avien, avec une tendance "métacarpograde" (X). A la demi-nage, les doigts externe II à V se cramponnent au sol (fléchisseur commun superficiel ?), tandis que le pouce (pollex) se surélève (supination). Formule phalangienne apparente : 1 - 2 - 3 - 2 - 1 (?). Les doigts de manus sont bien plus écourtés que ceux des Gryponychidés (cf. Romer 1956 p. 385), animaux que nous trouverons sur la dalle voisine de Mokanametsong. Il semble qu'il y ait une nette tendance, même, à la "carpograde" occasionnelle (Piste X à comparer à Piste H).

III. PISTE - Enjambée, normalement de 0,90 m (variant de 0,84 à 0,94 m, soit pas de 0,42 à 0,47 m); mais dans l'eau, ou en marche rapide, passe à 1,00 ou 1,10 m (Pas = 0,50 à 0,55 m), et exceptionnellement, en nage, 1,60 m ("Pas" = 0,80 m). Ped angulatio de 15° à 18° (en déplacement rapide, peut s'abaisser à 10° ou 11° ; en déplacement lent ou à l'abordage, peut s'élever à 22° ou même 29° à 30°). - Ecartement normal, 0,20 à 0,25 m en moyenne (peut descendre à 0,15 voire 0,02 m en démarche rapide ou spéciale (X); ou s'accroître à 0,37 m à l'arrêt, - 0,35 à 0,40 m lors de la demi-nage, le corps se surbaissant apparemment dans l'eau et les membres s'écartant de part et d'autre de l'aplomb (l'axe de la piste). Manus angulatio : on assiste à une grande variété possible des positions des mains; elles se posent normalement devant les pieds, les bras décrivant des cercles, des sinusoïdes ou des droites ; mais elles peuvent effleurer l'axe de la piste (X, 15e pas), ou au contraire se projeter loin à l'extérieur de la voie (main gauche portée à 40 cm de l'axe, X, ibid). A la demi-nage, l'écartement antérieur atteint 0,55 m.

- On aperçoit des marques d' "écaillés" sur plusieurs pistes (au pied, ou parfois à la main, X, 15e pas), écaillés de très peu d'ampleur, millimétriques, mal alignées.

(e) Plésiotype : à la Dalle de Mohaleshoek-Kubake (cf. aussi Moyeni S-E, 250 m).

(f) Derivatio nominis et discussion.

I. Nom et variétés. M. natator se révèle ainsi un animal aux nombreuses aptitudes, souple et paraissant bien adapté à sa vie, amphibie. Le nom vient des 8 pistes où on le voit apte à la nage. La variété "mosebetsii" (nage), dédiée à notre frère François Ellenberger, dit Mosebetsi ou "L'Actif" en langue du Lesotho, apparaît d'un grand intérêt (Type 64A). - Nous appelons v. "balnearius" la démarche courbée au sol, les bras ballants (Type 64C). - Nous nommons enfin variété "jejunos" (qui est à jeun, affamé) les scènes d'accroupissement, représentant des "repas" faits par cet animal sur terre ferme : au "menu", Vers de vase, peut-être Amphibiens, - les traces des deux se trouvant imprimées au lieu de l'éphémère "festivité" (?). Peut-être les Vers qui ont grouillé là, après le gel, y sont-ils venus à nouveau en conséquence ultérieure du passage de notre animal (déchets ? coprolithes ?).

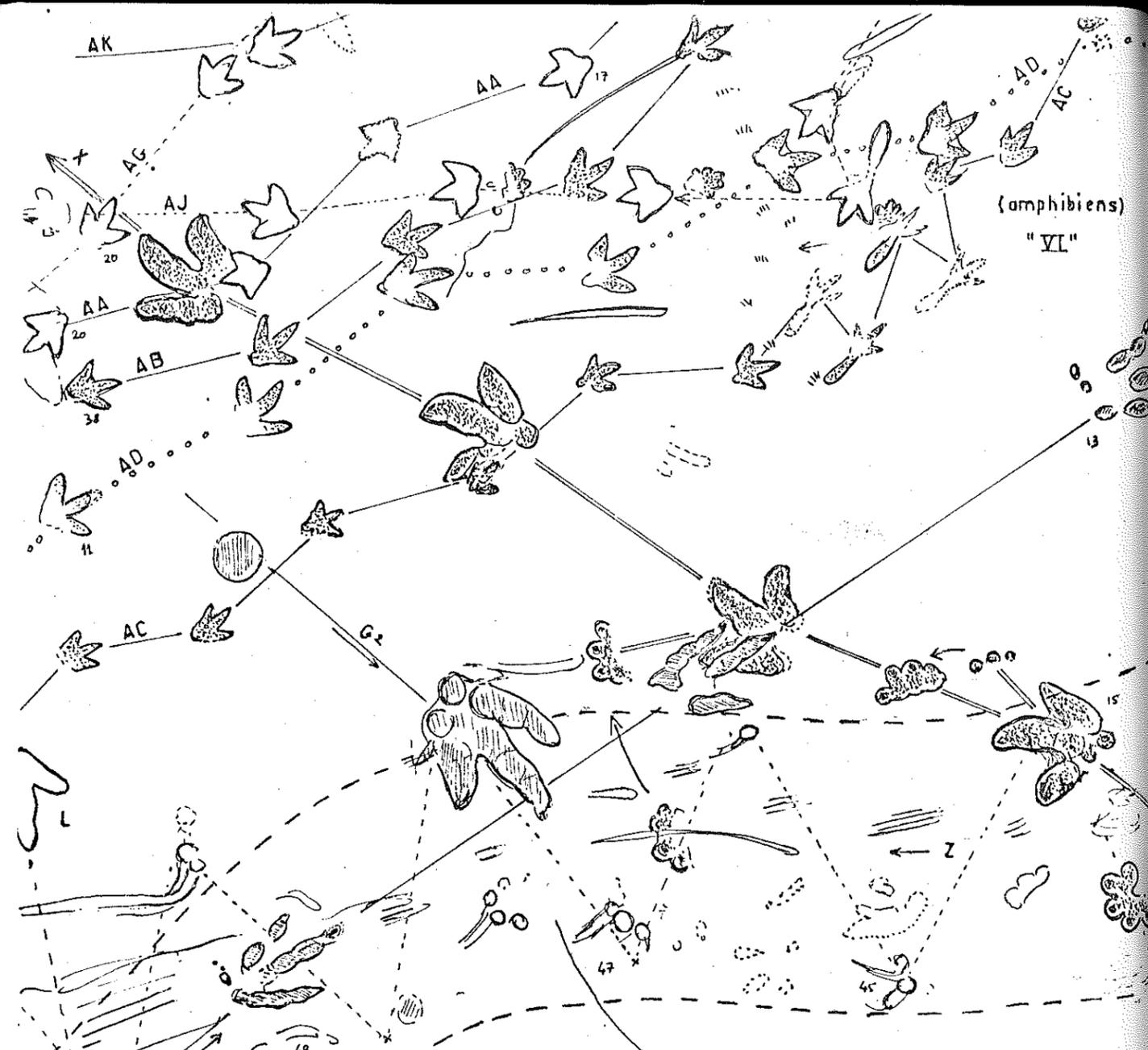
II. Vision anatomique de Moyenisauropus natator. L'essai d'une certaine reconstitution anatomique, comme celui de la vision du modelé de cet animal, pourrait être tenté sur les bases et l'application persévérante des données que nous

fournit l'Ichnologie Myologique (ainsi que les autres approches que nous avons proposées dans notre travail : "L'Ichnologie, essai méthologique", voir Chap. III).

III. Emplacement systématique de M. natator. A maints points de vue Moyenisauropus, dans son espèce-type comme dans ses espèces secondaires, diffère, comme nous l'avons dit à l'occasion de la diagnose générique, des Anomoepodidés bipèdes, tridactyles, du Trias. Nous avons abordé ces problèmes de Systématique pure dans notre Cours déjà cité, et encore inédit - "Systématique des Archosauviens, à la lumière de l'Ichnologie Myologique, dans le Gondwana ..."

On peut dire de Moyenisauropus, et davantage :

- . qu'il diffère de Neotrisauropus et des Trisauropodiens au sens élargi : par la déambulation souvent surbaissée ("le port"); la pose et la disposition des doigts des pieds au sol et leur resserrement à l'arrêt (adductions de courte durée); leur pulpe assez épaisse et empâtée; une relative réduction et incurvation du doigt médian vers l'intérieur; la nature des griffes peu acérées et surtout "non crochues"; l'ampleur de l'hallux dirigé vers l'intérieur; l'appui distal et surtout proximal des longs métatarsiens; le fréquent emploi des mains et leur rotation vers l'extérieur; la marque ischiale; la marque de la queue; la marque du "museau"; la palmure; le dandinement sur une voie un peu élargie, etc. - A tous ces points de vue, nos Limmaviens diffèrent des Trisauropodiens.
- . il s'écarte des Paléosauriens"; comme de tous les animaux assimilables à des Carnosauriens primitifs, en y incluant les Gryponychidés (cf. aussi Aetonychopus), et les formes primitives Plastisauropus, Megatrisauropus, etc. - Moyenisauropus diffère d'eux à de nombreux traits : par la démarche; la forme du pied, non symétrique à l'arrière; etc. - Des Carnosauriens évolués, aux griffes plus puissantes encore, on pourrait en dire au moins autant, quant à ces griffes et quant à la symétrie du pied.
- . il s'écarte des Thécodontosauridés, si nombreux au Stormberg supérieur, aux doigts II-III-IV sub-parallèles, au médian III extrêmement court. - Moyenisauropus se sépare spectaculairement de ce groupe pour la constitution du pied (l'acropode, comme le métapode, y sont raccourcis, trapus; ici combien longs). Il serait problématique de rallier notre bête, lors, à la classification récente de Haubold (1971 p. 83 ss) qui faisait des "Anomoepodidés" aux pattes sveltes et élancées des "Prosauropodes"; animaux aux pattes lourdes; même si on ne gardait de ce groupe irréaliste que les animaux tridactyles et assez bipèdes tels que Thecodontosaurus et ses alliés Massospondylus, Gyposaurus, etc, du Stormberg.
- . il s'écarte des autres groupes tels que les Ornithopodes. - Même si ces animaux existaient dès le Stormberg (voir Paratrisauropus, etc), leurs caractéristiques semblent exclure toute parenté entre nos animaux et ce groupe auquel Lull avait un temps tenté de les rapprocher (Lull 1953 p. 192 ss; nature des griffes, etc).
- . Enfin quant aux "Carnaviens" que l'on va voir un peu plus bas, de même aux "Lacunaviens" (tous deux de la "mare-abreuvoir" de Mokbanametsong), on peut se rendre compte, malgré une adaptation avienne assez parallèle du point de vue éthologique, combien et à combien de points de vue il leur est étranger. Les premiers, avec Masitisauropus sont petits, légers, vifs, voire agressifs; caractérisés par leurs griffes, etc, qui les rendent proches des Carnosauriens, avec une façon de "plumes" (?) et leur étrange main carpo-grade ou métacarpograde aux minces doigts filiformes. Les seconds, avec Trisauropodiscus, et dans notre zone B/1 Masitisauropodiscus, sont des animaux légers, à longue queue et fins métatarsiens de

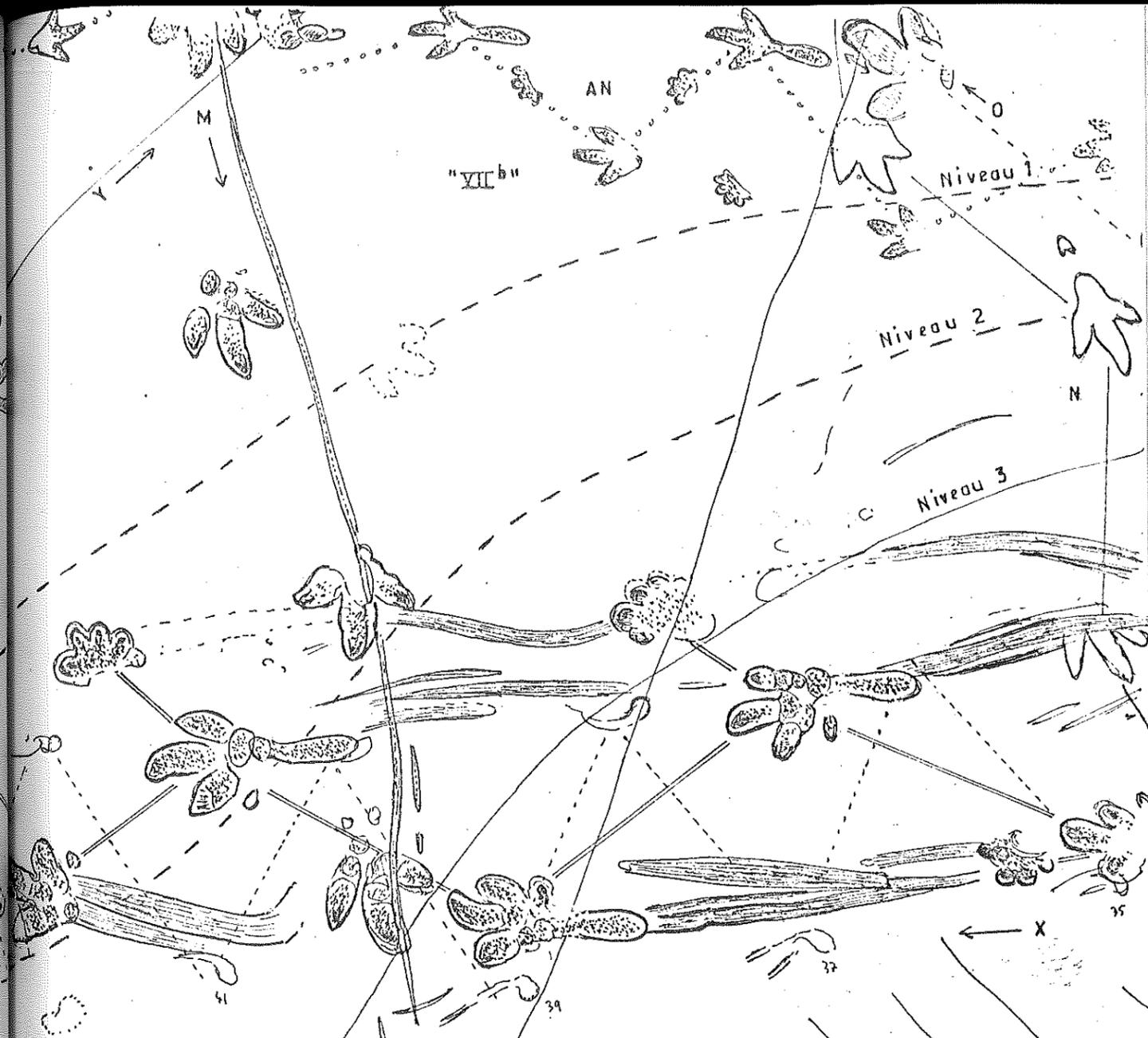


(amphibiens)  
"VI"

ILE DE MOYENI

anse i

rivière  
(courant)



"VII b"

Niveau 1

Niveau 2

Niveau 3

cap h

anse g

RELEVÉ b

P.E.

Coelurosauriens, avec les pattes arrières (et ici non les membres avant) porteuses de fins doigts, filiformes ... bipèdes à l'apparence sautillante comme des passereaux.

En définitive Moyenisauropus natator, non sautillant, mais nageur en compensation, représenterait pour son compte une des formes les plus grandes parmi les Coelurosauriens limniques engagés dans cette course polyphylétique vers le "grade avien". S'il mesure 2,50 m de long environ et si sa tête s'élève à plus de 1,50 m, -son échine s'abaissant à quelques 0,80 m accroupi-, les doigts sont demeurés relativement délicats, portés par des métatarsiens particulièrement allongés, effilés, gracieux d'allure. Entre les Podokésauridés d'un côté, et les Ségisauridés d'autre part, nous les placerions volontiers dans une famille importante et nouvelle, à peu près inconnue ostéologiquement, celle des "Moyenisauropodidés".

Il faudrait peut-être, pensons-nous, ériger cette famille en un groupe que l'on baptiserait officiellement les Limnaviens, vue leur adaptation à une vie rappelant un peu celle des oiseaux des marais ou des lacs (sens du mot grec "limnê" = "marais", "lac"). - Les autres espèces du genre confirmeront encore cette vision. Ces bêtes auraient pu éventuellement ainsi former au sein des Coelurosauriens s. stricto, une tentative peut être convergente vers ce "grade" éventuel.

---

Moyenisauropus natatilis nov. sp. (Type 64D; Pl. E; Pl. XXI).

Hypodigme (Syntypes) : Dalle de grès blanc-verdâtre dite "Dalle de Moyeni".

L'hypodigme y comprend 9 pistes complètes, d'apparence identiques bien définies, totalisant 75 pas, augmentées de quelques pistes moins complètes. L'on bénéficie ainsi d'un tableau assez complet des activités de cet animal.

(a) Diagnose brève : Plus petit que M. natator ; moins amphibie ; palmure très peu développée ; talons moins longs ; doigts faiblement incurvés ; "pas varus".

(b) Démarche et mode de vie :

I. ("montée à l'île"). On le voit avancer dans l'eau de la rivière, un peu digitigrade, pour atteindre la rive et déambuler à pieds secs sur l'île, en y appuyant mieux les pieds. (Pistes D, I, cf. Q).

II. ("pose queue ballottante"). On le voit, assez loin vers le Sud, sur une langue de la même île, soit à 50 m, traîner la queue, appuyer les talons métatarsiens et ses petites mains au sol pour un "repas" probable (Piste AZ) - Le "repas" de la piste AI, sur le corps principal de l'île, est un peu différent : venant du petit cordon dunaire bordant le lac, il s'est baissé et, devant son pied gauche (pas 1), a posé sa main. Il avance le pied droit (2), puis le pied gauche (3), en position "pieds joints" (nouvelle pose de la main). - Mais, après la "pose", c'est du même pied qu'il repart (3), pour disparaître, très peu de temps après, dans la rivière. Pendant toute cette scène, la queue s'est ballottée bien plus dans le sens horizontal que dans le sens vertical, fait peu courant.

III. ("demi-pose queue surbaissée"). On le voit à l'inverse traîner la queue, en la soulevant par intermittence, juste dans l'axe central de la voie (Pistes E et T), tandis qu'il chemine, avec son dandinement spécial, du lac à la rivière. Au début de la piste E, on voyait une marque probable de son "museau pointu" ; en fin de piste, ses mains ayant décrit de leurs doigts traînant sur la vase deux fragments d'arc de cercle (E), il disparaît dans l'eau en écartant davan-

tage les pieds, comme pour se mettre à 4 pattes pour une nage. On peut admirer la fine et fugitive raîgnure, à double talus latéral, qu'a creusée la traînée de la queue (derrière les pas 4 à 6 de la piste E).

IV. ("rentrées debout dans l'eau"). Dans d'autres pistes (F, S), on le voit rentrer dans l'eau; et s'y avancer debout sur ses 2 pieds (une possible marque de main dans l'eau), avec une exceptionnelle digitigradie (F).

(c) Tableau synoptique et récapitulatif des 9 pistes de M. natatilis à l'île de Moyeni :

Piste	Nb. de pas	$\frac{1}{2}$ enjambée (cm)	Pes L (cm)	Pes 1 (cm)	Pace ang	Ped ang	Ecart <sup>±</sup> (cm)	Remarques
D	12	57 (eau) à 41(sec)	13	11 <sup>+</sup>	150°	15°	12-13	de rivière à lac (ralentit à sec).
E	10	32 (sec) à 38(eau)	14-15	15-18(1)	152-130	25-14	10-13	de lac à rivière (accélère dans l'eau)
F	16	28-25(sec) à 41(eau)	12 <sup>+</sup>	13	140-150	10-15	4-10	de lac à rivière (id)
I	5	60 (1) (sec)	13	13	160	10	14,5	de rivière à lac (il court ?),
Q'	2 <sup>+</sup>	45 (sec)	15-16	13-14	..	..	10	-
S	8	42(sec) à 45(eau)	16,3	16-14	132-155	24-12	13-5	de lac à rivière (accélère dans l'eau)
T	7	30(sec) à 26-24(eau)	13(10)	16	158-110	11-35	5-13	de lac à rivière (ralentit à la berge)
AI	10	40 (pose, à sec)	13	14	120 (0)	30(90)	14-20	de lac à rivière ("repas").
AZ	5	31 (pose, à sec)	16,3 +talon	14	114	33	18	de lac à rivière ("repas") (loin au Sud).

TOTAL 9 75 (30 m).

On peut ajouter à ce tableau 2 pistes incomplètes : AM "remontant" la berge du lac sur la dune (traces de main ballottant) ; AQ marchant en parallèle avec AM à 0,70m sur sa gauche, c'est-à-dire à 0,80 m exactement de l'abrupt du lac. Signalons encore AQ, marque de pied au fond du lac, piste pouvant se raccorder, 13 pas plus loin dans le même axe, avec AI. Et finalement AW, piste indistincte ( 9 pas), "rapée par le vent" dans la partie Sud de l'île.

(d) Diagnose détaillée. Une analyse comparative et analytique des quelques 90 pas laissés par notre nouvel animal, complétée par la superposition synthétique de toutes les empreintes bien conservées de pes d'une part et de manus de l'autre, fait apparaître, ici, un bipède amphibie assez différent de M. natator. - Plus petit, il n'en atteint que les 2/3 de la dimension; - il est moins empressé à la nage;

meilleur marcheur dans l'eau; plus dandinant sur terre; les pieds plus rentrés en dedans (ped. orientatio négatif); avec une série de caractères supplémentaires qui le séparent, nous l'avons dit, de M. natator : talons plus courts, doigts plus incurvés ; avec une disposition un peu différente du bout de l'hallux (Pistes D, I), mains plus étalées, etc.

- I. PES - Longueur du pied visible au sol 163 mm (griffes comprises ; elles ne touchent pas toujours le sol); avec le talon métatarsien compris : 286 mm. Longueur du doigt I : ? (Il ne touche guère le sol) ; de II : ce doigt au demeurant arqué vers le bord interne du pied ne montre qu'un appui distal de 80 mm ; de III, appui distal : 115 mm ; depuis le coussinet articulaire digito-métatarsien : 125 mm ; de IV, 130 mm (le doigt est appuyé) ; de V ? - La longueur du pied s'abaisse à 150 mm, par digitigradie.
- Le squelette du pied, rebâti à partir des quelques 90 empreintes conservées, révèle une formule phalangienne (1?) - 2 - 3 - 4 - (0 ?) ; et sur la reconstruction du squelette, les mensurations absolues, sans doute proches des valeurs vraies, peuvent être, en mm, les suivantes: Doigts I, (45 ??) ; II, 90 ; III, 125 ; IV, 95 ; V = 0?.- Métatarsiens I (100 ?) ; II, 140 ; III, 160 ; IV, 130 ; V, (60 ??).
  - Projection du doigt III en avant du bout des doigts latéraux, 61 mm. Largeur du pied entre l'extrémité des doigts latéraux, II et IV, 160 à 140 mm. (s'abaissant à 130). Divarication totale II-IV, 84° à 70° (II-III 42° à 30° ; III-IV 42° à 40°). Sur les empreintes, les coussinets des phalanges sont assez marqués, avec de plis de la peau fort nets, avec la phalange distale capable de bien se fléchir au sol (muscle fléchisseur commun profond).
  - On aperçoit les coussinets articulaires digito-métatarsiens du I<sup>ve</sup> et quelquefois du II<sup>e</sup> doigt (Piste E, 2<sup>e</sup> pas). Le talon métatarsien est plus court (110 mm) que chez M. natator (170 mm), mais le faisceau formé par la juxtaposition des 3 métatarsiens, II-III-IV, paraît aussi serré.- Lorsque la bête s'accroupit au sol, on constate l'enfoncement préférentiel dans le sol de la partie proximale des III<sup>e</sup> et surtout II<sup>e</sup> métatarsiens; alors que la partie la plus distale de ces deux métatarsiens (articulation avec les doigts correspondants) "plane au-dessus du sol". Il en va tout à fait à l'inverse du I<sup>ve</sup> métatarsien qui s'enfonce préférentiellement dans sa partie la plus distale (avec l'articulation du I<sup>ve</sup> doigt). (Ce métatarsien semble ainsi plus arqué que chez M. natator). Une telle "voûte" du I<sup>ve</sup> métatarsien se retrouvera chez Coelurus du Jurassique Supérieur (cf. Romer 1956, p. 612). L'adduction des II<sup>e</sup> et III<sup>e</sup> doigts qui se tournent vers le bord interne du pied, semble compenser l'absence fonctionnelle du pouce au sol. Le "pas varus" (ped. orientatio négatif) à -5° ou -6° à l'arrêt, atteint -15° à la marche, conséquence possible de cette absence. La palmure semble moins développée encore que chez M. natator (on la voit entre les I<sup>ve</sup> et III<sup>e</sup> doigts, Pistes D, I, etc).

- II. MANUS - Longueur de la main, 72 mm (du doigt I, 20 mm ; de II, 26 mm ; de III, 30 mm ; de IV, 20 mm ; de V, 12 mm : projection de III en avant du bout des doigts latéraux, 18 mm. Largeur de la main entre I et V : 76 mm. Divarication totale I - V : 180°. Les 5 doigts de la main sont plus écartés que chez M. natator; le I<sup>er</sup>, II<sup>e</sup>, III<sup>e</sup>, I<sup>ve</sup> montrent une rotation typique vers l'arrière, le V<sup>e</sup> est déporté à l'arrière de la main. Cette main, tournée résolument vers le dehors (manus orientatio + 30°, "valgus"), paraît préhensive avec ses plis articulaires proximaux développés (effet du fléchisseur commun superficiel). La rotation du III<sup>e</sup> doigt vers l'arrière est plus forte que chez M. natator, et surtout les petites formes M. vermivorus et M. minor, mais sera outrepassée par celle de M. dodai. La main demeure du type "grasping-hand" sans aucune opposabili-

té du "pollex". Formule phalangienne : 1 - 2 - 3 - 2 - 1 ?

III - PISTE - L'enjambée varie entre 0,56 et 1,20 m. Le pas oscille entre 0,28 et 0,40 m au sec, et 0,38 à 0,57 m à l'eau (donc accélération en milieu aqueux) ; il peut y avoir des ralentissements ou des marches plus rapides, même au sec : pas de course (?) de 0,60 m (Piste I). Le ped angulatio oscille autour de 15° (exceptionnellement 10°) pour atteindre 90° à l'arrêt.-Ecartement postérieur 0,13 m en moyenne, pouvant descendre à 0,10, s'élever à 0,20 m. Manus angulatio : 13° quand les mains se portent à l'intérieur de la voie.

Cet animal montre une grande souplesse à plus d'un point de vue. — "Museau" à la piste E; "balafres horizontales de la queue" (piste AI); "mains balotantes aux doigts fléchis" (piste E), etc...

(e) Plésiotype. Type de piste inconnu — à Mokanametsong. Mais voir à Kubake (p.120).

(f) Derivatio nominis et discussion :

Nous conférons à cet animal le nom natatilis (= "qui peut nager"), du fait que toutes ses pistes viennent de l'eau et retournent à l'eau, avec un certain élargissement de la voie alors, montrant qu'il s'y surbaisse comme pour une éventuelle nage. Cet animal, de la taille de Aetonyx, en diffère fortement et se montre un représentant typique des Limmaviens (ou bien probables 'Coelurosauriens' adaptés aux marais et lacs, dans un sens fortement avien; voir reconstitution de cet animal dans la partie Systématique).

---

Moyenisauropus dodai nov. sp. (Type 64E; Pl.G; Pl.XV-XIX).

"Syntypes" : Dalle de grès blanc-verdâtre dite Dalle de Moyeni.

L'hypodigme y comprend 5 pistes complètes, identiques, bien définies, totalisant 57 pas.

(a) Diagnose brève : Plus petit que M. natatilis ; encore moins amphibie que lui ; palmure rudimentaire bordée distalement par un liseré charnu de 15 mm, un peu plus développée entre les doigts II et III ; ce dernier assez long, un peu incliné vers le IIe ; talon long, montrant un assez typique resserrement distal du faisceau métatarsien ; l'hallux ne se devine que tout à fait proximale : la main, et surtout son doigt médian, se tourne vers l'extérieur.

(b) Démarche et mode de vie :

I. ("Départ pour la rivière"). La piste B quitte, en ralentissant, le dos d'âne de l'île, pour pénétrer dans la rivière à contre-courant (promontoire "1").

II. ("Accostages"). Les pistes C et surtout K nous montrent l'animal en déambulation dans la rivière, face à la berge où il accoste (promontoire "j"). La piste K nous fait contempler, alors, un éphémère ralentissement du pied gauche (point de marque de mains, ni de queue), suivi d'une assez forte accélération pour la traversée de la zone sèche; puis disparition (à la traversée du petit cordon du naire latéral au lac) vers le talus vertical (Pl V) du lac.

III. ("Poses ou "repas"). La piste AD, après avoir remonté longuement le petit cordon dunaire, devient visible sur 25 pas consécutifs : l'animal ralentit entre le 7e et le 8e pas, puis reprend son allure ; mais du 18e au 20e pas, on assiste à un "repas", le long talon du pied au sol, avec la main gauche puis la main droite à l'avant, et la longue queue au sol à l'arrière ; la piste, complexe, oblique ensuite vers la gauche, où l'animal continue sa marche sur le

cordon sableux dunaire.- La piste B nous montre un bref trajet du "sec" à la rivière, où l'animal entre, face au courant. La piste AN (9 pas) nous permet d'assister, après sortie de la rivière et sur 4 pas successifs, à un "repas", talon au sol, et 3 marques de mains (2 fois la gauche, une fois la droite); et cela pratiquement au même lieu ("VI") que le repas de la piste AD, laquelle, elle, venait du côté opposé de l'île ; la bête disparaît ensuite dans la dune (voir le grand dépliant).

(c) Tableau synoptique et récapitulatif des 5 pistes de M. dodai de l'île de Moyeni.

Piste	Nb. de pas	$\frac{1}{2}$ enjambée (cm)	Pes L (cm)	Pes I (cm)	Pace ang	Ped ang	Ecart <sup>t</sup> (cm)	Remarques
B	4	30 à 35	12	12,5	154	13	7	De dune à rivière.
C	9	42 à 40 (sec)	14 (avec on- gle III)	12,5	166	7	6-8	De rivière à dune.
K	10	50 à 38 (sec)	13-14	12,5	155	12	8-10	id (ralentissant).
AD	25	35 à 27 (repas) puis 37-35.	12,5	11,5 <sup>+</sup>	155	12	6-10 <sup>+</sup>	Double "repas".
AN	9	23 <sup>+</sup>	13	12,5	110 (repas)	35 (id)	20 <sup>+</sup> -9	"Repas" prolongé.

TOTAL 5 57 (23 m)

Il faut ajouter à ce tableau la piste AQ (rabotée par le vent vers le flanc Sud-Est de l'île, attribuable à M. dodai (11 pas environ ; pas = 35 à 40 cm).

(d) Diagnose détaillée :

- I. PES - Longueur du pied 140 mm (avec le talon, 240 mm environ). Longueur des doigts : de I : ? (non fonctionnel) ; de II : appui distal seul, 70 mm, avec le coussinet articulaire digito-métatarsien 100 mm ; de III : appui distal 90, avec le coussinet le plus proximal 105 mm ; de IV représentant l'entier appui du doigt 100 mm ; de V : ?
- Le squelette du pied, reconstruit sur les données précises des empreintes (coussinets phalangiens, plis de la peau, etc), fournit les précisions majeures suivantes. Longueur vraie des doigts : I ? ; II, 77 ; III, 95 ; IV, 75 ; V ? - . Formule phalangienne (1)-2 - 3 - 4 - 0? Longueur vraie des métatarsiens: I, (85 ??) ; II, 126 ; III, 142 ; IV, 124 ; V (55??).
  - La projection du doigt III en avant du bout des doigts latéraux, II et IV, et sa rotation ou torsion vers le doigt II, évoquent ce que l'on verra plus tard dans le groupe "Anomoepus curvatus" de Lull (1953, Fig. 64). La projection n'atteint ici, doigts resserrés à l'arrêt, que 45 mm, et à la marche 50 mm.

- La largeur du pied, entre l'extrémité des doigts latéraux, II et IV, oscille entre 125 mm et 115 mm (à l'arrêt). Divarication totale II-IV: 70° (II-III, 30° ; III-IV, 40°) ; à l'arrêt : 55°. Les coussinets des phalanges sont bien marqués, sauf pour la partie proximale des doigts II et III. L'articulation digito-métatarsienne est bien visible pour le IVe, et même le IIIe doigt, ce qui est à remarquer.
  - Coussinets articulaires latéraux digito-métatarsiens : il faut souligner, chez M. dodai, l'exceptionnelle proximité, entre eux, des appuis de ces coussinets II et IV. Le faisceau métatarsien apparaît, ainsi, très resserré. - Si le IIIe métatarsien se marque au sol, au départ du basipode, ce qui est normal, il semble que son extrémité distale rejoigne à nouveau le sol, au point articulaire III, en s'arquant ainsi par-dessus les deux autres articulations, II et IV ; cette conformation du pied, différente de celle des 2 espèces précédentes, peut se comparer avec l'anatomie de M. minor. La voûte du pied ici plus arquée, infèrerait une plus nette tendance au saut, chez de tels animaux.
  - Si les phalanges de cet animal sont relativement longues et développées, les griffes paraissent plus courtes, et comme émoussées. Le pied se tourne à peine vers l'intérieur (Ped. orientatio, - 12° environ).
- II. MANUS - Longueur de la main 54 mm. Du doigt I, 17 mm ; de II, 25 ; de III, 26 ; de IV, 18 ; de V, 12. Soit avec les métacarpiens ; environ I, 31 ; II, 44 ; III, 45 ; IV, 35 ; V, 25 mm. Projection de III en avant des doigts latéraux 15 mm seulement. Largeur de la main entre I et V : 76 mm. Divarication totale I-V : 180°. La main se tourne fortement vers l'extérieur (Manus orientatio, + 52° environ), le doigt III, long et épais est pratiquement retourné vers l'arrière. Les phalanges de la main sont assez courtes, et les ongles émoussés. La formule phalangienne apparente est : 1 - 2 - 3 - 2 - 1.
- III. PISTES - Enjambée très variable : 0,80 mm avec ralentissements d'accostage à la berge (K), ou "alimentaires" (AD, AN), soit pas de 0,30 à 0,50 m. Ped. angulatio : entre 13° et 7°. Ecartement 0,06 à 0,08 m. Manus angulatio : les mains se posent à l'intérieur de la voie.  
La démarche se fait de façon plus rectiligne, sur une voie plus étroite, avec un moindre dandinement que chez nos types précédents. Digitigradie.

(e) Plésiotype : voir Kubake ?

(f) Derivatio nominis et discussion

En évocation à Doda, le fils du Roi Africain Moorosi, de la tribu des Baphuthi. Emprisonné par les Anglais en 1878 sur la continuation de cette dalle, vers Leloa-leng (près Mokbanametsong), il réussit en rampant à leur échapper ... sans piste laissée.

Pour la vision de cet animal et sa reconstruction voir la partie Systématique, section "Limnaviens" (voir aussi Kainomoyenisauropus ranivorus, (Type 122).

---

Moyenisauropus vermivorus nov. sp. (Type 65; Pl. F;  
Pl. XVII-XIX).

"Syntypes": Dalle de grès blanc-verdâtre dite "Dalle de Moyeni".

L'hypodigme y comprend 8 pistes complètes identiques, bien définies totalisant 173 pas, auxquelles il faut ajouter 2 pistes endommagées par un phénomène physique tout juste postérieur (stries de vent de sable près du petit cordon dunaire bordant le lac) et comprenant 18 pas, soit au grand total 191 pas.

Cette faune s'y trouve en association étroite avec la faune de Moyeni.

(a) Diagnose brève. Atteint en dimension les  $\frac{5}{6}$  de M. dodai ; aucune des nombreuses traces ne mène l'animal à l'eau ; d'allure strictement terrestre, il a pourtant une palmure fine, étendue, symétrique, entre les 3 doigts, dont la mobilité latérale est très grande ; palmure non bordée par un cordon "charnu" (à l'opposé de M. dodai) ; le talon métatarsien très allongé, ne montre pas de chevauchement distal du IIIe sur le IIe ; hallux rarement marqué, sauf tout à fait proximale ; s'accroupit fréquemment, pour se relever en général à l'oblique en appuyant sur sa main, comme la queue. La main se tourne vers l'avant dont, très typiquement, le doigt médian.

(b) Démarche et mode de vie :

I. Vue globale. Le rythme de vie de M. vermivorus, comme celui de M. minor, s'avère fort différent de celui des espèces précédentes :

- En totalité en effet nos animaux précédents, les grands M. natator et M. natatilis comme le moyen M. dodai (soit pistes A à X et Z), ne faisaient, s'ils ne déambulaient pas carrément dans l'eau, que traverser rapidement (dans sa transversale) le banc de l'île de Moyeni (voir p. 13):

- du lac à la rivière (pour M. natator, 8 traversées ; M. natatilis, 6 traversées) ;
- de la rivière au lac (respectivement: 4 traversées; et 2 traversées) ;
- ou en oblique via la dune (M. dodai, 6 traversées).

- Il semble que ce soit bien l'inverse que l'on voit chez nos petits M. vermivorus et son homologue plus léger encore, M. minor. Jamais ils ne mettent les pieds dans l'eau. Ils sillonnent l'île de bout en bout, et toujours à pied sec. S'ils s'approchent de la rivière, c'est à titre exceptionnel (M. vermivorus, Piste AB), et pour s'en détourner aussitôt avec un brutal écart de 60 à 80° (id).

On voit notre type, dans les multiples scènes qui nous sont offertes, déambuler sur ses petits pieds à la palmure légère, en se dandinant, à pas menus, se tournant, ou s'arrêtant pour s'accroupir. - Les pieds aux longs talons métatarsiens lui servent de siège ; il promène alors à l'avant ses petites mains pentadactyles de-ci de-là, ainsi que ce qui paraît bien être le bout pointu et effilé de sa bouche (Piste AA). Sa queue repose bien sagement au sol à l'arrière. - Mais soudain il a vu autre chose et ses "pieds-joints", comme ceux d'un oiseau, changent brusquement de lieu (Piste AB). - Bientôt il rétablira sa direction et reprendra son chemin. - Il est exactement autant de pistes dirigées vers l'aval que de pistes dirigées vers l'amont. En des endroits bien délimités, on trouve des tortillages de Vers en tous sens, lieux - est-ce un hasard ? - qui sont aussi ceux des gambades d'Amphibiens. Ces lieux de chaîne alimentaire probable, en tout cas trophiquement intéressants, et que nous avons numérotés de "I" à "VII", sont ceux où s'opèrent les 10 à 12 "repas" ou "poses accroupies" de notre animal, comme aussi celles de nos autres bêtes (M. natator, M. dodai et M. minor).

- Pour avoir une vision plus directe encore sur M. vermivorus, ne vaut-il pas mieux, en définitive, le suivre méticuleusement dans les faits significatifs de sa vie quotidienne, tels qu'ils nous apparaissent sur les pistes AB et AA en 1er chef ? - Loin des regards, dans son ambiance paléo-écologique, peut-être pourrions-nous tenter de lui une diagnose détaillée de type zoologique, au sens vivant, d'un mode nettement original dans les annales de la Paléontologie ?

II. La piste AB : "les occupations littorales, les 'vire-voltes', les cinq arrêts-repas successifs de M. vermivorus" (1ère promenade).

Notre M. vermivorus part ici du Nord (aval de l'îlot non loin du point de jonction de la rivière et du lac). Au point où débute la scène, il s'est tourné vers sa droite et accroupi, en ce dos d'âne de l'île ("lieu de repas I"), pour ce qui pourrait être un "déjeuner" sur la surface vierge du sol, très fraîchement mouchetée (faible "gelée nocturne" ? - voir l'analyse plus bas).

- mais rapidement il s'est relevé, et a obliqué vers le bord de la rivière (petite anse "k"), en laissant traîner la queue, de plus en plus fortement, sur 1,20 m. Il s'est assis alors (pas 9 et 10), exactement face à l'eau au bord de la petite anse, un peu tourné vers l'amont. Les deux mains (invisibles) dépassent apparemment le seuil de la berge. Les 2 talons, côte à côte, ne sont pas enfoncés ici, car il utilise un appui spécifique sur le bout de sa queue (c'est le "lieu de repas II A"). - Il semble temporairement se pencher sur l'eau dont on aperçoit, par les ripple-marks, l'extrême proximité à l'avant de ses pieds joints ;
- assez soudainement (suivre la promenade sur notre grand dépliant), il quitte la rivière : d'un grand pas du pied droit (pas 11), on le voit virevolter vers sa gauche à 70°. Pour ce faire, non sans appuyer fortement, de sa queue, deux aires successives, à l'arrière (à gauche).
- bien redressé à nouveau sur ses pieds, il amorce, sur sa gauche, une petite courbe régulière, qui lui fait friser le dos d'âne de l'île, d'où elle le ramène à la rivière, un peu en amont de tout à l'heure : soit juste en aval du petit promontoire "j" de la berge (pas 12 à 18). Dans la partie médiane de cette courbe, ses pas se sont à nouveau imprimés dans la surface de l'île finement "crêpelée de gel", mais de plus, ici, structurée des "rayons du soleil levant" (voir Photo de la Planche XXIII; commentaire à l'article Episcopopus).
- revenu ainsi face à la rivière, toujours tourné vers l'amont (pas 19 et 20), le scénario est plus complet que tout à l'heure : ce sera un repas très vivant à deux phases (3e et 4e) :
  - . Comme tout à l'heure, il s'est assis un peu face à cet amont, mais les deux mains ne dépassent pas ici le bord émergé de la rive (l'eau - ripple-marks - paraît en effet à plus de 30 ou 40 cm à l'avant) : ces deux petites mains pentadactyles s'impriment dans toute leur délicatesse juste à l'avant des pieds-joints, lesquels montrent à l'arrière, comme on le voit, l'appui convergent de leurs longs talons métatarsiens. Notre bête s'est accroupie en prenant appui sur l'extrémité de sa queue, dont on peut apprécier la finesse jusqu'à 70 cm derrière les pieds). Marque possible du "museau", très légèrement vers la droite, à 23 cm devant les pieds ("lieu de repas III"). Signalons que, pour ce 3e arrêt, l'hallux, sans ongle, s'imprime au sol (pied gauche).
  - . mais, bien vite, il s'est relevé sur ses deux jambes, et avance de 4 pas hésitants et irréguliers, puis s'assied à nouveau, le bout de la queue au sol et les deux pieds ici plus mal joints, tout près de l'eau (Pas 19 à 26A). C'est ("lieu de repas IV") : un 4e "repas", ou mieux une "tentative de repas" (?). La queue a traîné, par à-coups au sol, entre les 2 phases.
- mais, bientôt après, il s'en va : la scène continue. Il est intéressant de voir la brusque surélévation du pied gauche tourné vers l'avant, et presque face à la droite; il le déplace et déporte, de près de 20 cm, vers la gauche (pas 26B), en même temps qu'il vire-volte de quelques 65° sur cette gauche avec un fort appui de la queue (comme tout à l'heure, après le pas 11).

- on assiste, désormais, à une nouvelle "promenade" plus durable, qui l'amène au dos d'âne de l'île. Il a relevé définitivement sa queue (au pas 27), et entame, progressant à pas réguliers, une vaste courbe de rayon 5 m. qui le mènera sur l'axe Nord-Sud de l'île, cap Sud. Durant ce périple, et particulièrement ses débuts, on peut apprécier, grâce à la clarté des empreintes sur le sol moucheté ou finement rayé de l'île, la légère membrane qui relie entre eux les 3 doigts, palmure simple, visible plus ou moins complètement (entre les pas 27 et 49).
- mais, pour une 5e fois, il s'accroupira : on le voit, non loin du cordon dunaire, s'asseoir à neuf pour un arrêt, mal visible ici, hormis la queue au sol ("lieu de repas VII"). Car la trace alors se perd, direction Sud (cordon dunaire et arasement)...

III. La piste AA : "la longue marche aux 4 'repas' spécifiquement terrestres"; la palmure (2e promenade).

Sur la piste AA, M. vermivorus fait un chemin pratiquement inverse de celui qui vient d'être signalé. Il déambule exactement à mi-distance entre le lac, sur sa droite, et la rivière, sur sa gauche. La piste débute, de façon visible, au point exact où nous avons perdu la précédente (AB).

- la marche se fait d'abord de façon régulière, quoique légèrement sinueuse, cap Nord, sur quelques 9 mètres (pas 1 à 28), avec un probable arrêt-repas aux 10e et 11e pas (marque de queue), sur le site de repas "VII". Les détails de la palmure deviennent particulièrement bien visibles entre les 13e et 25e pas (forme et dimension d'une patte de 'canard de Barbarie' actuel).
- l'animal s'arrête soudain, pieds-joints, en se tournant vers sa gauche à 20° : il s'assied sur ses talons métatarsiens, ici spécialement écartés l'un de l'autre (20 cm), et en position, de plus, sub-parallèle l'un à l'autre. -L'adduction des doigts supprime toute trace de palmure au sol; le pouce (hallux) devient -mais pour son seul départ proximal- perceptible au sol; la queue fine s'étend à l'arrière des pieds, sur tout son long (entre 35 cm et 85 cm, pour le bout filiforme). -Les mains s'appuient au sol un peu à l'avant des pieds : la gauche deux fois successivement (très près, et plus loin, du pied gauche); la droite deux fois successivement (très près, puis plus loin, à l'avant du pied droit, vers l'intérieur; cette dernière 'touche' ne montre que les traces des griffes I et II). Ces petites mains, qui laissent voir les plis de la peau ("grasping-hand"), sont porteuses de griffes courtes à chacun des 5 doigts. -Mais il y a plus, dans le "paléo-spectacle" de ce qui nous paraît être ce 2e repas ("lieu IV") : concernant la marque de reptation d'un ver, on discerne, à 23 cm à l'avant des pieds, un curieux enfoncement bilobé qui paraît être celui d'un 'museau' étroit? Les lobes antérieur et postérieur correspondraient, sous toutes réserves, aux mâchoires de cet animal? En fait ce "museau" s'est enfoncé obliquement, dans le sol, à 40° d'inclinaison par rapport à l'axe de la piste sur la droite : il semble que la tête et le cou aient dû se tourner à l'oblique de ce côté-là, du fait que la "proie" ou la "victuaille" était située en dehors de la voie de l'animal. Il était donc obligé d'obliquer son cou, sa tête et ses mâchoires, pour atteindre normalement cette pièce du menu du jour? C'est en fait ce que l'on a déjà vu aussi pour l'un des "repas" de M. natator (Piste H, 1er et 2e pas), et ce que l'on constate parallèlement chez certains Vertébrés fouisseurs d'aujourd'hui. Il faut convenir que ces scènes de repas, ne fût-ce que du côté paléo-écologique ou zoologique, nous apportent des données originales et inédites sur nos faunes du Trias, en attendant la découverte des squelettes...

- terminons avec notre animal de la piste AA, en disant qu'à la suite de ce 1er repas, partagé de près ou de loin par un individu plus petit, d'une autre espèce plus sautillante (voir M. minor plus bas), notre M. vermicorus a repris son chemin, sur le dos d'âne de l'île, en esquissant une légère courbe vers la gauche, ce qui le rapprochera peu à peu de la rivière (pas 31 à 42). Le terrain paraissant plus dur, vers ce promontoire "1", la palmure ne se voit plus guère dans ce secteur.
- aux 43e et 44e pas, l'animal s'est brusquement arrêté, et assis sur ses talons; sa main droite s'y montre d'une admirable netteté au sol (voir Photo de la Planche XVIII). Lors de ce "repas", son 3e (au lieu des festivités "II"), on entre-aperçoit une nouvelle marque de "museau" à l'avant du pied gauche et de la main, la queue repose entre 30 à 60 cm à l'arrière des pieds dans l'axe (ce dernier chiffre représentant son extrémité distale).
- du 45e au 48e pas, l'animal a repris sa marche, debout sur ses 2 pattes.
- aux 49e et 50e pas, il s'est assis; puis à nouveau aux 51e et 52e (talon, queue), pour un 4e "repas" (lieu de festivités "I", - là où nous avons vu tout à l'heure le 1er repas de la Piste AB -).

#### IV. "Les changements d'orientation après 'repas' ; balancements de queue"

Il y aurait lieu d'examiner en détail les autres pistes du même animal, mais serait-ce nécessaire ? Nous ajouterons ceci pourtant :

- les pistes AF, AG (et AK) suivent presque exactement le même itinéraire du Nord au Sud de l'île et approchant de plus en plus du cordon de sable sec qui borde le talus vertical du lac : ce faisant la piste AF, de moins en moins nette, montre des marques de queue toujours déportées vers la gauche, de plus en plus fortes ; la piste AG, qui connaît un brusque tournant vers la gauche au point précis dit "lieu de repas IV" (repas probable surimposé par celui prolongé, de la piste mineure AC), montre très nettement la palmure des pieds.- La piste AK, qui fait de même, nous montre (belle marque de queue enfoncée au sol) un "repos" imprécis au "lieu de repas VI", avant de tourner brusquement vers sa gauche et de disparaître (vers le Sud (sable sec et érosion).
- la piste AJ (aux pieds si joliment palmés) ne fait qu'une rapide apparition tournante (Sud-Nord) pour participer sur la dorsale de l'île aux repas du "lieu VI" (piste AA, AB, AC, AD) qui comprend aussi des traces de légers Amphibiens : derrière le long talon métatarsien gauche, la queue s'étend au sol jusqu'à 75 cm à l'arrière du pied.
- Jamais l'animal ne va à l'eau sur aucune piste.
- On devine - courtes séquences - les pistes AE et AL descendant elles-mêmes la dorsale de l'île (du Sud au Nord).

(Voir le tableau d'ensemble, page suivante).

(c) Tableau synoptique et récapitulatif des 8 pistes de *M. vermivorus* de l'île de Moyeni.

Piste	Nb. de pas	$\frac{1}{2}$ enjambée (cm)	Pes L (cm)	Pes 1 (cm)	Pace ang	Ped ang	Ecart <sup>t</sup> (cm)	Remarques
AA	52	34 à 35 régulière	12,0	11,5 (9,5)	145 (151-130)	17° <sub>env.</sub>	7 à 10 (19)	Sud-Nord; 4 'repas'.
AB	50	28 à 32	12,0	11,2 (9,7)	145 (155-120)	17°	5-7	N-S; 5 'repas', hallux.
AE	6	35 à 37	11,9	10,0 (9,0)	133	23°	8?	S-N —
AF	20	30 à 33	11,8	11,5 (-)	160-145	15-17°	4 à 10	N-S —
AG	23	32 à 34	12,0	11,5 (10,0)	168-160	11-15°	5 à 6	N-S; 1 'repas'?
AJ	10	32 à 35	12,0	11,5 (8,7)	167-156	7-12°	3 à 4	S-N; 1 'repas'.
AK	10	31 à 33	12,0	11,5	152-140	14-20°	7 à 10	N-S; 1 'repas'.
AL	2	35	12,0	11,5	?	?		S-N —

TOTAL 8 173 (60 m +)

12 'repas'

De plus à signaler les pistes AP et AR, respectivement de 13 pas de 32, et de 5 pas de 35, complètement arasées (Sud de l'île) par des stries venant du lac, et paraissant d'ordre éolien. Le petit cordon dunaire, protecteur de la conservation des pistes vers le Nord de l'île, semble avoir fait défaut au Sud de l'île ; d'où effacement des éphémères traces de *M. vermivorus* (faites, on s'en souvient, à la suite de la "nuit au léger gel nocturne"). Tout se passe comme si, la "nuit suivante", un vent de sable avait balayé les traces dans ce secteur. — Seules pistes consécutives à ce nouvel épisode, venant s'imprimer fraîches, par-dessus, et dans un bon état de conservation : Y (*Neotrisauropus*) et V (*M. longicauda*), ainsi que N, O, P, Q, R (*M. natator* et *M. natatilis*). — Les pistes de la "veille" T et U avaient été rabotées par le vent, elles aussi, à la manière de celles de *M. vermivorus*.

(d) Diagnose détaillée :

- I. PES - Longueur du pied 120 mm, avec le talon 225 (222 pour la piste AJ, jusqu'à 229 pour la piste AA). Longueur de I, 32 mm (ongle non visible), de II, appui de 55 à 65 mm ; de III, appui de 75 mm, avec l'articulation proximale, 90 mm ; de IV, 92, à 100 (articulation proximale); de V : ?
- Le squelette du pied de *M. vermivorus* a été reconstruit sur l'indication des 173 empreintes (de leurs lobes, coussinets, plis de la peau, etc; les plis principaux paraissent se faire un peu à l'avant des articulations) ; on obtient, en valeur absolue, les données suivantes : I, 32 mm (sans l'ongle) ; II, 70 ; III, 83 ; IV, 74 ; V, ?. - Formule phalangienne : 1 - 2 - 3 - 4 - (0) - Longueur des métatarsiens : I, 77 environ ; II, 122 ; III, 139 ; IV, 120 ; V (5 ?). - Comme chez les Coelurosauriens typiques, les métatarsiens sont liés en un faisceau fort étroit. Le coussinet (ou bourrelet cartilagino-fibreux ?) de la IVe articulation digito-métatarsienne apparaît (Pistes AE, AF, AJ) comme déplacé sur la partie axiale du pied

(à l'arrière), y formant comme une espèce de "faux petit talon", dans l'axe de symétrie du pied. Ce trait se retrouvera chez les Oiseaux (Palmipèdes actuels, tels que le Cygne). - Projection du IIIe doigt en avant des doigts latéraux II et IV, 40 mm (à la pose-repas, 38 mm).

- Largeur du pied entre l'extrémité des doigts latéraux, II et IV, 110 mm, s'abaissant à 93 mm lors de la "pose-repas". Divarication totale II-IV : 80°, s'abaissant à 57-60° lors de la pose-repas; soit II-III, 35° (19-20°) ; III-IV, 45° (38-40°). Le doigt II paraît particulièrement mobile, latéralement, par rapport aux deux autres assez fixes : son angle pouvant passer brusquement de 35° à 19°, dès l'instant où le long talon métatarsien vient reposer au sol. - La vaste palmure ne s'étend au sol, bordée d'un petit feston, que lorsque la divarication atteint 80°, pour l'ensemble du pied : elle paraît plus épaisse ou lourde entre les doigts III et IV, plus souple entre les doigts II et III (Pistes AA, AG) ; elle lie les extrémités les plus distales des doigts II et IV à l'"avant" de la phalange (la 2e) du doigt III (alors que chez les Canards actuels, elle s'étend jusqu'à la pointe extrême de ce IIIe doigt: M. vermivorus ne peut pas être en conséquence considéré comme un "bon nageur", à la façon des Palmipèdes!). Le Ve doigt est certainement atrophié, ou réduit. - Les lobes des doigts ne sont pas toujours bien marqués (les coussinets le sont davantage = en profondeur). - Le long talon métatarsien (à l'arrière du pied) a une forme très asymétrique, distalement, vers l'acropode : articulations des II et IIIe planant au-dessus du sol (à l'inverse complet des Carnosauriens et de Masitisaisauropus - Carnaviens - voir plus loin).
- Le pied, appuyé sur son bord externe, regarde vers l'intérieur ("pas varus"; ped orientatio, - 15° à -20°) à la marche. Il se redresse à l'arrêt ("pas valgus"; ped orientatio, 0 à + 5°).

II. MANUS - Longueur de la main, 55 mm (du doigt I, 8 (20 mm) ; de II, 10 (30 mm) ; de III, 26 (43 mm) ; de IV, 27 (44 mm) ; de V, 18 (29 mm) ; projection de III en avant du bout des doigts latéraux, 12 mm. Largeur de la main entre I et V : 63 mm. Divarication totale I - V : 160° à 170°. Si la main, comme chez les autres espèces du genre, se pose au sol en "pas valgus" (manus orientatio + 30°), le doigt médian III est ici dirigé droit vers l'avant, dans l'axe de la marche, ce qui forme un trait spécifique (à la différence de nos 3 espèces précédentes). La main, "grasping hand" on le voit par les plis, montre en plus de ses 5 petites griffes, une possibilité peut-être plus réelle d'accrocher des proies au sol (Vers, etc) de ses Ière et surtout IIe griffe (celle-ci paraît bien enfoncée et crochue sur la scène du 2e repas de AA).

III. PISTE - Enjambée moyenne, 0,64 à 0,70 m (Pas de 0,32 à 0,35 m) ; elle peut s'abaisser à 0,56 m ou monter à 0,74 m. Ped angulatio : de 15° à 17°, mais peut descendre à 7° et monter à 23°. L'écartement postérieur se situe habituellement entre 6 et 7 cm, mais il peut descendre à 3 cm ou monter à 19 cm (repas AA). La démarche toujours "terrestre", très animée, vivante, révélatrice, a été analysée plus haut, et ne saurait "se laisser enfermer en formules". Tout nous appelle, par le concours de l'Anatomie Fonctionnelle Comparée, à "visualiser" cet animal: modérément haut sur pattes, aux bras animés, au cou souple, à la longue queue, vire-voltant, s'asseyant, se relevant. La longueur de la queue bien étalée au sol, lorsque l'animal s'est assis, mesure des pieds-joints à son extrême pointe, environ 80 cm (AA, (55) à 85 ; AB, 75 à 85 ; AF, 75 à 80 ; AJ, 82 ; AK, 67+).

- La longueur entière du corps peut-être estimée au double, soit 1,60 m ; mais lorsque l'animal mange, il replie son cou près des pieds, de sorte qu'au sol, entre le museau et la pointe de la queue, on ne trouve qu'une

valeur moindre, la tête mangeant à l'avant des pieds: à 0,23 m (AA), ou même moins (peut-être plus, pour la piste AB). - On peut voir un essai de reconstitution par Lull (1953 p. 205, 207) d'un type sensiblement plus épais et d'ordre bien différent (Sauropus barratti).

(e) Plésiotype : on ne retrouvera que des parallèles distants à Mokbanametsong. Voir Dalle de Mohaleshoek-Kubake. Et, bien plus tard, Kainomoyenisauropus de la zone B/5.

(f) Derivatio nominis et discussion.

Nommé d'après ce qui paraît former sur l'île de Moyeni son "menu" (?) le plus habituel, menu associé il est vrai aux Amphibiens.

La variété particulière, ou phase assez fascinante dans les pistes, et qui est celle de ses "poses-repas", une douzaine de visibles sur l'île, soit variété "mendrezii", est dédiée à Christiane Mendrez, en remerciement pour sa participation au dégagement de l'île en 1963.

Une discussion sur l'emplacement systématique de ce remarquable petit animal du Trias, éthologiquement quelque peu proche des 'oiseaux des marécages' pour le mode de vie, sera reprise ultérieurement. Voir notre groupe des "Limnaviens" (ou: Coelurosauriens adaptés à la vie semi-aquatique, dans une apparente marche vers un "grade avien", en notre Trias?).

---

Moyenisauropus minor nov. sp. (Type 66A; PLG; Pl. XIX)

Syntypes": Dalle de grès blanc verdâtre dite Dalle de Moyeni, à la remarquable association faunique.

L'hypodigme y comprend 1 piste complète, bien définie (Piste AC), comprenant 54 pas successifs (+ 2?), actuellement dégagés.

(a) Diagnose brève. Plus petit que M. vermivorus ; comme lui, strictement terrestre de comportement ; la palmure, symétrique, est beaucoup plus réduite entre les 3 doigts fins ; le IIIe doigt est rectiligne, seul s'incurve son ongle ; le IIe est moins mobile par rapport à lui ; le IVe reste très mobile ; l'hallux, plus proche du IIe, pointe vers l'avant ; le talon métatarsien au sol montre un appui plus symétrique (de droite à gauche); l'extrémité distale du IIe métatarsien s'arque, au sol, très près de l'extrémité distale du IVe ; le faisceau métatarsien est très étroit et le IIIe métatarsien apparaît s'allonger, proximale ment par-dessous, et distalement complètement par-dessus, les 2 autres (trait typiquement "avien"); cet étroit métatarse mesure 1 1/2 la longueur totale de l'acropode. L'allure paraît légère, presque sautillante. Les "poses-repas" se font parmi les Amphibiens. La main, semblable à celle de M. vermivorus, a les doigts plus arqués vers le bord interne.

(b) Démarche et mode de vie. Notre animal, sensiblement inférieur en taille à M. vermivorus, et à la démarche plus dandinante, suit le banc de l'île du Nord au Sud, sur principale piste (AC).

- ("marche"). On le voit d'abord (1er au 7e pas), longer la rivière vers l'amont, à moins de 1,00 m de la berge : il part du lieu où commencent les pistes AB et Y. Mais rapidement, au contraire de ces dernières, il s'en est écarté : écart de 10° (au 8e pas) vers sa gauche.

- ("zig-zags"). Il avance à petits pas de façon un peu zig-zaguante du 11e au 17e pas, atteignant pratiquement le dos d'âne de l'île, et ses mouchetures préliminaires.

- ("écart"). Au 18e pas, lieu où il se trouve pas mal de traces de petits Amphibiens (près du "lieu de repas III"), il oblique à 15° vers sa droite et fait

cap (19e au 22e pas) en direction du "lieu de repas IV" (voir M. vermivorus, piste descendante AA).

- ("repas"). Le processus est alors fort étrange ; comment va-t-il "s'attabler" ? Ce sera en deux temps : 1. Une fois sur sa gauche, 2. Une fois sur sa droite :

1) - Première phase. Son pied gauche (23e pas) s'est soudain porté, avec un net ralentissement, fortement à gauche, en dehors. Et aussitôt après, à l'avant de cette empreinte excentrée dont on voit le pivotement sur elle-même, il s'est assis pieds-joints (24e et 25e pas), les talons très allongés convergent un peu vers l'arrière, sa queue fine reposant au sol à l'arrière des 2 pieds (elle y est visible de 35 cm à 70 cm pour l'extrême pointe). Dans un véritable grouillement d'Amphibiens, quelquefois assez grands et dérapants, il appuie sa main gauche très près (à l'avant de son pied gauche, dont on distingue les plis de la peau et quelques "écaillés" légères, réticules fins).

2) - Deuxième phase. La main gauche s'est appuyée très fortement au sol, et y a dérapé (petit bourrelet de talus), en même temps que l'on voit, dans la séquence suivante, les deux pieds-joints complètement changés d'axe, et avancés vers la droite (27e et 28e pas) ; la queue, un instant relevée du sol, est venue s'appliquer au sol dans sa nouvelle position prévue (elle y est visible entre 37 cm et 73 cm pour l'extrême pointe). - L'animal a-t-il purement et simplement "sauté à pieds-joints", comme un oiseau, d'une situation à l'autre, et comme on pourrait le croire à la vue des photos et de relevés ? - Certes non ! l'examen montre une trace intermédiaire (la 26e) qui n'est autre que la marque de pied droit qui a rétrogradé pour permettre à l'animal d'occuper sa nouvelle position de "repas", face à son menu. Là, les deux mains s'étalent complaisamment au sol, la droite pentadactyle, la gauche sans la marque du pollex (qui plane au-dessus du sol). La marque du "museau" n'est pas apparente.

- ("écart"). A la suite de ce double repas, ou mieux "repas en deux temps d'accroupissement", l'animal se relève et se tourne résolument sur sa gauche derechef (écart de 40°), reprenant l'axe primitif, à peu près Nord-Sud, de sa piste. Sur un trajet, remarquablement rectiligne cette fois, il avance à menus pas réguliers (30e au 44e pas : on aperçoit à nouveau l'amorce distale du talon métatarsien, lors des quelques derniers pas).

- ("nouveau repas", au "lieu de repas VI"). Au 45e pas, M. minor a fait opérer à son pied (le droit) un certain écart, inattendu, sur la droite, avant de pivoter lui-même de 30° sur sa gauche (= 46e pas, dont le long talon métatarsien surtout s'est marqué) ; et aux pas suivants (47e et 48e pas), il s'est attablé dans ce même axe pour un nouveau "repas". La scène est un peu oblitérée par le subséquent repas de M. vermivorus (Piste AJ) et le passage de M. dodai (Piste AD), qui lui aussi ralentit dans le même but (voir le grand relevé de de l'île). - On voyait au 45e pas, des marques d'Amphibiens, et un coup de queue.

- mais M. minor reprend son périple (49e au 57e pas) en direction, peu à peu, du cordon dunaire bordant le lac, et où nous perdons sa trace. On voit ainsi bien des faits et gestes de cette petite bête ! Le pas oscille entre 0,20 et 0,27 m. Mais aux abords de la dune, en fin de course, le pas atteint 0,29 m. A l'approche du repas, il avait ralenti.

(c) Autres pistes. Ce petit animal n'a que peu d'homologues. Tout au plus peut-on associer à la piste AC, la piste AS (pas : 0,23 m) vers le Sud de l'île, dans la partie rabotée par le "vent du lac".

(d) Diagnose détaillée. Notre "diagnose brève" ci-dessus nous a fourni une liste de traits marquants quant à la spécificité de M. minor.

Nous donnons ici les mensurations nécessaires à la connaissance, plus spécifique encore, de cet animal.

- I. PES - Longueur du pied 98 mm, avec le talon 192 mm. Les mesures d'appui effectif des doigts au sol sont les suivantes: I, env. 40 mm ; II, 52 mm (partie distale), 72 mm (avec l'articulation digito-métatarsienne) ; III, 56 mm (partie distale) ; IV, 57 (id), 74 mm (avec l'articulation digito-métatarsienne).
- Le squelette du pied, tel qu'il paraît ressortir des 54 empreintes nettes de cet animal, indique une formule phalangienne : 1 - 2 - 3 - 4 - (0), avec les mesures absolues suivantes : I, 40 (ongle long et effilé) ; II, 57 (ongle un peu moindre) ; III, 67 (ongle assez petit) ; IV, 56 (ongle petit) ; V ? - Métatarsiens I, 80 env. ; II, 112 ; III, 122 ; IV, 110 ; V (sans doute existant ? très réduit ?).
  - Projection du doigt III en avant du bout des doigts latéraux, 32 mm (31 mm à l'arrêt). Largeur du pied entre l'extrémité des doigts latéraux 90 mm (75 mm à l'arrêt). Divarication totale II-IV, 73° (59°), soit : II - III, 39° (36°) ; III-IV, 34° (23°) ;
  - Les coussinets des phalanges sont peu marqués, sauf les plus distaux; et les plis articulaires de la peau se montrent peu dessinés.
  - L'arrière du pied, qui évoque quelque peu celui de M. dodai, pour le net rapprochement entre les IIe et IVe articulations digito-métatarsiennes, en diffère :
    - . par un resserrement plus grand encore, avec une translation de ces deux points articulaires vers l'intérieur, ou, mieux, sur la partie axiale du pied. D'où surélévation corollaire du IIIe métatarsien, obligé distalement de chevaucher complètement les 2 autres - (ce que l'on retrouvera chez maint Avien).
    - . par une égalisation de la longueur du IIe et du IVe métatarsien (voir 25e pas, etc), -(comme chez eux).
    - . par une élongation et un resserrement, un peu accru, du faisceau des 3 principaux métatarsiens : la section en est certainement triangulaire distalement (  $\triangle$  ), et en triangle renversé, proximale (  $\nabla$  ). Le métatarsien médian (III) occupe la partie plantaire du talon proximale, mais vient planer distalement, en croisant les deux autres os. On trouvera un trait particulièrement semblable chez Ornithomimus (Romer 1956, p. 388) ; mais O., à la manière de M. dodai conserve une inégalité de longueur des métatarsiens II et IV, alors qu'ici, à la façon des Oiseaux, ils sont égalisés. Le pied de M. minor repose au sol en "pas varus" (ped. orientatio : - 12° à -15°), sauf à l'arrêt où il se met en "pas valgus" (ped. orientatio + 10° environ).
- II. MANUS - Longueur de la main, 55 mm (du doigt I, 15 mm ; de II, 23 mm ; de III, 24 mm ; de IV, 20 mm ; de V, 7 mm : projection de III en avant du bout des doigts latéraux, II et IV, 9 mm. Largeur de la main entre I et V : 32 mm. Divarication totale I - V : 180°. Les doigts I et V partent exactement à l'opposé l'un de l'autre. Les doigts III et IV révèlent de petits ongles pointus et recourbés vers le sol, mais qui ne le touchent que rarement. Main en position "pas valgus" (manus orientatio : + 30° à 40°, avec le doigt médian un peu courbe tourné vers l'avant, dans l'axe de la piste.
- III. PISTE - Enjambée, 0,40 à 58 m. Pas : après chacun des repas, l'animal accélère assez régulièrement son pas de 0,20 à 0,27 m ; en fin de course aux abords de la dune, le pas atteint son maximum, 0,29 m (51e pas et

suiv.), Ped. angulatio, de 20° à 15°. Manus angulatio : faible. Ecartement, 0,10 à 0,08 m : la démarche se fait avec un dandinement assez considérable. On n'aperçoit point de marque perceptible d'une palmure. M. minor diffère là aussi de M. vermivorus.

(e) Plésiotype : Il semble bien qu'aucune piste de Moganametsong (pas de 0,25 accélérant à 0,28!) ne corresponde à notre animal, hormis pour la taille (cf. p. 90 ?)

(f) Derivatio nominis et discussion :

Nommé du fait de sa petitesse au sein du groupe.

Nous donnons aux scènes si spéciales des "repas sautillants" de cet animal au milieu d'un grouillement d'Amphibiens, le nom de variété "fabri", en hommage à Jean Fabre, qui nous a bien aidé dans le dégagement de l'île de Moyeni.

Le pouce (hallux), rarement fonctionnel, mais paraissant allongé et parallèle au IIe doigt, évoquerait quelque peu ce que l'on voit chez l'"Anomoepus" isodactylus de Hitchcock (cf. Lull op. cit. p. 201) ; mais chez notre animal ce doigt en est plus éloigné, et surtout son articulation sur le métatarsien se fait considérablement plus à l'arrière. Les diverses articulations digito-métatarsiennes sont d'un tout autre ordre, fines et légères, comme le sont aussi les doigts.

On a, avec les Moyenisauropodidés ou petits "Limnaviens", des types d'adaptation rappelant particulièrement ceux des oiseaux de bancs de sable et des marécages Africains tels que ceux du fleuve du Haut-Zambèze actuel (Bulozi).

---

Moyenisauropus longicauda nov. sp. (Type 66B; PLH; PL XX).

Syntypes : Dalle de grès blanc verdâtre dite "Dalle de Moyeni".

L'hypodigme y comprend 1 piste complète (Piste V), bien définie, avec 33 pas consécutifs (dont 8 manquants à la traversée de la "petite dune" du lac).

(a) Diagnose brève. A peu près de la taille de M. vermivorus, avec lequel on aurait tendance à l'assimiler, il paraît en différer à de notables points de vue, pour la nature de l'autopode comme pour la démarche :

- l'autopode : les 3 doigts médians se terminent distalement par une beaucoup plus épaisse pulpe digitale ; ils sont rectilignes à la différence de M. vermivorus ; de plus les ongles, dont ils sont munis, s'arquent dans un plan vertical et ne touchent le sol que de leur extrême pointe ; celle-ci fortement déportée vers le bord interne, pour le doigt médian III (ces griffes paraissent le plus souvent relevées au-dessus du sol à la marche, contrairement à notre autre espèce) ; la palmure, asymétrique, est à peine esquissée entre les doigts III et IV ; la divarication des 3 doigts demeure figée, à la marche comme à la semi-pose (contrairement à notre autre espèce) ; le pouce (hallux), même alors, ne paraît pas au sol ; le talon métatarsien, mal perceptible (pas 13 et 14 ?), paraît plus court et ne s'imprimer, en apparence, que vers l'extrémité proximale.
- lors de la progression, on constate les faits suivants : les pieds s'orientent spécifiquement dans l'axe de la marche (le pas n'est ni varus ni valgus ; ped. orientatio presque annulé) ; l'animal n'a pratiquement pas de dandinement, à sec, ses pas arrivant à s'aligner sur une voie étroite ; contrairement aux autres espèces il avance longuement surbaissé à terre, sa queue traînant bien derrière lui, fait assez rare dans le Stormberg ; sa main plus fine,

montre une divergence de doigts plus faible, l'absence fonctionnelle du pollex (supination ?), et peut s'élaner à l'avant des pieds, dans l'axe (aplomb). Nous n'avons pas jugé opportun d'ériger M. longicauda en genre séparé.

(b) Démarche et mode de vie.

On aperçoit, sur la piste V, une courte séquence de la vie de l'animal : "sortie de la rivière ; montée au dos d'âne sur un sol arasé (vent du lac ?) ; semi-arrêt ; reprise de la marche ; traversée oblique de la dune ; disparition par un 'saut' (?) dans le lac". On pourrait énumérer comme suit ces menus faits de la traversée de l'îlot par notre bête :

- l'animal, qui descendait le cours de l'eau dans la rivière, "en sort obliquement" sur le petit promontoire "d" après avoir dépassé l'anse "c" (laissée sur sa droite). C'est le lieu de débarquement de la piste Q (M. natator) qui venait de l'aval.
- après des pas qui ont été comblés et lavés par les ripple-marks, un 1er véritable pas sera oblitéré par la sortie ultérieure de la piste Q. "L'animal monte sur la berge, selon un trajet à peu près rigoureusement rectiligne" (pas 2 à 10). L'impression bien nette des pieds se fait sur le sol, précédemment raboté par des stries de caractère éminemment 'éolien' ; balayage venant du lac perpendiculairement à son talus, et qui avait presque entièrement arasé la partie Sud des pistes de M. vermivorus et M. minor (voir pistes AP, AR, AS), comme celles de M. natatilis et M. dodai (AW, AQ). La piste de M. longicauda, fraîche, marche allègrement sur ce sol, direction Nord-Est.
- aux pas 9, 10 et 11, "la queue vient heurter le sol, par à coups subits, à l'arrière," sur la gauche de la voie : l'empreinte du bout de la queue se dessinera ainsi respectivement à 87, 89 et finalement 94 cm à l'arrière du pied correspondant (droit, gauche, droit). Au 11e pas, l'animal a touché le sol de sa main vers l'intérieur, juste devant le pied. On a l'impression qu'il s'est "surbaissé".
- au 12e, qui est un pas très raccourci, il fait de même, et paraît en fait presque arrêté. "La queue ne quittera plus le sol et traînera de façon continue, dans le strict axe de la piste. - Mais il posera cette fois sa main bien plus en avant, dans l'axe de la piste" (et à l'avant, face au pas 13, son possible "museau"?). Il réaccélère, la queue au sol.
- aux 13e pas et suivants, il a repris sa marche, "posant chaque fois sa main très à l'avant sur l'axe" de la piste (14e, 15e, 17e pas ?). "Il marche dans une sorte de quadrupédie très étrange, puisque ses 4 membres s'alignent, de la sorte, sur une voie de largeur pratiquement nulle au sol, la queue continuant toujours à traîner derrière lui". Au 14e pas, il a obliqué de 20° vers sa gauche pour prendre en écharpe le petit cordon dunaire bordant le talus du lac (direction Sud-Nord). On le revoit au 21e, 22e et 23e pas, puis il s'éclipse sur le "sable sec".
- aux 32e et 33e pas, on retrouve sa piste "sur le fin bord du talus à-pic du lac" : le 33e pas (pied gauche) s'y est tourné. - Il semble bien avoir sauté à ce point dans le lac. Remarque intéressante : ce point du talus à-pic du lac est exactement le lieu du débarquement des pistes L et H (M. natator, comme il est celui de la descente au lac des pistes J (même animal) et D (M. natatilis)).  
M. longicauda est le seul de nos animaux mineurs à sortir de l'eau, et à retourner à l'eau (en fait fort obliquement).

(c) Diagnose détaillée.

Aux données ci-dessus, ajoutons les mensurations spécifiques suivantes :

- I. PES - Longueur du pied 115 mm, avec les ongles 130 mm (avec le talon métatar-

sien 210 mm env. ). Doigts I, ? ; II, appui de 50 (avec ongle 59) ; III, 65 (avec l'ongle 79, avec le coussinet digito-métatarsien 115 mm) ; IV, 89 mm depuis l'articulation digito-métatarsienne ; V, ?.

- Sur le squelette reconstitué d'après les empreintes, on peut tenter de chiffrer la longueur exacte des doigts : I = ? ; II = 65 ; III = 90 ; IV = 70 ; V = ? . La formule phalangienne est certainement : ? - 2 - 3 - 4 - ? . Les métatarsiens sont assez analogues à ceux de M. vermivorus, mais forment un faisceau un peu plus lâche distalement, et paraissent un peu plus courts.

- Projection du IIIe doigt en avant du bout des doigts latéraux, 47 mm . Largeur du pied entre l'extrémité des doigts latéraux, 100 mm. Divarication totale II-IV, 60° (II-III, 30° ; III-IV, 30°). Les coussinets de phalanges sont épais (20 à 22 mm de large), les lobes assez nets pour le IVe doigt. L'arrière du pied montre l'appui caractéristique, au sol, des plages articulaires digito-métatarsiennes des IVe et IIIe doigts, bien marquées au sol. Le métatarsien III est distalement arqué vers le sol. Talon métatarsien assez raccourci et épais. La petite palmure asymétrique, spéciale, s'aperçoit du 11e au 13e pas. Ped. orientatio de -5° à 0° !

II. MANUS - Longueur de la main, 65 mm (du doigt I, ? mm ; de II, 24 mm ; de III, 24 mm ; de IV, 16 mm ; de V, 9 mm : projection de III en avant du bout des doigts latéraux, 44 mm. Largeur de la main entre II et V : 50mm. Divarication totale II-V : 118° seulement (on aurait env. 130° avec le pollex ?). Manus orientatio de +15° seulement, avec un doigt III orienté vers le bord interne (-5°).

III. PISTE - Enjambée, 0,74 à 0,60 m (Pas : 0,37 - 0,35 m à l'eau, à 0,30 - 0,32 m au sec). Ped. angulatio, de 11° à l'eau, à 2° - 0° au sec. Manus angulatio, env. 2°. Ecartement : passe de 0,10 à 0,01. Démarche se fait donc avec un dandinement étonnamment faible à l'eau et surtout au sec ! La queue traînante, fine, paraît mesurer 0,85 m, soit légèrement plus que celle de M. vermivorus (0,80 m).

(d) Plésiotype : Une piste, un peu du même ordre se trouve à Mokbanametsong (dandinement nul, pied orienté dans l'axe de la marche, queue traînante, pas de 0,40 m environ ou moins : v. M. levicauda). - Voir Qomoqomong (p. 118).

(e) Derivatio nominis et discussion : nommé de par sa longue trace de queue à la marche. Cet animal, malgré sa spécificité, paraît bien se rattacher au genre Moyenisauropus pour les traits essentiels, tels que l'architecture du pied et l'adaptation limnique. Mais il paraît former une forme nettement distincte des groupes : (I). M. natator - M. natatilis d'une part, et (II). M. vermivorus - M. minor de l'autre, en particulier par sa voie étroite. Une telle pulpe digitale se retrouvera chez Kainomoyenisauropus (zone B/5).

On constate ainsi une fois de plus la richesse de la faune en ce tout début du Stormberg Supérieur, ou Quthingien. Il semble qu'en ces temps du "Keuper," l'Evolution ait été véritablement buissonnante, en particulier dans les étonnantes adaptations annonciatrices d'un mode de vie spécial aux Oiseaux (Voir les Limnaviens et leur emplacement systématique).

D. - LE PENTADACTYLE LOURD DE LA BERGE DE MOYENI.

Contrastant avec tous les Tridactyles de Moyeni, va paraître un animal particulier, de forte taille, progressant en tétrapodie très surbaissée, le ventre au sol, la queue un peu "monolithique" (?), et dont l'attribution est incertaine quant à la famille ou même quant à l'ordre.

---

Genre E p i s c o p o p u s nov. gen.

Diagnose générique.

Episcopopus, animal strictement quadrupède peut se caractériser génériquement (voir aussi à l'espèce) par les traits suivants :

- la piste s'opère sur une voie large comme pour Dijaquesopus de la zone A/2 (Type 12), avec, comme pour D., une certaine asymétrie des empreintes gauches et des empreintes droites, lorsqu'il marche sur une rive à demi-immersée (voie de 0,45 m pour l'espèce) ;
- le train avant et le train arrière sont également surbaissés ;
- le dessous du corps à la marche frotte abondamment le sol ;
- le balancement y forme ainsi de larges lobes un peu alternés ;
- les mains comme les pieds apparaissent spécifiquement digitigrades ;
- les pieds pentadactyles forment de larges croissants regardant vers l'intérieur de la piste (ped. orientatio : -30 à 35°) ;
- les mains pentadactyles de dimension analogue forment des croissants plus resserrés, en fer à cheval, regardant vers l'avant ;
- les pieds comme les mains amorcent à la marche de grands mouvements traînants en forme de "parenthèses" : (     ) ; mais le pied se tourne d'abord beaucoup plus vers l'intérieur où il dessine une forte "crosse d'évêque" ; d'où le nom générique ;
- les autres traits caractéristiques du genre apparaîtront avec la diagnose de l'espèce (mouvements de pronation puis de supination du pied à la marche, etc). Le pied paraît ectaxonique et la main entaxonique.

---

Episcopopus ventrosus nov. sp. (Type 70; Pl.H; Pl. XXI ss).

Hypodigme ("type") : Dalle de grès blanc verdâtre dite Dalle de Moyeni.

L'hypodigme y comprend 1 piste complète, bien définie, de 82 pas successifs dont chacun montre un couple manus-pes. en association avec la riche faune de cette île.

(a) Diagnose brève : comme pour le genre (ci-dessus).

(b) Démarche et mode de vie. Il est intéressant, pour mieux approcher zoologiquement cet animal, d'en suivre de bout en bout la trace (Piste Z), à l'île de Moyeni. Le voyage se fait parfois à demi-immersé le long de la rive sinueuse de la rivière

fossile, vers l'aval, c'est-à-dire du Sud au Nord :

- ("l'animal se rapproche de la rivière"). Au départ de la partie visible de la piste, l'animal avait débouché (pas 1 à 12) sur une surface à ripple-marks un peu estompés, puis "mouchetés" (dos de l'île). Il suit la berge droite de la rivière en se rapprochant de l'eau ("ripple-marks", Pl. X). Mais la partie Sud de l'île, portant ses premiers pas, va être ultérieurement rabotée par un léger balayage qui paraît du au "vent du lac" : seule se lit la partie la plus enfoncée des traces, dont le départ de la balafre en crosse. Le train droit est mieux visible que le train gauche, que l'on voit pénétrer le premier dans les ripple-marks "frais" de la rivière. L'animal s'est engagé dans l'extrême bordure de la petite crique (c).
- ("entrée dans la crique"). Les pas suivants, plus nets (pas 13 à 24), montrent l'animal obliquant insensiblement vers sa droite, pour y décrire une longue courbe régulière (de 9 m de rayon), qui le fait d'abord progresser sur le bord de la crique (e) d'où il s'engage dans la crique (g), plus ample.
- ("longue courbe à droite"). La courbe continue avec une constance frappante (pas 25 à 40), tandis que l'animal, dépassant ce nouveau point, s'engage sur la partie immergée du promontoire (h). Il continue de là sa trajectoire. Il est remarquable en passant de souligner la rigoureuse identité de parcours, sur ce secteur de 3,50 mètres, entre la large piste d'E. ventrosus, et celle que fera en demi-nage, ultérieurement, bien étalé dans l'eau, Moyenisauropus natator (Piste X).
- ("longue courbe à gauche"). Arrivées face au promontoire (h), les deux pistes divergent soudain. M. natator s'est mis debout (voir plus haut) et a escaladé la berge à droite, tandis que E. ventrosus (pas 41 à 53) continue imperturbablement son trajet au long de la berge, tout en se mettant à virer, lui, sur sa gauche (courbe de 5 m de rayon), en contournant ainsi par l'intérieur le fond de la crique (i).
- ("marche sur la lisière de la rivière"). Ses pas, d'une régularité absolue, l'amènent à hauteur du petit promontoire (j). On se souvient que ce point spécial a servi d'"embarcadère" ou de "débarcadère" à plusieurs pistes de M. natator (Pistes H, J, L). E. ventrosus continue au contraire, droit en face, sur la lisière tout juste émergée de l'eau (marche rectiligne sur 3 m). La surface du sol, au lieu de ripple-marks fins, est ici un peu rugueuse, tachetée, pommelée, ou mieux encore "grumelée" au vrai sens, par ce léger phénomène peut-être du au gel nocturne (voir plus bas ; comparer les photos prises dans les coins divers de l'île). Sur une telle surface mouchetée, les empreintes deviennent admirablement nettes, ainsi que celles du balancement du "ventre" (Pas 54 à 65).
- ("longue courbe à droite vers la jonction de la rivière et du lac"). En approchant de la longue crique (k), qui représente plutôt un tournant de la rivière vers le lac qu'elle va rejoindre à peut-être une 15e de mètres en aval vers la droite, l'animal semble s'attacher une fois de plus à suivre, de plus près, cette nouvelle orientation de la berge. La longue courbe de 9 à 10 m de rayon vers la droite (Pas 66 à 82) se fait, au plus près de l'eau, sur la rive, depuis le lieu d'embarcadère de la piste E (M. natator), -lieu où s'était fait, ultérieurement, l'"écart avec retour à la terre" de la piste Y (Neotrisauropus deambulator) - Les pas et traînée de "ventre" (Voir Planche XXIII - Pas 67 à 70) s'impriment ici sur un sol non seulement grumelé, mais de plus strié en fins rouleaux de 5 mm bifurqués et quadrifurqués, plus ou moins évocateurs de ceux que les premiers rayons du soleil hivernal font aujourd'hui sur un sol qui a été très faiblement gélivé la nuit (Voir Planche XXII: Photos comparatives). On sait qu'une suite de faibles gelées nocturnes au sol, au coeur d'un hiver semi-aride, provoque une intensification des pipkrakes, et à chaque lever du soleil, des alignements qui s'y associent. Il semble que, sur notre île, le phénomène ait été relativement éphémère (Nous sommes bien après la fin de la glaciation de Dwyka).

- (phénomènes paléo-climatiques toujours actuels en période hivernale). On aurait là une indication des "points cardinaux". Ces rayons du soleil, "rayons fossiles", semblent, dans ce Nord de l'île, avoir passé en lumière rasante au-dessus du faible rebord sableux qui forme le talus raide de l'île sur la lisière-même du banc, et que l'on localise bien (Photo Pl. V s). Si l'on s'en réfère aux phénomènes très analogues que l'on peut analyser en détail, aujourd'hui, sur les bancs de sable des rivières du Lesotho en hiver, le reste de notre îlot de Moyeni se serait dégélivé par simple réchauffement de l'air ambiant, sans attendre l'atteinte de ces rayons, le sol se couvrant alors non plus d'alignements, mais de nombreuses petites mottes formant le crêpelage mentionné plus haut. Ce crêpelage ou fin pommelage paraît bien localisé (voir tous nos documents) à 2 zones longitudinales à pipkrakes francs :

I - Dans la partie plus déclive de la berge, côté rivière ;

II - Tout au long de la bande d'ombre que devait porter ledit talus.  
Dans la seule zone entre les deux, on voit ces fameux "rayons".

Sur une telle surface, et quelle que soit l'origine de sa formation (1), notre animal a laissé en marchant des empreintes hautement caractéristiques. Dans ce secteur, les manoeuvres de décollage et de torsion du pied vers l'intérieur, avec pivotement et rotation des doigts s'aperçoivent mieux que jamais. - De plus, dans la largeur très constante de la voie (0,50 à 0,51 m) (mais excentrée un peu vers la droite, et ensuite un peu vers la gauche), s'aperçoivent, entre les 50° et 70° pas, 2 ou 3 fines traînées parallèles, rectilignes, à 68 mm d'écart, et qui paraissent dues au frottement d'une queue plate, éraflant le lissage fait par le ventre (Photo Pl. XXII s).

- ("E. disparaît à nos yeux"). Lorsque après 23 mètres de déambulation E. ventrosus disparaît à nos yeux, après le 82e pas (cette partie extrême Nord de la Dalle n'a pas encore été dégagée), il n'est même plus à 3 mètres du lac (dont le clapotis s'est marqué sur un double niveau, de ce côté-là de l'îlot: voir les Photos).

(c) Diagnose détaillée : Il est difficile de mesurer de façon satisfaisante les autopodes de notre onguligrade, chacun en croissant, au sol.

I. PES - Pentadactyle. Pes formant sur 100 x 100 mm un croissant à l'axe de symétrie dirigé vers l'intérieur de la piste à l'avant. Ce quart de cercle diversement marqué révèle une torsion des pieds fort typique (Ped orientatio de -30° à -40°). Cette torsion s'exagère encore au décollage pour diminuer ensuite;

- largeur totale du pied de I à V, 140 mm ;
- longueur du pied estimée à 110 mm (?) ;
- le doigt III, le plus enfoncé dans le sol, forme avec le doigt II l'essentiel de la balafre pivotante en "crosse" qu'opère le pied au décollage. Il s'y surajoute, néanmoins, celle des deux doigts IV et V qui ap-

---

(1) Les pommelages algaux ou bactériens plus ou moins filamenteux, que présentent, en surface, certaines boues de mares, apparaissent se présenter différemment de ce que l'on voit sur notre dos d'âne. Ce sont en général des tas de petits creux. Ici on a au contraire un pommelage: des tas de petites mottes en bosse, avec ces rouleaux sub-cylindriques fins, fort caractéristiques sur les bords des rivières actuelles. Le soleil pour notre Dalle de Moyeni se serait levé bien plus au Nord qu'aujourd'hui. Les points cardinaux auraient connu une rotation de 90° depuis. Le fait avait été signalé et décrit paléo-magnétiquement (voir EP. Plumstead 1969 p. 2 ss ; 1972 p. 259, 262 ; etc; pôle vers l'Australie au Trias). Pour les pipkakes, voir Derreau 1958, p. 158 ss, Tricart et Cailleux 1967, p. 312, Hamelin et Cook 1967, p. 18, etc).

paraissent constamment jumelés, et comme subégaux tant en longueur qu'en appui fonctionnel. Le doigt I, qui ne s'appuie que de manière floue à l'arrière des autres doigts, opère au décollage du pied une "crosse" qui vient traverser en oblique, vers le bord externe, les marques en crosse laissées par les autres doigts, ce qui montre une forte torsion "supinatrice" du pied. Il y a là un curieux "faisceau tournant" Il semble qu'un peu de tissu musculoux ou fibreux vienne enrober les doigts jusqu'à assez distalement. La digitigradie accentuée implique des phalanges courtes. Les 5 doigts ne portent pas de façon évidente des griffes, mais plutôt des ongles très émoussés, voire des sortes de "pulpes cornées", arrondies, festonnant le bord du pied.

- De tels mouvements du pied et de la jambe à la marche (pronation puis supination), ne sont pas loin de ceux que font aujourd'hui des Crocodiliens tels que Crocodylus niloticus, à la progression. Le train arrière surbaissé, avec une telle disposition des membres arrière dans un plan frontal, sont analogues. La longueur du pied depuis le talon tarsien ne dépasserait pas ici : 280 mm (?).

II. MANUS - Pentadactyle. Manus formant sur 85 x 85 mm une sorte de croissant bien plus fermé, en "U" renversé, où s'alignent les 5 doigts, le Ve le plus à l'arrière, à l'inverse de ce que l'on avait pour le pied;

- largeur totale de la main, de I à V: 110 mm.
- longueur de la main inconnue : 120 mm ?
- les 5 pointes des doigts se tournent vers le sol, munies d'ongles très émoussés (voir Pl. XXII, Photo du bas). L'appui est variable mais en se relevant, ce sont ici les doigts II et III qui dessinent au sol les balafres; en forme de parenthèses simples ( ), analogues à celles des Tortues (Pl I, Pl XXIII). Pourtant ce membre avant connaît, lui aussi, une très faible rotation sur lui-même au décollage, à la manière des Crocodiliens (cf. Gavialis gangeticus). Manus orientatio : de nulle à la pose du pied, passe au négatif (vers l'intérieur) au décollage, pour devenir bien positive (vers l'extérieur) ensuite? Le train avant apparaît relativement surélevé, et les membres avant dans le plan sagittal.

III. PISTE - Enjambée 0,52 m (Pas : 0,26 m), de façon particulièrement constante. Envergure atteignant 0,55 m, soit supérieure au double pas ! Ped. et manus angulatio stabilisés à 55° env. (Pace ang : 70°). Largeur de la voie : écartement antérieur et postérieur stabilisé à 0,45 m d'un bout à l'autre de la piste. L'animal montre une quadrupédie totale. Les couples pes-manus affirment une main se posant exactement à l'avant du lieu où va se poser le pied ; distance du couple : 16, 17 ou 18 cm.

La marque caudale révèle un corps allongé et assez rigide : lorsque l'animal oblique à gauche, la balafre de la queue se fait à la droite à l'arrière et vice-versa (voir plus haut).

(d) Plésiotype : néant. On peut comparer avec Dijaquesopus de la zone A/2.

(e) Derivatio nominis et discussion : L'espèce est nommée d'après le "ventre lourd" qui aplanit le sol. Les pistes de cette nature, quelque soit leur ampleur, sont d'une interprétation difficile. Il peut s'agir de bien des animaux divers.

La disposition des jambes dans le plan frontal, et des bras dans le plan sagittal, évoquerait celle de Crocodiliens, tels que C. niloticus, au pied porté par des tibia et péroné écourtés se rabattant sous le fémur après chaque pose du pied au sol, pour maintenir au corps fort peu souple son équilibre, puis pivotant vers l'extérieur pour s'avancer. Or on sait que nos niveaux (P. Ellenberger 1970, p. 347 ss) contiennent des "Crocodiliens ancestraux", tels que Sphenosuchus, et des Notochampsidés (Erythrochampsia, Orthosuchus stormbergi).

Pourtant l'attribution à des Ornithischiens, tels que le seront plus tard les Nodosauridés, n'est pas à exclure. Le corps particulièrement rigide, les mouvements stéréotypés, la présence de 5 petits 'sabots' au lieu de griffes, la queue presque "monolithique" rayant le sol bien à l'arrière de la piste, les très petites enjambées donnent, à notre animal, l'aspect qu'aura un jour Scolosaurus (Voir par exemple: Augusta, Pl. 35). Ici les pieds, pourtant, sont tournés vers l'intérieur et non vers l'extérieur, comme chez ce groupe.

L'attribution à une tortue paraît moins vraisemblable.

E. ventrosus, assez large de tronc, trapu, ne devait pas dépasser de tête à queue, en longueur totale, 1,50 m ou 1,70 m.

---

#### E. - LES SAUTEURS OU GLISSEURS DE L'ÎLE DE MOYENI.

Sous ce titre ou cette appellation, nous rangeons toute une série d'empreintes mineures qui garnissent la dorsale de l'île de Moyeni. Réparties de façon très irrégulière, elles semblent être plus fréquentes aux lieux-mêmes que nous appelons les "lieux de repas" - faudrait-il dire "de poses" ? - des Moyenisauropodidés. Il s'agit certainement là d'un petit groupe d'Amphibiens, groupe qui paraît homogène, hormis la taille.

---

#### Amphibiopodiscus nov. gen.

##### Diagnose générique :

Ce genre, créé pour sa commodité, rassemble de nombreuses traces analogues d'Amphibiens sauteurs, qui ont pris leurs ébats, lors de la zone B/1, sur l'île de Moyeni. Le nom donné au genre implique l'idée : "Petits pieds d'Amphibiens".

D'une façon générale toutes ces pistes irrégulières se caractérisent de fait :

- par la pentadactylie du pied. L'appui du Ve doigt ne se fait qu'à l'arrêt et non dans l'action.
- par la tétradactylie de la main. L'appui de l'un des doigts (qui paraît être le Ve ?) ne se fait jamais.
- par le caractère légèrement curviligne des doigts, se terminant distalement par des pulpes digitales douces sans ongles.
- par la digitigradie un peu moins poussée que celle de Batrachopodiscus de la zone A/3 (Maphutsengien ou Stormberg inférieur).
- par la progression en sauts pieds-joints, dans nombre de cas, à la manière de certains Ranidés actuels.
- par le fréquent dérapage "sinusoïdal" des doigts du pied ou de la main à l'atterrissage, ou peut-être mieux au décollage avant les amples "enjambées". Ce dérapage se montre distinct de celui anguleux fait par Batrachopodiscus de la zone A/3.

Ces traces se rapprocheraient un peu de Batrachichnus (cf. Haubold p. 13). Mais le IIIe doigt prédomine chez notre genre, alors que c'est le IVe qui s'avère le moins réduit chez Batrachichnus.

Amphibiopodiscus saltator nov. sp. (Type 71 ; PLH ; f,g,h).

Hypodigme ("syntypes") : Dalle de grès blanc verdâtre dite Dalle de Moyeni.

L'hypodigme y comprend de nombreuses pistes, à l'interprétation un peu ardue. On pourrait décompter, sur l'île, une bonne centaines de traces.

(a) Diagnose brève : Comme au genre.

(b) Démarche : La démarche de ces animaux paraissant très irrégulière, aucune piste suivie n'est perceptible au-delà de quelques pas, en général vire-volteurs. De plus, les tailles ou dimensions de ces êtres obligeraient sans doute à les répartir en variétés ou même en espèces différentes :

- Type 1. Petite taille. Exemples : Pistes BA (4 repas) et BB (3 pas) : sauteurs.
- Type 2. Taille mineure. Exemples : Pistes BC (8 pas) et BE (6 pas) : sauteurs. BD (6 à 7 pas) : demi-saut.
- Type 3. Taille plus grande. Exemples: Pistes BF (6 pas), BG (3 pas), BH (8 pas), tous sauteurs et glisseurs ; Pistes BJ (3 pas) et BI (5 pas dont un au repos).
- Type 4. Forte taille. Piste BK (1 pas au repos).

Nous désignons, dans la diagnose, ces 4 types sous le nom de variétés : 1. levis, 2. minor, 3. major, 4. insularis. La répartition est basée sur les mesures-clefs suivantes :

PES	Type 1	Type 2	Type 3	Type 4
Longueur	15 mm	20 mm	40 mm	75 mm
x Largeur	x 15 mm	x 25 mm	x 45 mm	x 65 + mm

Les pistes fluctuantes de ces animaux se trouvent très près, et en général au lieu précis, où ont lieu les "repas", ou supposés tels, de Moyenisauropus natatilis, M. vermivorus et surtout M. minor. Il serait quelque peu téméraire d'associer à leurs ébats la présence de nos gros animaux: seule l'analyse de bons coprolithes permettraient de vérifier s'ils étaient "r carnivores". Il pourrait se faire que certains de nos Amphibiens, aux traces superposées à celles de nos grosses bêtes, soient venus profiter de leurs restes, ou déjections, à leur tour.

(c) Diagnose détaillée.

I. PES - Pentadactyle ; digitigrade avancé ; longueur et largeur sub-égales : soit, suivant les types, 15 mm ; 20-25 mm ; 40-45 mm ; 75 mm . Divarication des doigts I-IV, 50 à 55° ; soit I-V, 70 à 90° (II-III, 20° ; III-IV, 20°). Les coussinet des phalanges sont étroits, peu perceptibles,

séparés par des sortes de flexures dans le plan horizontal (transversal). La formule phalangienne pourrait être de type "polyphalangien" (cf. 3 - 4 - 5 - 5 - 3 ?). Le talon, ou mieux l'arrière de la marque du pied, apparaît arrondi pour les types lourds (V. major, Piste BH et surtout BI).

II. MANUS - Tétradactyle (?), analogue au pied pour la conformation; de dimension similaire ou à peine inférieure; opérant des glissades un peu plus marquée que celles des pieds (voir au "lieu de repas" IV).

III. PISTE - Les enjambées sont de nature spécifiquement irrégulière. Il semble qu'il y ait un certain nombre de pistes "molles et "étirées" à la manière des crapauds, la voie se rétrécissant alors (Piste BC). Mais le plus souvent on assiste à des vire-voltes, les 2 pieds joints sur une voie qui pour chacun des types s'élargit alors (Pistes BE, BF). Les pistes témoignent d'une activité en général "agitée", dans tous les lieux piétinés par les Dinosauriens.

(d) Plésiotype : Néant. Un seul parallèle, déjà évoqué, pourrait être tenté: avec Batrachopodiscus, qui paraissait plus vire-volteur que sauteur? C'est ici l'inverse.

(e) Derivatio nominis et discussion : Les empreintes d'"Amphibiens sauteurs" ne sont pas fréquentes dans le Stormberg. On en retrouvera de beaucoup plus modestes et surtout plus "rangées", dans de rares intermèdes humides du Stormberg supérieur (zones B/4 et surtout B/5). Triadobatrachus (= Protobatrachus) du Trias de Madagascar pouvait produire des empreintes similaires (cf. Piveteau 1937 : R. Estes et O. Reig 1973)?

---

#### F. - LES RAMPANTS DE L'ILE DE MOYENI.

Nous groupons sous ce nom, avec l'ichnogenre ci-dessous, une faune de petits fousseurs très spécifiques, dont les terriers et la progression au sol correspondent à des données précises, au sein de l'écosystème dont nous poursuivons l'étude. Le biotope de l'île de Moyeni présente une zoocénose dont il nous apparaît nécessaire de ne négliger aucun des agents essentiels.

---

#### S k ô l e k i c h n u s nov. gen.

##### 1°) Diagnose générique :

- animaux rampants (annélides ?) ;
- terriers pouvant atteindre ou dépasser 1 m ;
- sections de terriers, en profondeur: 2,5 mm environ, avec entonnoirs de surface ;
- pistes de surface de l'ordre de 2 à 3 mm de large ;
- circuits à tortillages sinusoïdaux pour le déplacement d'un point à un autre, avec boucles plus ou moins fermées aux "lieux de repas".

##### 2°) Description détaillée et aperçus éthologiques sur la faune :

I. Les terriers. Les fousseurs de l'île de Moyeni creusent des terriers sub-verticaux dont la profondeur assez grande fait remonter du sous-sol situé à plus de 0,65 à 1,50 m des éléments rouges fins, loessoïdes, du substratum. Ce substratum

tum d'allure steppique avait été, en conséquence de l'arrivée de la rivière et de la formation du "lac", recouvert de bancs de sable ou limon verdâtre dont notre île forme l'un des témoins les plus remarquables.

C'est en des secteurs très localisés de notre île que se groupent ces terriers, se rapprochant jusqu'au nombre de 15 à 17 au dm<sup>2</sup>. La section en est grossièrement circulaire, ou en forme de "croissant arrondi". En profondeur, ils peuvent s'élargir en des cavités un peu plus grandes. - Peut-être l'animal s'y pelotonnait-il en attendant des jours ou des heures favorables à sa sortie. Dimension des sections 8 x 9 mm en moyenne à l'aboutissement de surface (entonnoirs). On aperçoit aussi quelques terriers beaucoup plus fins, 2 x 2 mm ou 2 x 3 mm, qui paraissent associés à la même faune.

II. Les pistes. Lorsque ces animaux font surface ils rampent en tous sens, selon des 'trajectoires' que l'on peut bien préciser, sur la structure finement mouchetée du sommet de l'île (son dos d'âne). Les coins qui paraissent de loin les plus typiques, pour l'analyse de leurs évolutions à ciel ouvert, sont les suivants :

- Sur le "lieu de repas IV" ( cf. Pl. XVII, dépliant g ) , on peut voir, entre le 30e pas de la piste AA (M. vermivorus) et le 28e pas de la piste AB (id) un Ver "sortir de terre" et aller vers une ou deux marques possibles de crottes (formes festonnées semblables à celles de coprolithes), situées à plus de 30 cm vers l'Ouest. L'ondulation de marche est légère : il y a un léger remblai ou talus de chaque côté de la fine reptation de 2 à 3 mm de large.
- C'est sur le "lieu de repas V", un peu plus ancien, celui de la piste H (M. natator), que l'on voit un rendez-vous assez extraordinaire de nos "Vers" qui déambulent en tous sens en zig-zaguant, en revenant constamment sur leur itinéraire de quelque "minutes" auparavant. La zone, ainsi profondément marquée par ce grouillement apparent, apparaît étrangement circonscrite au "lieu de repas" de notre Dinosaurien, lors de son premier passage (Piste H oblitérée), mais avant un retour tel que celui de la piste J (il n'y a plus alors nulle trace de Ver oblitérant les traces, restées fraîches et "neuves"!) (voir les photos: Planche XV. - Photo du haut).
- Sur la plupart des autres lieux, les reptations de nos petits animaux sont rares. A rappeler l'exemple du "Ver" entre les "mâchoires" présumées (?) de la piste AA (30e pas) ("lieu de repas IV")...

3°) Appellation. Le nom générique vient de "skôlex, -êkos" = "ver".

---

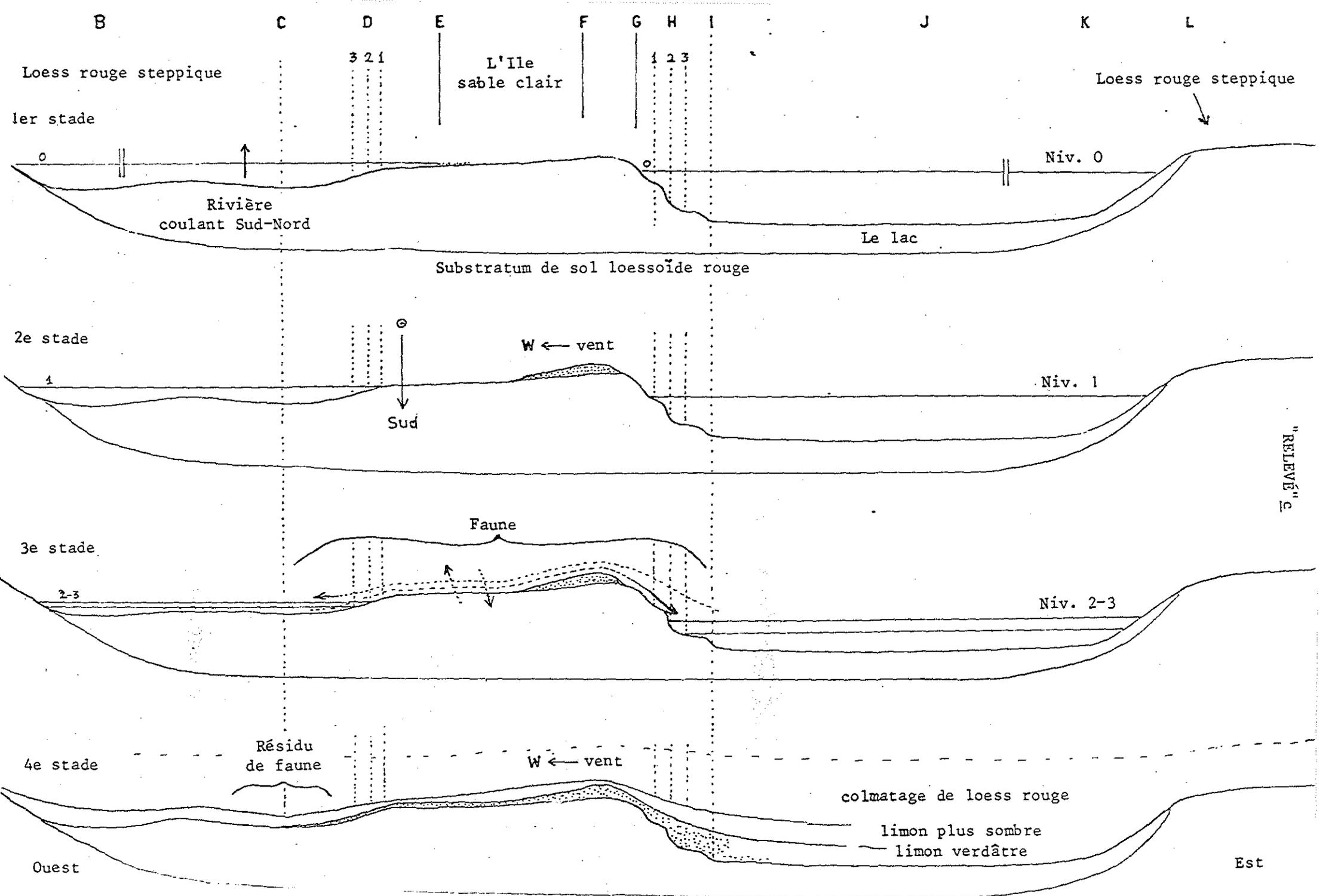
Skôlekichnus coprophagus nov. sp. (Pl. XV ss ; g ; Pl. H).

Hypodigme (type) : A la surface et dans la Dalle de grès blanc verdâtre, dite "Dalle de Moyeni".

(a) Diagnose spécifique. Il serait hasardeux de donner une diagnose plus précise.

Nous établissons sous toute réserve une pseudo-espèce de ce nom pour caractériser cette petite faune, dont les traits majeurs sont déjà apparus au "genre" (quant aux terriers, et quant au mode de vie):

- marche décrite plus haut, tantôt zig-zaguante tantôt tournante ;
- diamètre apparent de l'espèce S. coprophagus, au vu des terriers comme des pistes de surface : de l'ordre de 2,5 mm à la progression, mais davantage à



## CROQUIS - DIAGRAMME C - QUELQUES INDICATIONS SUR LA MICRO-CHRONOLOGIE RELATIVE DE L' "ILE DE MOYENI" .

- Coupe de l'île et ses abords dans un axe actuel Ouest-Est (= "Nord-Sud" Triasique ?) -

### 1er stade (début). Eaux assez élevées (petite crue).

La bordure Ouest ("Nord") de l'île, entre D et E, avait été partiellement agrémentée de ripple-marks orientés, ensuite estompés par le gel. A ce niveau élevé de la rivière (niveau E/o) paraît correspondre un niveau O du lac légèrement en contrebas (1ers ressacs G/o tout en haut du talus).

### 2ème stade ("2ème jour"). Décrue.

La bordure Ouest ("Nord") de l'île s'est reculée. La berge encore assez peu sinueuse de la rivière s'établit en D, "niveau 1". Celle du lac vers l'Est ("Sud") sculpte un talus vertical de caractère rectiligne en H, "niveau 1", un peu plus bas que le niveau de la rivière.

Le vent de l'Est ("Sud"), s'est levé, a arasé littéralement le replat de l'île en F, bientôt couvert par l'arrivée d'un petit cordon dunaire, longitudinal, sec, au long du talus du lac.

La nuit froide, est arrivée sans vent: formation de pipkrakes et alignements de petits rouleaux dans l'axe même des premiers rayons du soleil levant depuis le Nord ("Est").

### 3ème stade ("3ème jour"). Relative stabilisation de la décrue et ébats des animaux.

La bordure Ouest de l'île descend en D, au "niveau 2", puis au "niveau 3", la rivière laissant émerger des caps séparés par des anses. Le lac aura davantage baissé (forte marque de ressac en H, "2" et "3"), tandis qu'au fond du lac de dessin de belles ondes stationnaires.

Une prolifération d'animaux sillonne l'île de long en long, et de la rivière au lac, disparaissant dans la dune, ou du lac à la rivière (nages, repas, embarquements ou accostages). Jusqu'au moment où l'ensemble se figera, l'eau de la rivière cessant apparemment de couler en C, pour ne plus s'apercevoir qu'à 30 ou 40 m plus à l'Ouest vers son autre rive B. Sur le replat F au Sud de l'île, à nouveau lissé par le vent quelques rares animaux auront encore marché (Piste V, etc.), avant le colmatage final.

### 4ème stade ("4ème jour"). Arrivée de poussière fine, protectrice.

Une fine poussière apparemment émanée du lac (limon éolien argileux verdâtre), extension possible de la ou des dunes limoneuses, se redépose sur toutes les formations précédentes sableuses, et leurs pistes, dans un colmatage impeccable qui leur obtiendra une conservation intégrale, jusqu'au bord du lac en I, d'une part, et jusqu'aux 2 ou 3 premiers mètres de la rivière en C de l'autre.

Une nouvelle arrivée de limon plus foncé, grés-argileux celui-ci, viendra couvrir le tout sur 10 à 15 cm (bien plus épais dans l'ancien lac). Quelques spécimens de Moyenisauropus natator et M. natatilis viendront retrouver très localement le sol humide du lit colmaté de la rivière, en C.

Une vaste masse de limon loessique de plus en plus rouge viendra finalement parachever le colmatage de tout l'ensemble sous une épaisseur grandissante, avec les pistes de minuscules Proto-Mammifères steppiques, et à quelques kilomètres plus à l'Ouest la "mare" aux Proto-Aviens de **Mokanametsong**.

l'arrêt.

- les terriers forment au sol de fréquents entonnoirs de 8 x 9 mm (légèrement ovales) paraissant spécifiques.
- notre espèce paraît assumer un rôle non négligeable dans la pyramide écologique de l'"île de Moyeni" (voir à la discussion plus bas).

(b) Plésiotype : Les marques et terriers similaires au travers du Stormberg sont très mal étudiés. On en trouve une forme assez semblable dans la zone A/5-A/6 à Likhole (Photo, à paraître).

(c) Derivatio nominis et discussion : Nommé de par la répartition et l'occupation vraisemblable de cette faune.

Si ces "vers" se nourrissent de détritiques ou de restes végétaux (boue verdâtre de l'île), il semble bien dans notre petit monde de Moyeni que le système trophique - comme cela se voit dans nombre de biotopes similaires actuels, - passe des Vers aux Amphibiens. En fait sur l'île de Moyeni, les Amphibiens paraissent tenir compagnie de façon exagérée (voire "importune" ?), à Skôlekichnus, dans les lieux bien circonscrits où celui-ci évolue (Leurs traces dans quelques exemples s'y superposent à celle des Vers, dont il sont contemporains).

Nos animaux, dont nous pouvons supposer qu'ils sont des Annélides Oligochètes (Vers de vase), contrastent avec les Polychètes beaucoup plus menus. Aujourd'hui terrestres ou dulçaquicoles, ils ont, on le sait, des soies peu nombreuses, sans parapodes. Avec un prostomium peu développé, signalons encore pour terminer qu'ils présentent un développement direct (hermaphrodites) (Grassé etc, 1961 p. 303 ss).

Les actuels lombrics sensibles à la lumière, photophobes, ne sortent guère de leurs galeries que la nuit. Il s'enfoncent directement ou sortent directement si le sol est meuble ou non, soit en ramollissant le sol de leur salive s'il est dur, ce qui leur permet de s'enfoncer jusqu'à une profondeur de 1,50 à 2,00 m (Grassé ibid).

Il ne s'agirait en tout cas pas ici de Nématodes, trop petits. Il faut davantage écarter des groupes comme ceux des Lophophoriens (Les Lingules étant amatrice d'eau saumâtre : voir zone B/6).

---

#### G. - "LES PETITS COUREURS STEPPIQUES" DE MOYENI.

- L'ensemble de l'île de Moyeni et de sa faune plus ou moins dulçaquicole se trouve intercalé, nous l'avons dit, à des formations très rouges d'apparence loessoides.

Notre lac et notre rivière temporaire, comme leur île, forment en fait un faciès verdâtre, de nature lenticulaire, qui passe peu à peu latéralement à ces formations plus rouges, dont l'analyse sédimentologique révèle le caractère éolien ou sub-éolien. Les fines poussières, arrondies et agglomérées par de la silice, sont parfois remaniées dans d'éphémères chenaux de lessivage très analogues à ceux qui se forment aujourd'hui lorsque la couverture végétale est déficiente et les pluies irrégulières.

- C'est dans un tel substratum, formant l'essentiel de la zone B/1, que paraissent très peu avant la naissance de l'oasis de Moyeni, et dans de fines plaquettes rouges, la petite faune contemporaine de celle de notre oasis, et que nous appelons d'ores et déjà celle des "petits coureurs steppiques".

Il s'agit en effet, dans cet entourage de l'île de Moyeni, de très mineurs animaux quadrupèdes, comparables pour la taille on dirait aujourd'hui à un rat ou

ou à une belette, mais à rapprocher peut-être des Docodontes (voir P. Ellenberger, 1973, Coll. CNRS - publication en cours).

- La famille des Eotétrapodiscidés apparaît, jusqu'à plus ample informé, quant à elle, après les Microtétrapodiscidés de la zone A/7, l'une des plus anciennes familles de l'ensemble des "Petits Proto-Mammifères" du Trias Supérieur. Leur mode de déplacement, ainsi que l'examen de leurs autopodes, les rapprochent de ce que devaient être Erythrotherium et Megazostrodon de la zone B/2, classés Docodontes (cf. Crompton 1968 a et 1968 b).
- Il est frappant de voir, au sein du paléo-paysage géographique de Moyeni, la contemporanéité des Dinosauriens d'un côté, grands bipèdes Trisauropodiens, ou Limnaviens, avec de l'autre côté les Mammifères primitifs, minuscules. Ces faunes paraissent radicalement séparées éthologiquement dans leur mode de vie, et par leur cadre paléo-écologique (qui se montre fort distinct). Les uns vivent dans les maigres bassins humides, les autres vivent en pleine steppe. On ne peut que penser qu'il en va de même aujourd'hui, toujours, entre les faunes limniques ou lacustres d'un côté, et les faunes steppiques de l'autre, faunes menant des vies complètement à part les unes des autres.

---

Genre E o t e t r a p o d i s c u s nov. gen.

Diagnose générique : Les petites traces groupées sous ce genre typique de la zone B/1 présentent des traits génériques précis :

- elles sont de forme circulaire ;
- les 4 doigts visibles, se situent à l'avant d'une petite plante ou paume, mieux marquée distalement qu'à l'arrière ;
- les 4 doigts écourtés forment autant de festons arrondis, à l'avant de la sole pédieuse ;
- les 4 ongles paraissent émoussés ou toujours soulevés du sol à la marche, malgré la semi-digitigradie de l'animal ;
- le pied apparaît paraxonique plus que mésaxonique, avec un non appui au sol du 1er doigt, comme maint Euthériens du Tertiaire (Félidés, Canidés) ;
- sans être bipède, les traces du pied sont bien plus marquées, chez ce genre, que celles de la main plus large, effleurant le sol à l'avant du pied, vers le côté externe, à la différence d'Ameghinichnus par exemple (voir ci-dessous).  
Le nom générique infère : "Petit pied tétradactyle des aurores".

---

Eotetrapodiscus cursor nov. sp. (Type 72; Pl.H).

Hypodigme ("type") : Petites dalles de grès rouge en plaquettes formant le soubassement (1er "loess à poupée") de la Dalle de Moyeni.

L'hypodigme y comprend 1 petite piste incomplètement définie, que l'on suit sur 6 pas enfoncés, lors du passage de l'animal, dans un délavage loessique pâteux. en association avec E. moyenensis des mêmes délavages.

(a) Diagnose brève : voir au genre. Espèce très petite.

(b) Diagnose détaillée : si le pied de notre espèce apparaît bien tétradactyle, avec les doigts II-III-IV-V bien marqués au sol, le pied, mais surtout la main ont peut-être un doigt I assez rudimentaire.

I. PES - semi-digitigrade.

Longueur visible au sol du pied, 8 mm (du doigt I, 1? mm ; de II, 2 mm ; de III, 3 mm ; de IV, 3 mm ; de V, 2 mm (?) ; projection de III en avant du bout des doigts latéraux, 0,7 mm . Largeur du pied entre l'extrémité des doigts latéraux, 8 mm. Divarication totale II-V, ? (Elle dépasserait peut-être 60°). Les coussinets de phalanges sont englobés dans une pulpe digitale compacte. L'arrière du pied est surélevé à la marche. Le "talon" n'apparaît guère (comme aujourd'hui certains petits carnivores : Viveridés).

II. MANUS - digitigrade.

Longueur de la main, 9 mm (du doigt I, 2,5 mm ? ; de II, 4 mm ; de III, 4 mm ; de IV, 3 mm ; de V, 2 mm ? ; projection de III en avant du bout des doigts latéraux, 1 mm. Largeur de la main entre I et V : 12 mm. Divarication totale (pouvant dépasser 70°).

III. PISTE - Enjambée, 0,045 m (Pas = 0,022 à 0,023 ), Ped angulatio 37° - (Pasce angulation 106°). Manus angulatio : 40 ? . Ecartement, 18 mm ; la démarche se fait en quasi-bipédie, les orteils des pieds enfoncés vers l'avant.

(c) Plésiotype : néant ; cf. Pseudameghinichnus parvulus, à la queue poilue (Type 96) (P. Ellenberger 1973, *ibid*).

(d) Derivatio nominis et discussion : Nommé de par sa démarche spéciale, cet animal minuscule, de la dimension d'un "rat des champs", à l'architecture du pied spécifique, et donnant l'impression de progresser sur deux pattes penché vers l'avant en courant, a reçu le nom de "cursor" = "le courrier, le messager", car il est en même temps "précurseur", au sein de la zoocénose complexe de Moyeni et du Stormberg de cet âge.

Eotetrapodiscus cursor se montre quelque peu comparable à Ameghinichnus patagonicus du Jurassique moyen d'Argentine, animal trottant et galopant à l'occasion (Casamiquela 1964 p. 202-208), alors qu'ici notre animal a plutôt tendance à se dresser sur ses 2 pattes de derrière pour trotter, avec réduction de l'hallux qui ne prend pas appui au sol.

On peut se reporter à la reconstitution tentée d'Erythrotherium parringtoni de la zone B/2, de sa stature, sa marche, ses autopodes (Crompton 1968 b, p. 144) : nos traces d'Eotétrapodiscidé correspondraient pas mal, dimensions comprises, à celles que ferait de ce Docodonte des mêmes niveaux.

---

Eotetrapodiscus moyenensis nov. sp. (Type 73; Pl.H)

Hypodigme ("Syntypes") : Petite dalle de grès rouge en plaquettes formant le soubassement (1er "loess à poupees") de la Dalle de Moyeni.

L'hypodigme y comprend 3 pistes homologues, mais incomplètement définies, qui se croisent sur une plaquette : A (2 pas ?) ; B (2 pas) ; C (3 pas) en association avec E. cursor.

- (a) Diagnose : Une fouille complémentaire serait nécessaire pour mieux préciser la description ou faire la diagnose de cet animal, que nous plaçons dans le même genre.

C'est un type homologue, mais nettement plus grand que E. cursor.

I. PES - Longueur du pied, 14 mm (du doigt I, 1 mm ? ; de II, 5 mm ; de III, 5 mm ; de IV, 5 mm ; de V, 3 mm); projection de III en avant du bout des doigts latéraux, 1,5 mm . Largeur du pied entre l'extrémité des doigts latéraux, 17 mm. Divarication totale II-V, (60° ?). Les coussinets de phalanges sont en partie englobés dans la sole pédieuse à l'avant du pied. L'arrière du pied n'appuie jamais le sol. Le "talon" n'est pas marqué, l'animal étant semi-digitigrade prononcé comme maints représentants de la petite faune du Stormberg supérieur. Mais les doigts, à l'avant du pied, sont en général plus déliés que ceux de E. cursor. Ils paraissent porter des ongles pointus relevés.

II. MANUS - La main, qui paraît effleurer le sol plus qu'y prendre appui, est mal définissable et plus grande que le pied (Piste C).

III. PISTE - Enjambée, 0,070 m (Pas de 0,030 à 0,040 m) Envergure 0,050 m, Ped. angulatio, 35° ? . Manus angulatio, un peu plus ? Ecartement, 0,03 mm : la démarche se fait, comme pour E. cursor, sur la pointe des pieds. Mais la disposition des empreintes, quant à elles, montrerait l'amorce d'un galop (?).

- (b) Plésiotype : E. moyenensis annonce, peut-être mieux encore que E. cursor, la forme Pseudameghinichnus parvulus de la zone B/3 (queue "velue").

- (c) Derivatio nominis et discussion : Nommé en l'honneur du lieu dit Moyeni (en langue Bantou Phuthi "le coin venteux"), et de l'île fossile qui va occuper l'emplacement de notre "steppe rouge", pour un temps.

Même remarque que dans la discussion d'E. cursor, pour les rapports possibles avec Ameghinichnus patagonicus du Jurassique moyen d'Amérique du Sud, et avec les Docodontes d'autre part (Voir aussi P. Ellenberger 1973, Colloque CNRS).

E. moyenensis présente à peu près la dimension d'une "belette".

---



SECTION II

LA MARE-ABREUVOIR DE MOKANAMETSONG.

A. - Introduction :

1°) Découverte et situation de la mare : sa nature.

(a) Découverte. Cette "mare", au sein des premières poussières rouges agglomérées (1er "loess à poupées") caractérisant la zone B/1, se trouve située dans le même substratum qui porte l'"île" de Moyeni. L'on peut suivre de bout en bout cet horizon remarquable, et c'est à 2,8 km, exactement à l'ouest, que se trouve notre nouveau site, à cheval sur la même dalle loessique, près du "Sehlahla store".

Le gisement se trouve exposé d'une façon assez semblable à celui de Moyeni. Mais au lieu d'une île cernée par de l'eau, on a ici une sorte de "flaque aux boues rouges". Le gisement découvert, protégé et en partie dégagé de 1965 à 1970, se présente aux yeux d'une manière différente. Il faudrait une mise en oeuvre de moyens plus grands pour un meilleur dégagement de l'ensemble.

(b) Nature de la mare. La "mare de Mokanametsong", vraisemblablement contemporaine du paléo-paysage de Moyeni, apparaît en être le prolongement direct sur ce point cardinal (Ouest). Mais ici l'eau n'avait ni circulé, ni peut-être même séjourné comme sur l'autre site. La mare, localisée écologiquement au sein de nos "loess" rouge d'apparence foncièrement "steppique" (voir P. Ellenberger 1970 p. 347 : "flore"), semble y former un épisode de peu d'ampleur dans l'espace, comme aussi dans le temps. Son faciès, plus lenticulaire encore (?) que celui de Moyeni, nous permet de contempler en coupe, sinon un thalweg, au moins un éphémère chenal aux traits suivants :

- vers la base, de fins apports limoneux très rosés renfermaient quelques os (vertèbres cervicales, etc, en cours d'étude) ;
- on constate à la suite, sur quelques 3 mètres d'épaisseur, un arrivage de limons homogènes mais plus pauvres et à peine rosés, bien semblables à ceux portant le cadre de Moyeni, juste sous le "lac" ;
- la formation s'arrête brusquement, avec quelques centimètres d'une micro-brèche à rares débris osseux triturés par les intempéries de l'époque, "lessivage de surface" décoloré, cantonné à des creux réduits ;
- une plage de sable relativement rosé s'établit au-dessus. L'apport détritique y est de peu d'étendue. Orientée d'Est en Ouest elle paraît avoir été plus un fond d'eau résiduelle, stagnante, qu'un lit de rivière : pas de ripple-marks, marque d'un animal vautré au sol. Le creux ou banc encore humide a été sillonné par de nombreux animaux, sur un axe privilégié Est-Ouest. La partie à l'Est de la "bête qui se vautre", montre de nombreux pas (soit une 20e de pistes), arpentant le bassin sub-circulaire, de long en long si l'on peut dire. Dès la limite arrondie de la "flaque" (ou "banc") au-delà du lieu où se vautrait la bête, en allant vers l'ouest, toutes ces déambulations cessent d'être visibles, sur le sol durci (?) de cette sorte de thalweg colmaté (phénomène typique aujourd'hui au long d'un "oued"). On ne voit plus là que des traversées transversales de grosses bêtes ("tridactyles coureurs"). C'est là la "phase I" de la mare (ou phase claire) ;

- mais bien vite, "phase II" (ou phase rouge), un dépôt uniforme de vase "continentale" pourpre est venu draper entièrement, sur quelques 2 cm, notre "flaque" claire. Sur cette argile plastique sombre, les bêtes vont circuler désormais dans tous les sens, et souvent à la perpendiculaire du va-et-vient de tout-à-l'heure ; le piétinement en est assez remarquable.
- sur cette surface intacte, et protégeant ainsi les étonnantes traces jusque dans leurs détails les plus minuscules, 10 cm de sables rouges sont venus se couler. Ces sables pourpres, fins, calfeutrant les ébats de notre faune nouvelle, se sont ultérieurement silicifiés, formant de la sorte aujourd'hui, non seulement un manteau protecteur, mais bien mieux une remarquable plaque à plastotypes naturels. En la retournant avec soin, on peut étudier, dans leur minutie, les empreintes de cette "mare de Mokbanametsong", lesquelles n'ont point eu à souffrir des fentes de retrait, ni de la détérioration contemporaine.
- bientôt après encore, une nouvelle accumulation de sédiments rouges (20 cm) s'est effectuée, ornée en surface d'une double série de ripple-marks à ondes rectilignes, régulières, isoclines, d'abord de 30 mm, puis de 13 mm d'amplitude, - mais sans pistes. Ces ondes stationnaires paraissent souligner la récurrence d'une nappe d'eau de caractère temporaire et pratiquement stagnante (oscillations Sud-Nord ou Nord-Sud peut-être simplement dues au vent ?).
- mais l'épisode de la "mare-abreuvoir" se parachève avec l'arrivée massive de formations uniformes, très rouge, "loessiques", qui ré-envahissent la totalité du site sur une grande étendue (fin de la zone B/1).  
Des analyses sédimentologiques et palynologiques donneraient une meilleure compréhension de cette "mare de Mokbanametsong" et de sa nature véritable.

## 2°) La faune :

### (a) Comparaison zoologique d'ensemble des faunes de Moyeni et de Mokbanametsong.

A l'inverse des êtres de l'île de Moyeni que l'on voit vaquer à leurs occupations quotidiennes, les pistes de Mokbanametsong donnent l'impression d'une assez grande agitation : les deux périétés, qui s'y succèdent presque immédiatement l'une à l'autre (phase "I" sableuse, et phase "II" boueuse), se montrent imparfaitement homogènes du côté éthologique, - avec de l'une à l'autre un net accroissement du "remue-ménage", surtout pour les très petites espèces. - Si à Moyeni le colmatage verdâtre représente peut-être une stagnation lacustre d'assez longue durée, avec finalement l'arrivée des sols rouges, ici l'entourage d'abord et le colmatage ensuite se font d'emblée "rouges et loessiques". La comparaison de ces deux biotopes, écosystèmes différents mais contemporains, s'avère instructive ou même impressionnante.

I. Faune commune. Un certain nombre d'animaux de Moyeni se retrouvent d'un site à l'autre : ce sont nos grands marcheurs des types Neotrisauropus et Plastisauropus, - avec une bête comparable au "Limnavien" Moyenisauropus longicauda -, animaux alignant leurs pas sur une voie bien étroite à la marche.

II. Faune nouvelle. Mais dans ce cadre de Mokbanametsong, à l'environnement particulier, vit complémentaiement une faune également fort particulière :

- ce ne sont plus nos animaux fluviaux, limniques d'adaptation (ou "Limnaviens"), apparentés probablement aux Coelurosauriens, nous l'avons dit, animaux au long faisceau de métatarsiens, à l'articulation distale dissymétrique, à la démarche posée, dandinante, - comme des oiseaux - zoocénose dont nous avons suivi plus haut en détail les ébats (SECTION I) ;
- ce ne sont pas encore les petits animaux "trotteurs des steppes, ou petits Proto-mammifères" (voir à la SECTION III) ;

- à leur place, dans ce cadre très rouge de "mare temporaire", vivent des animaux intermédiaires (voir encore le site de Matsepe), ayant certes quelques apparences ou dimensions corporelles évoquant celles de nos *Moyenisauropodidés* du Moyeni. - Mais un examen détaillé nous les montre bien autres. On peut le dire d'*Aetonychopus*, face à notre *Moyenisauropus natator*, deux types paraissant plus rivaux qu'homologues. On peut le dire au moins autant de *Masitisisauropus*, griffu aux phalanges nerveuses, face à nos petites formes de Moyeni, aux doigts calmes et aux griffes émoussées.

La ressemblance ne va donc pas loin. Les animaux hôtes de la "mare-abreuvoir" de Mokbanametsong se distinguent de leurs contemporains les "Limnaviens", de Moyeni, sur plus d'un trait : leurs métatarsiens, guère allongés, forment ici plus distalement un faisceau élargi, comme chez les Carnosauriens. Leur articulation digito-métatarsienne s'étale au sol plus ample, symétrique, comme chez les plus classiques de ceux-ci. Il en va de même de leurs pieds musclés, griffus, avec les 3 griffes étalées vers l'avant dans une déambulation "agressive" (voyez *Masitisisauropus palmipes pugnax* des Pistes AK, AM, AN, etc). Le groupe des "Carnaviens" (comme nous les avons dénommés) caractérisant la mare de Mokbanametsong, va être décrit typologiquement plus bas.

On en vient, plus que jamais, face à ce paléo-paysage complexe de la zone B/1, à penser aux circonstances sans doute assez remarquables que les changements climatiques du Stormberg supérieur ont pu alors instaurer ou imposer. Depuis longtemps séparés et spécialisés, des Coelurosauriens d'une part, et des Carnosauriens de l'autre (voir notre Tome I : le Stormberg inférieur) semblent poussés sinon peut-être acculés à des adaptations nouvelles? On pourrait envisager, chez ces Infra-ordres si hétérogènes déjà :

- soit des convergences fortuites de forme, ou de taille, dues au rétrécissement des habitats ?
- soit des tentatives évolutives, bien plus profondes et plus indépendantes, vers un "grade avien" (voir plus bas. - Voir aussi L. Thaler, 1972).

III. Exemple d'étrangeté. En fait, l'ensemble de la faune de Mokbanametsong revêt des aspects assez surprenants.

Ceci est vrai si nous en venons à parler de ces "Carnaviens", "carnassiers" ou prédateurs à allure d'Oiseaux, sans doute proches des Carnosauriens, mais dont une tendance vers le grade avien semble s'affirmer de façon originale (nature de la "main").

Il en va au moins de même, dans un sens tout à fait différent, avec les tout petits "Lacunaviens" ("à fines pattes de colombe, de merle, ou de moineau"), très proches apparemment des Coelurosauriens, et que nous avons vus en abondance au Stormberg inférieur (voir notre Volume I 1972, p. 81-83, etc). La mare-abreuvoir de Mokbanametsong nous présente en effet quelques-uns de ces bipèdes minuscules à pattes aviennes (voir au paragraphe E).

Phylogénétiquement, la remarque déjà énoncée tout à l'heure pourrait être répétée et soulignée. Une tendance "avienne" semble s'être dessinée, de façon bien indépendante, chez des groupes séparés, au Stormberg supérieur. La question de l'origine, et nous le pensons du polyphylétisme des Oiseaux, devrait tôt ou tard reprendre sur des bases sinon plus assurées, en tout cas nouvelles.

(b) Comparaison paléo-écologique entre nos deux ensembles fauniques, celui de Moyeni et celui de Mokbanametsong.

L'on avait à Moyeni une faune écologiquement faite, sinon de phytophages (de végétariens), au moins de petits prédateurs "modestes" (ranivores, piscivores, etc ?). - L'on aperçoit au contraire à Mokbanametsong une faune qui, en dépit de sa taille souvent moyenne voire petite, apparaît occuper au sein de la pyramide trophique du moment un rôle de prédateurs sans doute "majeurs", ou sur la voie.

Avec la présence confirmée des grands coureurs Trisauropodiens assez griffus, et la présence plus griffue de Aetonychopus, il est frappant de constater la présence assez buissonnante de ces étranges "Carnaviens".

Le régime plus carné des hôtes de la mare de Mokanametsong s'y confirme du reste par les déambulations du "Pseudosuchien" Synaptichnium motutongense, dont l'architecture du pied apparaît très proche de celle des Euparkériidés, que l'on sait 'carnivores' (Crompton 1968 a, p. 145) ; et celles du "Crocodilien" Suchopus.

Nous avons tenté ailleurs des approches ichnologiques qui nous amèneront à mieux contempler dans son étonnante spécificité la faune de la petite "oasis" de Mokanametsong, face à l'habitat combien plus calme en apparence de Moyeni (voir P. Ellenberger : "L'Ichnologie essai méthodologique", - travail complémentaire à ces volumes de Typologie.-Se reporter en particulier au chapitre : l'"Ichnologie Myologique").

(c) Vision d'ensemble sur le peuplement de la mare-abreuvoir de Mokanametsong.

I. L'association faunique de ce gisement se compose de 9 groupes d'animaux divers que l'on peut, à la suite de la présente introduction (A), énumérer comme suit, avec leur nombre de pas relevés, et leur attribution probable :

- (B). les grands tridactyles "coureurs".

Neotrisauropus,                    31 (33) pas : des "Trisauropodiens".  
Plastisauropus,                    11 pas : des "Carnosauriens" (?) primitifs.

- (C). les tridactyles modestes palmés de type Limnavien.

Moyenisauropus ?                    (36) pas : des "Limnaviens" (Coelurosauriens ?).

- (D). les tridactyles "marcheurs et griffus".

Aetonychopus,                    (38) pas : des "Carnosauriens" (?) : Paléosauridés.

- (E). les petits tridactyles aviens : Carnaviens et Lacunaviens.

Masitisisauropus,                    84 pas : } des "Carnaviens" (Proto-aviens à allure  
Masitisisauropozus,                    47 pas : } de Carnosauriens).  
Masitisisauropodiscus,                    14 pas : } des "Lacunaviens" (?) (Proto-aviens mineurs)

- (F). le Pseudosuchien.

Synaptichnium,                    1 pas : un carnivore, "Euparkériidé", d'allure.

- (G). le Crocodilien.

Suchopus,                    1 pas : un "Crocodilien", Protosuchien probable.

Vers et Amphibiens apparemment absents.

II. Il faut remarquer la différence que révèlent, dans leurs parcours, ces divers animaux à Mokanametsong :

Certaines espèces franchissent transversalement ou en oblique le creux, dès la "phase I", mais bien davantage à la "phase II" :

- le grand : Neotrisauropus mokanametsongensis 8 pistes ;  
cf. N. deambulator, 1-2 pistes ;

- l'énorme : Plastisauropus ingens 5 pistes ;
- l'agressif (?) : Aetonychopus rapidus 6 pistes ;  
Aetonychopus digitigradus 5 pistes .

III. Pratiquement toutes les autres espèces ont tendance, comme nous le disions au début, à sillonner l'axe de la mare d'Est en Ouest, ou d'Ouest en Est, aussi bien lors de la "phase I" que lors de la "phase II", axe resté humide. Dans ce thalweg colmaté, les uns comme les autres pouvaient avec un petit degré de vraisemblance être à la recherche de leur ravitaillement quotidien (proies, victimes ?) ou plus ordinairement, quelques palmures le montreraient, à la poursuite de l'eau. - Il semble dans ce milieu (voir plus bas) que certains aient eu une précoce tendance au vol (?) - Le total des pistes de cette deuxième catégorie se chiffre à 47, dont bien des pistes assez incomplètes sur le plastotype.

### 3°) Les alentours :

- (a) Si la Dalle a été nettoyée et étudiée sur 10 x 4 m = 40 m<sup>2</sup>, il serait utile de dégager dans l'immédiat au moins 25 m<sup>2</sup> supplémentaires :
- I. Pour sortir, en les retournant, une vaste plaque à plastotypes dont les traces, une fois la pellicule d'argile plastique décollée, fourniraient un complément indispensable à l'étude de la "phase II" ;
  - II. Pour en obtenir du même coup une vision plus panoramique sur la dalle gréseuse claire de la "phase I", avec le sillonnement et la destination des bêtes.
- (b) Sur la périphérie de notre site, la continuation de la mare pourrait être aussi un peu plus investiguée. Vers le Nord et vers l'Ouest, il est déjà frappant de voir combien sont brusques les limites de la "plage" de la "phase I". Vers l'Est et le Sud (côtés des actuels village et Mission), il semble que la "flaque" s'arrête également rapidement. La dalle, souvent en bon état de conservation, y fait figure d'un possible paléo-sol durci, minéralisé (silicifié), sans trace aucune. Ce n'est qu'à 420 m vers le Nord que reparaissent quelques pas assimilables à Neotrisauropus deambulator, à la suite de plusieurs lieux stériles. Ainsi se confirme l'isolement du petit biotope de Mokbanametsong, au sein d'un éco-système beaucoup plus vaste. Le petit colmatage d'argile rouge paraît à son tour très circonscrit autour de la mare.

### 4°) Remerciements .

Nous adressons l'expression de notre gratitude au magistrat de Quthing pour la protection qu'il a bien voulu faire de ce site, en vue d'un possible aménagement en parallèle à celui de Moyeni.

---

B. - LES GRANDS TRIDACTYLES "COUREURS" DE MOKANAMETSONG.

Nous groupons ici, pour la commodité, les animaux de grande dimension à doigt médian projeté vers l'avant très fortement (les "Trisauropodiens"), ou assez fortement (Plastisauropus).

---

Le Genre Neotrisauropus

C'est avec intérêt que nous retrouvons, autour et dans la mare-abreuvoir de Mokbanametsong, des formes du genre Neotrisauropus, que nous avons vu à l'île de Moyeni.

Une description du genre, ainsi qu'un tour d'horizon général sur l'ensemble du groupe des "Trisauropodiens" dans leurs relations avec les autres bipèdes tridactyles du Stormberg, a été donnée plus haut.

Nous trouvons ici deux formes du genre Neotrisauropus.

Neotrisauropus deambulator ne s'aperçoit que lors de la "phase I". On le contemple aussi au Nord sur la petite plage isolée (à 420 m). Mais, lors de cette "phase I" et surtout lors de la "phase II", paraît une 2e espèce qui semble s'en distinguer nettement.

---

Neotrisauropus mokbanametsongensis nov. sp. (Type 62c; Pl. J; Pl. XXIV).

Hypodigme (Syntypes) : Dalle de grès rosé, puis rouge, dite Dalle de Mokbanametsong, à Masitisi.

L'hypodigme y comprend 8 pistes "complètes", identiques, assez définies, comprenant de 2 à 6 pas chacune (A1, A2, B1, B2, C1, D1, D2), dont 1 piste plastotype (AC); et 9 autres pistes "incomplètes", offrant des empreintes de pied (pes) souvent très bien conservées (C2, E1; et surtout AA ...).

(Les pistes E2; AE, AF1, AF2, — pourraient caractériser des "juvéniles"?)

(a) Diagnose brève :

Neotrisauropus mokbanametsongensis se distingue de N. deambulator par six caractères :

- sa dimension un peu réduite: x 0,9 environ (225 x 162 mm, au lieu de 260 x 175 mm) ;
- son pied plus ramassé et plus épais, avec de forts bourrelets phalangiens ;
- le bout de la griffe I frôle le sol, plus loin, vers l'intérieur ;
- les bouts des griffes II et III s'élancent plus à l'avant et vers l'intérieur ;
- le doigt IV montre une articulation proximale (métatarsienne) translaturée vers l'intérieur, ce qui infère un rétrécissement du faisceau métatarsien, un peu à la façon des Coelurosauriens ;
- le doigt V paraît exister proximatement (son métatarsien, Piste AA).

(b) Démarche et mode de vie. Nous ne bénéficions pas des circonstances exceptionnelles de la Dalle de Moyeni. Les 17 pistes que l'on peut répertorier se voient en association avec la belle faune si diverse du lieu. Il est regrettable

que l'on ne puisse en suivre la démarche prolongée, comme à Moyeni : la plupart des pistes, à l'exception de A1 et D1, traversent le thalweg. Les quelques pistes mineures sont-elles bien des "juvéniles" du même (bas de liste)?

(c) Tableau synoptique et récapitulatif des 8 pistes de N. mokanametsongensis.

Piste	Nb. de pas	$\frac{1}{2}$ enjambée (cm) + direction	Pes L (cm)	Pes 1 (cm)	Pace ang	Ped ang	Ecart* (cm)	Remarques
- ( <u>Phase "I"</u> ) (Plage rosée).								
A1	5 (6)	71 E-W	22-25	15	166°-172°	4-7°	10 à 30	Démarche nette
A2	2 (3)	50? SE-NW	22	17?	("?)	("?)	("?)	Vautré au sol? pas de queue.
B1	2 (3)	75 N-S	25,3	16	("?)	("?)	("?)	Coussinets nets
B2	2 (3)	75 N-S	25	16	("?)	("?)	("?)	-
C1	2 (3)	65 N-S	25,3	16	("?)	("?)	("?)	Coussinets précisés.
D1	2	65 E-W	22	16	-	-	-	-
D2	2	65 N-S	22	16	-	-	-	Traces très nettes.
- ( <u>Phase "II"</u> ) (Plastotype rouge dont une plaque mise au Musée du Lesotho).								
AC	2	87	22,5	14,5	-	-	-	Glissade légère

TOTAL 8 pistes (19 à 24 pas).

Les "pistes incomplètes" faites d'empreintes isolées sont les suivantes :

- "Phase I" : C2, Pes 26 x 16, avec l'enfoncement caractéristique de la IVe articulation digito-métatarsienne ; E1, Pes 25 x 16, belle trace.
- "Phase II" : AA, Pes 23,5 x 16,2, belle trace, sur un bloc en France aujourd'hui ; AB, Pes 23 x 14,5, il serre les doigts en glissant, la griffe IV relevée ; AD, Pes 24,5 x 18, supérieur à la normale, trapue ; il écarte beaucoup les doigts.

Les traces dites "juvéniles", paraissant de même nature, sont respectivement : E2, Pes 21 x 13+ ("Phase I"). - AE, Pes 15+ x 11+ ; AF1, 17+ x 12+ ; AF2, 17+ x 12+ ("Phase II") - (Cf. N. minor à Kubake?).

(d) Diagnose détaillée.

I. PES - Longueur du pied 225 mm (253 avec la partie distale, métatarsienne, du doigt V ?). Marque distale du doigt I : un "point" à 100 mm de l'axe du doigt médian, sur le bord interne. Longueur solidement imprimée au sol du doigt II, 107 mm (120 avec la griffe) ; III, 165 mm ; IV, 160 mm (130 pour la partie distale, mieux enfoncée) ; V, sans doute réduit à son

métatarsien (0).

- Longueur réelle des doigts prise sur la reconstitution la plus approchée du squelette du pied : I, 62 mm ? ; II, 145 mm ; III, 190 mm ; IV, 155 mm ; V, 0 mm. - Les métatarsiens forment entre eux un faisceau assez resserré et peuvent, sous toutes réserves, être estimés comme suit : I, 100 ; II, 130 ; III, 155 ; IV, 120 ; V, 100. La découverte d'un squelette authentique devrait confirmer "à quelque chose près" ces données. - Formule phalangienne : (1)-2 - 3 - 4 - 0.
- Projection du doigt III en avant du bout des doigts latéraux, 83 mm.
- Largeur du pied entre l'extrémité des doigts latéraux, 162 mm ; jusqu'à 175 mm pour AD. Divarication totale II-IV, 37° (II-III, 15° ; III-IV, 22°) ; 43° pour AD.
- Les coussinets de phalanges sont arrondis, et fortement dessinés et festonnés, lisses par dessous, mais avec un nombre bien déterminé de petits plis transversaux de la peau, permettant une analyse précise des flexions : le IIe doigt se replie un peu vers le IIIe ; le IIIe se ploie fortement entre la 2e et 3e phalange, mais surtout entre la 1ère et la 2e (multiples plis montrant une orientation externe à la flexion) ; le IVe se plie considérablement entre la 2e et la 3e phalange et moins entre la 3e et la 4e (avec une direction verticale à cette double flexion : voir piste AA).
- L'arrière du pied ne montre que l'appui de l'articulation distale du IVe métatarsien, et peut-être le bout du Ve métatarsien ; une seule fois on aperçoit l'appui au sol de la IIe articulation digito-métatarsienne (AD).
- Le pied repose à peu près dans l'orientation de la marche (ped. orientatio: - 2° à - 3°, ce qui représente un "pas à peine varus".  
L'on distingue quelques traces infimes d'écaillés (1,5 mm, Piste AA).

II. MANUS - Il paraît une fugitive marque de main? (Piste AA), à 0,17 m à l'arrière et vers l'extérieur du pied, associée ou non à ce pied. Cette "main tétradactyle" rappellerait dans sa disposition celle d'un Trisauropodien de St-Laurent-de-Trèves en France.  
Longueur mesurable de la "main", 56 mm (du doigt I, 15? mm ; de II, 25? mm ; de III, 30 mm ; de IV, 25 mm ; de V, ? mm : projection de III en avant du bout des doigts latéraux, 8 mm. Largeur de la main entre I et IV : 64 mm. Divarication totale I - IV : 70°. Tous ces éléments sont donnés sous toutes réserves. Le doigt V paraît absent ou surélevé et la main tournée en dehors.

III. PISTE - Enjambée, 1,30 à 1,50 m (Pas = 0,65 à 0,75 ; piste AC : 0,87). Ped. angulatio, 4-7°. Ecartement, 0,05 m : la démarche se fait d'une façon moins lestée et plus lente que pour N. deambulator. On voit de fréquentes glissades (Ex : AB). Il semble qu'il y ait la marque nette d'un ventre un peu caréné reposant au sol, vauté (A2). Tout le long de la carène s'alignent un peu à l'arrière de l'emplacement prévu pour le sternum une série de petites protubérances échelonnées tous les 6 cm environ et d'où partent, mieux marqués sur la "droite", des festons obliquant vers l'arrière à 45° environ. Il s'agit presque certainement du gastralia de l'animal qui s'est vauté là. Cette empreinte abdominale se voit sur 0,75 m, avec à l'arrière la marque oblongue possible du pubis. (Voyez Romer, 1956, p. 429 ss). Il est regrettable que les empreintes de la phase "I" ne soient pas mieux conservées. Nous ne sommes même pas sûr ici de l'animal. - La marque de la queue n'est pas perceptible au sol, même dans une telle position (Se reporter au relevé i).

(e) Plésiotype : assez voisin de N. deambulator (dont les traces paraissent sur la petite plage Nord à 420 m); N. mokanametsongensis paraît, de son côté, avoir circulé sur la petite plage S-E de Moyeni.

(f) Derivatio nominis et discussion : Nommé en l'honneur du village ancien de Mokanametsong, près de Masitisi, au Lesotho. Le nom de ce village signifie en langue locale Phuthi : "le lieu où les idées vire-voltent". Notre animal très éloigné des "Prosauropodes groupe I" (nos Thécodontosauriens), l'est autant des Carnosauriens par son doigt médian très long, et l'architecture du pied aux métatarsiens serrés. Mais les métatarsiens sont loin d'être aussi serrés que chez les Coelurosauriens (voir à Moyeni).

Nous avons proposé pour ce vaste groupe du Trias le nom de Trisauropodiens, nous l'avons dit, animaux englobant les futurs Grallatoridés et Anchisauripodidés, comme aussi la future forme Kainotrisauropus de la zone B/5 (voir aussi Neotrisauropus leribeensis et N. lambereshei, de la zone B/4).

Le Genre P l a s t i s a u r o p u s .

Plastisauropus ingens (Type 63; P1.K; P1.II, XIII).

Hypodigme ("co-type") (Voir Dalle de Moyeni) : Dalle de grès rosé puis rouge dite la "Dalle de Mokanametsong".

L'hypodigme y comprend ici 5 pistes partiellement définies ; soit: 3 datant de la phase rosée "I", en hyporelief (F1, F2, G); et 2 de la phase rouge "II", en épirelief (AG, AH1-2). Ensemble complémenté par les pistes de Moyeni G1 et G2 déjà signalées.

(a) Diagnose brève : Comme pour le genre (voir à Moyeni).

(b) Démarche et mode de vie : Comme à l'île de Moyeni, notre animal marche à très grands pas rectilignes, ici, aussi bien dans l'axe Est-Ouest (2 fois), que dans l'axe Ouest-Est (2 fois) ; une seule fois il chemine Nord-Sud. Les renseignements éthologiques sont pauvres.

(c) Tableau synoptique et récapitulatif des 5 pistes de P. ingens à Mokanametsong.

<u>I.</u>	Piste	Nb. de pas	$\frac{1}{2}$ enjambée (cm) + direction	Pes L (cm)	Pes 1 (cm)	Pace ang	Ped ang	Ecart <sup>t</sup> (cm)	Remarques
	- ( <u>Phase "I"</u> ).								
	F1	1	- E-W	35	26	-	-	-	grands pas ?
	F2	1	- N-S	34	25	-	-	-	"
	G	(5)	166 W-E	36	25	164°	8°	9?	piste rapide.
	- ( <u>Phase "II"</u> ).								
	AG <sub>1-2</sub>	2	40 "arrêt" W-E?	32,5-40	25-28	144°	18°	16°	arrêt Ve doigt au sol.
	AH <sub>1-2</sub>	2	41 E-W?	33	22	110°	35°?	28	marche lente.

TOTAL : 5 pistes (11 pas).

(suite à la page 74)

(suite de la page 73)

II. <u>Moyeni</u> , pour comparaison:									
G1	3	145	E-W	32	23,5	170°	5°	7	piste rapide.
G2	(3)	120?	E-W	30+	23	-	-	-	piste plus lente ?

TOTAL : 2 pistes (6 pas).

(d) Diagnose détaillée : Pour compléter le tableau de la faune de la "mare-abreuvoir de Mokanametsong", nous donnons quelques éléments sur cet animal (déjà décrit tel qu'il apparaissait furtivement à l'"île de Moyeni"; double traversée à grands pas). Au contraire de l'île du Moyeni, et sans doute à cause de la plus grande abondance de ses pas, d'autres détails apparaissent ici. Nous pouvons de la sorte tenter une véritable diagnose détaillée de cet animal étrange, pour le cerner en vue de sa classification éventuelle (Systématique).

- I. PES - Longueur du pied 325 mm (atteignant 40 avec la partie proximale du Ve doigt). Longueur de l'appui au sol, fonctionnel, des doigts : I (extrémité distale), 71 mm ; II, 250 mm ; III, 325 mm (240 mm pour la partie plus enfoncée distalement) ; IV, 230 mm ; V, 145 mm. Plusieurs de ces valeurs comprennent l'appui non seulement du doigt mais de la partie distale des métatarsiens (surtout II et III, ainsi que V; et à un moindre degré IV).
- Longueurs absolues probables, mesurées sur la reconstitution du squelette du pied : I (180 mm?) ; II, 210 mm ; III, 260 mm ; IV, 215 mm, V, 130 mm. Formule phalangienne (1)-2 - 3 - 4 - 1. - Les métatarsiens, épais et solides, paraissent former distalement un faisceau rectiligne très large (160 mm environ), comme aussi à Moyeni G1. - Longueur du métatarsien III, 240 mm (même lieu) ; d'où longueur corollaire des autres: II, 230 ; IV, 220 ; V, 150 (le métatarsien I, s'il s'agit bien de l'hallux sur l'empreinte AG1, atteindrait 190, ce qui représenterait un caractère très primitif).
  - Projection du doigt III en avant du bout des doigts latéraux II et IV, 100 mm seulement. Largeur du pied entre l'extrémité des doigts latéraux, 280 mm. Divarication totale II-IV, 50° (II-III, 22° ; III-IV, 28°) (I-V, 55°). Mais les doigts II-IV peuvent se resserrer à 45° par mobilité spécifique du IIe doigt. Les coussinets de phalanges sont en lobes ovoïdes courts, séparés par des plis de peau, un peu obliques du côté interne des doigts, pour le IIe et le IIIe (ce qui montre une flexion vers l'intérieur lorsque le pied se referme). - La nature des plis montre que le IVe doigt presque entier, ainsi que le bout du doigt médian III, se replient verticalement en plus (le pied achevant de regarder vers l'intérieur, une fois la patte levée du sol?). On a donc, ici, l'opposé de la manière de faire de Neotrisauropus.
  - L'arrière du pied fait, au sol, une marque complexe (avec le creux des extrémités des métatarsiens II, III, IV, V, ce qui distingue notre animal nettement des Coelurosauriens d'une part - empreinte prédominante du IVe -, et des Trisauropodiens de l'autre). Cette empreinte lourde rapproche notre animal des Carnosauriens, aux marques des IIe et IVe fortement imprimées au sol. Mais ici l'empreinte du Ve doigt marque le caractère primitif de cette forme.

L'on voit des marques d'écailles rectangulaires de 2 x 3 mm, et de 2 x 4 mm, aux doigts III et V.

II. MANUS - La main n'est visible nulle part, l'animal étant bipède.

III. PISTE - Enjambée 2,90 à 3,21 m (Pas 1,45 à 1,66 m). Ped angul. 5° à 8°, sauf à l'arrêt. Ecartement 0,12 m : la démarche est normalement rectiligne.

(e) Plésiotype : voir Moyeni et Kubake.

(f) Derivatio nominis et discussion : nommée de par son aspect "gros, grand, élevé, fort" (sens du mot ingens).

Affinités :

I. Nous avons suggéré ailleurs que la forme "Anomoepus" isodactylus du Connecticut (Lull 1953, p. 201), bien différente des autres, pouvait évoquer de très loin Plastisauropus, avec ses doigts massifs et télescopés dont le IIIe. Mais Plastisauropus a une taille beaucoup plus considérable, et son Ve doigt est resté fonctionnel, trait inexistant chez l'ichnotype américain.

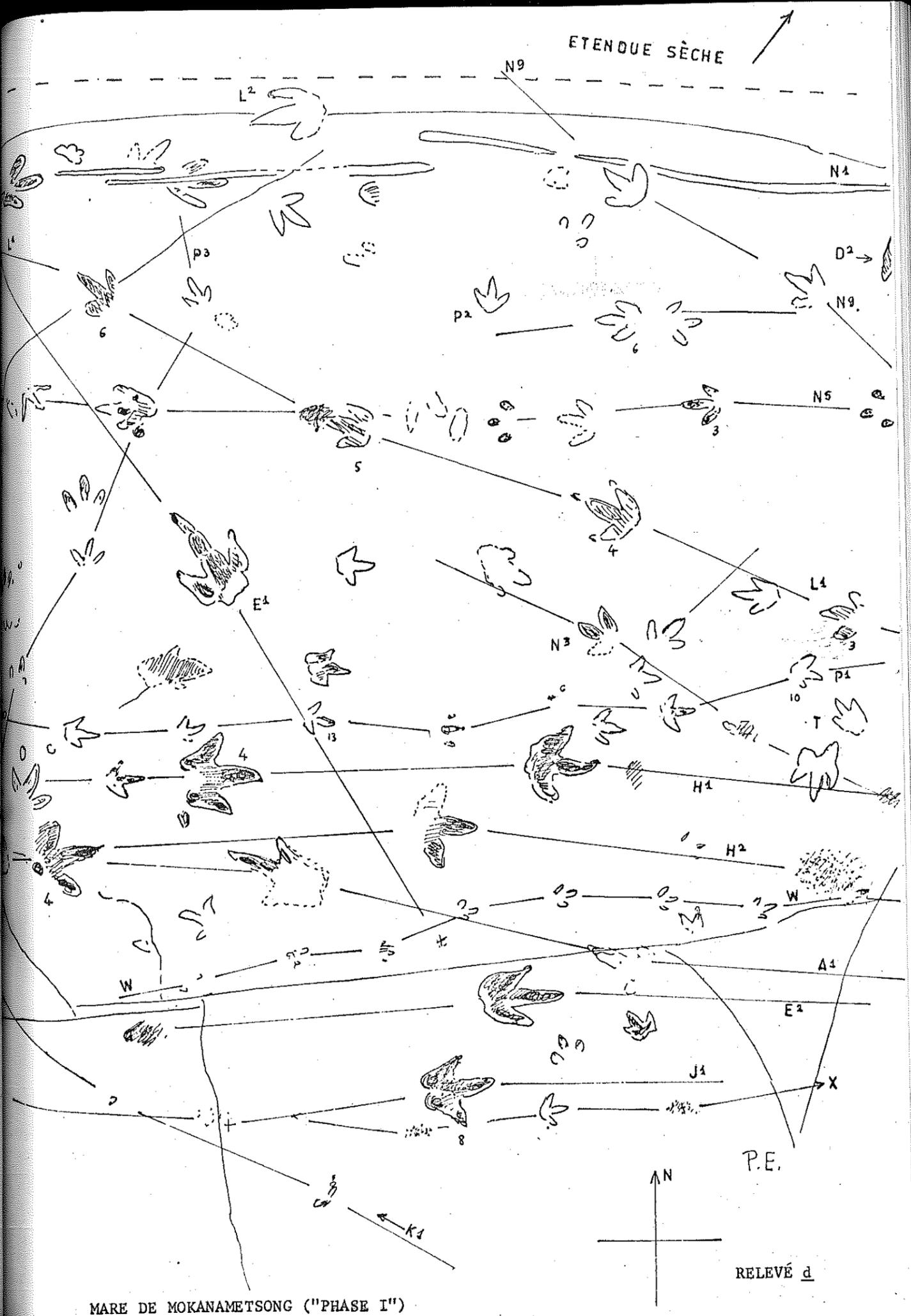
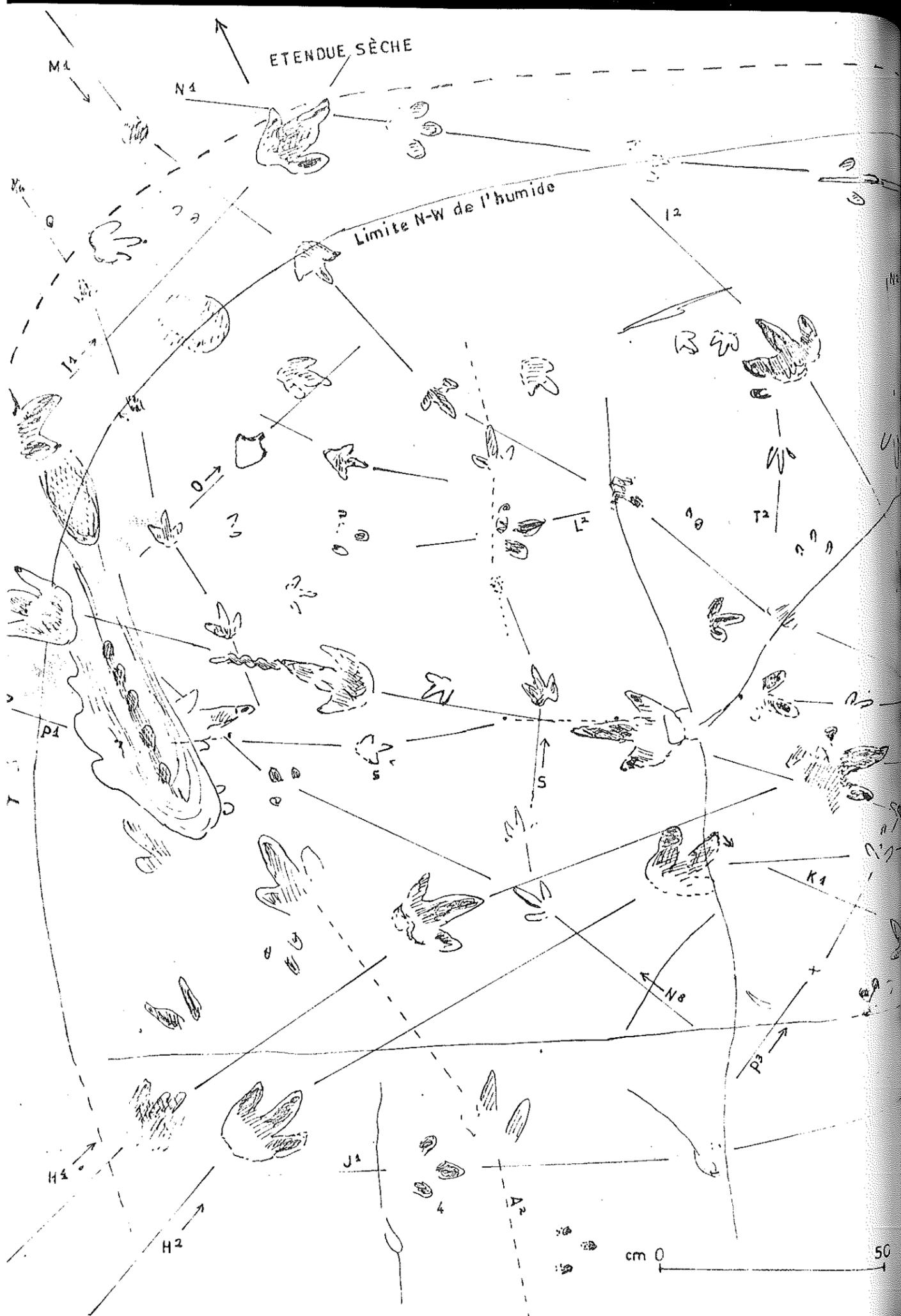
II. Or on sait qu'un rare tel Ve doigt fonctionnel, avec au moins 1 phalange, a subsisté chez des Pseudosuchiens tardifs tels que les Euparkéridés (Romer 1956, p. 398). C'est de façon au moins aussi typique que l'on rencontre un tel doigt, à 1 phalange, chez les grands Thécodontosauridés comme Yaleosaurus d'Amérique du Nord - voir aussi Ammosaurus (Lull 1953, p. 128). Et en, Afrique du Sud chez d'archaïques formes du Stormberg supérieur : Massospondylus des zones B/1 à B/3, Thecodontosaurus des zones B/1 à B/4, Dromicosaurus de la zone B/2, Gypsosaurus (= Aristosaurus) de la zone B/4.

III. Plastisauropus ingens paraît être un très grand Thécodontosauridé de la dimension de Plateosaurus (Plateosaurus avait environ 6 m de long et 4,50 m de haut). Mais son IIIe doigt paraît un peu plus allongé, et son Ve doigt un peu plus fonctionnel. L'hallux de son côté paraît plus considérable que celui de Plateosaurus, ou des Thécodontosauridés classiques. Il paraît enfin présenter un talon métatarsien plus allongé que le leur.

IV. On pourrait alors penser à Gryponyx (dont il ne dépasse que de peu la taille). - Mais G. africanus (de Fontanie-Fouriesburg, échantillon N° 3357 du S. African Museum) a probablement, comme Aetonyx, un Ve doigt réduit à un vestige de métatarsien.

V. En conclusion : Plastisauropus ingens représente sans doute une forme primitive, probablement carnivore, intermédiaire entre les Thécodontosauridés et les Paléosauridés (cf. Romer ibid, p. 614).

---



MARE DE MOKANAMETSONG ("PHASE I")

RELEVÉ d

C - LES TRIDACTYLES MODESTES DE TYPE LIMNAVIEN A MOKANAMETSONG.

Nous avons caractérisé de multiples manière le groupe Limnavien lors de la description du Genre Moyenisauropus, à l'"île de Moyeni", et lors de la définition de l'espèce-type M. natator, ainsi que des 4 autres espèces plus petites du même genre.

Un des types de Mokanametsong semble bien faire partie de ce groupe et se rapprocher sensiblement de M. dodai d'une part et de M. longicauda de l'autre.

---

Moyenisauropus levicauda nov. sp. (Type 68D ; Pl. K ; dépl. i).

Syntypes : Dalle de grès rosé de Mokanametsong ("Phase I") puis argile rouge ("Phase II").

L'hypodigme y comprend 8 pistes complètes, assez semblables et bien définies, pratiquement toutes de la "phase I", à une unique exception près, en association avec la faune bien spécifique du lieu lors de la phase humide claire, et non lors du dessèchement (boue rouge).

(a) Diagnose brève :

I. Une série de caractères (voir plus bas) rapprochent M. levicauda des espèces de Moyeni: M. vermivorus, pour la taille; M. longicauda, pour la queue; M. dodai, pour l'allongement du doigt médian, etc. - Il faut aussi signaler: les griffes un peu émoussées; la nature des doigts à la pulpe épaisse et quelque peu "emboudinée"; les plis inter-phalangiens peu profonds et les phalanges fort peu lobées; une divergence des 3 doigts médians analogues; une semblable mobilité latérale du IIe doigt; la nature de la palmure inter-digitale apparaît du même ordre. - L'architecture de la petite main apparaît particulièrement caractéristique du groupe Moyenisauropus.

II. Pourtant notre espèce présente des caractères distinctifs, marquants :

- l'arrière du pied se montre, au sol, bien plus symétrique fonctionnellement que pour toutes les autres espèces du genre. Tout se passe comme si la IVE articulation digito-métatarsienne demeurerait à planer au-dessus du sol autant et même plus que la IIE (tendance "Carnosaurienne"). Il y a une nette tendance à la digitigradie.
- les métatarsiens paraissent former un faisceau un peu moins long, et un peu moins resserré, que chez nos espèces de Moyeni, même M. longicauda.
- le doigt médian n'a pas la position arquée vers l'intérieur des autres espèces, mais se tend vers l'avant.
- la démarche est bien distinctive : tantôt la queue traîne longuement au sol; tantôt elle reste longtemps sans plus toucher le sol (d'où le nom de l'espèce).
- la déambulation se fait, à pas modérés, sur une voie très étroite.

(b) Démarche et mode de vie. Ces pistes nous permettent de suivre quelque peu le mode de vie de cet animal, sans doute meilleur marcheur.

Il est en premier lieu frappant de le voir évoluer, de maintes manières, lors de la lère "saison" (qui a formé la flaque de sable clair blanc rosé au sein du thalweg), avec une quasi-absence, alors, des Masitisisauropodidés ("Phase I"). - Et au contraire de remarquer sa grande absence, lors de la "Phase II", lorsque les Masitisisauropodidés, petits "prédateurs" accompagnés de leurs congénères (voir au paragraphe E), envahiront le bassin, avec ce colmatage formé d'une fine pellicule d'argile rouge plastique. - Ce renversement de faune ne pourrait-il être mis au

compte d'un cycle saisonnier ? De fait nous n'avons pu trouver qu'une seule et unique trace de Moyenisauropus, lors de ce micro-faciès nouveau. Tout se passe comme si notre Moyenisauropus était alors parti chercher ailleurs son habitat.

I. "Phase I".

- (l'animal aborde la "flaque" en venant de vers l'Ouest). La piste M1 nous montre l'animal émanant du Nord-Ouest (par delà une piste d'Aetonychopus, qui lui est peut-être postérieure). Sa palmure devient visible au 2e pas ; au 7e, en plein "bassin", il semble qu'il se soit tourné vers l'Est. - La piste M3 (3 pas visibles) est de nature semblable ...
- (l'animal longe la "flaque" sur la lisière Nord, la queue traînante). La piste N1, qui part du même point d'origine que les deux précédentes, esquisses un léger tournant sur sa gauche au 4e pas visible ; au 5e pas, sa main gauche se pose au sol comme pour M. longicauda, et sa queue, plus souple (?) mais fine, commence une longue traînée au sol bien dans l'axe, dans l'étroite voie de marche. Au 7e pas, les "12 derniers cm. de sa queue" se sont translétés soudain à 2 cm vers la droite : la traînée de la queue continuera ainsi toute rectiligne ; avant le 9e pas, les "4 derniers cm. distaux de la queue" se sont translétés soudain, de près de 8 cm sur la gauche, tandis que l'animal continue sur la "berge plus durcie" ; seule la traînée, bien marquée, de la queue restera perceptible au moins jusqu'au niveau d'un 12e pas (à dégager).
- (L'animal descend à la "flaque" de vers l'Est au Sud-Est). Plusieurs pistes descendent de par ce côté là, et se perdent dans le milieu de la flaque : N3 (5 pas ?), N5 (de 3 à 5 pas), N7 (6 pas) et N9 longent le bord Nord de la flaque en obliquant sur leur gauche, etc.  
D'assez nombreuses traces isolées permettent d'analyser l'anatomie de l'autopode (voir plus bas). La piste N8 sort de vers l'Ouest, lieu de la "bête vautreé".

II. "Phase II". Une unique trace recueillie au "lieu III" souligne la disparition de notre animal, lors de cette phase différente du même biotope.

(c) Tableau synoptique et récapitulatif des 8 pistes de M. levicauda de la mare-abreuvoir de Mokbanametsong.

- ("Phase I").

Piste	Nb. de pas	$\frac{1}{2}$ enjambée (cm) + direction	Pes L (cm)	Pes 1 (cm)	Pace ang	Ped ang	Ecart <sup>t</sup> (cm)	Remarques
M1	7	41 NW-SE	10,5	9,5	162°	9°	7	le 7e pas est beau.
M3	3	55 W-E	(12-0)	10,5	?	?	-	Piste "au sec"
N1	6 (12, queue)	48-40 W-E	11,1	10,5	170°	5°	2 à 3	Démarche; plus haut.
N3	5 env.	45 SE-NW	11,0	9,5	?	?	-	-
N5	3 (5)	41 E-W	9+	9,0	164°	8°	3	Digitigrade.
N7	6	44-40 E-W	10,5	10,5	160°	10°	3 à 4	cf. N5.
N8	2	59 SE-NW	9+	9,5	?	?	-	Digitigrade.
N9	2	47 E-W	11,0	9-11,0	?	?	-	Traverse N1.

TOTAL : 8 pistes (36 pas environ).

- ("Phase II")

La trace N11, un pied droit en épirelief (10,5 x 9,5 cm environ), souligne, de façon très importante, l'anatomie du pied de notre M. levicauda.

(d) Diagnose détaillée et mensurations :

- I. PES - Longueur visible du pied au sol, 105 à 111 mm (du doigt I, ? mm ; de II, 30 à 70 mm ; de III, 40 à 85 mm ; de IV, 30 à 55 mm ; de V, ? mm). Les longueurs véritables des doigts, sur le squelette reconstitué, peuvent s'estimer à : I (30 ??), II, 70 ; III, 90 ; IV, 62 ; V = 0 ? . Longueurs vraisemblables des métatarsiens : (I 50 ?) ; II, 90 ? III, 100 ? ; IV, 85 ? ; (V, 40) - sous toutes réserves -. Formule phalangienne : ? - 2 - 3 - 4 - ?
- Projection de III en avant du bout des doigts latéraux, 50 mm. Largeur du pied entre l'extrémité des doigts latéraux, 95 à 105 mm. Divarication totale II-IV, 65 à 67° (II-III, 28 à 30° III-IV, 37°). - Les doigts montrent des pulpes particulièrement homogènes et rectilignes, d'un diamètre (échantillon N11) de 15 à 18 mm pour les doigts II et III. Ces doigts "emboudinés" n'ont que des plis articulaires très peu dessinés ; sauf pour le IIe doigt entre les 1ères et 2e phalanges, et pour le IIIe doigt entre les 2e et 3e phalanges côté externe. Les coussinets phalangiens sont ainsi peu marqués, sauf pour la phalange distale du doigt III, et pour le bout proximal des 2e phalanges des doigts II et III.
- L'arrière du pied est en général peu enfoncé. Le "talon" est absent. On remarque l'appui de la 1ère phalange du doigt II (cf. N11), depuis son point articulaire avec le métatarse, trait spécifique. Le pied est en pas varus avec faible ped. orientatio de 0° à -5°. Petites écailles réticulées infra-millimétrique, du côté distal interne du IIIe doigt (N11). Une palmure est visible (cf. M1:2e et 5e pas, etc.).
- II. MANUS - Les longueurs mesurables sont approximativement pour la main : Longueur de la main, 60 mm (du doigt I, ? ; de II, 23 mm ; de III, 25 mm ; de IV, 20 mm ; de V, 10 mm). Projection de III en avant du bout des doigts latéraux, 8 mm. Largeur de la main entre II et V : 60 mm. Divarication totale II-V : 132°. Manus orientatio + 10 à 15°, avec le doigt médian dirigé vers l'avant comme pour M. vermivorus. Les doigts paraissent englobés dans un "sole charnue" comme pour M. dodai, si ce n'est même plus (Piste N1).
- III. PISTE - Enjambée, 0,80 à 0,96 m (Pas = 0,40 à 0,48 m, sauf exception), Ped. angulatio, 5° à 10°. Manus angulatio (plus forte ?). Ecartement, 0 à 0,05 m : la démarche se fait donc d'une façon rectiligne sur une voie étroite, comme pour M. longicauda. Les pas sont courts (les jambes pourraient être assez surbaissées ?). La queue fine peut mesurer entre 0,85 et 0,90 m à l'arrière du centre d'équilibre.

(e) Plésiotype ? (Voir Moyeni, et encore Kubake, Qomoqomong ?).

(f) Derivatio nominis et discussion : nommé ainsi de par la marque "lisse, unie, glissante" mais aussi "légère" (les 2 sens de l'adjectif "levis") de la queue. Si cet animal ressemble de près à certains de ses homologues, en particulier à Moyeni, il est fréquent de voir l'adaptation "carnosaurienne" de l'arrière du pied.

Il serait intéressant de découvrir son petit squelette (d'une longueur comprise entre 1,70 et 2,00 m?). On pourrait le comparer ainsi aux Moyénisauropodidés (Limniviens) d'une part, mais aussi aux Gryponychidés (cf. Aetonyx) d'autre part. Il y aurait lieu de le comparer encore aux Masitisauropodidés, ses contemporains, au "pied" et surtout à la "main" combien différents !

D - LES TRIDACTYLES "MARCHEURS ET GRIFFUS" DE MOKANAMETSONG.

Nous groupons ici de grands animaux à doigt médian très court, au pied très étalé, griffus.

---

Genre A e t o n y c h o p u s nov. gen.

Diagnose générique : La forme tridactyle très particulière que nous décrivons sous ce nom rappelle un peu, ou évoque un peu, le futur Eubrontes, par l'étalement considérable et la symétrie presque parfaite du pied au sol, tant du côté distal que du côté proximal :

- mais ici la largeur du pied dépasse la longueur ;
- le pouce (hallux), occasionnellement au sol, accroît beaucoup cette largeur ;
- les 3 doigts médians sont très courts et très écartés, très mobile pour le IIe, et frappent par leur aspect inhabituel, épais et musculeux ;
- les 3 griffes s'appuient au sol, trapues et massives, la médiane III très légèrement orientée vers le bord interne ;
- le doigt médian (III) ne dépasse que de peu en longueur les doigts II et IV ;
- les 3 articulations digito-métatarsiennes se trouvent alignées typiquement sur une même perpendiculaire à l'axe du pied ou presque. L'articulation du IIe doigt, fait rare chez les Dinosauriens de notre époque, s'enfonce au sol aussi fortement que celle du IVe doigt ;
- les articulations proximales des IIe et IVe doigts paraissent de la sorte extrêmement éloignées l'une de l'autre, ce qui indique un faisceau solidement construit et fort étalé des 3 métatarsiens médians. On peut estimer qu'à une pareille construction de l'acropode, correspond un métapode du même ordre, avec des métatarsiens solides et écourtés : la place du doigt I (hallux) au sol en fait foi, semble-t-il.

La patte (pes) d'Aetonyx palustris (Type N° 2769-2770 Capetown) s'adapte jusque dans les détails à ce genre de piste, d'où le nom générique.

---

Aetonychopus rapidus nov. sp. (Type 67A; Pl.L; Pl. XXIV).

Syntypes : Dalle de grès rosé puis rouge de Mokbanametsong (Masitisi).

L'hypodigme y comprend 3 pistes, complètes, identiques, bien définies, et quelques pistes incomplètes (3).

(a) Diagnose brève : se reporter au genre, ci-dessus.

- Ae. rapidus se distingue de l'autre espèce Ae. digitigradus par un raccourcissement un peu moindre des 3 doigts médians ; par une courbure plus accentuée du IVe doigt vers le bord externe ; par une nette projection de l'hallux vers le bord interne ; par une dimension et un poids un peu plus grand (talus à l'arrière du pied).

(b) Démarche et mode de vie :

- La piste I1 prend en écharpe l'extrême bord Ouest de la flaque ;
- Les pistes I3 et I4 cheminent à l'extérieur, "au sec";
- La piste I2 s'aperçoit à son "émersion" de la mare (marque de l'hallux) ;
- Les pistes H1 et H2 paraissent descendre dans la mare pratiquement à la "poursuite" l'une de l'autre (venant toutes deux du Sud-Ouest) :

L'animal H1 fait en y pénétrant une courbe vers sa droite direction Est, avec un ralentissement des pas ; l'animal H2 qui arrive exactement de la même direction, avec des enjambées plus grandes et en cheminant à quelques centimètres sur la droite du premier, ralentit davantage, ce qui fait que ses pas rattrapent en apparence sur la dalle les pas du premier, dès le 5e ou 6e pas, dans la double courbure des pistes, désormais dans l'axe du thalweg. - Si ces 2 pistes pouvaient s'avérer contemporaines, ou, comme l'état de conservation permettrait de le supposer, quasi-simultanées, il y aurait là une vision éthologique non dénuée d'intérêt quant aux moeurs de notre animal (poursuite sinon "amoureuse" à la Nopcsa - 1915, 1929, - au moins "alimentaire" à la manière de maints Gallinacés actuels!). Il paraît exclus que ces 2 pistes n'en forment qu'une représentant une "cavalcade" avec un arrêt brutal, le pied droit rattrapant de plus en plus le pied gauche (voir relevé de la dalle).

Devant ces démarches variées, un dégagement plus grand de la dalle serait intéressant pour étudier les comportements de cette faune, en contraste frappant avec celle de Moyeni.

(c) Tableau synoptique et récapitulatif des 6 pistes de Ae. rapidus de la mare-abreuvoir de Mokanametsong :

Piste	Nb. de pas	$\frac{1}{2}$ enjambée (cm) + direction	Pes L (cm)	Pes 1 (cm)	Pace ang	Ped ang	Ecart <sup>t</sup> (cm)	Remarques
H1	5 (6)	1,00 à 0,75m, W-E	18,4	18	152-180°	14(18) à 0°	16 à 0	} Voir ci-dessus à la démarche.
H2	5 (6)	1,10 à 0,85m, W-E	18,4	18	140-180°	20° à 0°	22 à 0	
I1	2 (3)	0,88 m, vers N-W	20	18	160°	10°	10	griffe nette.
I2	1	- vers N-E	18	18	-	-	-	belle empreinte hallux.
I3	1	- N-S	19	21	-	-	-	grande divarication.
I4	1	- E-W	20	20	-	-	-	" "

TOTAL : 6 pistes (15-18 pas).

(d) Diagnose détaillée : Ae. rapidus chemine et prend ses ébats au sein d'un biotope marqué par une certaine abondance des types précédents, mais surtout des nouveaux, dont les petits Carnaviens (Masitisisauropus et Masitisisauropesus). Les mensurations spécifiques sont les suivantes :

I. PES - Longueur visible au sol du pied, 184 mm (du doigt I, 45 mm ; de II, 110mm de III, 100 mm + ; de IV, 115 mm ; de V, néant. - Sur la reconstruction du squelette, faite sur les nombreuses indications des empreintes (avec

les localisation et nature des articulations digito-métatarsienne, l'hallux, etc), on en tirerait les mensurations absolues qui suivent : Longueur réelle des doigts I, 70 mm; II, 100 mm; III, 145 mm; IV, 100 mm; V = ?; les griffes fortes des doigts III et II sont incurvées vers le bord interne, la griffe du doigt IV est très incurvée vers le bord externe. - Longueur probable des métatarsiens, courts et trapus, en faisceau très lâche : I, 70 mm; II, 100 mm, III, 120 mm, IV, 95 mm; V = ?. - Projection du doigt III en avant du bout des doigts latéraux, 75 mm. - Largeur du pied entre l'extrémité des doigts latéraux, 180 mm. Divarication totale II-IV, 48° (II-III, 17°; III-IV, 31°). Les coussinets phalangiens sont peu marqués et englobés dans une sole pédieuse charnue, musculeuse, dont les festons sont apparents, aux bords interne du doigt II et externe du doigt IV. Le doigt III, particulièrement "musclé", a seule sa partie distale appuyée au sol, avec un unique coussinet englobant les 2 dernières phalanges. Formule 1 - 2 - 3 - 4 - ?. L'arrière du pied est très caractéristique, et le "talon" inexistant, hormis les 2 articulations digito-métatarsiennes II et IV symétriquement enfoncées au sol. Les 3 doigts médians II-III-IV sont reliés distalement par un épais tissu musculueux plutôt que par une palmure. L'hallux est très développé et sa griffe repose intégralement au sol : divarication I-II : 40°.

II. MANUS - la main ne se voit jamais au sol, chez ce bipède à la voie étroite caractérisée.

III. PISTE - Enjambée, 1,76 m (varie de 2,20 à 1,50 m) (Pas = 1,10 à 0,75 m); Ped. angulatio, varie de 20° à 0° dans les tournants. Ecartement, de 0,22 m à nul : la démarche se fait ainsi avec de significatives variations d'allure, révélant un animal agile aux jambes énergiques. La "bête vautrée au sol" (A2) pourrait éventuellement être Ae. (et non Neotrisauropus ?).

(e) Plésiotype : Inconnu. Voir discussion plus bas; et l'espèce suivante.

(f) Derivatio nominis et discussion : Notre type semble bien porter son nom. Etymologiquement, on le sait, "rapidus" signifie simultanément : "qui saisit rapidement", "rapace ou ravisseur", "qui se meut avec impétuosité ou violence".

Plus que l'autre espèce du genre, Ae. rapidus semble correspondre, pour la patte, à Aetonyx palustris, à de petits détails près. Bête dont les os se trouvent précisément dans nos niveaux-mêmes (voir le squelette du pied trouvé par D-Fred Ellenberger, 1884, à Makoloane soit à 3,5 Km au N-W de notre gisement). Il nous a paru intéressant de comparer notre reconstruction du squelette de l'autopode d'Ae. rapidus, établi sur les données de l'Ichnologie pure, avec l'autopode réellement existant d'Aetonyx palustris type N° 2769-70 du S. African Museum de Capetown. L'identité de ces animaux (voir les Figures) paraît assez frappante? On aurait donc là les ébats de ces Carnosauriens encore primitifs classés Paléosauridés (Romer 1956, p. 613-614). Pourtant, on le sait, ces animaux ne sont pas très éloignés des Thécodontosauridés, placés dans l'école classique au sein des vagues "Prosauropodes" (*ibid*, p. 617).

Nous proposons ailleurs de regrouper tous ces animaux dans l'infra-ordre nouveau et plus homogène des "Thécodontosauriens", faune nombreuse au Stormberg supérieur (on pourra se reporter à notre "Systématique des Archosauriens ...", Cours E.P.H.E.)

Ce genre avait été annoncé semble-t-il dès le Stormberg inférieur (zone A/3) avec Seakatrisauropus unguiferus (Type 21).

Aetonychopus digitigradus nov. sp. (Type 67B; PJM; Pl. XXIV).

Syntypes : Dalle de grès rosé puis rouge de Mokbanametsong (Masitisi) (hyporelief; et pellicule d'argile plastique pourpre, épirelief).

L'hypodigme y comprend: 3 pistes assez complètes, identiques, et relativement bien définies ("Phase I"); et 2, très incomplètes, mais à belles empreintes ("Phase II"), épirelief.

(a) Diagnose brève :

Ae. digitigradus montre une disposition semblable à celle de Ae. rapidus pour les 3 doigts médians ; mais ces 3 doigts sont encore plus télescopés ; le médian III appuie le sol depuis son articulation métatarsienne ; le IIe, dont on aperçoit les plis cutanés de flexion, est par ailleurs bien plus mobile latéralement vers le côté interne du pied ; l'hallux, par contre, y fait fonctionnellement défaut ; le IVe doigt n'est pas cambré vers le bord externe comme chez Ae. rapidus. — Ces animaux font néanmoins partie du même groupe, avec leurs griffes énormes au bout d'un autopode plus trapu et raccourci que chez les Carnosauriens classiques.

(b) Démarche et mode de vie : Les pistes ne sont pas du premier choix ; toutefois :

- la piste J nous montre l'animal traversant la mare, ou plutôt la longeant par le Sud, face à l'Est : son pied gauche est de la sorte chaque fois mieux marqué que le droit. Il progresse en digitigradie, sauf au 8e pas où le pied est imprimé en son entier.
- la piste L nous le montre longeant la flaque par le Nord, en direction inverse, c'est-à-dire face à l'Ouest. Sa digitigradie est moins poussée (voir le 4e pas).
- la piste K nous montre l'animal pénétrant dans la flaque en écharpe, depuis le Sud-Est.

(c) Tableau synoptique et récapitulatif des 5 pistes de Ae. digitigradus :

Piste	Nb. de pas	$\frac{1}{2}$ enjambée (cm) + direction	Pes L (cm)	Pes I (cm)	Pace ang	Ped ang	Ecart (cm)	Remarques
- (" <u>Phase I</u> ")								
J	(10)	0,62-0,58 W-E	14-16	15	160°-180°	10° à 0°	10-0	-fortes griffes (8e pas).
K	(3)	0,55 vers N-W	14-15	14	(158°)	(11°)	9	-3e pas net.
L	(7)	0,62-0,50 E-W	13	11-12	168°-170°	5°-6°	5	-fortes griffes (4e pas).
- (" <u>Phase II</u> ")								
AI1	2	0,41? --	15	15,5	?	?	?	-piste tournante digitigrade.
AI2	1	- --	11+	12+	-	-		-appui sur les seuls doigts II et III.

TOTAL : 5 pistes (23 pas, dont plusieurs escamotés : sol durci).

(d) Diagnose détaillée : Cet animal, à la digitigradie plus poussée et au IIe doigt mobile, offre les mensurations suivantes :

I. PES - Longueur visible au sol du pied, 150 mm (du doigt I, ? mm ; de II, 95 mm ; de III, 115 mm ; de IV, 105 mm ; de V, néant). - Sur la reconstruction du squelette du pied, basée sur les coussinets, les divers plus articulaires (doigt II et III), l'articulation métatarsienne, etc, on a: I, (50 mm ??), II, 85 ; III, 110 ; IV, 95 ; V = ?. Les métatarsiens trapus, étalés, écourtés (?), apparemment tournés vers l'extérieur (à l'observation du dandinement spécial de cette bête), peuvent mesurer : I (60 mm ??), II, 90 ; III, 105 ; IV, 80 ; V = ?. Projection du doigt III en avant du bout des doigts latéraux, 47 mm. Largeur du pied entre l'extrémité des doigts latéraux: varie entre 145 et 160 mm. Divarication totale II-IV, 45° (II-III, 18° ; III-IV, 27°). Les coussinets de phalanges sont assez bien marqués par des plis cutanés simples ou doubles (doigts III et II). L'arrière du pied se surélève au-dessus du sol, "à la marche". Le "talon" se réduit aux 2 marques symétriques des articulations proximales II et IV. L'hallux n'apparaît pas. A l'extrémité des deux doigts rectilignes II et III, les ongles puissants s'orientent vers le côté interne. Le doigt IV frappe par sa rectitude.

II. MANUS - La main ne s'abaisse nulle part au sol, sur nos pistes.

III. PISTE - L'enjambée varie de 1,10 à 1,20 m (Pas = 0,55 à 0,60 m), Ped. angulatio, de 10° à 0°. Ecartement, 0,10 m au plus : la démarche se fait à pas relativement courts et avec un dandinement très modéré. - Dans un cas (Piste AI2), la digitigradie se confine aux 2 doigts III et IV bien enfoncés, le IIe planant au-dessus du sol à la marche: ce doigt paraît se caractériser par une mobilité non seulement dans le plan horizontal, mais aussi dans le plan vertical (extenseur puissant?).

(e) Plésiotype : inconnu.

(f) Derivatio nominis et discussion : Nommé du fait de sa digitigradie très particulière, les 3 doigts reposant au sol depuis les 3 articulations proximales. Cet animal paraît directement dans la ligne des Gryponychidés, mais plus petit qu'Aetonyx.

Des recherches suivies permettraient peut-être de retrouver son squelette. L'anatomie du pied le rapprocherait pas mal (dimension comprise) de Massospondylus harriesi, spécimen N° 5135 du S. African Museum (voir aussi Houghton 1924, p. 384 à 40). Mais M. harriesi, Thécodontosauridé classique, a les phalanges et les métatarsiens plus allongés et bien vraisemblablement plus resserrés que chez notre animal (voir squelette monté du Musée de Capetown).

Ce probable Gryponychidé mineur, carnivore d'allure, apparaît phylogénétiquement dans la ligne de Seakatrisauropus unguiferus de la zone A/3 (Fig. 21) ou même de Senqutrisauropus priscus de l'extrême base du Stormberg (zone A, Fig. 4).

E - LES PETITS TRIDACTYLES "AVIENS" DE MOKANAMETSONG :

LES CARNAVIENS ET LES LACUNAVIENS.

Face à la faune type "Ile de Moyeni" que nous avons retrouvée ici (faune composée des tridactyles "coureurs" de haute stature à doigt médian évolué, projeté vers l'avant, ou à grand pied plus archaïque d'une part, avec de l'autre ce modeste Limnavien palmé à queue traînante), l'Ecosystème de la "mare-abreuvoir" de Mokanametsong se complète par l'apparition de ces bipèdes trapus à l'allure moins paisible, si l'on en juge au triple aspect de la démarche, des griffes et des muscles : les formes Aetonychopus sur lesquelles nous venons de jeter un regard, en sont un exemple.

Mais il y a plus. A côté de ces derniers "marcheurs griffus" paraissent, comme les doublant timidement d'abord ("Phase I"), puis prenant leur place de façon envahissante à la "Phase II", une multitude de petits animaux coureurs griffus aussi, mais aux autres aptitudes étranges.

La "mare-abreuvoir" nous montre ainsi un emboîtement écologique d'une nature plus complexe que celui de Moyeni. Ces tridactyles "aviens", de fort petite taille, peuvent se répartir en deux nouvelles sociétés restant apparemment liées l'une à l'autre au sein de l'habitat, spécialement lors de cette "Phase II" :

- d'un côté de modestes animaux bipèdes, qui n'atteignent pas en dimension les plus humbles des Limnaviens de l'île voisine de Moyeni : tel est le groupe nouveau et assez passionnant des "Carnaviens";
- à leur côté, "sautillants", des bipèdes plus minuscules, qui paraissent être restés dans la ligne des très insignifiants "Lacunaviens" du Stormberg inférieur (voir P. Ellenberger 1972, p. 81-84 et p. 98-101).

---

LES CARNAVIENS.

Nous abordons d'abord les Carnaviens, les plus "corpulents" de ces très petits tridactyles.

Ce groupe se définit par rapport à l'autre par ses aptitudes de coureur, ses doigts robustes de grimpeur (souples et mobiles latéralement à la fois), le déploiement de la palmure, et la structure extrêmement spéciale de son membre avant (voir au genre-type et à l'espèce-type).

---

Genre Masitisisauropus nov. gen.

Nom du genre. Le genre Masitisisauropus apparaît de façon caractéristique, avec une spéciation déjà nette lors de la zone B/1, sur la dalle de Mokanametsong, à 1,5 Km de Masitisi (Lesotho), dans la vallée du même nom. D'où l'appellation générique. Cette dalle paraît la continuation stratigraphique, ininterrompue nous l'avons dit, de celle de Moyeni.

Diagnose générique. A la suite de l'espèce-type, les diverses formes que nous rattachons à ce premier genre nouveau, inédit, apparaissent liées génériquement entre elles par 10

caractères essentiels :

- ces bipèdes sont de dimension tous très mineurs :
- à la course l'animal, sans palmure visible au pied, arrive à se montrer foncièrement digitigrade ;
- au ralentissement relatif, les 3 fortes griffes divergentes, ornant les doigts II-III-IV, deviennent perceptibles au sol, sous toute leur longueur ;
- à la marche normale sur sol meuble, les pulpes digitales assez étroites révèlent des phalanges musclées, séparées par des plis de flexion transversaux, plis doublés voire triples, montrant une grande mobilité des doigts dans tous les sens ;
- au ralentissement poussé, les 3 doigts viennent à s'écarter dans une divarication considérable ; une vaste palmure plane, en forme de triangle sub-équilatéral, vient alors se plaquer au sol, l'une des pointes à l'arrière ;
- lors d'un cheminement lent, les articulations digito-métatarsiennes II et IV viennent s'imprimer symétriquement au sol à l'arrière du pied, la IIe plus marquée (comme chez les Carnosauriens) ;
- le faisceau métatarsien, distalement assez lâche "lâche" (comme chez les Carnosauriens), autorise de ce fait l'appui fréquent au sol de la IIIe articulation digito-métatarsienne, peu à l'avant des deux autres ;
- l'hallux n'effleure que rarement le sol, bien vers l'intérieur, réduit (comme chez les Carnosauriens) ;
- les doigts se voient tapissés en-dessous de fines "écailles", souvent à apparence de "scutelles" ; cette formation cutanée évoque de près pour l'ensemble ce que l'on voit chez maint Oiseau percheur, ou Oiseaux nageurs actuels (cf. les Anati-dés) ;
- enfin le membre avant, très spécial, distingue notre groupe de tous les autres animaux du Stormberg, et sera décrit en détail plus bas. Les 4 doigts, rectilignes, très nettement divergents, ne reposent au sol que rarement, dans une métacarpograde presque intégrale. Ces doigts I, II, IV, et plus encore III, de la main se relèvent distalement sous un angle très fort vers le ciel. A leur périphérie, s'observent proximalelement des structures striées finement, parallèles à chacun d'eux (Pour l'ensemble de cette conformation voir les photos et documents, et l'espèce-type).

---

Masitisisauropus palmipes nov. sp. (Type 68A; Pl. N, O; XXV à XXVII).

Hypodigme (Syntypes) : Dalle de grès rosé de Mokbanametsong (hyporelief). et argile rouge (épirelief).

L'hypodigme y comprend 10 pistes complètes identiques, assez bien définies; soit 3 pour la "Phase I", et 7 pour la "Phase II" (épirelief) ; plus des empreintes isolées, en association avec la faune précitée de la "mare-abreuvoir".

(a) Diagnose brève :

- M. palmipes, espèce-type du genre, est aussi la plus forte ;
- l'abduction des doigts, moyenne, peut devenir considérable (doigt II et IV mobiles) ;
- la palmure s'étend alors transversalement en triangle équilatéral ;

- les décorations cutanées sous-digitales sont en forme de scutelles ;
- les phalanges sont latéralement bien lobées (faibles seuils) ;
- les griffes sont aiguës et très divergentes ;
- la "main" s'observe mieux, dans sa spécificité.

(b) Démarche et mode de vie :

I. "Phase I" - C'est à la "Phase I" (dalle gréseuse claire) que l'on peut mieux observer les évolutions d'ensemble de ce petit animal :

- la Piste P1 nous montre sa pénétration dans la "flaque", par l'Ouest pratiquement au point où un gros "vautrement" a estompé ultérieurement 2 de ses pas. Avec son petit dandinement, elle descend à bons pas (28 cm). Au 5e ou 6e pas, elle oblique de 10° vers sa gauche. Entre le 10e et le 12e pas, elle a ralenti (pas de 26 ou 25 cm). Elle continue dans une direction strictement rectiligne, en reprenant de l'allure (pas de 28 cm) du 13e au 17e pas visible (et sans doute au delà), cap Est ...
- la piste P3 nous fait assister à une traversée, digitigrade, de la flaque, en provenance du Sud-Ouest ; lors d'un de ses derniers pas, elle semble obliquer vers le Nord pour sortir de la flaque, au bord jalonné par la piste à queue traînante (Moyenisauropus levicauda).
- la piste Q agit un peu de même, mais sort de la flaque en direction Nord-Ouest (piste incomplète).

II. "Phase II" - Lors de la "Phase II", les pistes en épirelief nous donnent un nombre d'informations beaucoup plus grand sur les fins détails accompagnant les empreintes. Les pistes n'ont pu être suivies ici que plus brièvement ; elles sont absentes du "lieu IV", mais deviennent bientôt très abondantes aux "lieu II" et "III". Elles cheminent presque toutes Est-Ouest ;

- les pistes AJ et AK1 ("Déploiement de la palmure du pied").

Au "lieu II", la piste AJ (4 ou 5 pas) nous montre un ralentissement de l'animal (dont les pas ont passé de 33 à 28 cm), avec le déploiement de la palmure triangulaire. - La piste AK1 (6 pas) nous montre d'abord les griffes bien acérées, au bout des doigts resserrés, fortement enfoncés (pas de 32 cm), la palmure tout à fait repliée ; mais au ralentissement (pas de 30, puis de 28 cm), les doigts II-III-IV se desserrent avec l'apparition de la grande palmure triangulaire à la pointe à l'arrière, et le chétif "hallux" (?) se tournant vers le bord interne (6e pas). On distingue au 5e pas (gauche), les plis concentriques de la palmure entre les doigts III et IV, palmure qui est en train de se tendre largement. Simultanément s'aperçoit juste à l'avant du pied (même pas), une fugitive empreinte qui paraît celle de la "main" (gauche), en carpo-gradie, avec le fort enfoncement proximal du basipode à la verticale. Vers l'avant: le faible éventail remontant des métacarpiens I, II et III ou IV. Une "structure" escorte parallèlement le doigt II, du côté interne. Nous retrouverons ces détails sur certaines pistes. Des marques de queue élargie, non filiforme, accompagnent ces pistes (ainsi que AM).

- les pistes AK3, AK4, AK5, AK6 ("Vision anatomique et physiologique de la palmure du pied ; sécrétions cutanées des doigts ; flexures des doigts ; griffes").

Au "lieu III" de la mare de Mokbanametsong, soit au Nord de la 1ère flaque, colmatée d'argile, les traces, en épirelief profond, nous révèlent de nombreux détails anatomiques complémentaires touchant la structure du pied, du côté myologique, cutané, etc. L'on bénéficie ici en fait de moulages naturels complets, le doigt s'étant enfoncé fidèlement dans

toute son épaisseur au sein d'une argile plastique exactement au point désiré. L'éporelief, fait de sable rouge silicifié très fin, nous fournit ainsi une réplique vivante de ce qu'était originellement le pied, vu par-dessous.

- . ("Ecailles" latérales). On peut voir ainsi et mesurer les fines "écailles", latérales au doigt III, au long de l'insertion de la palmure (Piste AK4-AK6).
  - . (Limite distale de la palmure entre les doigts III et II). Entre les IIIe et IIe doigts la palmure est bordée, distalement, par une frange un peu réticulée ou "écaillée" d'allure : sur quelques 25 mm de long cette fine bordure, de 2 mm de large environ, se compose d'une rangée de petits éléments parallèles (de 0,8 à 1 mm d'ampleur chacun). La bordure de la palmure d'un Canard actuel présente un aspect très analogue en dimension et disposition (Piste AK4-AK6, voir aussi AK3).
  - . (Limite distale et replis de la palmure entre les doigts III et IV). Entre les doigts III et IV, distalement la palmure est bordée, vers son insertion au doigt médian notamment, d'une frange unie de quelques 2 mm, non ourlée de petits éléments réticulés tels que nous les avons vus dans la partie symétrique de la palmure (Piste AK4-AK6). Il faut noter de ce côté-ci 1 ou 2 replis secondaires, "glabres", du côté proximal, c'est-à-dire vers le point de divergence de ces deux doigts (Piste AK3).
  - . (Ecailles à l'ensemble "scutellé" ou "réticulé", sous les doigts). Le revêtement cutané est visible, dans plusieurs pistes. — On voit des éléments "réticulés" plus ou moins ovales et alignés (de 1 à 2 mm) vers l'origine proximale du doigt IV, mais beaucoup plus fins distalement (Piste AK3). — Les doigts II, et surtout III, sont garnis pratiquement sur toute leur longueur de fines sécrétions cutanées genre "scutelles" pour l'aspect d'ensemble. Ces sortes de sécrétions (écailleuses? kératinées?) s'allongent transversalement sous les doigts (en barreaux d'échelles de 0,7 à 0,8 mm de largeur chaque, — AK3), mais paraissent compartimentées selon des axes longitudinaux (de 3 mm d'écart, pour le doigt III proximement, — AK6). De telles sortes de "scutelles", peut être plus cornées qu'écailleuses (?), se retrouvent en fait chez maints Oiseaux (voir en particulier le dessous du doigt médian du Canard et ses alignements transversaux).
  - . (Flexures des doigts). Les plis de flexure des doigts peuvent être analysés sur les empreintes AK4-AK6, AK3, AK5, etc. Le doigt médian III se ploie à la verticale ; mais aussi vers l'extérieur ou l'intérieur.
  - . (Nature des griffes). Les griffes se manifestent au mieux sur les pas AK3-AK5, en complément aux pistes AK1, etc.
- les pistes AK5, AK6, AK6 bis ("Le couple pes-manus et la nature étrange du membre avant").
- C'est toujours au "lieu III" de la mare de Mokanametsong, que l'on découvre deux, ou peut-être même trois empreintes du membre avant, sous la forme de deux couples et d'une "main" isolée.
- . (L'empreinte de la main droite sur le couple AK6). L'empreinte de la "main" sur ce couple, dont le pied a déjà été décrit plus haut, bien enfoncé dans l'argile plastique, se révèle à son tour avec une égale netteté, mais présente une nature foncièrement complémentaire de celle du pied.

La piste, qui comprenait aussi probablement la trace AK4, montre la main droite, venant s'appliquer au sol juste à l'avant du point que va toucher le pied au sol ; la griffe médiane III du pied (pied gauche pour l' hyporelief) vient se projeter sur la marque laissée, un instant avant, par le pollex (main droite pour l' hyporelief). Le pollex, fin, rectiligne, allongé se tend de ce côté interne, jusqu'à dépasser en fait latéralement l'axe du pied gauche.

L'empreinte globale de la main (Piste AK6) frappe d'emblée par son caractère fort spécial, dont nous reprendrons la description plus bas :

- 1) - elle repose sur le basipode (poignet), et à peine sur les métacarpiens, "en catastrophe" pourrait-on décrire (voir les vues stéréoscopiques) ;
- 2) - à l'avant, un talus d'écrasement étoilé a été compressé jusqu'au-dessus du sol, et a épousé les modelés du dessous des doigts et des structures qui les accompagnent latéralement, révélant la nature étrange du membre avant ;
- 3) - les doigts I, et davantage le IIe et le IVe, et plus encore le IIIe opèrent une curieuse remontée distale au-dessus du sol plastique. Leurs extrémités distales sembleraient, planant en l'air, ne "pouvoir" toucher le limon ;
- 4) - l'angle d'élévation des doigts au-dessus du sol (gradient) peut être scruté depuis la plage articulaire carpienne en direction des articulations digito-métacarpiennes. - Pour les métacarpiens extrêmes I et IV, cet angle est d'abord fort léger (proximalement), soit autour de  $10^\circ$  ; puis on remarque distalement, à 20 ou 25 mm du point de divergence, une "montée en plan incliné" (suivie d'une vraie marche d'escalier de 1,5 à 2 mm). - Les doigts I et IV eux-mêmes, peu enfoncés proximale-ment (le pollex, I, y est bordé de deux faibles talus de re- jet), se surélèvent, pour esquisser au sol une marque en forme de croissant très ouvert: de part et d'autre du basipode, les pointes disparaissent vers l'air. - Les doigts intermédiaires II et III prennent leur point articulaire sur le carpe, dans un plan moins ventral que les deux précédents, et on les voit s'élever de plus en l'air, distalement, selon un "gradient plus fort" encore. Soit: doigt II,  $12^\circ$  pour la partie métacarpienne, et, après un petit repli de la peau,  $20^\circ$  environ pour la lère phalange. Doigt III (élévation plus nette encore),  $20^\circ$  pour le métacarpien, avec quelques  $30^\circ$  pour la lère phalange qui pointe obliquement vers le ciel ;
- 5) - ces doigts fins (diamètre du Ier ou du IIe, 5 mm environ) se montrent rectilignes et seule la "marche d'escalier" ou un simple épaissement local (plis de la peau) signalent à l'observateur l'emplacement de l'articulation digito-métacarpienne ;
- 6) - les doigts II, III et IV, en quittant le sol, se font accompagner de part et d'autre de leur axe, et dans la continuation de cet axe, de bandes aux fines stries parallèles millimétriques ou infra-millimétriques (de 0,7 à 1,0 mm d'intervalle), disposées à peu près perpendiculairement à elles, dans les parties où leur image s'est fossilisée.
- 7) - les bandes elles-mêmes peuvent atteindre, dans leur largeur, 1,5 à 1,7 cm ; elles témoignent d'une résistance plus grande que celle des doigts à l'enfoncement dans le sol. On peut en

juger par les chiffres. Celle du IIe doigt, visible sur 2,2 cm de longueur, forme de véritables plans inclinés, au gradient moyen de 25° côté interne, et jusqu'à 30° côté externe du doigt. Celle du IIIe doigt, qui ne peut être scrutée que sur 1,2 cm de longueur, ne paraît perceptible que sur l'axe du doigt lui-même, et doit avoir un gradient supérieur latéralement, soit plus de 30°, avec un possible placage distal au sol (voir le IVe doigt). Le IVe doigt à son tour a de la sorte ses bandes accompagnatrices relevées — (dès le niveau de la 1ère phalange elles paraissent plaquées au sol vers le bord externe comme vers le bord interne du doigt où il y a comme une rupture). Pour tout cela voir les stéréo-photographies ;

- 8) - le pollex, ou doigt I, n'est pas accompagné des mêmes phénomènes. Mais sur son bord externe, c'est-à-dire vers l'avant dans le sens de la marche de l'animal, on aperçoit, plaquée sur le sol fin et lisse de l'argile plastique originel (voir la réplique de l'épirelief), une structure énigmatique qui évoquerait d'assez près un hypoptile (à double rachis donc), si nous étions en d'autres temps (?) (voir les photos). Cette double bande d'une largeur de 2,2 à 2,5 cm au total s'aperçoit sur un peu plus de 3 cm puis devient douteuse distalement. Elle porte des stries obliques nettement visibles sur le côté interne de son "vexillum" (?) ; ce dernier donne l'impression d'avoir eu tout son bord le plus interne, jusqu'au liseré terminal, soulevé par la pression de l'argile, en même temps que s'enfonçait le doigt latéral II et ses "structures" ("rachis"?) (v. Mayaud in Grassé 1950, Vol. 15, p. 19, etc, pour comparaison).
- 9) - pour les autres données de cette "main" du couple AK6, se reporter aux autres empreintes, et à la discussion plus bas (Ve métacarpien (?) ou début d'une autre "bande à stries" ?).

. (L'empreinte isolée de la piste AK6 bis : main gauche). Cette assez jolie empreinte de "main" - probablement de la même piste que AK6, "lieu III" - montre quelques détails fins, dans les bandes accompagnatrices des doigts :

- 1) - l'appui s'est fait moins exclusivement sur le "poignet" ; les doigts s'allongent, fins, rectilignes (diamètre 6-7 mm), sur une certaine longueur qui peut atteindre : I, 30 cm ; II, 35 cm ; et IV, 27 cm ;
- 2) - on discerne mieux les articulations digito-métacarpiennes, spécialement II et IV, marquées par des seuils, et des petits plis de la peau. On distingue fort bien l'articulation entre la 1ère et la 2e phalange de II, articulation dont les petits plis bilatéraux asymétriques montrent une apparente flexibilité (de ce doigt) vers l'intérieur, c'est-à-dire vers le pouce. On aperçoit des "plis" complexes sous l'articulation avec le basipode ;
- 3) - les doigts IV et II, ce dernier assez filiforme comme pour l'empreinte AK6, forment dans leur divarication un vaste "U" au milieu duquel, comme pour AK6, le doigt III s'éclipse dans sa montée plus verticale vers "l'air" ;
- 4) - les doigts II, IV, III se montrent escortés, à la manière de l'empreinte AK6, de bandes composées de petites stries ou

points alignés parallèlement, en général par-dessous les doigts, mais probablement surtout au-dessus, dans un plan les surmontant (voir surtout le IIe doigt en stéréo-photographie). - Le doigt II montre une telle "structure", de part et d'autre de son axe, dans un plan pratiquement de surface (et non enfoncé dans l'argile plastique comme l'a été le doigt): ses dépôts proximaux de bandes sont visibles, côté interne du doigt sur 2 cm de long (et 6 à 7 mm de large), côté externe du doigt sur 0,8 cm de long (et 7 mm de large); - le doigt est filiforme; la largeur totale de ses bandes accompagnatrices parallèles avoisine 30 mm. Le doigt IV les fait voir, de part et d'autre (sur une largeur totale de 18 mm): 2 cm de longueur visible. Le doigt III semble avoir plané, comme pour AK6, dans un plan plus dorsal que les autres doigts et se faire accompagner d'une semblable bande, du même ordre (perceptible sur 7 mm de largeur); elle se perd dès après 1,5 cm ;

5) - à l'arrière du IVe doigt, côté externe des métapodes et du bras, se devinent quelques éléments supplémentaires dont l'étude et l'interprétation seraient moins hasardeuses si l'on disposait d'autres pistes (Ve métacarpien ? Autres bandes à stries) ;

6) - le doigt I diverge vers l'intérieur avec force. On l'aperçoit bordé, côté interne, d'une "bande" de 9 à 10 mm de large. Cette bande à la divergence plus grande que celle du doigt, regarde un peu vers l'arrière ; partant pratiquement de sous l'origine commune des doigts I et II, elle "s'élève rapidement vers l'air", dans un gradient de 10° à 20° (5 petits alignements visibles faits de petites stries perpendiculaires à l'axe). Vers le côté plus interne encore, paraît un faisceau de 6 petits filaments à peu près parallèles, de 6 mm de long, qu'il y aurait quelque imprudence en notre Trias à comparer à des "filoplumes". Cette délicate zone métapodienne avait été, on le sait, oblitérée par le bout du IIIe doigt du pied, dans l'empreinte de la "main droite" AK6, analysée plus haut.

• (L'empreinte douteuse d'une autre "main gauche" sur le "couple" AK5). Sur cet autre échantillon, fragment d'une piste exactement du même lieu, on pourrait avoir une "main gauche" se plaquant, côté interne de la voie, juste derrière le point que va occuper le pied (pied droit AK5 décrit plus haut). Deux des éventuels doigts de cette main, II et IV, se montrent accompagnés de structures en "bandes" (II) ou stries (IV) (?) fort incomplètes ; le "couple" est d'une conservation insuffisante.

On retrouvera un couple pes-manus du même ordre, bien net, avec l'espace très petite des Drakensberg Lavas, Ralikhomopus aviator (zone C/3).

(c) Tableau synoptique et récapitulatif des 10 pistes de Masitisauropus palmipes de la "mare-abreuvoir" de Mokanametsong.

Piste	Nb. de pas	$\frac{1}{2}$ enjambée (cm) + direction	Pes L (cm)	Pes l (cm)	Pace ang	Ped ang	Ecart* (cm)	Remarques
- <u>"Phase I"</u> .								
P1	(17)	28-25-28 W-E	9+	8	160°	10°	3-4	(un peu zig-zaguant, ralentit, reprend. -digitigrade. " (Suite P. 91)
P3	(7)	18,5-20 SW-N	9+	7	160°	10° env.	5 env.	
Q	(7)	18-23 S-NW	9+	8	160°	10° env.	5 env.	
- Les pas <u>R</u> et <u>P2</u> (9x8) montrent deux traversées Sud-Nord, effacées.								

(Suite de la p. 90)

- "Phase II" ("Lieu II").									
AJ	4-5	33-28	E-W	10,5	8,5	152°	14°	7,5	ralentit (palmure)
AK1	6	32-28	E-W	10-10,5	8,7	170°	5°	3,5	griffu, puis palmé,
AL	2	31	E-W	11,2	(8,0)	(faible)	(faible)	(faible)	griffes aiguës,
AM	4	37-32-37	E-W	11,0	7,5-8	164°	8°	5,5	en digit <sub>5</sub> , mét. III
AN	2	41	NW-SE	10,5	8,5+	-	-	-	palmure.
AO	3-4	39	E-W	10,5	8,5	150°	15°	9 env.	non palmé.
AP	(3)	43?	E-W	10,5	8,0	(168°)	6° env.	4,5	palmure.

TOTAL : 10 pistes (56 pas env.).

Il y a lieu d'ajouter à cette deuxième liste un certain nombre de pas isolés, malencontreusement disloqués lors du dégagement de la Dalle de la "Phase I". - Ces pas, qui proviennent tous du "Lieu III", à l'Ouest du "Lieu II", ont été trouvés in situ dans le prolongement direct des Pistes AJ à AP. - Ils en représentent la continuation parfois très directe :

AK2 (10,0 x 7,5+) ; AK3 à AK6 décrites plus haut (mensurations : AK3, 9,5x7,3 ; AK4-AK6 et AK6 bis, 9,0 x7,0 à 7,5, avec mains ; AK5, 10,0 x 7,8) ; AK7 9,0? x 7,0 (enfonce ment distal des métatarsiens II et IV) ; AK8 (comme AK6).

(d) Diagnose détaillée : Cet animal garde bien des mystères on le voit ! Nous en donnons, au mieux ici, les mensurations spécifiques établies d'après les nombreuses traces.

I. PES - Longueur mesurable au sol du pied, de 100 à 110 mm avec les griffes. Du doigt I, 40 ? (AK1, AJ) ; de II, 67 ; de III, 80 env. ; de IV, 70 ; de V (ne paraît jamais).

- Sur le squelette du pied (rebâti d'après les informations synthétiques de l'empreinte), on peut les estimer en valeur absolue à : I, (40?) ; II, 60 ; III, 85 ; IV, 65 ; V, néant ? - A en juger par leurs marques distales bien étalées au sol, les métatarsiens paraissent moins resserrés (et peut-être moins longs) que ceux des Moyenisauropodidés de même dimension, et on pourrait poser pour leurs longueurs : I, 55 ; II, 80 ; III, 90 ; IV, 75 ; V, (30 ??) - chiffres donnés sous toutes réserves. - Le métatarsien III paraît plus arqué vers le sol distalement que les 2 autres II et IV : un pied voûté fournirait normalement une certaine élasticité pour le saut

- Les doigts sont très griffus, bien plus en muscles, en importants lobes dissymétriques, qu'en os. La projection du doigt III, en avant du bout des doigts latéraux II et IV, est de 38 mm quand les griffes se resserrent et s'accroît à 42 mm quand elles se desserrent, et que la palme se déploie (respectivement: variété pugnax, et variété planus).

- La largeur du pied entre l'extrémité des doigts latéraux II et IV varie considérablement de 70 mm (v. pugnax) à 95 mm (v. planus). La divarication des doigts change spectaculairement, passant rapidement de pugnax: II-IV, 48° à 54° (II-III, 24° ; III-IV, 30°), à planus: II-IV, 73° (II-III, 37° ; III-IV, 36°). Le doigt IV est mobile, le doigt II l'est plus de 2

fois plus.

- Les coussinets phalangiens sont exceptionnellement bien marqués lors de la phase de marche pugnax ; les plis inter-phalangiens montrent alors (AK3, AK4, etc) que les doigts peuvent se ployer ou se fléchir de façons diverses. L'ornementation du dessous des pulpes digitales (phanères cornés alignés, en forme de "scutelles") montre une forte adhérence du pied, permettant à notre animal sinon de se percher, au moins de grimper. Ce pied serait comparable, en Anatomie Comparée, à plusieurs formes modernes (Le pied des Linnaviens, dont Moyenisauropus, animal limnique de comportement, s'avère complètement différent avec ses fines "granulations", à peine réticulées, et qui ne devaient pas lui permettre un tel mode de vie, ni les adhérences aux pentes de nos Carnaviens).
- L'arrière du pied, aux empreintes articulaires digito-métatarsiennes étalées symétriquement lors du passage de la digitigradie au stade pugnax, se trouve souvent prolongé, lorsque la palmure immense se déploie (var. planus) par une sorte de talon triangulaire typique. Mais jamais on n'aperçoit d'accroupissement sur le faisceau des métatarsiens, ou long talon, comme chez Moyenisauropus (voir pourtant une possible traînée ou marque longitudinale à l'arrière du pied: Piste AK1, deux fois, et AJ). On peut voir, dans l'espace, la forme à peu près authentique des griffes, plus ou moins allongées, divergentes ou recourbées vers le sol, sur plusieurs des pistes de la "Phase II". Aucun bipède tridactyle du Stormberg ne nous montre une pareille mobilité des éléments du pied.

II. MANUS - La "main" semble n'apparaître que rarement au sol. Nous en avons décrit des éléments et montré le caractère spécial. Il est difficile pour le moment d'en savoir plus.

- En résumé nous dirons qu'elle apparaît tétradactyle fonctionnellement. Les doigts sont très divergents, très fins, rectilignes, allongés à en juger aux métacarpiens et aux lères phalanges visibles. Une reconstitution de cet autopode sera tentée ailleurs (voir les Figures). - Si les plumes n'existaient pas au Trias, il y avait au moins, entourant cette main, des structures interdisant son enfoncement distal au sol, et qui paraissent d'un réel intérêt. Toutes les hypothèses sont permises. Il faut certainement écarter l'idée d'une palmure de type souple, comme celle que l'on voit si bien à la patte de derrière. Il faut au moins autant écarter l'hypothèse d'une structure de type lobulé plus ou moins rigide à la manière du pied de la grèbe actuelle. Il paraît en effet certain que les éléments empêchent la "main" de s'enfoncer au sol sont ici allongés, et indépendants les uns par rapport aux autres, tout à l'entour des doigts.
- Longueur visible de la "main", de la plage carpienne à l'extrémité distale du long doigt II qui pointe vers l'avant, 60 mm. Longueur mesurable des doigts depuis le niveau du carpe : I, 35 mm ; II, 45 mm ; III, (20 mm + : plane en l'air distalement) ; IV (visible sur 25 mm).
- Sur une reconstitution du squelette de la main, il faudrait figurer des os phalangiens extrêmement minces, rectilignes. Une partie importante de la main tendant à être visible au travers d'une comparaison ou superposition de nos deux échantillons principaux (AK6 et AK6 bis), l'on peut approcher ainsi avec un certain détail les doigts I et II en leur entier, mais les doigts III et IV partiellement seulement (métapode et phalange proximale). - La comparaison des longueurs des 4 métacarpiens entr'eux paraîtrait montrer leur réduction croissante en allant du Ier au IVe. Les doigts obéissent peut-être à des règles de réduction du même ordre. L'on pourrait avoir alors une formule phalangienne de type 1-2-3-2-0.
- Quelles seraient les mensurations absolues sur la découverte d'une véritable squelette du membre avant de cet animal ? - Posons de façon "approchée" : métacarpiens I, 17 mm ; II, 23 ; III, 20 ; IV, 14 ; V (7 ?) ;

- doigts, I, 20 ; II, 30 ; III, (28?) ; IV, (20 ?). Si ces doigts sont munis d'ongles effilés, comme une comparaison anatomique avec le pied le laisserait prévoir, l'ensemble de ces doigts, du basipode à l'extrémité distale, mesurerait dans ces conditions et sous toutes réserves : I, 52 mm ; II, 67 mm ; III, 57 mm (?) ; IV, 43 mm (?) ; V (phalange résiduelle improbable). Seuls les 2 premiers de ces chiffres sont à peu près précis.
- Projection du doigt III en avant des autres, II et IV. Il n'est pas question ici de projection mais de gradient, de surélévation dans un plan supérieur. - Le doigt II, aux 2 longues phalanges, paraît en fait le plus projeté vers l'avant. - Les doigts filiformes ne paraissent pas mesurer en diamètre, nous l'avons dit, plus de 5 à 6 mm. Divarication totale I-IV, 118° (I-II, 58° ; II-III, 36° ; III-IV, 24°).
  - L'orientation de la main tournée vers l'extérieur (AK6) et son étonnante entaxonomie sont un fait à signaler : la prédominance des doigts I et II est telle que les autres doigts en sont comme déportés vers l'extérieur si ce n'est l'arrière. En même temps, l'on remarque le curieux enfoncement proximal du basipode, paraissant montrer une direction à peu près perpendiculaire du zeugopode (bras) par rapport à l'autopode (plan digito-métacarpien). Voir les stéréo-photographies (Planche XXVI s.). Il semble que l'on ait là quelques traits annonciateurs des Oiseaux, tels encore que le Hoatzin d'aujourd'hui (v. Berlioz, in Grassé 1950, TXV, p. 918 ss; Fig. 438 ; - voir aussi p. 49 ss, etc, pour la structure des membres avant chez de jeunes Oisillons). Il faut d'autre part remarquer combien le membre avant d'un Archéornithe, tel qu'Archaeornis, donnerait une empreinte similaire au sol, si les plumes n'empêchaient pas totalement cet autopode avant (la "main") de s'y appuyer, à tout le moins sur l'articulation carpienne (v. Portmann, in Grassé *id.* Fig. 53, p. 81). L'on peut remarquer que, chez cet animal aussi, le zeugopode aboutit avec un angle de 90° environ sur le plan des métacarpiens, eux-mêmes fins, tournés, avec les doigts, vers l'extérieur (même référence).
  - Les bandes à petites stries sont d'une interprétation difficile. Leur gradient même pose un problème passionnant. L'animal, ou ses ancêtres, s'en servait-il primitivement pour s'aider à la nage, comme l'Hoatzin le fait encore aujourd'hui de ses bras alternés, qui lui servent à grimper aux arbres (voir aussi : La Faune 1973, Vol. 8, p. 125-130) ? Servaient-elles d'abord de flotteurs dans l'eau avant de servir de flotteurs dans l'air, à la chute, à la course ? On trouvera ailleurs une discussion sur ce sujet. Il est certain que notre animal aux pattes arrière réellement polyvalentes, devait se servir de ses membres avant de façon également un peu variée : il serait bien étonnant de supposer le contraire. - Mais que sont ces bandes ? Tout ce que l'on peut dire ici c'est que, larges de quelques 7 à 20 mm, et de longueur inconnue, elles se situent : sur le doigt I ; entre les doigts II, III, IV, un peu dessous, mais davantage apparemment au-dessus (= dans un plan plus dorsal). Certaines apparaissent diverger nettement vers l'arrière côté externe (voir Fig. P1 N, et les Planches XXV s.). - Si nous étions en d'autres temps, et si nos échantillons d'empreintes de cette partie intéressante du membre avant étaient meilleurs, on pourrait parler de position "primaire" (sur les doigts, et métacarpiens), voire "secondaire" (AK6 bis), pour ces formations, - dont on ne peut deviner l'existence que très 'proximalement', -- au nombre de 9 ou 10. Seul un aileron complètement imprimé sur le sol permettrait de savoir à quoi l'on a à faire (mais peut-on caresser ce rêve, alors que l'animal semblait par essence éviter de l'enfoncer dans la boue !!).

III. PISTE - Nous avons étudié plus haut les pistes reconnues, et vu combien la démarche de ce petit animal apparaît souple.  
Enjambée normale de 0,56 à 0,78 m (Pas : 0,28 ou même 0,18, à 0,39 voire 0,41 m). Ped angul. : 5° à 14°. Ecartement 0,035 à 0,09 m. La petite dé-

marche dandinante, analysée plus haut, nous montre des variations d'allure fréquentes. La piste donne lieu à une vision toute différente, lorsque les doigts s'écartent fortement et que l'animal prend appui sur sa palmure très tendre (variété planus). Autre est la piste lorsque les doigts montrent leur ornementation de "grimpeur". Autre est encore la piste lors des progression digitigrades (AM).

Nous trouverons des marques de queue associées au type voisin Masitisi-sauropezus (queue large, lobée ??). Voir aussi la piste AK1. - Et la piste AR7 de M. angustus, espèce mineure.

(e) Plésiotype : néant (voir les autres espèces).

(f) Derivatio nominis et discussion :

(I). Nom - Nommé de par la palmure triangulaire de la patte arrière, de type spécial: la variété planus définit cet épisode d'étalement. La variété pugnax définit l'épisode de repli de la palmure du pied, avec apparition des ornementations sous-digiales, et des griffes bien marquées au sol ; la variété plumiger pourrait servir à définir, sans réserve d'inventaire ultérieur, l'épisode proche du précédent de la chute du bras au sol avec l'empreinte carpograde ou métacarpograde de caractère exceptionnel que l'on a vue pour le membre antérieur. Une variété volatilis est encore conjecturale !

(II). Nature - Il n'est pas de place ici pour une discussion bien approfondie sur la place de cet animal et de son groupe au sein de la Systématique. Quelques petits os creux rencontrés dans ces niveaux (au Col de Mekaling Ouest par exemple ; voir gisements de Matsepe, et de Pokane) nous laissent sur notre soif.

L'existence même de ce type d'animaux dans les couches du Trias du Stormberg ne va pas sans apporter quelques modifications aux hypothèses classiques sur les formes et la nature du Proavis, tel qu'on a essayé de l'imaginer (v. Piveteau, op. cit. p. 796-804).

(III). Polyphylétisme - Nos recherches ichnologiques nous ont révélé la nette probabilité d'un polyphylétisme des Oiseaux, ou en tout cas des premières tentatives vers un tel "grade". Cette tendance a pu se dessiner, du fait des circonstances écologiques, de plusieurs manières. Sur un plan de simple éthologie, plusieurs groupes, au sein des habitats rétrécis, se sont vus apparemment condamnés à modifier quelque peu leurs moeurs et leur comportement. Beaucoup ont dû se perfectionner à la course terrestre (voire les démarches en sauts), tendance que l'Ichnologie nous révèle fréquente, sinon universelle, au sein des divers Ordres ou Classes, à la fin du Stormberg (voir les Planches, à la fin de notre 1er volume, 1972).

(IV). Le rôle éventuel joué par les rivières ou étangs temporaires : Limnaviens et Lacunaviens - Si certains, dont les plus corpulents des Archosauriens, ont choisi la grande voie, celle de la course, en devenant de mieux en mieux adaptés dans leur bipédie et leur tridactylie des pattes arrière, d'autres ont semblé, au contraire, vouloir tenter leurs adaptations dans une voie bien différente, c'est-à-dire autour de l'eau et des grandes flaques résiduelles, ou des abris surélevés, en notre Stormberg supérieur. Cette adaptation a pu se faire de plusieurs manières, suivant les groupes de "Proto-aviens" considérés :

- les uns en aboutissant à une meilleure nage, avec des palmures des plus diverses (voir Section II) et sans doute de mieux en mieux élaborées. Il s'agit ici des Limnaviens (voir aussi au Stormberg inférieur les types avant-coueurs des Fig. 55-58).

- les autres en se spécialisant ou en conservant la plus grande légèreté possible, avec des petites pattes arrière fines, à pouce devenant opposable, pour le perchage (?). Il s'agit ici donc des Lacunaviens (voir au Stormberg inférieur les types avant-coureurs, soit types 47A, B, C, D, E ; 48 ; 55-57).

Mais les premiers de ces animaux ont été finalement, on peut le juger face à leurs pistes, quelque peu handicapés par leur "corpulence relative"; et les seconds par une apparente trop grande "fragilité des os" (n'oublions pas qu'ils paraissent avoir en plus une longue queue, fine (Piste 47E, etc.).

(V). Le rôle possible des mares périodiquement desséchées dans un environnement aride : les Carnaviens - Chez un troisième type de "Proto-aviens" au contraire, et il s'agit ici de nos Carnaviens, l'adaptation s'est faite concurrentement, on le constate, sur plusieurs fronts, avec une plus grande marge de possibilités :

- *une aptitude à la course*, avec digitigradie, comme chez les Théropodes (l'Ichnologie nous le montre, à la "mare de Mokbanametsong") ;
- *une aptitude à la nage*, avec palmure dépliable à la patte arrière. - Le système perfectionné que l'on entrevoit à la patte avant pouvait peut-être servir à ramer l'air comme l'eau, la nouvelle sécrétion cutanée pouvant aussi servir de "flotteurs" dès le jeune âge (l'Hoatzin utilise ainsi son système téléoptile à peine naissant). Les pattes arrière à grande palmure permettaient à la limite de courir sur l'eau, - comme les grèbes ou mêmes les canards, - le battement des membres avant étant lui-même accélérateur (?) ;
- *une aptitude au perchage enfin*. Les ornements en scutelles de la patte arrière, en effet, portées par trois doigts, mobiles chez nos Carnaviens, leur permettaient sans doute une grimpe selon un certain "gradient"; et le caractère, en même temps rembourré, de ces doigts permettait l'amortissement du poids au saut (on se rappellera la nature probablement voûtée des métatarsiens). - Les longs doigts, qu'il porte au membre avant, évoquent ceux que l'actuel Hoatzin a conservés à ce membre avant, et qui l'aident puissamment dans son escalade des arbrissaux au-dessus des mares, lorsque les plumes ne sont pas encore porteuses (rappelons encore que l'Hoatzin, jeune, à l'usage de se laisser tomber dans l'eau pour y nager et accoster sur ses 4 membres, rive d'où il gravit l'arbre). Les pistes ne nous permettent pas de voir autre chose chez notre Carnavien que de temporaires appuis du membre avant, peut-être pour se relever.

Le régime alimentaire lui-même des Carnaviens, prédateurs ou nécrophages si l'on table sur l'Ichnologie Myologique, devait donner à cet animal un certain avantage sur ses congénères. Si l'autopode arrière est évocateur des Carnosauriens, l'avant montre aussi une entaxonomie (prépondérance des 2 premiers doigts) qui restera une des marques typiques des Carnosauriens au long de leur histoire. Cette double structure n'est pas loin de celle que l'on rencontrera chez les Archéornithes, lesquels ont perdu 2 des doigts externes de la main, alors qu'un seul ici est réduit ou manquant ;

(VI). Pourquoi donc cette évolution vers le "vol" chez les Carnaviens (et plus tard chez les Archéornithes) ? - Il ne faut pas oublier qu'il y avait, à notre époque Triasique, une nette tendance non seulement à la course, mais aussi au vol. Les petits Ptérosauriens, émanés d'Archosauriens plus primitifs, déjà nombreux à voler au Lias, avaient dû prendre leur envol dès le Trias ("Pterosaurs are surely of thecodont descent ... and such types should have been

present by at least the Upper Triassic" - Romer 1956, p. 640 ss). La compétition était donc ouverte.

Alors que ces chétifs animaux apparaissent pentadactyles des pieds comme des mains, et un peu lourds, nos petits Carnaviens, eux, apparaissent très immédiatement proches des Théropodes.

Le caractère polyvalent de ces animaux, et leur souplesse plus grande, a représenté sans doute pour eux, dans ce moment de grande compétition, un avantage sérieux, un réel atout. C'est peut-être en battant de l'"aile" dans l'eau et sur l'eau que s'est formée cette aile, de plus en plus légère et de plus en plus efficiente, voire "aérienne", à partir d'un bras primitivement utilisable à fleur d'eau.

(VII). L'origine Triasique des Oiseaux ("Proavis"?) face aux Thécodontes du même âge. - L'immense diversification des Archosauriens au Trias (Voir P. Ellenberger 1972, Planches et Tableaux Phylogéniques) nous paraît exclure l'hypothèse d'une origine commune de tous ces groupes, en même temps que des Oiseaux, à partir de petits Thécodontes, Pseudosuchiens par exemple, qui auraient vécu au Trias moyen, ou un peu avant.

Nous pensons que les Thécodontes, y compris les Pseudosuchiens et les Euparkéridés, apparaissent plutôt comme des branches tardives, des fins de lignée au Trias moyen et supérieur, que comme des formes ancestrales à tous ces groupes. Ces groupes, qui avaient rempli le monde au Karroo supérieur, apparaissent tellement polymorphes en effet, qu'il est tentant de chercher leurs origines, comme nous l'avons fait par l'Ichnologie, dès le Permien et même dès le Permien ancien (animaux à tendance nettement bipède, voire tridactyle, dès l'Autunien, à Lodève - faune proto-archosaurienne mieux que proto-thécodontoïde à l'étude -).

Il est assez savoureux de voir, à l'inverse, au Trias supérieur, des empreintes assimilables à des Euparkéridés, encore à peine bipèdes, face à tous les autres animaux de la "mare de Mokolametsong", combien plus évolués, et parmi eux les Carnaviens. Nous pensons que les Euparkéridés, peut-être cousins très éloignés des Carnosauriens primitifs, ont gardé jusque très tardivement une non-réduction du Ve doigt, à la manière de plusieurs Saurischiens du Stormberg, et ont de fait suivi une évolution parallèle très distincte, différente de celle des autres groupes, vers la bipédie, avec l'arrivée du Trias supérieur. - Nos "aviens" triasiques, bipèdes stricts et des mieux adaptés, ne sauraient en être issus. Leur origine est, sans doute, antérieure même à celle des Euparkéridés. D'où peuvent donc être émanés ces êtres ?

(VIII). Masitisisauropus du Trias face aux hypothèses classiques sur le "Proavis" (voir Piveteau, ibid, p. 805-811) :

- Masitisisauropus (et les Archéornithes) face à la 1ère hypothèse, celle du "Proavis quadrupède, et arboricole" (hypothèse Marsh 1880 et Pycraft 1910, reprise par Beebe 1915 - Piveteau, op. cit. p. 807-808).
- Sous réserve d'un meilleur inventaire, notre Carnavien du Trias semble exactement dans la voie inverse de celle qui avait été proposée par ces auteurs pour les origines, "Triasiques", des Archéornithes. Il fait preuve d'une stricte bipédie de coureur, acquise de longue date ; et de plus, avant d'avoir des vellétés arboricoles, il est bien davantage adapté à l'eau, d'où la formation de ses longs membres avant.
- L'hypothèse de nos auteurs pourrait par contre expliquer l'origine des petits Rhamphorhynchoidea (Dimorphodon, Dorygnathus, etc, du Lias) au IVe doigt de la main immensément développé, animaux volants aux membres primitifs, avec un patagium au moins antérieur.

- Masitisisauropus (et les Archéornithes) face à l'hypothèse du "Proavis" arboricole, et coureur" (hypothèse Steiner 1917 et Böker, cf. Tucker 1938) ; il faudrait dire "arboricole sauteur". - L'étude de notre Carnavien du Trias cadre très mal avec cette vue de l'esprit : "Un Pseudosuchien arboricole de petite taille, aux caractères synthétiques, offrant quelque peu l'allure d'un Agamidé, chez lequel l'aptitude au saut a déterminé l'allongement du membre postérieur". Le "pouce ... avait déjà effectué un déplacement vers l'intérieur" à cause "des branches cylindriques". Dans cette "forme quadrupède l'adaptation au saut a constitué une prédisposition à la bipédie, et c'est chez cet organisme bipède que la fonction du vol prit naissance" (1) (cf Piveteau, ibid, p. 810-811). - L'hypothèse de nos auteurs pourrait à la rigueur expliquer la naissance, du reste assez archaïque en date (Trias moyen ?), des petits Lacunaviens au pouce bien opposable (?), mais qui n'ont jamais appris à voler, sans doute, au travers des fougères du Molteno (queue filiforme d'apparence glabre ?). Animaux dont les pattes fragiles n'ont pu permettre, selon toute apparence, que des sautilllements sur le sol ou les plantes surbaissées (abri, alimentation, nidification ?).

- Masitisisauropus (et les Archéornithes) face à l'hypothèse "Proavis bipède, et coureur" (Nopcsa 1907) : il s'agit ici d'un "reptile bipède, coureur, qui accroît la rapidité de sa marche en battant l'air de ses bras" (d'ap. Piveteau, op. cit. p. 809). - Face à notre Carnavien du Trias, cette vue paraît plus réaliste. Mais, pas plus que chez les précédents auteurs, Nopcsa n'a pensé à l'eau, et au vaste rôle qu'elle était appelée à jouer.

- Piveteau conclut, avec sagesse : "Il faut attendre la découverte de documents paléontologiques nouveaux pour tenter de retracer d'une façon précise le passage entre le Reptile Pseudosuchien bipède du Trias et l'Oiseau déjà capable de voler du Jurassique supérieur" (p. 811).

Quel qu'il soit - et combien une fouille supplémentaire serait importante ! - notre Masitisisauropus, en même temps que les Carnaviens, (faudrait-il parler déjà d'"Eoornithes" ?), nous paraît en fait déjà bien proche des Archéornithes (la réduction du IVe doigt de la main en moins), et cela quelle que soit la nature de l'éventail qui paraît accompagner sa main.

Ce nouveau "Proavis Triasique, en conclusion, est avant tout coureur et nageur en battant des bras; mais aussi secondairement grimpeur et sauteur. Il n'est pas Pseudosuchien, mais Théropode, donc Saurischien, et guère éloigné des Carnosauriens?

---

Masitisisauropus angustus nov. sp. (Type 68B; Pl. P; XVII; j)

Hypodigme (Syntypes) : Dalle de grès rosé de Mokbanametsong, puis épirelief sur argile rouge.

L'hypodigme y comprend 3 pistes, partiellement complètes et définies (soit 2 sur la dalle de la "Phase I", et 1 en épirelief); plus 3 incomplètes. En association avec la belle aune de lieu.

(a) Diagnose brève :

- M. angustus est sensiblement plus petit que l'espèce-type ;
- l'abduction des doigts, faible, peut devenir moyenne (doigt II mobile) ;
- la palmure s'étend alors en triangle isocèle ;
- les décorations cutanées, sous-digitales, apparaissent plus réticulées ;
- les phalanges sont très lobées, y compris ventralement (forts seuils) ; le médian III se plie différemment que chez l'espèce-type ;
- le membre avant n'est pas connu (recherche en cours).

(b) Démarche et mode de vie : Les deux pistes en hyporelief (S et U) laissent deviner de fugitives traversées transversales de la "flaque", ou de sa lisière, dans une orientation non vue chez M. palmipes: soit cap Nord-Ouest. - Lors de la "Phase II" (boue rouge), l'orientation a changé les bêtes allant d'Est en Ouest (Piste AQ2 du "lieu II", etc). - L'on aperçoit un processus de marche, analogue à celui décrit pour l'espèce-type. Tantôt l'animal avance les 3 doigts desserrés, et la palmure déployée ventralement au point de devenir comme rigide (Pas AQ4), le tout formant comme un triangle, bien plan, et uni. Tantôt au contraire, les 3 doigts venant à se resserrer, la palmure se replie presque intégralement dorso-proximale (Pas AQ5), les doigts se moulant dès lors dans l'argile plastique avec leur anatomie d'ensemble, tant myologique que cutanée.

Proximale les réticules cutanés sont complexes, plus ou moins alignés et de nature infra-millimétrique (AQ4, AQ5). Distalement (lors du repli de la palmure) ils apparaissent supra-millimétriques, à l'extrémité des doigts, surtout le médian III (AQ5). Les lobes paraissent alors considérables, ainsi que les étranglements interphalangiens formant des seuils, barrés de plis cutanés (en creux ou bosses). Ces plis cutanés dessinent, pour le doigt médian, des croissants, témoignant de la flexion très spécifique de ce doigt (id). L'hallux apparaît (dans les pistes AQ1, AR1, etc). - Des marques de queue de nature très spéciale paraissent associées aux pistes AQ1, AR1, AR7 surtout: marques bilobées, obliques, asymétriques, fluctuantes, dont l'écart (15 - 20 cm) peut diminuer (à 10 mm environ). Cette structure est à l'étude.

(c) Tableau récapitulatif des pistes de M. angustus à la "mare-abreuvoir" à Mokbanametsong.

Piste	Nb. de pas	$\frac{1}{2}$ enjambée (cm) + direction	Pes L (cm)	Pes 1 (cm)	Pace ang	Ped ang	Ecart <sup>t</sup> (cm)	Remarques
- " <u>Phase I</u> ".								
S	2	30 SE-NW	9-10	8	(160°?)	(10°?)	(5?)	Traverse mare.
U	2	30 SE-NW	9	7+	(160°)	(10°)	(5)	Parallèle à S.
- " <u>Phase II</u> ".								
AQ2	2	45 E-W	9 env.	6 env.	fort	faible	faible	Oblitéré.

TOTAL : 3 pistes (6 pas env.).

Mais il y a lieu d'ajouter à cette liste, plusieurs pistes incomplètes d'un grand intérêt : AQ1 (9 x 6, aux doigts très effilés ; à la belle palmure se dépliant ; à l'hallux ; à la queue bilobée se resserrant ?) ; AQ3 (9 x 6) , et AQ4 (9 x 6 + : les pulpes digitales ici ne s'enfoncent plus, environnées de la belle palmure étroite tendue fortement en triangle isocèle) ; AQ5 (9 env. x 6, réticulée et à la palmure repliée) ; AR1-AR2 (9 x 5 +) formant peut-être une même piste tournante (pas de 0,48 m?), avec marque de queue oblique (AR1) et les 3 doigts très effilés lors du dépliement de la palmure, l'hallux au sol (AR1) ; AR7 (9 x 6,5, paraissant associé à une marque de queue bilobée temporairement traînée dans le sol sur 22 m de long). Le total des pas observés est de 20 environ.-AR3 fait peut-être partie de ce groupe.

(d) Diagnose détaillée (et mensurations) : Si l'appui du pied à l'arrière se montre typiquement symétrique, la divarication, comme on la vu, n'est jamais forte.

I. PES - Longueur mesurable du pied 90 mm (du doigt I, 15 à 20 mm ; II, 55 ; III 70+ ; IV, 55 ; V = ?.- Une reconstitution de squelette du pied, fondée sur toutes les informations d'une 15e d'empreintes distinctes, donnerait les indications suivantes : I, 35 + ? ; II, 56 ; III, 80 ; IV, 54 ; V, néant. Les extrémités distales des 3 métatarsiens révèlent un faisceau métatarsien nettement moins étalé que chez l'espèce-type, mais l'élongation des doigts lui donnerait une longueur à peu près similaire ? (on pourrait donc poser, en attendant la découverte d'un véritable squelette, des valeurs de l'ordre suivant : métatarsien I, 50 à 52 ; II, 66 ; III, 75 ; IV, 65 ; V = ? - sous réserves).

Suivant la divarication, la largeur du pied entre l'extrémité des doigts latéraux passe de 60 à 70 mm, et la projection de III en avant de leurs griffes de 38 à 40 mm.-Divarication totale II-IV de 42° à 50° (II-III, 20° à 27° ; III-IV, 22° à 23°), et donc modérée : le doigt IV est pratiquement immobile, alors que le doigt II l'est bien davantage. L'hallux de son côté paraît quelque peu mobile. Les coussinets des phalanges sont extrêmement marqués mais s'effacent lors de l'étalement de la palmure, les plis de flexion apparaissant, alors, au mieux. L'appui arrière du pied est typiquement symétrique, ou arrondi proximement.

II. MANUS - La "main" ne paraît pas avoir touché le sol, sur nos différentes pistes.

III. PISTE - Enjambée 0,60 à 0,90 m (Pas = 0,30 à 0,45). Ped ang : 10°?. Ecartement, de 0 à 5 cm : la démarche se fait avec un léger dandinement apparent. Le pied est très légèrement rentrant (Ped orient de 0° à - 5° env.). Les marques de queue présumées sont assez singulières, et contrastent beaucoup avec le caractère filiforme de celles des Limnaviens ou des Lacunaviens.

(e) Plésiotype : Sur la dalle de grès loessoides rouge de Matsepe, M. cf. angustus, variété cursor, se voit au milieu de nombreux petits Proto-mammifères (voir plus bas), - avec un coprolithe éventuel. On a ici, par opposition, une variété procedans (ou "marche calme et posée").

(f) Derivatio nominis et discussion : Nommé de par la forme "étroite" du pied. Cet animal paraît confirmer l'appartenance des Carnaviens et de Masitisauropus, sinon aux Carnosauriens, au moins, à un groupe très proche d'eux ? La spéciation a commencé à se dessiner nettement, au sein des environnements rouges de la base du Stormberg supérieur. Ces animaux, sans doute assez peu éloignés de ce que seront plus tard les Archéornithes, demanderaient à être mieux étudiés dans ces gisements, si différents de ceux de Moyenisauropus du même âge.

Masitisisauropus exiguus nov. sp. (Type 68c ; Pl.P ; j)

Hypodigme (syntypes) : Dalle de grès rosé de Mokbanametsong, puis épirelief de la "Phase II".

L'hypodigme y comprend 2 pistes, imparfaitement définies, essentiellement de la "Phase II", en association avec la faune très variée du biotope.

(a) Diagnose brève :

- M. exiguus est légèrement inférieur à M. angustus en dimension ;
- le pied est bâti plus en longueur, les trois doigts médians II-III-IV sub-parallèles et très peu mobiles, porteurs de griffes aiguës très courtes ;
- une palmure, en trapèze allongé, les relie en tous temps ;
- les phalanges sont lobées avec des seuils marqués, et une ornementation cutanées sous-digitale imperceptible ;
- l'hallux apparaît court, et serré contre la partie proximale du IIe doigt.

(b) Démarche et mode de vie : Il nous est apparu impossible de suivre cet animal dans ses ébats, faute de bonnes pistes. Le bipède semble, parfois, apte à une déambulation très digitigrade (Piste X, AS1-AS2, etc), l'hallux touchant le sol de sa pointe, même dans ces conditions (AS1).

(c) Tableau des pistes de M. exiguus, à la "mare-abreuvoir" de Mokbanametsong.

Piste	Nb. de pas	$\frac{1}{2}$ enjambée (cm) + direction	Pes L (cm)	Pes I (cm)	Pace ang	Ped ang	Ecart <sup>t</sup> (cm)	Remarques
- "Phase I".								
X	1	- W-E	6+	5,5	-	-	-	Digitigrade.
- "Phase II".								
AR3	4 (5)	33 W-E	9,5	5	154-160°?	10-13°?	5,5?	Palmure, hallux.
AR4	1	- SE-NW	9,5	4,8	-	-	-	Lobes, seuils, hallux.
AS1-AS2	2 (3)	17? E-W	7,5+	5+	-	-	-	Digitigrade, palmure.

Pistes et éléments (8 à 10 pas).

Il faudrait y ajouter quelques autres pas, digitigrades (AR5, AS4).

(d) Diagnose détaillée (mensurations):

I. PES - Par une superposition exacte des diverses empreintes du pied, on obtient l'image standard suivante :

Longueur mesurable du pied, 95 mm (avec la marque de l'hallux, 115 mm) ; du doigt I, 25 mm + ; II, 35 (50) ; III, 62 (77) ; IV, 38 (48). Un essai de reconstitution du squelette de l'autopode, grâce à tous les éléments des traces, proposerait les chiffres suivants pour les doigts : I, 23? ; II, 50 ; III, 77 ; IV, 50 ; V, néant. Les métatarsiens à leur tour, qui paraissent former un faisceau parallèle assez resserré et quelque peu

allongé, pourraient mesurer : I, 48? ; II, 62 ; III, 70 ; IV, 60 ; V ? (25?). Il serait captivant de trouver le vrai squelette.

Projection du doigt III en avant du bout des doigts latéraux (et en avant du liseré distal de la palmure), 37 mm, chiffre élevé.-Largeur du pied entre l'extrémité des doigts latéraux, de 48 à 53 mm. Divarication totale II-IV, 30° (II-III, 15° ; III-IV, 15°). Les coussinets de phalanges sont marqués, assez lobés, avec des seuils, malgré la palmure. L'arrière du pied est oblong, symétrique. Les pulpes digitales se voient depuis les articulations digito-métatarsiennes II-III-IV, qui forment une sorte de talon symétrique à l'arrière du pied. Les griffes sont courtes et pointues. L'hallux offre de grandes ressemblances, en disposition, lieu et dimension, avec celui de la forme actuelle Phasianus gallus (Avien).

II. MANUS : Nous n'avons perçu aucun signe de la main au sol.

III. PISTE : Enjambée, 0,66 m (Pas = 0,33 à moins ?), Ped angulatio, 10 à 13°?. Ped. orientatio, 0 à -5°. Ecartement, 5,5 mm : la démarche se fait apparemment avec un petit dandinement, et des pas assez courts. Il faut se figurer un animal assez bas sur pattes, digitigrade dès sa petite accélération. Marque possible de queue (Dalle Plastisauropus).

(e) Plésiotype : Néant.

(f) Derivatio nominis et discussion : De l'adjectif signifiant : "petit, étroit, mesuré et pesé exactement", ce qui qualifie assez bien notre petit coureur.

S'il s'agit ici encore d'un Carnosaurien probable ou apparenté, on a en tout cas un Carnavien comme l'espèce-type, — un représentant du même genre. Le talon quadrangulaire évoque celui de Carnosauriens du Jurassique, lorsqu'il s'enfonce. Avec la diminution de la palmure (variété palmatus), l'animal paraît, ici, bien plus coureur que nageur, ce qui se confirme avec un rétrécissement du pied, l'allongement du doigt médian, et ces avances en digitigradie (variété digitigradus). Il paraît être nettement moins grimpeur, avec la non-mobilité des doigts, l'hallux serré, la peau à peine ornementée sous les pieds et sous les doigts.

Ce Proto-avien semble bien plus spécialisé dans les déplacements sur les lieux émergés, à découvert. Jamais il ne semble avoir effleuré le sol de ses bras vraisemblablement légers. Un éventuel brassage de l'air à l'image de l'espèce-type n'est pas impossible, mais reste du domaine spéculatif. L'hypothèse du Proavis de Nopcsa ne paraît valable que si ses coureurs avaient eu la chance d'être préalablement enrichis, comme nos animaux du Stormberg inférieur aux eaux dormantes encore attirantes, de palmures aux pieds, et aux mains de structures adjuvantes.

---

Genre Masitisisauropezus nov. gen.

Diagnose générique : Ce genre mineur bipède typique à la "mare-abreuvoir" de Mokbanametsong apparaît analogue sur plusieurs points au genre Masitisisauropezus :

- le pied est bâti dans un plan symétrique, distalement, et surtout proximalelement ;
- les 3 doigts médians sont griffus, aux lobes un peu séparés par des plis ;
- le doigt II est aussi nettement, et entièrement, marqué au sol que le IVe ;
- le doigt III montre une semblable projection, modérée, à l'avant ;
- la digitigradie apparaît du même ordre à la course.

Mais plusieurs caractères séparent ce genre du précédent :

- le pied tridactyle est bien plus petit ;

- les doigts sont plus fins et les lobes phalangiens beaucoup plus réguliers, ici ;
- les doigts sont plus divergents, et les griffes moins ;
- malgré la mobilité latérale des doigts II et IV, la palmure, en forme de carré ici, sauf exception ne se tend pas : elle reste légère et déformable en ballon (entre II et III, et imperceptible entre III et IV pour l'espèce-type ;
- le faisceau métatarsien se montre distalement resserré, comme si les 3 métatarsiens n'en formaient là plus qu'un comme chez les Oiseaux (cf. Phasianus nycthemerus) ;
- l'hallux chez l'espèce-type se retourne à l'arrière, comme chez les Oiseaux (cf. Ph. nycthemerus), et est pratiquement opposable au doigt III ;
- les doigts sont tapissés en-dessous de décorations cutanées "kératineuses", longitudinales et non transversales (adaptation éthologique différente) ;
- la démarche d'ensemble est plus dandinante, les pieds rentrant.
- les marques de queue traînée et l'appui ressemblent à celles de "rectrices" (cf. M. perdiciforma) ; on voit au sol des "marques de plumes", conjecturales.
- la main n'est pas connue : elle paraît rester en l'air.

Nom : Le nom générique terminé par "pezus", "piéton", souligne l'appartenance de ce genre nouveau au groupe Carnavien de la vallée de Masitisi au Lesotho, tout en en faisant des piétons de l'espace, ou présumés...

---

Masitisisauropezus minimus nov. sp. (Type 67C; P1.Q; Pl. XXIV).

Hypodigme (syntypes) : Dalle de grès rosé de Mokbanametsong (hyporelief), puis argile rouge (épirelief).

L'hypodigme y comprend 3 pistes complètes, semblables, assez bien définies, appartenant aux "Phases I" et "II", en association avec l'écofaune si variée de cette "mare", d'apparence péri-steppe.

(a) Diagnose brève :

- M. minimus se caractérise par sa dimension réduite ;
- les 3 doigts sont rectilignes et fins, plissés longitudinalement ;
- les ongles sont peu divergents, en même temps que peu aigus ;
- la palmure est très légère, et en carré presque parfait ;
- l'hallux tend à se retourner vers l'arrière.

(b) Démarche et mode de vie : Bien que rares, les pistes nous fournissent des éléments d'information précieux.

La piste W de la "Phase I" nous montre le petit bipède dandinant traversant la "flaque" (ou banc) d'Ouest en Est, au pas de course apparent (digitigradie, longs pas). Il semble avoir abordé la flaque environ 2 mètres avant, peut-être en forte digitigradie (il est difficile de l'y voir, sur la Dalle actuelle). Au 5e pas déchiffirable, la digitigradie a diminué, et il tourne subitement de quelques degrés sur sa droite (20°), puis oblique peu à peu à nouveau sur sa gauche (7e au 11e pas), pour reprendre sa direction...

Le fragment recueilli de la piste AT1, de la "Phase II", nous fournit des détails précis sur l'autopode, qui s'est moulé fidèlement dans l'argile plastique. Les pre-

miers pas conservés montrent : l'hallux retourné vers l'arrière; la palmure souple entre les doigts II et III, ou III et IV; les plis longitudinaux de la peau sous les doigts, surtout le médian (et spécialement ses 2 premières phalanges). Il semble qu'il y ait un ralentissement (avec l'oblitération subséquente du 3e et l'arrière du 4e pas, par un Plastisauropus, dans la "mare").

(c) Tableau des pistes de M. minimus à la "mare-abreuvoir" de Mokbanametsong.

Piste	Nb. de pas	$\frac{1}{2}$ enjambée (cm) + direction	Pes L (cm)	Pes 1 (cm)	Pace ang	Ped ang	Ecart* (cm)	Remarques
- (" <u>Phase I</u> ")								
W	11	21 W-E	4+	4,4-5,3	140-180°	0 à 20°	0 à 3	Digitigrade.
- (" <u>Phase II</u> ")								
AT1	(4)	15 S-N?	6,1	4,7	130-150°	(25 à 15°)	(7 à 3)	Pas lents.
AT2	2	- W-E?	5,5	4,6	-	-	-	Peu marqués.

TOTAL : 3 pistes (17 pas environ).

(d) Diagnose détaillée (mensurations spécifiques):

I. PES - Longueur du pied, 61 mm (du doigt I, 17 mm ; de II, 26 mm ; de III, 35 mm de IV, 25 (45) mm ; de V, néant ; projection de III en avant du bout des doigts latéraux, 25 mm . Largeur du pied entre l'extrémité des doigts latéraux II-IV, de 44 à 53 mm. Divarication totale II-IV, variant de 60° à la marche lente (soit II-III, 28° ; III-IV, 32°) à 73° à la marche rapide (soit II-III, 36° ; III-IV, 37° env.) ; les ongles piquent alors le sol, le doigt médian tendant à obliquer vers l'intérieur. A la marche lente, les doigts s'impriment entièrement au sol, ainsi que l'ensemble du pied : la palmure très légère apparaît quadrangulaire, un des angles du carré à l'avant, l'angle opposé à l'arrière. Les doigts sont fins, rectilignes, finement lobés (en particulier pour le IIIe doigt). Les articulations inter-phalangiennes y sont marquées non par des seuils comme chez Masitisisauropus, mais par des plis transversaux serrés, au nombre de 2 ou 3 (montrant une grande mobilité de ce doigt III, dans le sens de la flexion, entre la 1ère et la 2e phalange). Les lobes eux-mêmes sont garnis de plis longitudinaux typiques du genre (v. p. 87).

- L'arrière du pied montre un appui proximal sur une véritable petite boule située sur l'axe central du pied. Cette conformation traduirait un resserrement distal très remarquable des 3 métatarsiens. Cette trace est particulièrement semblable à celle d'Oiseaux tels que les Phasianidés actuels (voir discussion plus bas, et Fig. Pl. Q).
- L'hallux diverge, en partie retourné vers l'arrière, et donc opposable au doigt III (dont la flexibilité a été notée plus haut). On aperçoit au sol un très petit appui secondaire paraissant correspondre en projection, à l'extrémité articulaire distale du 1er métatarsien.
- L'orientation du pied vers l'intérieur est à remarquer (ped. orient : -4° à -10°).
- Une reconstitution de l'autopode, confirmée nous l'espérons un jour par la découverte d'un squelette véritable de ce Carnavien, donnerait les chiffres probables suivants : Doigt I, 25 mm ; II, 29 ; III, 45, IV, 28 ; V, néant. Pour les métatarsiens assez peu allongés, à voir la démarche, on aurait : I, 28 ; II, 42 ; III, 47 ; IV, 43 ; V, néant ? (Longueurs

auxquelles il conviendrait d'ajouter un paramètre inconnu, si l'animal est un peu plus "haut sur pattes").

II. MANUS - La main n'a fait que passer dans l'air, à la marche, et n'a jamais pris appui au sol.

III. PISTE - Enjambée, 0,30 à 0,42 m (Pas = 0,15 à 0,21 m), Ped angulatio, paraît varier de 0 à 20 ou 25°. Ecartement de 0 à 7 cm : la démarche est variable, légère, presque sautillante. Il s'agit d'un animal bien adapté à la marche sur terre ferme, mais aussi à l'eau.

(e) Plésiotype : néant.

(f) Derivatio nominis et discussion :

Nommé de par sa dimension très modeste, cet animal rappelle un peu l'ancien Prototrisauropodiscus de Molteno (zone A/3 voir Fig. 13). Le faisceau métatarsien, peut-être soudé distalement (?) ou en voie de l'être (?), apparaît en fait bien plus "avien" encore, même que les formes Plesiornis du Connecticut ("Highly ornithoid, déclarait Hitchcock, the tracks distinguished from those of birds only by being arranged 2 by 2", etc.; Lull 1953, p. 162).

La ressemblance entre la trace de M. minimus d'une part et celle de Phasianus nycthemerus d'aujourd'hui représente un fait original, qui ne va pas sans poser quelques problèmes. La disposition, la longueur, la forme, la divarication des doigts, la conformation apparente de l'articulation digito-métatarsienne, la place du pouce (hallux), la démarche sont du même ordre. La seule différence ichnologique est l'épaisseur un peu plus grande de la pulpe des doigts de notre Proto-avien, et la légère palmure qu'il porte au pied.

En dimension, et si on s'aventurait à la comparer à notre petit faisan argenté d'aujourd'hui, notre animal atteindrait, comme lui, dans les 35 cm de haut. De cet animal, sinon amphibie au moins capable de courir sur terre (et dans l'eau, voire sur l'eau ?), nous ne connaissons rien de la sécrétion cutanée (voir les autres espèces). Il est assez remarquable d'avoir pu constater chez lui le caractère pratiquement opposable du IIIe et du Ier doigt, qui peuvent faire de lui un percheur (voir la prophétie de Steiner 1917, in Piveteau, op. cit. p. 811, sur la nécessité d'une telle rotation).

---

Masitisisauropezus minutus nov. sp. (Type 67D ; PJQ ; j).

Hypodigme (Syntypes) : Dalle de grès rouge de Mokbanametsong. Epirelief sur argile rouge ("Phase II").

L'hypodigme y comprend 6 pistes, assez bien définies, en association avec l'ichnofaune de la "mare-abreuvoir".

(a) Diagnose brève :

- petit, soit les 2/3 de M. minimus ;
- les 3 doigts aux ongles émoussés sont rectilignes et assez épais, assez mobiles latéralement (le IIe se portant vers l'intérieur, et peu le IIIe, plus rigide) ;
- la palmure est réduite, et à peine visible (3e pas de la Piste AW2) ;
- l'hallux, perpendiculaire à l'axe du pied, est moins opposable que chez M. minimus (AW2) ;

- le faisceau métatarsien dessine distalement une plage encore plus fine et réduite que celle de M. minimus à l'arrière du pied ;

(b) Démarche et mode de vie : Cet animal n'apparaît qu'à la "Phase II", ou dessèchement rouge de la "mare"; les pistes et ébats des animaux abondent alors. Ils semblent marcher en tous sens, mais spécialement dans l'axe Est-Ouest ou Ouest-Est. Les démarches sont assez sautillantes (?), mais difficiles à suivre. La piste AU1, du lieu "II", avec une dizaine de pas perceptibles (?), nous montre un déplacement à peu près rectiligne d'Ouest en Est. La piste AW1 (Est-Ouest) nous montre une certaine digitigradie, et un ped. orientatio à peu près nul. La piste AW2 avec légère palmure, le doigt II écarté vers l'intérieur, nous révèle aussi la nature et la position de l'hallux, à la perpendiculaire du pied (Piste SE-NW).

(c) Tableau des pistes de M. minutus à la "mare-abreuvoir" de Mokbanametsong :

Piste	Nb. de pas	$\frac{1}{2}$ enjambée (cm) + direction	Pes L (cm)	Pes I (cm)	Pace ang	Ped ang	Ecart <sup>t</sup>	Remarques
AU1	(11)	27 (24) W-E	5,0 (tal.)	3,5	164°	8°	3,5	Doigt III long.
AU2	2	13,5 W-E	4,8	3,8	-	-	-	2 beaux pas.
AV	8	15 W-E	5,2	3,6	?	?	-	Manque 3 pas.
AW1	6	15-16 E-W	5,0 (talon)	3,6	166°	7°	1,7	Digitigradie, <u>ped. orient.</u> : 0°.
AW2	3	17,5 SE-NW	4,8	3,8	(164°)	(8°)	1,8	Palmure, hallux.
AW3	4	16,7 W-E	4,0+	(3,6)	(170°)	(5°)	(2,0)	"Talon" : 2 points
AW4	1	- N-S	4,0+	3,7	-	-	-	Endommagé, fin.

TOTAL : 6 pistes (35 pas environ).

(d) Diagnose détaillée (mensurations spécifiques).

I. PES - Longueur mesurable au sol, 50 mm (du doigt I, 13 + mm ; de II, 26 mm ; de III, 32 à 35 mm ; de IV, 25 à 27 mm ; de V, néant ; projection de III en avant du bout des doigts latéraux, 20 mm). Largeur du pied entre l'extrémité des doigts latéraux 30 à 37 mm. Divarication II-IV, 68° (II-III, 30° III-IV, 38°). Mais à la marche on peut voir la divarication baisser à II-IV 50° (II-III 24° ; III-IV, 26°), le doigt médian obliquant à peine vers le bord interne alors, comme pour piquer le sol. Les coussinets phalangiens sont quelquefois apparents, mais les points de flexion le sont moins (voir AV) - Nous ne sommes pas parvenus à rebâtir avec exactitude le squelette du pied de ce petit bipède. Mais, on pourrait poser au plus près : I, 22 mm ; II, 25 ; III, 40 ; IV, 25 ; V : néant. Les métatarsiens sont difficile à apprécier. On aperçoit le coussinet articulaire du IVe doigt. Les 3 métatarsiens paraissent jumelés au point précis d'où rayonnent les doigts. Ce trait paraît éminemment avien. Le métatarse étroit pourrait mesurer environ 4 cm depuis le zeugopode à en juger par l'allure (Cinématique). Le IIIe métatarsien est distalement enfoncé, à la différence du Coelurosauriens. Le pied est orienté vers l'intérieur (Ped. orient. -9°).

II. MANUS - La main n'a pu être détectée.

III. PISTE - Enjambée 0,27 à 0,35 m (Pas : 0,135 à 0,17, exceptionnellement 0,27).  
Ped. angulatio : 7 à 8°. Ecartement, 17 à 35 mm : la démarche se fait donc avec un dandinement assez faible.

- (e) Plésiotype : ?-(On peut comparer avec les divers "Proto-aviens" des zones A/3, A/4, A/6, B/1, B/3, C/3, etc).
- (f) Derivatio nominis et discussion : Nommé du fait de sa petitesse, M. minutus ("menu"), au pied peu rentrant, et au dandinement modéré, ne saurait dépasser 25 cm de haut, malgré ses bonnes enjambées, 30 cm en redressant la tête?  
Il est frappant de voir les convergences spectaculairement aviennes de ce groupe à la fin du Trias, groupe d'une appartenance systématique bien obscure, mais qui dans tous les cas a dû vivre, en concurrence ouverte avec les ancêtres des Oiseaux (Archéornithes, etc), assez près desquels ils paraissent se situer phylogénétiquement.

---

Masitisisauropezus perdiciforma nov. sp. (Type 69A; P1,Q; Pl. XXVII).

Hypodigme (type) : Dalle de grès rouge de Mokbanametsong. Epirelief sur argile rouge ("Phase II").

L'hypodigme y comprend 1 piste incomplète, avec 2 pas successifs, et l'amorce d'un 3e.

(a) Diagnose brève :

- plus petit et plus léger que M. minutus ;
- les 3 doigts, très divergents, portent des griffes aiguës plus divergentes encore ;
- le doigt médian III est plus court ;
- la palmure, bien développée et souple, a la forme d'un carré échancré quelque peu, des deux côtés du doigt médian, à l'avant ;
- l'hallux mal défini pourrait être analogue à celui de M. minutus, mais avec une rotation un peu différente à l'arrière (?) ;
- le faisceau métatarsien, très étroit, dessine distalement au sol une plage circulaire isolée, à la manière des Oiseaux (voir M. minimus) ;
- la trace de la queue, large et lobée, apparaît un trait spécifique, marquant.

(b) Démarche et mode de vie : La piste unique d'ensemble (AX) montre, - sur le fragment que nous avons pu en rapporter, - la bête esquissant un tournant sur sa gauche, en traînant la queue au sol. Les pieds sont un peu rentrants, très griffus. Lors de l'enfoncement du pied gauche, un faible talus s'est formé, côté interne du doigt III. La marque de la queue est venue atterrir par-dessus ce petit rebord, et, quelque peu sinueuse (il s'agit plutôt d'un faible soubresaut), elle suit ensuite fidèlement la marche de la bête vers la gauche. Le pied droit s'est posé à son tour (2e pas). Lors du 3e pas (gauche) l'animal reprenant sa direction, la queue, qui prenait toujours appui au sol en y dessinant une assez large traînée à stries parallèles, se relève et plane par-dessus ce 2e pas ...

Au sein de la "mare-abreuvoir" de Mokbanametsong, le passage furtif de notre animal revêt d'autres aspects intéressants, quant à la nature des griffes, fines et longues ; la nature de la palmure, et le liseré qui la borde distalement ; les faibles

plis cutanés longitudinaux sous-phalangiens ; les petits réticules, bordant extérieurement le IVe doigt ou le rebord des IIe ou IIIe doigt (ici distalement) ; les plis de flexion des doigts (double pli à chaque articulation inter-phalangienne du médian).

Un phénomène assez remarquable et inexplicable est celui de la marque oblongue, de 9 cm de long sur 1,6 cm de large ou plus, qui est venue se surimposer un peu en biais sur notre piste, juste après qu'elle ait été faite. Cette marque comprend une sorte de "rachis" (?) d'1 mm d'épaisseur d'où partent fines, parallèles, rectilignes, des stries (de 0,5 mm d'ampleur) orientées légèrement à l'avant, soit à 10 ou 11°. - L'interprétation de cette configuration délicate, plaquée sur l'argile plastique, puis moulée sans doute presque aussitôt après en épirelief, ne paraît pas aisée (la nervation d'une Taeniopteris, faiblement sinueuse proximale, apparaîtrait d'un autre ordre que celle de notre fragile structure).

(c) Diagnose détaillée (mensurations).

I. PES - Longueur visible du pied, 45 mm (du doigt I, 10? mm ; de II, 20 mm ; de III, 30 mm environ ; de IV, 25 mm ; de V, néant ; projection de III en avant du bout des doigts latéraux, 18 mm). Largeur du pied entre l'extrémité des doigts latéraux, 41 mm. Divarication totale II-IV, 80° (II-III, 35° ; III-IV, 45°). Les coussinets de phalanges sont originaux, assez étroits, à double pli de flexion à chaque articulation inter-phalangienne du IIIe doigt. - L'arrière du pied est prolongé d'une pointe proximale, sur l'axe médian du pied ; cet appui supplémentaire, isolé, à peu près circulaire, paraît être l'aboutissement distal d'un faisceau métatarsien de type bien avien, et sans doute très resserré. - On discerne des sécrétions cutanées d'allure réticulée (1 x 1,5 mm environ), sous les doigts, en plusieurs points. La palmure joint pratiquement les ongles des doigts II et IV à l'extrémité distale de la 2e phalange du doigt médian III. Les griffes sont longues, fines, acérées : - 7 mm (II), 6 mm (III), 5 mm (IV). Celles des IIe et IIIe doigts pointent vers l'intérieur. L'hallux, mal visible, apparaît opposable (Pas 1).

II. MANUS - Le membre avant n'est pas visible : il est resté en l'air.

III. PISTE - Enjambée : 0,195 mm env. (Pas = 0,097 m). Ecartement : 15 mm env. ?  
Ped. angul. (faible et difficile à évaluer : piste tournante). La marque traînante faite par la queue, la révèle non filiforme comme celle de Moyenisauropus et des Limnaviens (comme aussi probablement des petits Lacunaviens). Elle s'étale au contraire, ici, sous forme d'un faible balayage qui atteint très localement 17 mm de largeur (soit 40 % de la largeur du pied), avec une gouttière centrale de 10 mm de largeur, striée de la même manière, et profonde de 3 ou 4 mm (au moment où la queue a fait son brusque appui au sol, la bête amorçant son tournant). Le balayage diminue rapidement d'intensité au moment où la bête a achevé de virer, de quelques 20°, sur sa gauche. - Il pourrait s'agir d'une morphologie quelque peu apparentée à celle des futurs Archéornithes (cf. Archaeopteryx macrura à la lourde queue, Piveteau op. cit. p. 800 etc). Il semble difficile ici de proposer une autre hypothèse ; il pourrait s'agir alors d'un type primitif de rectrices. Les stries, dessinées au sol par le passage de cette queue, sont de l'ordre du millimètre, et nous donneraient ainsi une idée élémentaire sur la structure distale de la queue chez notre petit Proto-avien, avec la marque de ses 2 ou 3 "rectrices" les plus longues, la plus centrale apparaissant arrondie distalement (on peut comparer ces marques avec les marques caudales un peu différentes accompagnant M. angustus)?

- (d) Plésiotype : on peut comparer ces Proto-aviens avec ceux de la zone B/3.
- (e) Derivatio nominis et discussion - Nommé ainsi pour la ressemblance avec les pieds des actuels Phasianidés, dont les Perdrix : pour la disposition des doigts, des griffes, des réticules bordant les doigts (dont extérieurement le I<sup>ve</sup>), la paire de double plis interphalangiens sous le III<sup>e</sup> doigt, le petit coussinet métatarsien circulaire à l'arrière du pied, etc. Et spécialement pour la dimension. - Mais notre espèce comme les Masitisisauropézidés a ce pied perdiciforme ornementé, on l'a vu, d'une élégante et légère palmure. La queue est plus dure et rêche que celle de maint Oiseaux actuels.

---

### Conclusion sur les Carnaviens.

Il paraît bien ardu ou prématuré de donner à ces animaux leur place véritable au sein de la Systématique. Du point de vue phylogénique, nos deux genres et leurs diverses espèces paraissent assez peu éloignés, nous l'avons dit, des Carnosauriens surtout notre premier groupe, Masitisisauropus, et à un moindre degré notre deuxième, Masitisisauropesus. Ces deux groupes, aussi "aviens" l'un que l'autre, paraissent pas contre passablement éloignés des Coelurosauriens.

Il n'est plus du domaine utopique de penser que ces Proto-aviens avancés dans leur évolution vers l'Oiseau, font en fait partie d'un précoce phylum déjà développé au Trias, et dont les Archéornithes ne seraient finalement qu'une simple branche tardive. Il faut se rappeler que les découvertes de squelettes d'Oiseaux sont demeurées excessivement rares à toutes les époques géologiques, quelle qu'ait été l'abondance probable de ces animaux au Cénozoïque par exemple ("Nous ne pouvons guère opposer, aux 20000 espèces d'Oiseaux peuplant la nature actuelle qu'environ 500 types fossiles, dont bon nombre ne sont d'ailleurs définis que sur des restes fragmentaires" (J. Piveteau, op. cit. in Grassé p. 796).

On comprend combien est grand l'enjeu que représenterait la découverte, non plus de petits os creux isolés et fragmentés, dans notre Stormberg supérieur, mais celle, capitale, d'un véritable squelette de ces "Eoornithes" (?), dont les Carnaviens nous préfigurent d'ores et déjà, bien que si imparfaitement, l'image.

Le temps viendra-t-il où l'on pourrait signaler enfin la découverte, au sein de notre Trias, de tels "Eoptéryx" (?) ou "Eoornis" (?), auteurs des pistes de la mare-abreuvoir de Masitisi ?

Il n'en demeure pas moins intrigant pour l'instant de mettre en parallèle ces quelques témoignages de nos Carnaviens à la mare :

- ces étranges bras de rameur léger ;
  - cette palmure du pied vaste et légère, face à l'eau ;
  - au pied ces phanères cutanés sous-digitaux, dignes d'un grimpeur ;
  - cette flexibilité des doigts, digne d'un percheur ;
  - cette aptitude à la digitigradie du coureur ;
  - ce petit bourrelet métatarsien si avien ;
  - et jusqu'à cette marque d'une queue lobée ...
-

LES LACUNAVIENS (?)

C'est avec une certaine réserve que nous distrayons du sein des Carnaviens, les tridactyles extrêmement petits et légers de la "mare-abreuvoir" de Mokanametsong, pour les rapprocher du groupe des Lacunaviens.

Les Lacunaviens du Stormberg inférieur se définissaient comme de petits bipèdes aux trois doigts pratiquement filiformes, parfaitement rectilignes, à l'angle de divarication bien ouvert, à marque à l'arrière du pied pouvant correspondre à un fin métatarse ou à un pouce (hallux) complètement retourné, comme chez les Passereaux actuels. Ces animaux ne semblaient pas montrer de palmure, et paraissaient pourvus d'une queue restée filiforme. Ils paraissaient assez proches de petits Coelurosauriens, mais se caractérisaient aussi par une démarche assez sautillante (et une association avec des traces d'Arthropodes).

---

Genre Masitisisauropodiscus nov. gen.

Diagnose générique : A l'image de Trisauropodiscus de la zone A/4, notre genre nouveau de la zone B/1 se caractérise par plusieurs des traits "lacunaviens" énumérés ci-dessus, y compris la dimension : minuscules pieds tridactyles, allant de 16 à 25 mm environ pour les dimensions totales, en longueur et en largeur.

Mais Masitisisauropodiscus se différencie d'eux :

- par une divarication légèrement moindre des 3 doigts ;
- par un caractère plus rectiligne encore des 3 doigts, dont la griffe du IIIe ;
- par un meilleur appui proximal des 3 doigts eux-mêmes, souvent plus épais ;
- par la nature de l'hallux(?) ;
- par la présence d'une palmure aux ralentissements.

Peut-être le genre Masitisisauropodiscus ("le petit pied masitisisaurien") est-il en définitive plus proche des Carnaviens que des Lacunaviens.

---

Masitisisauropodiscus turdus nov. sp. (Type 69B ; Pl.Q ; j).

Hypodigme (syntypes) : Dalle de grès rouge de Mokanametsong (épirelief sur argile rouge).

L'hypodigme y comprend plusieurs pistes, dont 3 semblables assez incomplètement définies, et quelques autres 3 ou 4 moins complètes encore.

- (a) Diagnose brève : Cette espèce est la plus grande des deux ; les doigts sont assez écartés.
- (b) Démarche et mode de vie : Il est difficile de s'en faire une idée claire. Si les pistes de Trisauropodiscus, de la zone A/4, étaient associées à une flore résiduelle à Dicroïdium et à des terriers d'Arthropodes, ici l'on n'aperçoit au sein d'une flore bien plus pauvre, aucune trace d'Arthropode, ou d'Annélides.- La plupart

de nos pistes montrent des déplacements dans un axe Est-Ouest ou vice-versa, difficiles à suivre dans la mare. Les doigts sont souvent fins, mais paraissent devenir plus épais, lorsque la "palmure" se déploie. Les pieds pointent bien vers l'avant, chez ce "marcheur".

(c) Tableau synoptique des pistes de M. turdus à la "mare-abreuvoir" de Mokanametsong ("Phase II" uniquement).

Piste	Nb. de pas	$\frac{1}{2}$ enjambée (cm) + direction	Pes L (cm)	Pes 1 (cm)	Pace ang	Ped ang	Ecart <sup>t</sup> (cm)	Remarques
AY1	4 (-2)	10,5 WE	3,9	2,9+	?	?	?	pieds droits, doigts peu fins, palmés.
AY2	3 (-1)	12 EW	3,5	2,9	(156°)	(12°)	(1,4)	{doigts fins, puis plus épais, palmés.
AY3	5 (-1)	11 (à 17?) EW	3,6	2,5	(150°)	(15°)	(1,5)	

TOTAL : 3 pistes (12 pas environ).

A ces pistes partielles, il faut ajouter encore les pistes plus incomplètes : AY4 (3,5 x 2,5, doigts peu fins, rectilignes) ; AY5 (3,9+ x 2,9, sur bloc, doigts enfoncés ; diamètre : 5 mm environ).

(d) Diagnose détaillée (mensurations) : en procédant à une analyse détaillée de quelques 15 empreintes dont nous disposons, on peut établir les mensurations spécifiques suivantes (mesures des éléments imprimés au sol seuls) :

I. PES - Longueur du pied, 35-39 mm (du doigt I, ? mm ; de II, 14 mm ; de III, 26 mm ; de IV, 18 mm ; de V, néant ; projection de III en avant du bout des doigts latéraux, 18-20 mm. Largeur du pied entre l'extrémité des doigts latéraux, 25-29 mm. Divarication totale II-IV, 75° (II-III, 36° ; III-IV, 39°). Les coussinets de phalanges apparaissent quelquefois confondus en une pulpe digitale étroite. L'arrière du pied est en général plus faiblement marqué (l'animal ayant tendance à la digitigradie), et montre une certaine symétrie (avec un appui proximal plus accentué du IVe doigt). Les 3 doigts apparaissent assez nettement rectilignes, le médian III paraît le plus flexible (plis à chaque articulation). Peut-être y a-t-il un pouce retourné à l'arrière ? L'orientation du pied pratiquement vers l'avant, ou très faiblement vers l'intérieur (Ped. orient. : -5°), témoigne d'une aptitude à la marche, confirmée par les "grands" pas. - Sur sol mouvant, la palmure minuscule se déploie, la pointe à l'arrière.

II. MANUS - La main ne paraît pas s'être posée au sol.

III. PISTE - Enjambée 0,21 à 0,24 m (Pas = 0,105 à 0,12 m). Ped angulatio, 12° à 15° ? Ecartement, 1,4 à 1,5 cm : la démarche au léger dandinement paraît être celle d'un bon marcheur.

(e) Plésiotype : néant.

(f) Derivatio nominis et discussion : Nommé de par l'évocation très lointaine que donne cette piste, pour la dimension en particulier, des pistes d'actuels grives ou merles (turdus).

Masitisauropodiscus fringilla nov. sp. (Type 69C ; PJ.Q ; j).

Syntypes : Dalle de grès de Mokbanametsong (épirelief sur argile rouge).

L'hypodigme y comprend des pistes très mal déchiffrables (pas isolés). Piste AZ1 et AZ2 (sur bloc à Plastisauropus).

- (a) Diagnose brève : Les caractères rappellent ceux de M. turdus, mais en beaucoup plus petit.
- (b) Démarche et mode de vie : Ces pistes se dirigent Nord-Ouest (AZ1) ou Nord-Est (AZ2), la dernière s'imprimant au fond d'une empreinte de Plastisauropus, nos minuscules animaux étant venus sur les lieux, après le départ de ce géant.
- (c) Diagnose détaillée :
- I. PES - Longueur du pied, 19 mm avec le talon métatarsien (du doigt I, ? mm ; de II, 7 mm ; de III, 11 mm ; de IV, 10 mm ; de V, néant ; projection de III en avant du bout des doigts latéraux, 6 mm). - Largeur du pied entre l'extrémité des doigts latéraux, 13 mm. Divarication totale II-IV, 55° (II-III, 28° ; III-IV, 27°). - Les coussinets de phalanges ne sont pas séparables (fines pulpes digitales). - L'arrière du pied révèle un intéressant petit "talon" métatarsien, à la manière des Carnaviens et de certains Lacunaviens. Ce bourrelet plantaire distal, révèle un petit sauteur au métatarse fin, à la manière des Oiseaux.
- II. MANUS - La main n'est pas visible, du fait d'une bipédie probablement stricte.
- III. PISTE - Enjambée, 0,08 m ? (Pas = 0,04 ?). Ped angulatio : ? Ecartement, ?  
- La démarche est très mal connue (AZ1).  
L'autre piste (AZ2) révèle des éléments analogues, mais encore plus petits et fins (13 x 11 mm ; pas de petite tache d'appui métatarsien).
- (d) Plésiotype : Correspond en petitesse au plus minime des Lacunaviens de la Dalle de Maphutseng (Zone A/4) ; peut-être à mettre en rapport ?
- (e) Derivatio nominis et discussion : Nommé de par la dimension des pattes, semblables à celles d'un canari ou d'un pinson ("fringilla"). Mais le très petit pied ("podiscus") de ce bipède n'apparaît pas tout à fait aussi filiforme que celui d'un pinson actuel.

---

Nous concluons comme nous l'avons fait pour les Carnaviens, et à la suite de ce nouveau genre, à la position systématique apparemment intermédiaire entre les Lacunaviens d'une part et les Carnaviens de l'autre, en remarquant l'extrême richesse évolutive qui s'est manifestée du côté Proto-avien lors de notre Trias du Stormberg.

On ne saurait s'étonner qu'il y ait eu au Jurassique supérieur des animaux bien formés du côté avien. Peut être même les Archéornithes n'étaient-ils au sein de la biomasse avienne d'alors qu'un phylum déjà latéral à cette époque, redisons-le.

Nos recherches permettraient de supposer qu'il y ait eu à côté des Archéornithes (carnivores, ou piscivores ?) des formes beaucoup plus petites, souples, sinon nombreuses, d'où sont sortis les Oiseaux insectivores et de plus en plus granivores, avec le développement des Angiospermes, et dès avant l'apparition des Graminées.

---

F - LE PSEUDOSUCHIEN (SYNAPTICHIUM) DE MOKANAMETSONG.

Aux côtés de la faune si évoluée, paraît un groupe archaïque.

Synaptichnium motutongense nov. sp. (Type 76B; Pl.Q; Pl. XXVIII)

Hypodigme (type) : Dalle de grès rouge de Mokanametsong (épirelief sur argile rouge).

L'hypodigme y comprend 1 piste très incomplète (fragment détaché de la piste-épirelief), avec un pied gauche bien conservé, et main légère.

(a) Diagnose brève :

- A la façon du genre Synaptichnium NOPCSA 1923, notre espèce montre :
  - . les 4 doigts I-II-III-IV sub-parallèles, de longueurs croissantes, griffus ;
  - . l'isolement du Ve doigt, formant plage à part, développé, non griffu ;
  - . un net appui distal des métatarsiens (cf. S. priscum) ;
  - . la main légère, à tendance tridactyle fonctionnellement, lors de l'appui.
- Mais S. motutongense ne se rapporte pas aux espèces connues (Haubold, 1971, p52ss).
  - S. pseudosuchoïdes BAIRD 1954, à la forme du pied et à la disposition des doigts analogue, présente un autopode bien plus étiré en longueur.
  - S. hildburghausense HAUBOLD 1970, présente un autopode bien trop raccourci, et en particulier les doigts extrêmes I et V que ne dépasse que de 13 mm le médian !
  - S. priscum DEMATHIEU 1964, au pied à la forme un peu analogue sur l'une des représentations, a les griffes retournées vers l'intérieur, et non l'extérieur (Demathieu 1970, Fig. 37 ; - cf. Fig. 41).
- De dimension beaucoup plus réduite, S. motutongense se rapporte encore bien moins aux autres formes connues (S. diabloense, S. cameronense). Mais cette dimension même et la reconstitution du squelette d'après la bonne empreinte dont nous disposons rapprochent singulièrement S. motutongense du squelette, authentiquement trouvé en Afrique du Sud, de Euparkeria capensis (Voir Romer 1956, p. 398).
- Il pourrait s'avérer que notre animal fasse partie du groupe Euparkeria, bien que sensiblement postérieur à l'espèce E. capensis...

(b) Démarche et mode de vie : Seules de nouvelles fouilles nous permettront de "voir" ce que faisait cet animal? Sa piste se surimpose, en oblique, à une traînée de queue ayant profondément marqué le sol : elle lui est donc postérieure. - Par contre, dans l'axe de la piste, puis déporté vers la droite, on aperçoit (donc par deux fois), ce qui paraît bien être la marque de la pointe de la queue de l'animal : queue conique, aplatie par-dessous, à écailles "scutellées" d'allure proximale (voir plus bas). La main se pose à l'intérieur de la voie, comme chez les Synaptichniidés. Le pied lui aussi (voir plus bas) révèle quelques formations "scutellées" ou "réticulées".

(c) Diagnose détaillée (mensurations) :

I. PES - Longueur mesurable du pied, 35 mm (à 55 mm avec les larges plages proximales à l'arrière des doigts) ; du doigt I, 18 ; de II, 28 ; de III, 32

(33) ; de IV, 34 ; de V, 15+. Projection de III en avant du bout des doigts latéraux, 2 mm (!). Largeur du pied entre l'extrémité des doigts latéraux I-IV, 26 mm (I-V, 35 mm). Divarication totale I-IV, 20° (I-II, 15° ; II-III, 0° ; III-IV, 5°, sub-parallèles). Les coussinets de phalanges sont très nets (épaisseur des doigts, 5-6 mm) ainsi que les plis doubles de flexures des phalanges.-On peut étudier de façon assez adéquate la morphologie du pied (articulations digito-métatarsiennes, etc.).

- L'arrière du pied est marqué, avec un véritable "talon" comprenant : à l'avant, l'empreinte distale bien nette des métatarsiens I-II-III-IV; plus proximale, une sorte de vide correspondant à une apparente voûte plantaire; à l'arrière, un faible appui proximal des métatarsiens I, II et sans doute III, situant le point articulaire tarsien et astragalo-calcanéen (voir discussion plus bas).-Les écailles sont quelque peu perceptibles en plusieurs points, en particulier au Ier, IIe et Ve doigt.
- Le squelette du pied reconstruit sur la piste donnerait les valeurs absolues suivantes : Doigts I, 16 mm ; II, 20 ; III, 22 ; IV, 24 ; V, 15? ; métatarsien I, 17 mm ; II, 22 ; III, 24 ; IV, 23 ; V, 17? - Ces mesures correspondent de très près à celles de Euparkeria capensis (voir Fig. Pl.Q).

II. MANUS - La main est très mal visible et paraît légère : 3 doigts seuls ont marqué, semble-t-il, le sol argileux de la "mare". Longueur de la main, 15+ mm (du doigt I, ? mm ; de II, 9+ mm ; de III, 12+ mm ; de IV, 13+ mm ; de V, ? mm ; projection de III en avant du bout des doigts latéraux, 7 (?) mm. Largeur de la main entre II et IV : 15 mm. Divarication totale II-IV : 30° env.

III. PISTE - Enjambée, ? On remarque une certaine propension à la bipédie (main légère), avec éventuel appui de la queue (redressement ?). C'est dans sa partie la plus proximale que la queue, rabattue vers la droite sur le bord de la voie, montre alors, du côté interne peu enfoncé, les alignements scutellés transversaux de 0,7 à 0,8 mm d'écart (amplitude) qui paraissent plus proches de ceux des Lézards que de ceux des Crocodiliens (chez qui ils se complètent de fortes structures longitudinales). Ces "scutelles" sous-caudales peuvent mesurer de 2 à 3 mm de long. On aurait là une information intéressante sur la queue des Euparkériidés, ou leur groupe.

(d) Plésiotype : On peut comparer avec Plateotetrapodiscus de la zone B/2.

(e) Derivatio nominis et discussion : Nommé en évocation du ruisseau, et du riche valon préhistorique local, de Motutong, aboutissant à notre site triasique.

Il est intéressant de noter, au sein de la biocénose déjà si évoluée de la "mare-abreuvoir" de Mokanametsong, la présence un peu archaïque d'un Pseudosuchien carnivore du groupe des Euparkériidés.

Au milieu des ébats de tous nos animaux de la zone de Moyeni, la présence d'un animal encore si proche de Euparkeria capensis du Trias moyen (de la fin du Beaufort) pourrait amener à réviser certaines idées classiques touchant l'ancestralité de ce dernier groupe par rapport aux autres.

On pourrait même se demander si ces petits groupes de Pseudosuchiens, tel Sphenosuchus sp. de notre zone B/1 (voir P. Ellenberger 1970, p. 347), ne seraient pas, finalement, que des branches co-latérales assez éloignées - des survivances un peu attardées - au sein de l'éclosion buissonnante du vaste monde des Archosauriens, qui apparaît de plus en plus précoce. Les Synaptichniidés paraissent s'être développés dès le Trias inférieur (voir Haubold 1971, p. 52 ss); en parallèle avec les Tridactyles coureurs sans doute dès avant le Trias moyen (Voir Demathieu 1970, p. 180 ss).

G - LE CROCODYLIEN DE MOKANAMETSONG.

Au sein de la biocénose de la "mare-abreuvoir" de Mokanametsong, groupée en un zootope tellement spécial, paraît encore d'une façon furtive un autre hôte, assimilable à un Crocodylien celui-ci.

---

Genre Suchopus nov. gen.

Diagnose générique :

- . La forme nouvelle Suchopus évoque quelque peu les traces suivantes attribuées aux Crocodyliens par Haubold (1971, p. 60 ss) :
  - (1). Batrachopus (= Comptichnus, Anisopus, etc) ; (2). Chirotheroides ; (3). Rigalites .
    - Le pied est fonctionnellement tridactyle, très raccourci, muni d'ongles aigus comme chez B. deweyi et chez Ch. pilulatus. La divergence des griffes II et III, et la petitesse de la IVe, sont analogues à celles de Ch. pilulatus.
    - L'hallux: aussi griffu que chez B. deweyi ; aussi peu marqué au sol que chez Ch. pilulatus ;
    - L'"arrière-pied" évoque vaguement celui de Rigalites.
  - . Mais de nombreux traits en font une forme nettement distincte : la forme générale du pied avec les 3 doigts inégaux mais équidistants ; les plis articulaires des phalanges à peu près nuls et plus encore les lobes ; le pli articulaire en forme de V renversé, séparant l'acropode du métapode, bien mieux marqué même que chez B. deweyi ; le système écaillé en faibles "scutelles" des doigts ; le métapode distalement ornementé d'un revêtement cutané, en forme d'écaillles quadrangulaires (1,5 à 2 mm), alternées, dans des alignements parallèles à la jambe elle-même, comme chez les Crocodyliens (voir Figure), - peut-être en croisillons un peu obliques.
  - . Le nom générique souligne ces traits ("Suchopus" = "Pied de Crocodile" ; du grec "Soûchos" = "crocodile").

---

Suchopus bakoenaorum nov. sp. (Type 76C; PJ.Q; Pl. XXVIII).

Hypodigme (type) : Dalle de grès rouge de Mokanametsong (épirelief sur argile rouge).

L'hypodigme y comprend 1 piste : fragment de piste très incomplet, extrait de la Dalle de la "Phase II", demeurée en épirelief in situ.

(a) Diagnose brève : le type étant monospécifique, voir au genre.

(b) Démarche et mode de vie : Il est difficile sur l'échantillon AY6 de se faire une idée sur la démarche d'ensemble. On remarque que notre Suchopus a traversé à la perpendiculaire une piste d'Aetonychopus cf. rapidus, type à l'allure également carnivore, dans la "mare-abreuvoir" de Mokanametsong (cf. la marque de ventre ?).

(c) Diagnose détaillée (mesurations) :

I. PES - Longueur visible du pied au sol, 35 mm; avec le métapode, 45 mm ; longueurs mesurables des doigts : du doigt I, (10 mm); de II, 20 mm ; de III, 23 mm ; de IV, 13 mm ; de V, ? ; projection de III en avant du bout des doigts latéraux, 9 mm . Largeur du pied entre l'extrémité des doigts latéraux I-IV, 31 mm ; II-IV, 25 mm.

- Divarication : II-IV, 30° (II-III, 17° ; III-IV, 13°) ; divarication I-IV, 45° environ (I-II, 15°).

Les coussignets de phalanges sont imperceptibles et les doigts enrobés dans une pulpe épaisse. L'arrière du pied (métatarses) montre distalement son "talon" un peu "scutellé", et, plus proximale, les écailles rectangulaires décrites plus haut qui paraissent garnir (plus proximale encore) le membre lui-même (zeugopode ?).

II. MANUS - Longueur de la main (?). Une trace fugitive et conjecturale de la main pourrait avoir impressionné le sol, à l'avant du pied, côté interne (2 doigts parallèles) dans la trace d'Aetonychopus. Elle n'est pas analysable. Ces doigts rappelleraient ceux de B. deweyi?

III. PISTE - La piste n'est pas connue. On peut penser à une analogie possible avec la piste de B. deweyi (Haubold op. cit., p. 61). L'éventuelle marque latérale du ventre, évoque la marque ventrale typique, que nous décrivons à la zone B/2.

(d) Plésiotype : Néant. Voir Plateotetrapodiscus (zone B/2).

(e) Derivatio nominis et discussion : Nommé en hommage au grand peuple montagnard du pays du Lesotho, les Bakoena, dont le totem immémorial est le crocodile "koena".

Les Crocodiliens ne sont pas inconnus dans le Stormberg, en particulier dans nos zones basales du Stormberg supérieur, avec le sous-ordre des Protosuchiens (et la famille des Notochampsidés : Erythrochampsia, Orthosuchus stormbergi, etc).

On retrouvera, dès la zone suivante (B/2), ces marques ventrales (animal similaire? cf. Pedeticosaurus ??).

---

SECTION III

LES ALENTOURS PALEO-GEOGRAPHIQUES CONTEMPORAINS :

LES BIOTOPES BLANCS DE "TYPE MOYENI" (QOMOQOMONG, MABETHA, KUBAKE)

AU SEIN DES ZONES ROUGES DE "TYPE MOKANAMETSONG" (LA "FLAQUE DE MATSEPE").

A. - Introduction :

1°) Extension de la zone B/1.

Comme nous l'avons dit, le niveau biostratigraphique baptisé zone B/1, - ou zone de base du Stormberg supérieur - peut être suivi sur de grandes distances, grâce à l'aridité du climat actuel et à la quasi absence de tout plissement, dans nos formations du Karroo terminal.

Ce niveau forme, dans le paysage, comme une sorte de "fauteuil structural", coiffant le sommet du Stormberg inférieur (Aux argilites verdâtres, pourpres, puis rouges, de caractère friable et relativement tendre, - à traces ou os de Vertébrés souvent de grande taille, semi-tétrapodes, phytophages apparents -).

Inaugurant à l'opposé, nous l'avons dit, la série des plates-formes plus gréseuses et plus fortement silicifiées du Stormberg supérieur (dont on peut admirer les massives tables, rouges, orangées ou blanches subséquentes, avec des intercalations locales bleutées, "évaporites", ou noires, basaltes, etc), notre niveau dit "de Moyeni" (ou Mokanametsong) marque les pentes érodées des montagnes, comme un authentique repère, à la base du nouvel Etage (voir p. 6 ss).

Nous avons remarqué dans les Sections I et II à quel point ce niveau B/1 apportait d'information paléontologique.

2°) Exploration de la zone B/1 ou zone de Moyeni.

C'est dans un désir bien compréhensible de compléter cette vision que nous avons tenté de recueillir pas à pas, de plus en plus loin à la ronde, des témoignages nouveaux corroborant ce que pouvait être la vie à cette époque précise.

Il paraît bien s'agir d'un vaste paysage fossile ; car, sur une longueur de 80 km voire de 100 km et une largeur explorée d'une trentaine de kilomètres, notre banc nous révèle une sorte d'alternance de biotopes, comme nous l'avons vu dès les environs immédiats de Moyeni. On passe ainsi à l'horizontale :

- soit à des faciès blancs ou clairs localisés et ramassés du type "île de Moyeni", peu nombreux, fluviatiles d'allure ;
- soit à des faciès beaucoup plus rouges, résiduels, temporairement inondables (?), évoquant la "mare de Mokanametsong", mais peu fossilifères ;
- soit, infiniment plus généralisés, à de longs et mornes développements latéraux rougeâtres et en apparence stériles, à de rares végétaux près. D'éphémères biotopes des plus réduits (fonds de chenaux creusés dans le même banc, etc) y montrent, exceptionnellement, les ébats d'une faune agile de petits quadrupèdes trotteurs, en général minuscules (Pour ces "insignifiants" voir le paragraphe C).

3°) Les biotopes échelonnés le long de la zone B/1 et les biocénoses corollaires.

En suivant avec une certaine obstination cette zone, une telle exploration permet de comparer de lieu en lieu les divers faciès énumérés plus haut, d'en mieux comprendre la nature des modelés de surface, d'en pénétrer davantage les biotopes, et finalement par le truchement de l'Ichnologie d'en déceler typologiquement les ensembles de faune caractéristiques.

S'il apparaît judicieux de classer par catégories chacun de ces gisements, afin de les regrouper, il apparaît également passionnant de poser ou d'envisager les problèmes d'ensemble du biome sur une base nouvelle, véritablement panoramique cette fois, pour la période B/1. Bien des questions surgissent :

- un type de biocénose (ou en tout cas de zoocénose) spécifique, adapté, délimité, correspond-t-il à chaque type de faciès, ou de biotope, reconnaissable au sein de cette zone ?
- peut-on retrouver, ailleurs qu'à Moyeni ou Mokbanametsong, des biocénoses, ou communautés locales interdépendantes, d'apparence aussi structurée que celles de ces deux gisements étudiés plus haut ?
- la proportion des animaux rencontrés, habitants permanents ou hôtes provisoires, y demeure-t-elle alors la même ? les comportements des animaux (démarches et mode de vie) y apparaissent-ils semblables ?
- quels sont à l'inverse les animaux qui donnent l'impression d'arpenter tous les milieux sans distinction ?

Ces questions et d'autres demanderaient à être abordées de front dans cette dernière Section de notre IIe volume. Elles touchent autant il est vrai à l'éthologie, à la paléo-écologie, au paléo-environnement qu'à la typologie au sens traditionnel.

Mais ne trouve-t-on pas là, pour la typologie des Vertébrés supérieurs du Trias, un enrichissement positif, de nature assez exceptionnelle ? C'est dans une ambiance élargie, quelque peu zoologique dans un sens vivant et actuel (une sorte d'au jour le jour d'il y a quelques 200 millions d'années) que se parachèvera, comme elle en avait pris le chemin à Moyeni, cette classification des types du Stormberg supérieur commençant d'Afrique du Sud, ou zone B/1.

---

B - LES SITES PARALLELES A L'"ILE DE MOYENI" (OU "MILIEUX CLAIRS EN PAYS ROUGE") :  
COMOQOMONG, MABETHA, KUBAKE. (ZONE B/1).

1°) Caractère, aspect général et situation géographique de ces sites.

- (a) Si le niveau B/1 a pu être parcouru ou sillonné en long et en large sur bien des kilomètres, il faut avouer qu'il se révèle combien souvent décevant, avec ses abondantes zones "stériles" rougeâtres, paraissant correspondre à des paléo-sols de nature complexe à allure steppique ou péri-steppique (poupées déjà "loessiques", flores très pauvres à feuilles étroites, restes osseux dispersés).

Nos premiers "loess à poupées" (caractérisant la zone B/1) contrastent fort-comme le fera la suite du Stormberg supérieur-, avec les niveaux à flores humides du Stormberg inférieur de jadis (riches eux en fougères, Dicroi-  
dium et autres, avec leurs phytophages "épais" !)

En quittant le site de Moyeni, il faut faire du chemin avant de retrouver un site "humide", homologue ou semblable à lui. Entre temps l'on ne rencontrera, tout au plus, que de faibles fossés d'érosion, chenaux ou thalwegs,

combien modestes lors de la zone B/1, et qui ne condescendent à nous révéler dans ce sol rougi, et où que ce soit, que de maigres racines ou les signes d'une végétation clairsemée à rares Cycadinées, Salisburiées ou Equisétinées.

- (b) Or au sein de ce monde "inhospitalier", l'on perçoit soudain, à l'improviste, de nouveaux ripple-marks orientés, sur du sable clair (près blanc). Inattendu, un banc de forme allongé, surélevé, clair, se découvre ainsi, bordé parfois par un talus qui peut être à pic et représenter une berge. Le creux, s'il y en a un, apparaît souligner la lisière d'un quelconque, nouveau et combien insignifiant, étang temporaire au limon clair. De tels biotopes très localisés, - peu fréquents, il faut en convenir, malgré des recherches intensives, - peuvent de façon plus ou moins saisissante se révéler des répliques, des parallèles au site de Moyeni. Comme à Moyeni on les voit insérés, comme établis, au sein-même du substratum rouge de la zone.

Un premier, isolé, ingrat, a pu être retrouvé à 8,0 Km à l'Est de l'"île de Moyeni", au lieu dit Qomoqomong K.E.L. (ou Rashoalane).

Un second a été décelé à Mabetha, à 8,5 km à l'Ouest (exactement W-N-W), - soit à 6,5 Km au Nord-Ouest de la "mare de Mokanametsong".

Un troisième a pu être étudié à 33 Km au Nord-Ouest, à Kubake (Sud de Molaalshoek); à la suite des jalons de Seaka, Mekaling (petits os creux), Maphutseng ? (v. Thejane et ses Lacunaviens ?).

Nous nous limiterons à ces 3 exemples.

## 2°) Le site de Qomoqomong : un banc de sable clair.

- (a) Faciès : Banc de sable verdâtre, au bord d'une ancienne étendue d'eau au limon clair, pour la partie exposée du gisement (5 m x 3 m environ) ; au lieu dit "Rashoalane" ("Le-Père-du-Crépuscule").
- (b) Démarches et modes de vie : On retrouve ici, malgré l'absence de tout dégagement de la dalle, à l'image de celui exécuté à Moyeni, une intéressante série de pistes où la prédominance exclusive appartient à de petites formes, dont les déambulations apparaissent assez clairement visibles.
- (e) Faune : Deux types probables :
- Moyenisauropus vermivorus : scène de repas ou de marche lente, avec appui temporaire de la queue (Pes : 12 x 11 cm environ).
- Moyenisauropus longicauda : longue marque de queue (il faudrait comparer aussi avec l'espèce de Mokanametsong : M. levicauda).
- (d) Remarque : Un meilleur dégagement permettrait de suivre les ébats de ces animaux, de voir quels étaient les hôtes associés du banc (pistes de Vers, etc), et de retrouver les visiteurs éventuels de passage.

## 3°) Le site de Mabetha : un banc de sable clair.

- (a) Faciès : Banc de sable limoneux vert-jaune, à pistes. Ce site, à la découverte récente et au dégagement encore nul, révèle la présence d'une forme plus grande, avec marque de la queue et empreinte de la main, qui rappelleraient de très près celles de la forme Moyenisauropus nator de Moyeni.
- (b) Démarche et mode de vie : l'échantillon très fragmentaire, en plastotype naturel (de limon gréseux verdâtre comme à Moyeni), évoque les pistes H et J de Moyeni, au moins pour la main dont on voit assez bien l'architecture

des IIe, IIIe et IVe doigts, les phalanges, les coussinets. - L'animal, en marchant, a posé sa main droite au sol. Il l'a relevée, en amorçant de son IIe doigt traînant au sol une balafre curviligne en "C" renversé, comme pour la piste J de Moyeni. En avançant derechef, sa queue traînant au sol a passé latéralement sur la marque de la main, en oblitérant l'empreinte éventuelle du pouce (pollex), exactement comme pour la piste J de Moyeni.

(c) Faune : Moyenisauropus cf. natator.

Eléments de diagnose imparfaits :

- MANUS : Longueur 9 cm + ; largeur 10 cm.
- PISTE : Largeur de la traînée de la queue 15 mm, comme pour la piste H de Moyeni au 8e pas, lorsque l'animal y a appuyé brièvement sa queue au sol pour se relever.

(d) Remarque : Seul un dégagement de la dalle permettrait, à Mabetha, de voir les évolutions de l'animal et de ses congénères ou commensaux, Moyenisauropodidés ou autres.

4°) Le site de Kubake, une réplique de Moyeni (Planches : relevé k).

(a) Faciès : "Île" de sable limoneux, avec talus de lac ou rivière. Ce site (zone B/1), par sa nature ainsi que pour son environnement, évoque un peu celui de l'"île de Moyeni" :

- I. Ici aussi, on remarque les déambulations faites par les animaux, depuis un "littoral" et de là au sommet plat d'un banc de limon clair, aujourd'hui minéralisé et durci. Cette "île" probable se montre bordée en effet, au moins d'un côté (Ouest), par un talus descendant de façon abrupte vers une ancienne eau profonde (lac ? clapotis ?) ; le talus, plus doux dans sa partie tournante (localement exposée au Sud), y a permis le débarquement en étoile de nombreux (7) animaux, analogues à ceux de Moyeni - ; il s'y fait du reste de façon semblable (Dalle "Secteur I").
- II. Ici aussi comme à Moyeni, la déambulation des animaux se fera préférentiellement sur une sorte de dorsale ("Secteur I"), dorsale dont on verra un autre exemplaire au Secteur II".
- III. Ici enfin comme à Moyeni, au sein de la persistante table (formant le "fauteuil" de la zone B/1), notre biotope clair passe bientôt latéralement à des "sols" plus rosés, voire à des formations plus rouges, d'apparence loessiques. - On aperçoit à 1 Km au Nord-Est, au banc de l'hôpital qui paraît faire partie du même ensemble (?), la piste d'un gros bipède solitaire de l'aspect de Plastisauropus (voir plus bas), évoquant les vagabondages du Plastisauropus de Moyeni et Mokanametsong.

(b) Démarches et modes de vie : Le banc lui-même de Kubake, au pied de la Caverne des Cannibales de Motlejoa, comprend 2 parties un peu isolées, - de quelques mètres -, par des dommages d'érosion récente, secteurs que nous avons donc appelés "I" et "II".

- I. La dalle, au "secteur I", nous présente le bord de cette "île", ou banc de sable en biseau, d'où "débarquent une série d'animaux". - Au débarcadère ("lieu b") sortent, en étoile, les pistes B et N de bonne dimension, les pieds un peu rentrants, et la piste L de dimension fort mineure ; la piste B, très digitigrade au débarquement, appuie mieux ses pieds, et ralentira sensiblement aux 6e et 7e pas, pour reprendre au 8e. - Au débar-

cadère ("lieu d") à 2 mètres sur la gauche, - au delà d'une très insignifiante anse ("lieu c"), montent les pistes C, D, E, F, M, qui divergent en étoile elles aussi : la piste C, celle qui oblique le plus à main droite, croise la piste B venant de l'autre débarcadère ; à l'opposé extrême, la piste M serre la "berge du lac" par main gauche. Mais toutes ces pistes de bonne dimension, les pieds rentrants, ont tendance à faire cap Nord, finalement. Que sont-elles ? - Où vont-elles ?

Toutes les grandes formes que l'on voit ainsi accoster sont assimilables, on va le voir plus bas, à Moyenisauropus natator de l'"île de Moyeni". Les moeurs et tous les traits de diagnoses paraissent les mêmes. - Le premier pas de la piste E, lors de l'escalade de la berge, semble avoir pris appui sur son talon métatarsien, comme les pas 9 à 13 de la piste X de Moyeni. A Kubake comme à Moyeni, les animaux de ce type ont tendance à débarquer du talus abrupt pour traverser le banc émergé sans y opérer de poses (comme pour les pistes L, M, N, P, etc de Moyeni). A Kubake, comme à Moyeni (ou Mabetha), les empreintes de main ou de queue sur le banc émergé paraissent rares, et plus encore.

Les 2 petites pistes de ce secteur L, et K - au milieu du banc -, pourraient être assimilables pour la taille, les griffes, l'orientation du pied, à Moyenisauropus vermivorus. La démarche correspond bien, aussi, à ce type de Moyeni (v. ci-dessous).

II. La dalle, au "secteur II", nous offre un paysage un peu différent : il semble que ce soit là une partie plus dorsale du banc de sable - difficile dans l'état actuel à raccorder au "secteur I".

L'on y aperçoit une série d'animaux déambulant, sur deux axes privilégiés : un axe Nord-Sud (ou vice-versa) pour les piste F, I, J ; un axe oblique Nord-Ouest à Sud-Est (ou vice-versa) pour les pistes A, G, H.

Sur ce terre-plein les animaux appartiennent à 4 catégories différentes. L'on reconnaît (voir mensurations plus bas) :

- Neotrisauropus sp. : espèce mineure plus petite que N. deambulator, probablement nouvelle (N. minor ?), traversant en oblique le banc à très grands pas (A).
- Moyenisauropus natator (F) qui longe la dorsale, Nord-Sud, avec une hypothétique "pose-repas" aux 6e et 7e pas.
- Moyenisauropus natatilis : les pistes G et H prennent en écharpe le banc à la manière de Neotrisauropus, alors que la piste I révèle un parcours sur la dorsale du banc, en position surbaissée, les talons métatarsiens imprimés au sol à peu près d'un bout à l'autre de l'itinéraire rectiligne, soit Sud-Nord, avec un léger tournant sur la gauche, aux 7e et 8e pas.
- Moyenisauropus vermivorus : la piste J nous le montre s'avancant dans la dorsale dans un itinéraire inverse, soit Nord-Sud, avec ses pas mal marqués et une éventuelle "pose-repas", 6e et 7e pas, - suivie d'un tournant léger sur sa droite (forme légèrement plus petite ou plus lente que celle des pistes K et L).

III. La dalle, ou paléo-sol, à Plastisauropus, à 1 km au Nord-Est enfin, révèle une déambulation cap Est, qui n'a pu être suivie que brièvement. Le sol y est lisse, avec des craquelures de retrait.

(c) La faune : diagnose et mensurations : L'association faunique de notre site évoque singulièrement celle de l'"île de Moyeni", pour la plupart des types.

I. Neotrisauropus cf. minor nov. sp. ? (relevé k).

La piste A de Kubake (secteur I) n'est pas suffisamment claire pour que nous puissions lui donner une diagnose complète comme à Moyeni ou Mokbanametsong. Nous pouvons poser cependant :

Diagnose : - La forme du pied, la projection du IIIe doigt vers l'avant, le rétrécissement latéral de la sole pédieuse, apparentent pas mal ce type au genre décrit plus haut, et à l'espèce-type de Moyeni, N. deambulator (voir aussi Mokanametsong). - Il lui est inférieur.

PES : L = 15 à 20 cm, l = 10 à 12 cm (N. deambulator mesure L = 26, l = 16 à 22 cm). - Par contre, l'enjambée est bien plus vaste, pas = 1,15 m (N. deambulator, pas = 0,95 m).

- Tous ces traits rapprocheraient N. cf. minor de certains Grallatoridés plus "légers" du futur, dont il se distingue par son ancienneté. - Peut-être faudrait-il réviser la question des "juvéniles" de Mokanametsong, E2, AE, AF1 (cf. AF2) ?

## II. Moyenisauropus natator (relevé k).

Nous avons parlé de la démarche plus haut. Disons encore que ces animaux opèrent des 1/2 enjambées, ou pas, assez constants. Pistes B : (8) pas de 0,45 m, avec ralentissement au 6e, 7e et 8e pas. C : (5) pas de 0,42 m. D : 4 pas de 0,58 m. E : 6 pas de 0,45 à 0,50 m. F : (5) pas de 0,45 à 0,52 m. M : 3 pas de 0,50 m. N : 1 pas visible. - Sur la dorsale ("secteur II"), on note F : 4 pas de 0,51 m.

Ces chiffres, de même que la dimension de PES, L = 16 cm, l = 16 cm (E, un peu plus petit), rapprochent beaucoup notre animal du type de Moyeni (1/2 enjambée, ou pas, de 0,42 à 0,47 m. PES, L = 18 à 20 cm, l = 16 à 20 cm).

Il semble que la forme de Kubake soit légèrement inférieure en taille à la forme-type de Moyeni.

## III. Moyenisauropus natatilis (rel. k).

La démarche a également été analysée plus haut.

Pour les pas (1/2 enjambées) on mesure : Piste G : (4) pas de 0,36 m. H : (4) pas de 0,41 m. I : 8 pas de 0,38 à 0,39 m. - Cette dernière piste est celle montrant les talons métatarsiens marqués, comme pour la piste AZ de Moyeni.

Ici à nouveau ces chiffres, comme aussi la dimension de PES, L = 13 cm, l = 12 cm (I un peu plus petit), mettent notre animal dans la proximité immédiate du type de Moyeni (1/2 enjambée, ou pas, variant de 0,38 à 0,57 m de l'eau au sec. PES L = 15 cm+, l = 14 cm+).

La forme de Kubake paraît ici aussi, ainsi, quelque peu inférieure à la forme correspondante du grandiose îlot de Moyeni (La piste I, au talon constamment marqué au sol pourrait être une forme relativement juvénile ?).

## IV. Moyenisauropus vermivorus (rel. k).

La démarche a été vue plus haut. - On décompte quant aux pas (1/2 enjambées) : Piste J : 5 à 6 pas de 0,28 m. K : 2 pas 0,34 m. L : 1 pas.

La dimension du pied (PES) a pour caractéristiques L = 11 cm, l = 11 cm.

Ces mensurations correspondent au mieux avec la forme-type de Moyeni (1/2 enjambée, ou pas, de 0,32 à 0,35 m. PES, L = 12 cm, l = 9,3 à 11 cm).

## V. Plastisauropus cf. ingens (rel. k).

Les dimensions du pied (PES) ainsi que la forme générale, un certain raccourcissement du doigt médian, une notable divarication des doigts II-III-IV, une bonne griffe médiane III, pourraient rapprocher notre animal de la forme de Moyeni et Mokanametsong.

On a ici pour PES : L = 30 cm, l = 28 cm env., mensurations pratiquement identiques à celles du type. Les pas paraissent de grande ampleur comme ceux du type mais la piste demanderait à être mieux dégagée.

(d) Remarques : Il serait instructif, on le conçoit, de retrouver un enchaînement écologique (biosystème probable), à l'exemple de celui de Moyeni, ailleurs qu'à Moyeni! - Si de nouveaux dégagements, aussi minutieux que celui dont Moyeni a connu le privilège, pouvaient être opérés à la ronde, dans notre zone B/1, à Kubake comme ailleurs, peut-être pourrait-on alors envisager la constitution d'un écosystème mieux défini et mieux élaboré, touchant cette précise catégorie de biotopes, -et leur ensemble-, à la venue des "époques de Transition" (voir Ellenberger et alia, 1964b, p. 323-324 ; cf. 1967, p. 348 etc).

Il semble que ce ne soit pas une utopie de souhaiter, à Kubake comme ailleurs, une fouille soignée et fructueuse, permettant de mieux apercevoir, dans leur humble vie journalière, ce groupe spécifique d'animaux face à leur "ordinaire" éventuel du moment.

Pas plus qu'à Moyeni, ces animaux n'étaient sans doute venus là sans des raisons d'ordre trophique, peut-être bien pour y satisfaire leur appétit (Vers, Amphibiens, Poissons ?).

##### 5°) Conclusion.

Le monde triasique, lors de la brève phase de la zone B/1, à la base du Stormberg supérieur, présente ainsi un biome particulièrement attachant, lors de ce qui apparaît bien être un dessèchement de plus en plus grand (Haughton, 1924, p. 469 à 475 ; Ellenberger et alia, 1964, p. 324).

Les diverses communautés locales groupées autour des rivières ou étangs temporaires, de type "Moyeni", nous révèlent des animaux interdépendants. Ils paraissent occuper des niches écologiques de plus en plus rétrécies. Leur type de biocénose paraît de plus en plus cantonné à des reliquats d'humidité (apports sableux et aqueux venus vraisemblablement d'ailleurs). Un examen approfondi de l'environnement montre que ces faunes rencontraient face à elles un monde que l'Ichnologie nous révèle vaste et ingrat (les parallèles step-piques que nous allons voir à la "mare de Mokbanametsong" confirmeront cette vue). Nos animaux, à pattes palmées pour beaucoup d'entre eux, devaient se sentir, pour cette raison, quelque peu cernés dans leurs biotopes, fragiles, fluctuants, passagers ou éphémères.

Si le 1er assemblage, par lequel nous avons commencé l'étude de notre zone, s'avère typologiquement cohérent et, au moins en apparence, stable, il n'en demeure pas moins, dans l'histoire du Stormberg, de conformation très nouvelle. Nulle part dans le Molteno ou les Red Beds Inférieurs (Etage du Stormberg Inférieur) n'était apparu un groupement de cette nature.

Or la suite du Stormberg Supérieur paraît nous montrer la dislocation très rapide de cet ensemble, pourtant remarquable à maint points-de-vue. Beaucoup de ces types disparaîtront, mais des adaptations nouvelles, que nous aborderons de près dans notre IIIe Volume, se feront jour. - Si un grand nombre des formes, façonnées pour ces "milieux clairs en pays rouge", vont être éliminées bientôt, les formes mieux adaptées de type Mokbanametsong, ou celles des "milieux rouges en pays rouge", survivront bien plus longtemps, et tout spécialement celles que l'on voit apparaître en sus dans la "flaque de Matsepe", après avoir si timidement pris leur essor aux abords du "lac de Moyeni".

---

C - PARALLELES A MOKANAMETSONG ("MILIEUX PLUS 'STEPPIQUES' ET PLUS FRANCHEMENT ROUGES"):  
LA "FLAQUE DE MATSEPE" (ZONE B/1).

1°) La zone B/1 toujours plus rouge.

Nous terminons l'exploration panoramique de la zone B/1 par quelques aperçus sur les paysages intermédiaires, monotones, rouges, séparant les petits bassins clairs étudiés plus haut.

L'un des sites les plus caractéristiques, à ce point de vue, est celui que nous rencontrons à Matsepe, à 40 km au Nord-Ouest de Kubake. Si l'on suit d'une manière à peu près continue le banc de la zone B/1 jusqu'à Matsepe près de Likhoele, c'est pour y apercevoir ici, au sein des fins niveaux de délavages ("sheet-flood"?) sous les premiers "loess", une flaque rouge à craquelures de dessiccation.

(a) La flaque et les ravines fossiles de Matsepe : sa faune ichnique.

Le site de Matsepe reproduit ainsi de son côté, en les intensifiant, les conditions rencontrées à la "mare-abreuvoir" de Mokanametsong. Comme ailleurs ce niveau, ici relativement peu épais (8 à 30 m suivant les lieux), fait contraster de manière très nette les formations antérieures d'argilites verdâtres lariolées ou pourpres à fougères, Rhexoxylon, etc, du Stormberg inférieur (à pistes et restes osseux de grosse faune, Mélanorosauridés, Proto-sauropodes, etc), et d'autre part, au-dessus, les formations si particulières du Stormberg supérieur gréseux et "loessique" avec lentilles "évaporitiques" à Ostracodes.

Le gisement des pistes très finement conservées de Matsepe s'y présente ainsi sous forme à une telle "flaque rouge" asséchée, miroitante, de courte durée, localisée dans l'espace (10 à 20 m de diamètre environ ?). Les ébats des animaux peuvent s'y observer en hyporelief comme en épirelief. Flore à Pseudoctenis (?).

(b) Le remplissage loessique colmatant la dalle B/1 : la faune osseuse B/2.

Les délavages loessiques accumulés, par-dessus le niveau B/1, s'y montrent assez massifs, et ont livré eux des restes osseux, abondants à Matsepe.

Juste au-dessus de notre "fauteuil" structural barrant ainsi le paysage, ont été trouvés (exactement au même point sous notre direction, 1962 ss), au sein des quelques 20 mètres de puissance de la relativement massive formation de la "zone B/2", une série de fossiles apparaissant caractéristiques de cette nouvelle "zone" (voir P. Ellenberger 1970, p. 347 s, - zone B/2). - Soit un petit reptile inédit à long cou, et crâne fragile de 44 mm de long à peu près complet ; un exceptionnellement "petit Thécodontosauridé" inédit (à allure avienne à certains égards; voir aussi Crompton, *rens. oraux et correspondance*, 1962-64) ; des Tritylodontidés (dont l'un inédit avec la mandibule et la patte complète, ce qui présente pour notre typologie ichnique l'intérêt comparatif indéniable que l'on peut penser) ; d'autres reptiles plus gros.

Or c'est encore dans ce même gisement qu'a été découvert (1962), puis dégagé, un Mammifère réputé actuellement le plus ancien spécimen de la classe, soit le petit Docodonte Erythotherium parringtoni (voir Crompton 1968a, 1968b). On peut voir la reconstitution complète tentée de ce petit animal jusqu'aux pattes comprises, illustrée par R. Bakker en grandeur naturelle (*ibid*). Les autopodes ne mesuraient que 7 mm, et la longueur totale de ce petit trotteur n'excéderait pas 12 cm.

Des pistes minuscules assimilables à ce dernier animal, ou à tout le moins à son groupe, avaient déjà été rencontrées on s'en souvient dès la zone B/1, au bassin de l'"île de Moyeni" (voir Section I). Des devanciers des Mammifères au sens strict du terme remontent en fait dès le Stormberg inférieur (P. Ellenberger 1972, p. 101 ss, zone A/7), avec des avant-coureurs dès le début lui-même de l'E-

tage, soit au Molteno inférieur, Trias moyen probable (ibid p. 42, zone A/2)?

2°) La faune de la "flaque" à pistes de Matsepe (zone B/1) : qu'y trouve-t-on ?

- Tridactyles "aviens" (Carnaviens) :		
<u>Masitisisauropus angustus</u> , variété <u>cursor</u> ,		1 piste +;
<u>Masitisisauropus exiguus</u> , variété <u>ruber</u> ,		1 piste.
- Tridactyles "aviens" (Lacunaviens) :		
<u>Trisaurodactylus superavipes</u> ,		1 piste.
- Petits coureurs steppiques (Proto-mammifères pentadactyles) :		
• Eopentapodiscidés :		
<u>Eopentapodiscus mirabilis</u> ,	10 pistes ;	
<u>Eopentapodiscus crassus</u> ,	1 piste ;	
<u>Eopentapodiscus major</u> ,	5 pistes.	
• Paraéopentapodiscidés :		
<u>Paraeopentapodiscus intentus</u> ,	4 pistes ;	
<u>Paraeopentapodiscus parvus</u> ,	1 piste.	
• Dipodiscidés (groupe <u>Entodipodiscus</u> ) :		
<u>Entodipodiscus priscus</u> ,	2 pistes.	
- L'inconnu de la steppe : Lépidosaurien ?		
<u>Sauroeidepus matsepeensis</u> .		1 piste.

Il est instructif de retrouver ainsi, dans notre zone, des groupes représentés à Mokanametsong (les Carnaviens et les Lacunaviens) ou à Moyeni (les petits Coureurs steppiques, parallèles aux Eotétrapodiscidés). Mais il est au moins aussi frappant de constater combien ce biotope nouveau, de la même zone, nous apporte de complément inédit, touchant la très petite faune coureuse des sols rouges (d'apparence contemporains), grâce à quelques délavages pluviaux bienvenus et providentiels, sans lesquels cette faune nous serait demeurée méconnue à Matsepe.

Nous avons analysé et présenté l'envahissement grandissant de cette faune dans un travail récent ("L'explosion démographique des petits quadrupèdes à allure de Mammifères", etc, Colloque CNRS. Muséum Paris, Juin 1973.- Voir la section IV de l'ouvrage).

Nous nous contenterons donc ici de fiches diagnostiques aussi brèves que possible pour conclure le présent volume de Typologie des Vertébrés du Trias du Stormberg (zone B/1).

#### LES PETITS TRIDACTYLES "AVIENS" : CARNAVIENS.

Masitisisauropus angustus (variété cursor) (Pl.R; Pl. XXIX ; 1).

Echantillons (syntypes) : Dalle de grès rouge loessoïde dur de Matsepe (sous le niveau à Tritylodon et Mammifères primordiaux); hyporelief et épirelief .

L'hypodigme y comprend 3 pistes mal définies, avec un pas gauche très net, en progression rapide (Piste A) ; en association avec la faune "steppique" très légère de la "flaque

de Matsepe (Plaque "1").

- (a) Diagnose brève : Evoque de très près M. angustus variété procedans, de Mokbanametsong; pour la forme et l'allure des doigts, la dimension du pied, bien qu'ici une peu mineur, la symétrie marquée du pied à l'arrière (voir en particulier la piste AQ5 à la marche rapide, les doigts plus serrés).

Mais ici: la marche apparaît plus rapide, les doigts plus serrés encore ; les 3 phalanges du doigt médian, bien souples dans leurs articulations, sont fort marquées ; la griffe III a dérapé vers l'intérieur, au décollage du pied.

- (b) Démarche et mode de vie : Le pied (PES) de ce tridactyle bipède, en train de courir dans la flaque rouge asséchée à petits polygones de retrait (2 à 4 cm d'ampleur), au milieu de la petite faune mammalienne, témoigne chez notre animal d'une nette vivacité.

Il est frappant de voir comment notre animal (variété cursor) a traîné les griffes des 2 doigts latéraux II et IV par le revers de la patte repliée, juste avant de l'étaler à nouveau pour la poser dans son vigoureux élan vers l'avant. La largeur du pied (acropode), dans cette sorte de "repli sur soi d'une très courte fraction de seconde vers l'arrière", s'abaisse jusqu'à 20 mm, pour s'accroître immédiatement après, lorsque le pied projeté vers l'avant se déploie à nouveau au sol pour y prendre appui (largeur alors du pied, entre les doigts latéraux: 55 mm) (voir photo).

Lors du re-départ du pied du sol, les extrémités distales des doigts II et IV s'écartent encore un peu (58 mm env.), et l'extrémité la plus distale du IIIe doigt raye très légèrement le sol, en s'arquant vers l'intérieur pour le décollage.

- (c) Autres pistes : La piste B, cheminant en parallèle avec la piste A, assez près d'elle (soit à 0,15 m), et de même enfoncement (soit 9 mm pour le doigt médian), donc contemporaine(?), montre également au pied gauche, mais ici oblitéré en partie par une piste de Mammifère (Eopentapodiscus mirabilis, Piste G). On aperçoit une 3e, piste B' (pied droit), marchant à rebours de A et B, moins enfoncée.

- (d) Diagnose détaillée (mensurations sur les pistes A, B et B').

I. PES - Longueur du pied, 75 mm (du doigt II, 40 mm ; de III, 60 mm ; de IV, 40 mm ; projection de III en avant du bout des doigts latéraux, 32 mm, avec ongle 38 mm. Largeur du pied entre l'extrémité des doigts latéraux, 55 mm. Divarication totale II-IV, 65° (II-III, 35° ; III-IV, 30°). Les coussinets de phalanges sont musculeux, et le doigt médian montre, par ses plis, les possibilités considérables de fléchissement à la verticale (et, pour la phalange distale, de plus vers l'intérieur: effet du fléchisseur commun profond ?).

Ce pied, très semblable à celui des Carnaviens de Mokbanametsong, s'avèrerait celui d'un grimpeur probable, voire d'un percheur.

Une palmure sur notre échantillon apparaît probable (entre les doigts II et III ?).

II. MANUS - La main nous demeure inconnue.

III. PISTE - Le trajet de M. angustus cursor n'est visible que sur une courte distance, sur notre plaque principale ("1"). Le pas dépasse 0,30 m (Piste A), et pourrait bien dépasser 0,45 m (Piste B). Une telle manière de propulser vers l'avant le pied replié pour l'étaler brusquement au sol en le posant, se retrouve en Anatomie Fonctionnelle Comparée chez les Gallinacés actuels, comme aussi chez bien des Oiseaux.

- (e) Derivatio nominis et discussion : Se reporter au type (voir Section II, - Mokbanametsong).

Cette variété un peu inférieure au type (v. procedans) a été nommée "cursor", à

cause du pas de course qu'elle montre à Matsepe.

Il est frappant de rencontrer nos Proto-aviens évolués (Carnaviens), ainsi mêlés aux ébats des petits Proto-mammifères du Trias. On a là une avant-première du tableau que l'on verra s'établir définitivement plus de 100 millions d'années dans le futur, et spécialement au Cénozoïque, lorsque Oiseaux et Mammifères auront pris possession de la planète.

---

Masitisisauropus cf. exiguus, variété ruber ? (PI.R; Pl. XXIX; 1).

Echantillon : Dalle de grès rouge loessoïde de Matsepe (hyporelief et épirelief).

L'hypodigme y comprend 1 piste incomplète (C) montrant 1 pas gauche, un peu oblitéré par des "déchets" ou "déjections" (?) (a-b), - sur la Plaque "1". En association avec la petite faune steppique du lieu, à Proto-aviens et Proto-mammifères (plus Sauroeidepus).

- (a) Diagnose : Ce petit tridactyle, bipède aux pas longs (0,25 à 0,35 m?), rappelle M. exiguus de la "mare-abreuvoir de Mokanametsong" du même niveau, spécialement la variété digitigradus. Mais la trace, peu nette, représente une forme inférieure, que nous appelons sous toutes réserves la variété ruber.

Les mensurations sont imparfaites, étant donné l'état de la pièce, mal dégagée (encroûtement ou déchets locaux).

I. PES - Longueur du pied, 62 mm environ. Projection de III en avant du bout des doigts latéraux, 21 mm. Largeur du pied entre l'extrémité des doigts latéraux, 46 mm. Divarication totale II-IV, 46° (II-III, 25° ; III-IV, 21°). Les coussinets de phalanges apparaissent pratiquement confondus sur l'échantillon. L'arrière du pied est surélevé, mais montre l'enfoncement quasi-symétrique des articulations digito-métatarsiennes II et IV, disposition caractéristique du genre Masitisisauropus.

II. MANUS - La main n'apparaît pas sur le fragment de piste de 0,50 m que nous possédons.

III. PISTE - Enjambée, ? (Le pas dépasse 0,25). La démarche se fait avec une semi-digitigradie qui semblerait montrer une progression rapide, confirmée par l'enfoncement des 3 griffes, dans le sol rouge.

- (b) Plésiotype : Se reporter à M. exiguus v. palmatus, mais surtout digitigradus, du gisement de Mokanametsong.

- (c) Derivatio nominis et discussion : Cette variété est nommée en allusion à la présence, assez remarquable, de ces petits Proto-aviens, au sein des formations rouges xérophiles, où l'on ne rencontre d'ordinaire, cachées, que des traces de très chétifs Proto-mammifères et autres quadrupèdes. - "Ruber", on le sait, veut dire "rouge, spécialement en parlant des rochers et des sols rouges" (Pline, etc).

Il serait intéressant de remettre la main sur notre trouvaille d'un fort petit squelette à allure avienne dans ce gisement, fossile confié très temporairement, 1962, pour photographie à A.W. Crompton (S.A. Museum à Capetown).

---

LES PETITS TRIDACTYLES "AVIENS": LACUNAVIENS.

Genre Trisaurodactylus nov. gen.

Diagnose générique : Bipède gracile apparent, malgré son relatif gigantisme au sein du groupe. A les doigts rectilignes, filiformes, comme Trisauropodiscus du Stormberg (voir n° 47, 48). - Mais les doigts sont ici extrêmement écartés (divarication de 130°, au lieu de 110°), avec un appui horizontal des 3 doigts, uniquement sur leurs phalanges distales, appui bien marqué pour "II" et III, et très faible pour le "IV". Aux traits Lacunaviens (voir plus haut), s'ajoutent: l'absence d'hallux, la petitesse apparente de l'appui métatarsien juste à l'arrière du point de divergence des 3 doigts. Le nom générique vient de la nature spéciale de ces longs doigts.

Trisaurodactylus superavipes nov.sp. (Type 69D; Pl.R; Pl.XXX; 1).

Hypodigme (type) : Dalle de grès rouge loessique dur de Matsepe (Plaque "3", excellente contre-empreinte naturelle).

L'hypodigme y comprend 1 piste très incomplète (piste D) ; en hypo- et en épirelief. En association avec l'étonnante petite faune para-steppique de Matsepe ; un petit "Mammifère" (Eopentapodiscus intentus) marche sur l'emplacement du point de divergence des 3 doigts. Ce pied, que nous apercevons sur ce court fragment de piste (0,60 m), apparaît être un pied droit (légère courbure de l'ongle médian vers l'intérieur)?

(a) Diagnose : Les deux longs doigts très écartés, "II" et III, dont on aperçoit les ongles fins et la pulpe digitale très mince, évoquent ceux du Lacunavien Trisauropodiscus superaviforma de la zone A/4. Mais ces longs doigts ne sont enfoncés que distalement. Quant au "IV", il n'a fait qu'effleurer le sol, à peine, distalement ; il apparaît n'être que très peu fonctionnel en tout cas, sur notre piste.

I. PES - Longueur du pied, 135 mm (partie marquée ; soit 145 à 150 mm depuis le point de divergence des 3 doigts) ; de "II", 75 mm (100 mm depuis le point de divergence) ; de III, 115 mm (140) ; de "IV" 50 (90 ?) ; projection de III en avant du bout des doigts latéraux, 107 mm. Largeur du pied entre l'extrémité des doigts latéraux, 185 mm. Divarication totale II-IV, 130° ("II"-III, 70° ; III-"IV", 60°). Les coussinets de phalanges sont visibles, très allongés, pour les parties distales de "II" et III. L'arrière du pied est surélevé, mais l'on aperçoit un petit appui métatarsien localisé, de forme ovale, très peu enfoncé vers l'arrière du pied, exactement sur l'axe du pied. La formule phalangienne de ce digitigrade paraît du type : (?) - 2 - 3 - (2?) - 0 ; ou (?) - 3 - 4 - (3?) - 0 (si l'on compte une possible phalange proximale supplémentaire à chaque doigt).

II. MANUS - Le membre antérieur de cet animal ne nous est pas connu.

III. PISTE - Enjambée ? (Pas = ?). La démarche se fait sur les doigts, comme les coureurs.

(b) Plésiotype : Néant (voir la faune proto-avienne des zones A/4, et plus tard, au Stormberg supérieur: B/3).

(c) Derivatio nominis et discussion : Nommé du fait, au sein des Lacunaviens, de son "pied avien supérieur (en dimension)". Sa petite plage péri-articulaire métatarsienne, ainsi que la très grande légèreté de construction de l'autopode, tendraient

à rapprocher plus encore notre animal du monde avien du Crétacé ou du Tertiaire que de celui des légers Coelurosauriens classiques.

Il serait intéressant de recueillir son squelette dans le riche gisement osseux couronnant notre site de Matsepe (Zone B/2).

Ajoutons que l'usage fonctionnel de deux doigts à la marche ou la course paraît être un trait généralisé, de plus en plus, au sein de l'Ecofaune du Stormberg supérieur (voir plus bas). Or on a l'impression d'une nette didactylie chez notre animal. Une telle disposition n'est pas sans évoquer ce que l'on trouvera bien plus tard chez des Oiseaux coureurs, tels que les très archaïques Ratites (voir Berlioz op. cit. p. 847), et très spécialement les Struthionidés. - L'Autruche actuelle, très rapide coureuse, n'a conservé, elle, au pied, on le sait, que deux doigts relativement externes, III et IV. - Seule une piste plus complète permettrait de vérifier la prépondérance à peu près exclusive chez notre animal de ces deux doigts plus internes III et "II". Il peut s'agir d'une adaptation parallèle.

Souhaitons que de nouvelles fouilles, à Matsepe, nous permettent de mieux approcher, ichnologiquement compris, cette faune.

---

#### LES PETITS COUREURS STEPPIQUES : EOPENTAPODISCIDÉS.

Nous avons déjà rencontré dans le cadre péri-steppique de notre "île de Moyeni", de la zone B/1, à Moyeni, le groupe Eotetrapodiscus, au pied semblable à celui de Docodontes (selon la figuration de Bakker). A Moyeni, paraîtront dès la zone B/2 toute une série de petits "Mammifères" (et apparentés) nouveaux ; il en sera de même à Matsepe, où leurs squelettes eux-mêmes deviendront visibles.

Mais à Matsepe, à la zone B/1, apparaissent déjà, au moins par les pistes, 3 groupes de ces petits animaux à allure de Mammifères : Eopentapodiscus, Paraeopentapodiscus, Entodipodiscus.

---

#### E o p e n t a p o d i s c u s nov. gen.

Diagnose générique : Animaux de dimension relativement modeste, quadrupèdes, à la pentadactylie très marquée pour la main, et un peu moins constamment pour les pieds, aux doigts fortement divergents entre eux, terminés par des ongles très aigus, mésaxoniques pour les pieds, mésaxoniques à légère tendance paraxonique pour les mains, à formule phalangienne de type 2-3-3-3-3, évoquant celle des Mammifères à l'autopode primitif. Démarche en semi-digitigradie, avec une orientation un peu interne des mains comme des pieds (ces derniers, un peu plus pesants et moins étalés que les mains) ; les mains se posent à l'intérieur de la voie.

Le genre, d'un groupe fort nouveau, paraît jusqu'à présent typique du 1er horizon du Stormberg supérieur (zone B/1). Le nom générique ("petit pied pentadactyle des aurores") vient du grec (eôs, penta, podiscus).

Les seules faunes ichniques connues dans le reste du monde et pouvant évoquer quelque peu Eopentapodiscus, ont été classées par Haubold, pour celles remontant au Permien, parmi les "Pélycosauriens" (Ophiacodontes, Sphénacodontes, Edaphosaures, Caséosauriens, etc, - 1971 p. 32-42), et pour des plus récentes, parmi les Thérapsidés (Thériodontes, etc - ibid p. 42), ou même parmi les Mammifères (ibid.). Voir la discussion sous l'espèce-type.

---

Eopentapodiscus mirabilis nov. sp. (Type 74A; Pl.R; Pl. XXX ; 1).

Hypodigme (syntypes) : Dalle de grès loessoïde rouge dur de Matsepe (zone B/1). Le fin niveau rouge de la "flaque de Matsepe" a fourni, sur 7 plaques détachées (originaux et plastotypes naturels), une série de pistes.

L'hypodigme y comprend 10 pistes complémentaires, très homogènes en dimension, mais aux pas les plus variables. Elles montrent de façon intéressante la démarche et les principaux traits spécifiques de cet animal. Les pistes n'ont pu être suivies que sur de courtes distances.

(a) Diagnose brève : Se reporter à la diagnose générique. La main large, parfois plus légère, laisse au sol une marque plus courte que celle du pied. Les démarches particulières et les mensurations spécifiques sont analysées ci-dessous. Par rapport à l'espèce-type, E. crassus de même dimension a les doigts plus "emboudinés", et un hallux moins fonctionnel au sol ; E. major au pied un peu analogue est une forme près de deux fois plus grande.

(b) Démarches et mode de vie : Les animaux ont vire-volté en tous sens après le début du dessèchement de la "flaque de Matsepe". Leurs pas s'impriment par-dessus les craquelures, mais ont réussi à se marquer encore assez nettement au sol, fin, rouge, à la suite de cette dessiccation, avec un enfoncement de 2 à 5 mm. La main est souvent moins marquée que le pied (Piste J), et presque toujours à l'intérieur de la voie suivie par les pieds. La main peut atteindre violemment le sol lors d'une sorte de galop (Piste J), où l'on voit les 4 autopodes pratiquement imprimés au même endroit (voir à la discussion plus bas). La main peut aussi faire que ne frôler le sol d'un appui furtif et léger lors d'une sorte de trot (Piste Q), à la suite d'un petit dérapage du pied droit (accélération ?) (voir R). L'animal peut s'activer, passer de la marche au "trot" (I), à la "course" (E), griffes ouvertes (H, L, etc). Il est difficile de savoir à quoi il s'occupait (point de pistes d'Arthropodes). Une analyse complémentaire révélerait la nature de quelques marques en très fines stries à la main (Piste K) : il ne serait pas impossible qu'il s'agisse de poil (Des marques de "poils" se retrouveront dans les zones B/1, B/3, B/4, chez d'autres types).

(c) Tableau des pistes de Eopentapodiscus mirabilis (à Matsepe).

Piste	Nb. de pas	$\frac{1}{2}$ enjambée (cm) (+ direction?)	Pes L (cm)	Pes 1 (cm)	Pace ang	Ped ang	Ecart (cm)	Remarques		
(Plaques "1")										
E	1	?	..	4,1	4,0	-	-	-	1 pas seul (course?).	
(Plaques "2")										
H	2 pas	12	?	..	4,5 (pouce)	4,0	(100)	(40)	(8)	1 couple, main belle.
I	2(+1)		..	3,0+	4,0+	(110)	(35)	-	1 couple, main nette	
J	2(+2)	8	..	4,2	3,9	100	40	8	2 couples semi-galopade.	
K	1(+1)	-	..	(4,3)	(4,0)	-	-	-	1 couple main "velue" (?).	
L	1	-	..	3,6+	3,6+	-	-	-	Belles phalanges griffues.	
P1, P2	1,+1	-	..	digit.	3,5+	-	-	-	(pas isolés).	
(Plaques "3")										

(Suite page 130)

(Suite de la page 129)

(Plaque "3")									
Q	4 pas	10	..	3,5+	(4,3)	105	37	7,5	-dérapiage, trot.
R	2(+1)	9?	..	3,0+	4,0	(105)	(36)	(7,5)	-1 couple main furtive.
S	1	-	..	4,2	(4,0)	-	-	-	-(griffu).

TOTAL : 10 pistes, 17 pas, 23 traces.

(d) Diagnose détaillée et mensurations :

- I. PES - Longueur du pied au sol : 36 à 42 mm, suivant l'allure et le degré de digitigradie, s'accroissant à 43 à 45 mm lorsque le pouce (hallux) est visible du côté interne. Longueur des doigts au sol depuis les articulations digito-métatarsiennes (toujours très nettes) : doigt I, 10 mm (sans l'ongle) ; II, 28 mm ; III, 30 mm ; IV, 26 mm ; V, 18 mm.
- Projection de III en avant du bout des doigts latéraux II et IV, 5 mm.
  - Largeur du pied entre l'extrémité des doigts latéraux I et V, 40 mm (exceptionnellement 44 m, mais seulement 35 sans le pouce). Divarication totale II-V, 50° (II-III, 10° ; III-IV, 10° ; IV-V, 20°) ; la divarication I-V avec le pouce atteint 115°, le pouce apparaissant très séparé des autres doigts (I-II = 60°).
  - Les coussinets des phalanges sont étroits et peu enfoncés, sauf ceux des phalanges proximales. Les phalanges distales, filiformes au sol, se terminent par un long ongle, recourbé quelquefois vers la terre. Formule phalangienne 2-3-3-3-3, ou très approché.
  - L'arrière du pied est peu enfoncé, sauf la partie articulaire digito-métatarsienne, qui dessine au sol 5 creux disposés en croissant, d'où partent en étoile les 5 doigts. Le doigt I semble souvent peu fonctionnel à la marche. L'on aperçoit une certaine tendance métatarsograde pour l'ensemble de l'autopode.
  - Le pied, bien mésaxonique, se tourne un peu vers l'intérieur, à la marche (ped. orientatio de -17° à -20°).
- II. MANUS - Longueur de la main, 37 mm (de 35 à 39 mm) du doigt I, 16 mm ; de II, 18 mm ; de III, 23 mm ; de IV, 22 mm ; de V, 17 mm : projection de III en avant du bout des doigts latéraux, 7 mm. Largeur de la main entre I et V : 48 à 50 mm. Divarication totale I-V : 100° à 110°. Les phalanges, sauf les proximales, sont assez filiformes. Les 5 doigts se terminent par des ongles allongés fins, dont la pointe effleure le sol. Main mésaxonique à tendance paraxonique, obliquant un peu vers l'intérieur (manus orientatio -15° environ). Formule : 2-3-3-3-3.
- III. PISTE - Enjambée de 0,16 à 0,24 m, suivant l'allure (pas de 8 à 12 cm env.). Ped. ang. 35 à 40°, Manus angulatio, moindre. Ecartement, 7 à 8 cm. La démarche se fait de façon vive, très spéciale, comme on l'a vu plus haut (marche, trot, dérapage, galop possible). Il n'y a jamais de marque de queue. Un talus de rejet se voit à l'arrière des mains et à un moindre degré des pieds. Une sorte de coprolithe paraît associée à l'une des pistes (E), ou son voisinage?

(e) Plésiotype : (voir plus bas, et E. crassus).

(f) Derivatio nominis et discussion : En sus de son nom générique, "petit pied pentadactyle des aurores", cette espèce-type a reçu le qualificatif de mirabilis, à la vue de ses ébats divers, et surtout de l'étonnante "harmonie" qu'elle montre dans la forme de ses autopodes. On notera ultérieurement d'autres "galops" (voir celui de la zone C/3 ; voir aussi ceux de Casamiquela 1964, p. 204-205, dans le Jurassique moyen de Patagonie).

#### I. Spécificité du groupe :

A bien des points de vue, cet animal et son groupe contrastent avec le monde reptilien et avec le monde proto-avien que nous avons suivis en détail jusqu'à présent. Il évoque un peu le groupe Eotetrapodiscus que nous avons vu à Moyeni. Mais ici les doigts sont beaucoup plus allongés, élégants, et la démarche est plus capricieuse à ce qu'il paraît. De telles variations d'allure ne se retrouvent pas chez les divers Archosauriens que nous avons étudiés et point chez les Crocodiliens, dont la formule phalangienne, pourtant peu réduite (Pes : 1-2-3-3-0, Manus : 1-2-3-3-2), contraste avec celle, primitive et significative, du groupe Eopentapodiscus.

La disposition des doigts et la mésaxonomie pourraient faire penser davantage, chez notre type, à certains Euryapsidés, mais la formule phalangienne y est en général elle aussi d'un autre ordre (Pes : 1-2-3-4-2, Manus : 1-2-3-4-3, un peu du reste comme chez les Amphibiens (voir aussi les Seymouriamorphes). Ici au contraire la formule paraît de type : Pes : 2-3-3-3-3, Manus : 2-3-3-3-3. Le pouce de la main (pollex) est mobile latéralement de plusieurs degrés ; le pouce du pied (hallux) paraît lui aussi mobile. On a donc probablement à faire à un retour en force des faunes proto-mammaliennes ou "para-mammaliennes", annoncées de longue date dès le Permien (une des pistes du Permien de Lodève évoque déjà étonnamment notre type - voir P. Ellenberger, travail en préparation).

#### II. Disparition des Pré-mammaliens :

Il semble que l'ensemble des Thériodontes aient connu en effet, au Karroo, une grande éclipse, - un déclin presque complet -, à la fin du Permien, avec l'éclosion et la multiplication des Archosauriens. Pourtant, on le sait, quelques rares groupes en avaient survécu au Trias supérieur, tels que la famille des Diadémodontidés (cf. P. Ellenberger 1970, p. 345, zone A/3) et celle des Cynognathidés (*ibid.* p. 345, zone A/4). Les Cynodontes avaient une formule parfois assez mammalienne, par exemple Thrinaxodon de Trias inférieur à moyen, groupe auquel on pourrait assez bien attribuer des traces telles que les nôtres, si ce n'était la paraxonomie du pied (Pes : 1-2-3-4-2 ; alors que l'on a pour manus : 1-2-3-3-2).

Peut-être les Dromathériidés, Haramyidés et surtout Tritylodontidés en sont-ils issus. Les Tritylodontidés montraient eux-mêmes une formule plus mammalienne.

#### III. Mammifères Non-thériens :

En fait, dès le milieu du Trias supérieur, une multiplicité de petits animaux semblent avoir pris le relais des Cynodontes. Les Cynodontes semblent avoir définitivement cédé la place aux petits Ictidosauriens, avec Tritheledon, et bien plus en particulier Pachygenelus, dont un exemplaire a été trouvé à Moyeni (en 1962, à l'étude, *ibid.* p. 348; zone B/2), et Diarthrognathus (plusieurs spécimens, autour de notre gisement, dont ceux "repris" par Crompton, 1958 et 1962). - Mais on voit parallèlement apparaître et pratiquement en même temps, bien plus mammaliens encore, les descendants supposés (?) des Bauriamorphes : les Mammifères vont paraître (Bauria cynops du Trias inférieur n'avait-il pas une formule phalangienne de type 2-3-3-3-3 pour le pied comme pour la main, en comptant pour phalange la partie unguale du doigt ?).

Le niveau de Moyeni en zone B/1 nous révèle en fait ce qui est pratiquement alors l'invasion d'une véritable quantité de petits "Proto-mammifères". Peut-être peut-on supposer parmi eux des animaux tels que les Allothériens (Multituberculés ; on se souviendra que Ptilodus vivait déjà au Lias)? Avec la présence déjà certaine de Docodontes divers (attestée en fait par Erythrotherium et de Megazostrodon de nos gisements). - Il y a lieu de penser que les Amphilestidés d'une part et les Triconodontes de l'autre, tous Mammifères Non-thériens bien représentés au Jurassique supérieur, avaient déjà - cela est plausible - leurs représentants avant-coureurs au sein de cette faune (On se rappellera la présence, en plein milieu des Tritylodontidés du Trias supérieur d'Asie, du Triconodonte Sinocodon. Il pouvait en être de même en Afrique du Sud).

#### IV. Mammifères Thériens :

Or c'est à cette même époque tardi-triassique qu'avaient commencés à naître eux aussi dans le monde, de leur côté, des Mammifères Thériens tels que les Symétrodontes (Kuehnotherium est du Rhétien). Cette faune mammalienne, combien avancée, paraît avoir été suivie de près, dès lors - rien n'empêche en principe de le penser - par les avant-coureurs, devanciers: les Eupantothériens (dont 15 genres peuplaient au Jurassique supérieur les Morrison Series, U.S.A., ou plus).

Dès cette date si ancienne, que nous le voulions ou non, les ancêtres bien obscurs, demeurés "insignifiants" (restés peu spécialisés quant au mode de vie, quant aux dents et quant à l'autopode - cela paraît nécessaire -) des lignées Euthériennes du futur, devaient exister, cachés.

A moins d'imaginer une rétrogradation des caractères du squelette, avec un retour à la primitivité du membre, on peut considérer que des traces de type phalangien primitif telles que celles d'Eopentapodiscus sont finalement proches, de par la primitivité même, de la lignée des tard-venus dans ce monde que seront les Euthériens. Certains Euthériens, les plus primitifs, Insectivores et Primates, avaient conservé, à la fin du Mésozoïque cet autopode de caractère non spécialisé, apte à tout, omnivalent. Il y a lieu de penser que la plupart des Placentaires ont pu dériver de formes de cet ordre.

#### V. Conclusion :

On n'a ainsi que l'embarras du choix (voir encore notre note au Colloque CNRS 1973, en particulier le tableau phylogénique) si l'on veut tenter une possible attribution des pistes aux diverses familles ou groupes de Non-thériens ou de Thériens que l'on sait, ou que l'on peut penser, avoir existé en notre Trias supérieur ou terminal, dès la zone de Moyeni.

Nos petits coureurs, trotteurs, sauteurs steppiques sont là pour nous rappeler, encore une fois de façon lancinante, combien il serait important de lancer une campagne bien plus systématique, dans nos niveaux, pour retrouver les squelettes de ces animaux au sein des "steppes" où paraissent leurs pistes et leurs ébats.

L'ancienneté et la multiplicité d'origine des Mammifères semble en tout cas de plus en plus attestée.

---

Eopentapodiscus crassus nov.sp. (Type 75A; Pl.R; Pl. XXX ; 1).

Syntype : Dalle de grès rouge loessoïde de Matsepe (zone B/1).

L'hypodigme y comprend 1 piste incomplète (Y) présentant 1 trace de pied très nette (pied gauche) en épirelief (Plaquette "5"), en association avec la riche écofaune du lieu.

Diagnose : Comme pour le genre et pour l'espèce-type, E. crassus révèle un pied mésaxonique, avec enfoncement spécial, ici, sur le bord interne. Le 1er doigt apparaît d'autre

part plus volumineux, et le Ve planant pratiquement vers le ciel, à la marche. Les 4 doigts I-II-III-IV sont épais, "emboudinés", lobés, avec des articulations inter-phalangiennes très marquées (seuil, petit pli transversal).

I. PES - Longueur du pied, 40 mm; du doigt I, 16 mm; de II, 26 mm; de III, 26 mm; de IV, 23 mm; de V, (10 mm+). Projection de III en avant du bout des doigts latéraux, 4 mm (env.). Largeur du pied entre l'extrémité des doigts latéraux I-V, 39 mm. Divarication totale I-IV, 95° (I-II, 55°; II-III, 20°; III-IV, 20°); I-V, 115° environ (IV-V, 20° environ). L'angle du pouce avec les autres doigts est donc considérable, 55°, mais un peu inférieur à l'espèce-type (60°).

Les coussinets les plus proximaux de chacun des 4 premiers doigts dessinent au départ du métatarse, de par leur renflement, une sorte de croissant bien enfoncé au sol (partie convexe à l'avant).

Plus à l'arrière, le métatarse se relève très subitement, vers le tarse et le zeugopode. Dans un plan vertical, l'angle du métatarse par rapport à l'acro-pode paraît dépasser 30° sur notre échantillon. On devine quelques petits points d'enfoncement au lieu approximatif des articulations digito-métarsien-nes.

De longues griffes crochues ornent au moins les doigts II et III.

La formule phalangienne paraît typiquement de nature: 2-3-3-3-(2+).

II. MANUS - La trace hypothétique de la main est incomplète.

III. PISTE - La démarche se fait d'une manière nettement plus pesante que pour E. mirabilis. Ce petit animal n'en apparaît pas moins "carnivore" et "agressif" d'allure, pour ses griffes? Il faudrait trouver une piste complète.

Plésiotype : Néant.

Derivatio nominis et discussion : Nommé de par l'épaisseur des coussinets.

Cette espèce nous livre, grâce à sa conservation et son profond enfoncement dans le limon de la "flaque de Matsepe", une meilleure compréhension sur le genre Eopentapodiscus, animaux dont le régime est peut-être aussi bien carné qu'insectivore, et qui ne se situent vraisemblablement pas loin de l'origine de maints Mammifères plus récents.

---

Eopentapodiscus major nov. sp. (Type 74B; Pl.R; Pl. XXIX; 1).

Hypodigme (syntypes) : Dalle de grès rouge loessoïde de Matsepe (zone B/1).

L'hypodigme y comprend 5 pistes incomplètes, aux traces de même ordre :

Plaque "1", Pistes F-G : 4 traces formant 2 couples possibles (semi-galopade ?);  
N3-N4 : 2 traces de pas isolés.

Plaque "2", M : belle trace à l'arrière conservé, doigts amputés;  
N1 : trace aux doigts en digitigradie.

Plaque "4", N2 : trace sur un plan précédant juste celui de la marche de Dipodiscus.

Faune en association apparente avec tous les types de la "flaque".

(a) Diagnose : Espèce majeure très analogue à tous points de vue à E. mirabilis, mais près de deux fois plus grande; hallux moins divergent. La main apparaît plus large que le pied.

I. PES - Longueur du pied, 55-60 mm (du doigt I, 30 mm; de II, 30 mm; de III, 35 mm; de IV, 35 mm; de V, 25 mm). Projection de III en avant du bout des doigts latéraux, 8 mm env. Largeur du pied entre l'extrémité des

doigts latéraux, 60-70 mm. Divarication totale I-V, 160° (I-II, 60° ; II-III, 30° ; III-IV, 35° ; IV-V, 35°). Les coussinets de phalanges sont assez peu visibles, les doigts allongés, un peu courbes. L'arrière du pied est marqué d'une sorte de double petit "talon" : ces deux pointes tournées vers l'arrière paraissent résulter de la prolongation, du côté proximal, de l'arc dessiné par les 5 articulations digito-métatarsiennes. Les 5 griffes paraissent plus épaisses, ou moins aiguës, que chez les deux autres espèces du genre.

II. MANUS - La main montre des caractéristiques assez analogues.

Longueur de la main, 60 mm (du doigt I, 30 mm ; de II, 30 mm ; de III, 35 mm ; de IV, 35 mm ; de V, 30 mm ; projection de III en avant du bout des doigts latéraux, 7 mm. Largeur de la main entre I et V : 80 mm. Divarication totale I - V : 140°. Griffes assez aiguës, la Ve paraît montrer une rotation à l'arrière.

III. PISTE - Enjambée, ? mm (Pas = irréguliers), Ped. angulatio ?. Manus angulatio moindre. Ecartement, ? : la démarche n'a pu être déterminée ; la piste F-G paraît correspondre à une galopade, les traces des 4 autopodes étant rassemblés au même endroit. "Coprolithe" (?), à débris divers, aux abords de la piste...

(b) Plésiotype : Néant.

(c) Derivatio nominis et discussion : Nous avons pré-signalé cette forme (1970, 1972) en tant que variété major de l'espèce-type. Une meilleure diagnose nous oblige à classer cette bête sous le nom d'une espèce, distincte, majeure, d'où le nom.

Des pistes plus complètes apporteront un indispensable complément d'information (nature, comportement) : il paraît s'agir d'un Mammifère d'assez grande taille, à la démarche et à l'autopode "primitif" typique de la Classe.

---

PARAÉOPENTAPODISCIDÉS .

Paraeopentapodiscus nov. gen.

Nous avons été amenés à séparer ce genre du groupe ci-dessus.

Diagnose générique : Semi-digitigrade, à la démarche quadrupède, pentadactyle, mésaxonique comme Eopentapodiscus, marchant les pieds un peu rentrants ; mais de beaucoup plus petite taille, frappant par la légèreté de la démarche, par la superposition du pied venant se placer pratiquement sur la marque de la main, les doigts sont assez fins, les griffes plus réduites ; le pouce, lorsque visible, a tendance à se serrer beaucoup plus près des autres doigts, une adduction distinguant nettement cette forme des précédentes.

---

Paraeopentapodiscus intentus nov. sp.

(Voir page suivante)

Paraeopentapodiscus intentus nov. sp. (Type 75B; Pl.R; Pl. XXX; 1).

'Syntypes' : Dalle de grès rouge loessoïde de Matsepe (zone B/1).

L'hypodigme y comprend 4 pistes de même ordre, dont 1'une assez bien définie (Plaques épirelief. "2 et 3") : U, 3 pas (dont 2 couples) ; O, 1 pas ; T (belle trace semblable à O) et T' (2 pas peut-être isolés) ; W, 1 pas (aux doigts bien analysables). En association avec la faune de la "flaque de Matsepe" à "Proto-aviens" et à "Proto-mammifères".

(a) Diagnose : voir ci-dessus au genre. - Description :

I. PES - Longueur du pied, 18 mm (du doigt I, 6 mm ? ; de II, 10 mm ; de III, 12 mm ; de IV, 12 mm ; de V, 8 mm ; projection de III en avant du bout des doigts latéraux, 1,5 mm). Largeur du pied entre l'extrémité des doigts latéraux I-V, 20 mm. Divarication totale II-V, 40° (II-III, 10° ; III-IV, 10 ; IV-V, 20°). Le pouce diverge vers le bord interne de 20° environ (Divarication totale : 60° seulement de I à V). Les coussinets de phalanges sont un peu ovoïdes et séparés par de fins plis cutanés. L'arrière du pied est toujours escamoté chez ce semi-digitigrade ; les articulations digito-métapodiennes II à V dessinent au sol une sorte de faux talon en croissant un peu oblique. - Le pied est un peu rentrant (ped. orientatio, -10° environ).

II. MANUS - Longueur de la main, 16 mm (du doigt I, 5 mm ; de II, 8 mm ; de III, 11 mm ; de IV, 10 mm ; de V, 4 mm ; projection de III en avant du bout des doigts latéraux, 3 mm. Largeur de la main entre I et V : 17 mm. Divarication totale I-V : 90° environ.

III. PISTE - Enjambée, 0,158 mm (Pas = 0,079), Ped. angulatio, 36° env. Manus angulatio : 30°. Écartement, 0,06 m : la démarche se fait donc avec un certain dandinement (?), mais il faudrait dégager de nouvelles pistes (car la démarche est peut-être très variée ?).

(b) Plésiotype : On peut comparer avec les genres Acropentapodiscus (zone B/2 et B/3) et Francipentapodiscus (zone B/4).

(c) Derivatio nominis et discussion : Rattaché au moins temporairement au genre Eopentapodiscus (sous réserve d'inventaire plus complet), ce petit quadrupède a dû être séparé génériquement du groupe précédent, pour les raisons exprimées plus haut, la plus importante étant sans doute la faible abduction du pouce (hallux, pollex).

Si l'attribution zoologique en est encore inconnue, il se montre lui aussi "tendu, dirigé vers l'avant" (intentus), chez l'espèce-type, vers ce que seront un jour les Mammifères "classiques" du Cénozoïque ; sa formule phalangienne apparaît bien être pour le pied comme pour la main : 2-3-3-3-(2) ?.

Par sa petite dimension il se rapproche quelque peu des Docodontes de nos niveaux, mais la forme de l'autopode et la dimension ne sont pas les mêmes.

---

Paraeopentapodiscus parvus nov. sp. (Type 75C; Pl.R; Pl. XXX; 1).

Type : Dalle de grès rouge loessoïde de Matsepe (zone B/1).

L'hypodigme y comprend 1 piste incomplète, mal définie, avec une très jolie petite empreinte de "pas gauche", et une traînée de queue fine dans l'axe de la piste (et en faisant partie ?). En association avec la faune précédente (Plaquette rouge "3", épirelief).

Diagnose : Animal très petit ; les 3 doigts médians sub-parallèles ont des phalanges bien structurées ; le doigt V, en adduction lui aussi, se montre plus court ; le doigt I, un peu surélevé au-dessus du sol. L'arrière du pied, mieux marqué, montre un certain degré de plantigradie, - supérieur à celui de l'espèce-type.

I. PES - Longueur du pied, 17 mm (du doigt I, 3 mm ; de II, 9 mm ; de III, 10 mm ; de IV, 9 mm ; de V, 5 mm ; projection de III en avant du bout des doigts latéraux, 1,5 mm). Largeur du pied entre l'extrémité des doigts latéraux, 13 mm. Divergences totales II-IV, 20° (II-III, 10° ; III-IV, 10°) (I-V, 60°). Les coussinets de phalanges sont assez bien marqués.

L'arrière du pied est plus net vers le bord externe. Le "talon" ainsi formé montre un appui externe du pied sur toute sa longueur.

Formule phalangienne ?-3-3-3-(2).

II. MANUS - Longueur de la main (=6<sup>+</sup>mm?) La main, peut-être digitigrade, n'apparaît pas nettement.

III. PISTE - Enjambée, ? m (Pas = 0,12 ? : la démarche se fait, si l'on se fie à la marque de queue fine, dans un écartement très modéré (0,03 m?).

Plésiotype : (Recherches en cours).

Derivatio nominis et discussion : Les traces de cet animal, léger, de la taille d'une souris, lui font mériter son nom de parvus, "peu volumineux, insignifiant". Il faut se rappeler encore une fois que le Mammifère "primordial" Erythotherium parringtoni vient de ces mêmes niveaux, juste au-dessus, même gisement.

A l'inverse des Docodontes (cf. Crompton 1968 b, p.144, etc), on a l'impression que notre animal, minuscule, à la queue traînante, avait un train avant plus léger. Toute attribution zoologique étant pour le moment impossible, se reporter à la discussion sur Eopentapodiscus mirabilis (Peut-être avait-on à faire ici à un Ictidosauve, comme à un Triconodonte, tout aussi bien qu'à un Symmétronte ?).

---

#### DIPODISCIDÉS: GROUPE ENTODIPODISCUS.

Ce groupe nouveau rassemble un certain nombre de pistes spéciales du Stormberg supérieur, dont la caractéristique commune essentielle est dans le mode de locomotion.

(a) Ces quadrupèdes tétradactyles (ou pentadactyles) apparaissent, sur certaines pistes, se relever sur leurs deux pattes arrière, et progresser ainsi par bonds successifs, avec ou sans l'appui secondaire des pattes avant. L'on peut apercevoir, alors, l'appui supplémentaire de la queue à l'arrière (queue fourrée ?).

Si lors de ces progressions si spéciales les mains viennent à s'appliquer au sol, c'est pour y dessiner tous leurs doigts, tandis qu'au même moment le pied tend de son côté vers une didactylie fonctionnelle assez remarquable.

(b) On note, en fait, plusieurs types d'adaptations, différents, vers la didactylie, chez ces petits Mammifères sans doute déjà spécialisés (Se reporter aussi à notre IIIe Volume dans la présente série ; ainsi qu'à notre note au Colloque CNRS, Muséum, Paris 1973) :

- ainsi, chez les Entodipodiscidés (zone B/1), l'appui paraît se faire normalement sur les deux seuls premiers doigts, I et II (PES) ;

- chez les Mésodipodiscidés (zone B/2), l'appui, pour une telle avance (ou "gambade"), s'opère sur les doigts II et III, le IVE n'apparaissant que subsidiairement et bien incomplètement au sol.

- chez les Eodipodiscidés (zones B/2 et B/3), l'appui se porte ici plus exclusivement sur les doigts II et IV, de solides "extenseurs" maintenant les autres I, III (et V ?) relevés au-dessus du sol (type associé à des pistes d'Insectes).
  - chez les Paraéodipodiscidés enfin (zones B/2 et B/4), l'appui maximal, lors de l'avance en sauts, se concentre presqu'entièrement sur les doigts III et IV; mais, lorsque les bonds sont de peu d'ampleur, tous les doigts I, II, III, IV peuvent redevenir visibles au sol (zone B/4).
- (c) Ces quatre groupes de Dipodiscidés, à la polydactylie au demeurant à peu près constante ou "complète" (?), frappent par de telles adaptations divergentes. Il peut se faire qu'évolutivement on n'assiste là qu'à des adaptations ou modifications anatomiques de caractère très secondaire ou limité. Mais il est tentant d'imaginer ce qui arriverait si ces tendances aboutissaient à des réductions de plus en plus poussées des doigts non utilisés, si ces doigts devenaient définitivement non fonctionnels. On aurait ainsi l'amorce de vrais phylums entaxoniques, ou mésaxoniques, une sorte de méso-ectaxonomie et même une paraxonomie, respectivement. - Il serait intéressant de voir ce que nos animaux ont donné au Jurassique.
- (d) Le nom du groupe souligne un tel usage fonctionnel de 2 des doigts du pied à la course, la démarche sur 2 pattes (pieds-joints) évoquant un peu celle des Dipodidés chez les Placentaires. - Il s'agit ici évidemment du 1er de nos 4 groupes Triasiques de sauteurs ("entos" = "en dedans").

---

Entodipodiscus nov. gen.

Diagnose générique : Animal sauteur, apparaissant tétradactyle de la patte arrière ; lors de la progression avec appui sur la queue traînante, le pied montre une forte tendance didactyle : les 2 doigts I et II dessinent un angle de 70°, fortement marqué au sol, tandis que seule l'amorce proximale des autres doigts se laisse deviner faiblement (dont celle du I<sup>ve</sup> doigt), vers l'extérieur. A cette tendance typiquement entaxonique, d'où le nom, se surajoute la présence d'une queue épaisse, "touffue", accompagnant la piste.

---

Entodipodiscus priscus nov. sp. (Type 75D; Pl. R; Pl. XXXI; 1).

Hypodigme (Syntypes) : Dalle de grès rouge loessoïde de Matsepe (zone B/1).

L'hypodigme y comprend 2 pistes peu complètes. Pistes X1 et X2, sur la plaquette "4" en hyporelief.

- (a) Diagnose brève : comme au genre, celui-ci étant monospécifique. Pour les mensurations voir ci-dessous.
- (b) Démarche et mode de vie : Ce n'est qu'en comparant toutes les pistes de "Dipodiscidés", que l'on peut se faire une idée sur la démarche très spéciale de ces animaux (La zone B/4 sera à ce point de vue très révélatrice avec les diverses allures du genre Molapodipodiscus = 'Molapopentapodiscus', animaux velus eux aussi, et sautant à pieds-joints, comme paraît le faire notre type).  
La piste X1 nous montre ici E. priscus, son pied gauche fortement marqué lors d'un saut (enfouissement des doigts I et II, 7 mm) ; on aperçoit les bouts des on-

gles des doigts III et IV recourbés vers le sol, mais nullement l'empreinte des doigts eux-mêmes, surélevés au-dessus du sol. L'animal a, aussitôt après, balayé le sol de sa queue touffue, poilue (largeur de la traînée 13 mm), qu'il a surélevée puis re-posée (largeur 20 mm), pour parachever un mouvement tournant, de près de 60°, sur sa droite.-La piste X<sub>2</sub>, qui fait peut-être partie du même ensemble (même plaquette, même fin "niveau de délavage pluvial"), nous montre une trace à peu près identique en dimension, ici celle du pied droit : aux doigts I et II s'ajoute (ici) la trace du IIIe, plus faiblement marqué, mais le IVe n'a pas touché le sol. - L'on remarque une plante, couchée presque exactement au point où notre animal a tourné (cf. Pseudoctenis sp.?)

(c) Diagnose détaillée et mensurations : Le doigt II particulièrement développé et le doigt I tourné vers le bord interne, -c'est à dire "la marque caudale", se trouvent fort marqués, dans ce saut tournant. Ils sont bien mesurables, depuis l'articulation digito-métatarsienne. Les traces de l'ongle des IIIe et IVe doigts permettent de mesurer, approximativement, ces derniers dans leurs longueurs.

I. PES - Longueur du pied, 41 mm (du doigt I, 19 mm ; de II, 24 mm ; de III, 26? mm ; de IV, 23? mm ; de V, - mm ; projection de III en avant du bout des doigts latéraux, 8? mm). Largeur du pied entre l'extrémité des doigts latéraux I-IV, 47 à 50 mm. Divarication totale I-IV, 100 à 120° (II-III, 40°? ; III-IV, 30°?). Les coussinets de phalanges sont renflés proximatement et minimes distalement, les doigts s'y amincissant beaucoup, terminés par un petit ongle. L'arrière du pied est bien marqué, révélant une sorte de "talon" écourté, plus ou moins carré, large de 17 mm et représentant peut-être la partie distale des métatarsiens I-II-III-IV, qui paraissent ainsi tous à peu près de même ampleur, en dépit de la dissymétrie des empreintes des doigts à la marche. La formule phalangienne paraît être 2-3-(3)-(3?) -? sous réserve (voir Figure).

II. MANUS - la main ne paraît pas s'être appliquée au sol (Piste X<sub>1</sub>-X<sub>2</sub>).

III. PISTE - Enjambée, ? mm (Pas = ?). L'écartement du pied par rapport à la traînée de la "queue fourrée", montre une évidente souplesse dans la marche. Cet écartement peut se chiffrer à 2 ou 4 cm dans le tournant décrit plus haut.

(d) Plésiotype : Néant. On peut trouver une possible analogie pour le IIe doigt et le talon avec Eodipodiscus cf. priscus de la zone B/2 (Type 78c).

(e) Derivatio nominis et discussion : Nommé priscus ("ancien"): notre type marque la 1ère apparition des Dipodiscidés, au sens large, dans nos niveaux.

Il est frappant d'assister à cette phase évolutive originale dans l'histoire des petits Proto-mammifères. Peut-être l'anatomie de ce "petit pied" était-elle déjà en train de se spécialiser en fonction d'un milieu écologique spécial, au sein de l'écosystème encore mystérieux de la zone B/1.

Notre animal ne semble pas foncièrement différent du groupe des Eopentapodiscidés, quant à l'architecture de base de l'autopode. Mais ici, la tendance passe de la mésaxonomie à l'entaxonomie, par suite d'un nouveau mode de vie, avec un nouveau mode de locomotion, impliquant finalement et sans doute nécessairement un nouveau mode de construction de la jambe, le tout associé probablement à des changements de régime ou de "menus", rendus inévitables par la rareté des niches écologiques et leur nature nouvelle (les insectes pouvant, par exemple, remplacer les racines ou les plantes).

Il est intéressant d'être témoins à la naissance, dès le Trias, d'un tel monde compétitif, avec une vraie lutte pour la vie. Cette lutte se poursuivra au Crétacé et plus encore au Cénozoïque, chez les Mammifères, pour la domination et le partage de la Planète, sans en oublier les zones arides elles-mêmes (nous n'oublierons

pas les adaptations sauteuses, obtenues par tant de Mammifères, tant Marsupiaux que Placentaires, dans ces temps lointains).

Pour la taille, notre sauteur de la zone B/1 devait éгалer, à peu près, une Gerboise.

---

#### L'INCONNU DE LA STEPPE : LÉPIDOSAURIEN ?

Nous terminons l'étude typologique du vaste biome de la zone de base du Stormberg supérieur ou zone B/1, par une dernière forme découverte dans la "flaque" rouge à allure steppique de Matsepe, type assez énigmatique, il faut le dire.

---

#### S a u r o e i d e p u s nov. gen.

Aucun type de trace signalé jusqu'à présent ne se rapproche de Sauroeidepus (Voir Haubold 1971, et les quelques 540 types rassemblés).

Diagnose générique : Autopode pentadactyle. L'étoilement des 5 doigts s'étale dans une divarication de 180° ; l'ensemble, point de divarication compris, se dessine à l'intérieur d'un demi-cercle ou même d'un simple "arc de cercle". Les doigts sont disposés dans un ordre de longueur croissant, qui paraît être I-II-III-IV-V. Cet ordre est, en même temps, celui de leur épaisseur croissante (hormis le dernier).

Les doigts "I", "II" (et "III" à un moindre degré) présentent un ongle aigu (ou griffe) retourné vers l'arrière, côté "interne"; le doigt externe "V" montre un ongle aigu (ou griffe) retourné vers l'arrière, côté "externe"; le doigt restant, pointe vers l'avant.

Le doigt le plus long, assez bien dégagé, montre un minimum de 3 (ou 4) phalanges, à la suite de l'articulation sur le métapode.

A l'arrière de la marque étoilée du pied, et du point de divergence métapodien, se discernent un assez grand nombre de petites "empreintes", quadrangulaires ou triangulaires, qui pourraient correspondre à des écailles (empreinte du zeugopode ?).

Nom générique : Aucune piste connue ne se rapproche de cette "forme"; mais la forme des doigts et leur pulpe en fuseaux courbes, le bout des doigts extrêmes formant un léger crochet, la nature éventuelle de la peau écaillée, pourraient situer notre animal au sein des Lépidosauriens, d'où le nom générique, dérivé de "éidê" ("extérieur, ou manières de") et "sauros" ("lézard").

---

#### Sauroeidepus matsepensis nov. sp. (Type 76A; Pl.R; Pl. XXXI).

Hypodigme (type) : Dalle de grès rouge loessoïde de Matsepe.

L'hypodigme y comprend 1 piste incomplète, avec une seule trace de pas (Piste Z), lequel apparaît celui d'un "pied gauche" (épirelief) (Plaquette "6").

(a) Diagnose brève : Comme au genre (monospécifique). Pour les autres données et mensurations, voir plus bas.

(b) Mode de vie (inconnu). - Le long doigt a effleuré le sol une fois, avant de se poser, pour de vrai (voir photo) ; un petit talus de rejet s'est fait, juste à l'arrière du pied ; plus loin à l'arrière, on voit la marque écaillée apparente du zeugopode (?) sur une certaine longueur (il pourrait s'agir alors d'une "pose", comme on en voit plusieurs exemples dans la suite du Stormberg supérieur).

En association avec la faune de Matsepe, mais sur un petit banc distinct.

(c) Diagnose détaillée : Il faudrait une piste complète. A la description donnée pour le genre, nous ajoutons les quelques mensurations suivantes faites sur l'empreinte. La longueur des doigts est évaluée depuis le point de divarication métapodien.

I. PES - Longueur du pied, 45 mm (du doigt "I", 25 mm ; de "II", 25 mm ; de III, 25 mm ; de "IV", 36 mm ; de "V", 38 mm : projection de III en avant du bout des doigts latéraux, 4 mm). Largeur du pied entre l'extrémité des doigts latéraux I-V, 65 mm. Divarication totale I-V, 180° (I-II, 40°, II-III, 50° ; III-IV, 50° ; IV-V, 40°). Les coussinets de phalanges sont oblongs et courbes, mais assez enfoncés. L'arrière du pied montre un très court "talon", à l'arrière duquel, proximatement, s'est imprimé au sol, sur 32 mm de long et 15 à 20 mm de large, l'éventuelle empreinte de la jambe (les "écaillés" ont 2 mm d'ampleur).

II. MANUS - Elle nous est inconnue.

III. PISTE - La démarche de cet animal étrange n'est pas connue.

(d) Plésiotype : Néant. Voir les pistes "lacertoïdes" des zones B/4 et surtout B/5.

(e) Derivatio nominis et discussion :

En hommage à notre ami Matsepe et à son village, près duquel se trouve ce gisement fameux.

C'est par cette espèce bien mal connue, que nous terminons le vaste tour d'horizon que nous a prodigué l'étude un peu suivie de la zone B/1. Les Lézards au sens large existaient déjà à cette époque (squelette inédit de Mokhoajaneng à Masitisi, zone A/7 etc, cf. P. Ellenberger 1970, p. 347). Peut-être s'agirait-il d'un Rhynchocéphale ici plutôt ?

---

### CONCLUSION GENERALE A LA ZONE B/1

Au sein de l'écosystème complexe qui forme la trame d'ensemble d'un paléopaysage combien varié, il ne nous était pas indifférent de terminer ainsi ce voyage par l'un des plus obscurs habitants du pays.

A la suite des grandioses scènes "humides" de l'"île de Moyeni", à la suite de notre tour du "bassin boueux incidentellement desséché de Mokanametsong", où les bêtes devaient exercer leurs "pieds", mais aussi leurs "membres antérieurs", à de nouveaux apprentissages rendus évolutivement "nécessaires", — la modeste "flaque de Matsepe" nous a fait voir ainsi, à leur rang enfin, ces petits animaux, adaptés davantage à la soif et à des régimes plus frugaux que les autres (?); et surtout capables, vue leur petitesse, de se terrer plus aisément que les autres pour se protéger, et pour survivre.

La suite du Stormberg supérieur nous montrera ce qu'il en est advenu de l'ensemble du biome. Que sont devenues des biocénoses de caractère aussi élaboré, aussi spécialisées que celles que nous avons vues ? Ces diverses faunes contemporaines, et complémentaires, du Trias, ont-elles pu se maintenir, lors d'un rétrécissement des biotopes dont tout nous montre la réalité ? Qu'ont fait, en un mot, ces divers groupes d'animaux, dans leur lutte pour demeurer et pour subsister, au long des fluctuations climatiques à venir, avec les zones B/2 à B/7, et lors des fréquentes et de plus en plus massives arrivées des tufs et des basaltes du Drakensberg, qui achèveront d'envahir et finalement d'écraser ces niveaux (Dislocation du Gondwana classique) ?

Notre Volume III tentera de répondre à cette perspective, et à cette attente, avec la typologie des ultimes niveaux du Trias et les débuts mal connus d'un Lias continental, volcanique, que les zones C/1 à C/5 nous montreront (avec l'apparition d'une flore nouvelle volcanique) porter encore, bien timidement, la vie en lui.

---

## BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

- Pour une bibliographie plus générale, voir Volume I: Stormberg inférieur (1972).
- Ouvrages auxquels renvoie le texte de ce Volume II :
  - AUGUSTA J. - BURIAN Z., 1956. - Tiere des Urzeit, Artia, Prag, 48 p., 60 planches.
  - BERLIOZ J., 1950. - Evolution actuelle des Oiseaux, espèces récemment éteintes, Systématique ; in Grassé : Traité de Zoologie T. XV, Masson, Paris, p. 836-844, 845-1055.
  - CASAMIQUELA R.M., 1964. - Estudios icnológicos, Buenos Aires.
  - CROMPTON A.W., 1968a. - In Search of the Insignificant, Discovery, London 3 (2), pp. 23-32.
  - CROMPTON A.W. 1968b. - The enigm of the evolution of mammals. Optima, London, New York, p. 137-151.
  - DEMATHIEU G., 1970. - Les empreintes de pas de Vertébrés du Trias de la bordure Nord-Est du Massif Central, Cahiers de Paléontologie, Ed. du CNRS, Paris.
  - DERRUAU M., 1958. - Précis de Géomorphologie. Masson, Paris.
  - ELLENBERGER et alia, 1964a (F. et P., Fabre J., Mendrez Ch). - Deux nouvelles dalles à pistes de Vertébrés fossiles découvertes au Basutoland (Afrique du Sud). C.R. somm. Soc. Géol. de Fr., p. 315-316.
  - ELLENBERGER et alia, 1964b (F et P, Fabre J., Ginsburg L. Mendrez Ch.). - The Stormberg Series of Basutoland (S.A.). Part IX, Sect 9, Proc. of the XXII. International Geological Congress (p. 320-330), New Delhi.
  - ELLENBERGER et alia 1967 (F et P. Ginsburg L.). - The appearance and evolution of dinosaurs on the Trias and Lias, - a comparison between S. African Upper Karroo and Western Europe based on Vertebrate footprints. Int. Symposium on Gondwana Geology, Mar del Plata (Brazil) (p. 333-354).
  - ELLENBERGER et alia, 1970 (F. et P., Ginsburg). - Les Dinosaurés du Trias et du Lias en France et en Afrique du Sud, d'après les pistes qu'ils ont laissées. Bull. Soc. Géol. de France (7), XII, n° 1, p. 151-159.
  - ELLENBERGER P., 1970. - Les niveaux paléontologiques de première apparition des Mammifères Primordiaux en Afrique du Sud et leur Ichnologie (Etablissement de zones stratigraphiques détaillées dans le Stormberg du Lesotho, Afrique du Sud). Proc. and papers, second Gondwana Symposium, CSIR Pretoria, S. Africa. p. 343-370.
  - ELLENBERGER P., 1972. - Contribution à la classification des Pistes de Vertébrés du Trias : les types du Stormberg d'Afrique du Sud Vol. I (Stormberg inférieur). Mém. extraord. Palaeovertebrata, Montpellier (152 pages).
  - ELLENBERGER P., 1973. - L'explosion démographique des Petits Quadrupèdes à allure de Mammifère dans le Stormberg supérieur (Trias) d'Afrique du Sud. Coll. Internationaux du C.N.R.S., Paris (sous presse, 15 p. environ).
  - ESTES R. et REIG O., 1973. - The Early Fossil Record of Frogs : A Review of the Evidence. In Vial J. Evolutionary Biology of the Anurans, Univ. Missouri Press, Columbia (USA) (p. 11-63)
  - FAUNE (La) : Tome 6, 1972, chap. 71, p. 45-107 ; et Tome 8, 1973, chap 100, p. 103-146 - Voir ci-dessous à Rodriguez de la Fuente F.
  - GINSBURG 1966. - Sur les traces des Dinosaurés. Sc. et Avenir, N° 233, p. 476-481.
  - GRASSE P.P., 1950. - Traité de Zoologie, Anatomie, Systématique, Biologie. T. XV, Oiseaux, Masson, Paris.
  - GRASSE P.P., POISSON R. et TUZET O., 1961. - Zoologie. T.I, Invertébrés, Masson, Paris.

- HAMELIN L-E. et COOK F., 1907. - Le Périglaciaire par l'image. Presses de l'Université Laval, Québec (237 p.).
- HAUBOLD H., 1971. - Handbuch des Paläoherpetologia, Teil 18 : Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilium, Gustav Fischer, Stuttgart (124 p.)
- HAUGHTON S.H., 1924. - The Fauna and Stratigraphy of the Stormberg Series. Ann. S.A. Museum, XII, t. 8, p. 323-495.
- HAUGHTON S.H. and BRINK A.S., 1954. - A bibliographical list of Reptilia from the Karroo Beds of Africa. Palaeont. africana, Vol. II, Capetown, 187 p.
- LULL R.S., 1953. - Triassic Life of the Connecticut Valley. State Geol. and Nat. Hist. Survey of Connecticut. Bull. n° 81, Hartford (USA), 336 p.
- MAYAUD N., 1950. - Téguments et phanères (des Oiseaux), in Grassé : Traité de Zoologie, T XV, Masson, Paris, p. 4 à 77.
- NOPCSA F., 1915. - Uber Geschlechtsunterschiede bei Dinosauriern (Sur le dimorphisme sexuel chez les Dinosauriens). Centralbl. Min. Geol. Pal., p. 385-388 (2 fig.).
- NOPCSA F., 1923. - On the origin of flight in birds, Proc. zool. Soc. London, p. 463-477 (5 fig.).
- NOPCSA F., 1929. - Sexual differences in Ornithopodous dinosaurs. Palaeobiologica, 2 : 187-201.
- PIVETEAU J., 1937. - Un amphibien du Trias inférieur. Essai sur l'origine et l'évolution des Amphibiens anoures. Ann. Paléont. Mus. 26, p. 137-177.
- PIVETEAU J., 1950. - Origine et évolution des Oiseaux, in Grassé : Traité de Zoologie, T. XV. Masson Paris, p. 792-835.
- PLUMSTEAD E.P., 1969. - Three thousand million years of plant life in Africa, annex. to vol. LXXII, Alex L. du Toit Memorial Lect. N° 11, Geol. Soc. of S. Africa; Cape-town, Johannesburg.
- PLUMSTEAD E.P., 1972. - Gondwanaland, in Standard Encycl. of S. Africa, Vol. 5, Nasou Ltd, p. 258-266.
- PORTMANN A., 1950. - Squelette (des Oiseaux), in Grassé : Traité de Zoologie T. XV. Masson, Paris, p. 78-107.
- RODRIGUEZ de la FUENTE F. (en collaboration avec CASTROVIEJO, DELIBES, MORILLO, VALLECILLO ; BERNAR J.Cl., DUVAULT F., ELEK E., GIVONE F., HEJCQUEVILLE (B d'), KISTER P., MAGNIN-RENONCIAL C., MENU F., REBY M., SCHWARTZ J., SIMONGIOVANNI E., TALANDIER M., THOUVENOT B., VOLLE L.), 1971 à 73 : La Faune, Grange Batelière, Paris (11 Tomes).
- ROMER A.S., 1956. - Osteology of the Reptiles. Univ. of Chicago Press, Chicago Illinois (772 p.).
- STEEL R., 1970. - Saurischia, in Kuhn O : Encyclopedia of Paleoherpetology, Part 14. Gustav Fischer Verlag Stuttgart-Portland USA, 88 p. (23 fig.).
- THALER L., 1972. - Phylogénèse, in Encyclopaedia Universalis, Paris, Vol 12.
- TRICART J. et CAILLEUX A., 1967. - Le Modelé des Régions Périglaciaires. Traité de Géomorphologie T. II, Soc. d'éd. d'enseignement sup. Paris (512 p.).

---

En préparation, encore inédit :

ELLENBERGER P. - L'Ichnologie, essai méthodologique. Montpellier, prévu pour 1974

ELLENBERGER P. - Systématique des Archosauriens à la lumière de l'Ichnologie myologique dans le Gondwana et ses prolongements. Cours E.P.H.E., 1972 ss, Paléontologie des Vertébrés, Institut de Paléontologie.

PLANCHES DESSINEES : FIGURATION DES TYPES DE LA ZONE B/1

(pour la numérotation des types, voir aussi à la fin du Tome I)

—

- Faune (biocénose) de l'"île de Moyeni".

Planche A - Neotrisauropus deambulator (Type 62, piste Y). Empreinte normale, et accroissements successifs de l'écartement des doigts, à l'approche de l'eau; l'empreinte de l'hallux disparaît alors.

Planche B - N. deambulator - Reconstitution du squelette du pied, basée sur l'analyse de tous les éléments de la piste Y. - Echelle réduite : croquis de 25 empreintes consécutives montrant le point dessiné furtivement par l'hallux - les pas pairs sont les gauches -. En bas, à la même échelle réduite, 16 empreintes consécutives de Moyenisauropus natator pour montrer le mode de marche très spécifique de cet animal (piste X) : 3<sup>e</sup> au 6<sup>e</sup> pas, la nage s'achève, les doigts serrés piquent le sol à la verticale, couples encore inversés ; pas 7 à 12, les mains se portent vers la berge, il va accoster, son hallux et son talon métatarsien s'allongent au sol; pas 13 à 18, à la rive l'animal s'est soudain redressé debout sur ses deux pieds après avoir repoussé vigoureusement le sol de ses mains. Accroissement de l'écartement des 3 doigts médians du pied, lors de la démarche au sec (dandinement).

Planche C - Moyenisauropus natator (Type 64 A-B-C, Piste X). - Empreintes : à la fin de la nage; vers l'accostage; une fois débarquée, les doigts se desserrant alors (remarquer la poussée sur les mains).

Planche D - M. natator. - Lors de l'accroupissement, assis sur ses talons (pose repas), l'anatomie du pied et de la main s'aperçoivent dans leurs fins détails (Piste H). Vers le devant, marque de museau pointu (la tête s'obliquant)? Vers l'arrière marque ischiale rayée par la queue filiforme. A droite reconstitution du squelette du pied et de la main avec l'aide des éléments de nombreuses pistes (H, J, etc.) la voûte plantaire se montre arquée (métatarsiens 4 et surtout 3), prédisposition possible au saut. Au milieu, en bas : main, balafre et trace de queue à Mabetha (voir le texte).

Planche E - Moyenisauropus natatilis (Type 64 D, Pistes AZ, et E, ici sur des marques d'Amphibiens sauteurs). - Le talon métatarsien est plus court, le pied se tourne fortement vers l'intérieur à la marche, queue plus lourde, marque ischiale plus arrondie. Le doigt médian de la main est plus long.

Planche F - Moyenisauropus vermivorus (Type 65). - En bas : diverses scènes de poses-repas (pied gauche seulement) pour les pistes AB et AA. A gauche marque de l'hallux, et carpogradie; au centre la main aux petites griffes a ici opéré une forte rotation vers le côté externe, tandis qu'on distingue la marque possible oblique des mâchoires à l'avant, traces des Vers et d'Amphibiens; à droite une "pose-repas" se surimposant à des marques de "rayons de soleil levant" (voir texte), tandis que l'on aperçoit une sorte de croissant ischial à l'arrière, queue filiforme.

En haut : marche normale, avec dans le coin un des épisodes du déploiement de la palmure sur "sol à pipkrakes"; reconstitution du squelette de la main et du pied : le talon métatarsien forme un faisceau particulièrement fin et allongé, la voûte plantaire paraît modérément élastique (métatarsien 4 seul vraiment arqué).

Planche G - Moyenisauropus dodai (Type 64 E), en haut. En marche normale (C). Digitigradie de course (F). Le II<sup>e</sup> doigt de pied est alors extrêmement écarté et divergent avec une palmure peu perceptible. Pose-repas (AD) : la main est caractérisée par le doigt médian très long et tendant à pivoter vers l'arrière ; le pied montre un faisceau métatarsien exceptionnellement lié distalement, et de plus fortement arqué (métatarsien 3), prédisposition possible au saut. Reconstitution du squelette du couple à droite.

Moyenisauropus minor (Type 66 A), en bas. Marche normale (AC) au coin. Pose-repas au milieu : la main (sur des traces d'Amphibiens) a le doigt médian typiquement orienté vers l'avant et court; le pied révèle un faisceau métatarsien plus resserré que jamais, symétrique, habitant notre animal au "saut" voire peut-être aux "sautillements" pieds-joints (Piste AC, pas 24-25 et 27-28). Reconstitution du squelette du couple à droite.

Planche H - Moyenisauropus longicauda (Type 68 B), en haut. Marche normale (pieds et mains, sur une voie très étroite). Les griffes crochues du pied se recourbent vers l'intérieur; pulpes digitales exceptionnellement charnues; palmure modérée. Reconstitution tentée du squelette du couple, à droite.

Amphibiopodiscus saltator (Type 71), au centre à gauche, associé à Skolekichnus coprophagus, en bas à gauche : coupe de terriers et reptation de surface (bases trophiques locales de l'île).

Episcopopus ventrosus (Type 70), au centre à droite. Représentation du couple pes-manus droit avec les étranges mouvements, tournants des autopodes au décollage.- On a superposé sur manus le squelette réellement découvert d'un Thescelosaurus, Ornithischien du Crétacé, pour comparaison (il semble qu'il y ait une parenté de formes ; - cf. Romer, 1956, p. 386).

Eotetrapodiscus cursor (Type 72), au milieu, et E. moyensis en bas, petits Proto-mammifères trottants du même biotope.

Planche I - Episcopopus ventrosus, - Fragment de piste ramené au 1/4 de l'échelle des autres planches, pour donner un aperçu global sur le mode de progression particulier à cet animal (La piste Z qui descend la rivière le long de la berge, montre 82 pas ou couples successifs laissés par ce gros animal, hôte voire habitant permanent de l'"île de Moyeni").

- Faune (biocénose) de la "mare-abreuvoir de Mokbanametsong".

Planche J - Neotrisauropus mokanametsongensis (Type 62 C). Cette espèce semi-migratrice, se distingue de N. deambulator par sa dimension réduite, l'appui métatarsien distal plus resserré, par la pointe de l'hallux beaucoup plus écarté au sol. On a tenté de reconstruire son squelette assez gracile, à droite.

Planche K - Plastisauropus ingens (Type 63) en haut. D'une dimension considérable, il montre une anatomie très spéciale du pied. Un essai de reconstitution possible du squelette a été superposé à l'empreinte.

Moyenisauropus levicauda (Type 68 D). Moulage naturel dans les 3 dimensions, en haut ("Phase II" - voir le texte). - En bas : la marche sur une voie étroite la queue traînante ("Phase I"), Reconstitution tentée du squelette du couple de ce petit hôte de la mare.

Planche L - Aetonychopus rapidus (Type 67 A), en haut. Son allure "agressive" (Pistes H<sub>1</sub> et H<sub>2</sub>). Reconstitution tentée du squelette du pied. - En bas : le squelette remonté de Aetonyx palustris (spécimen type n° 2769-70, S. African Museum, Capetown), pes et manus même échelle. On peut constater la grande analogie existant entre les deux formes.

Planche M - Aetonychopus digitigradus (Type 67 B), en haut. Marche essentiellement digitigrade avec symétrie presque parfaite de l'empreinte du pied. Cet animal apparaît "génériquement" analogue au précédent. - En bas : par contraste, le squelette remonté de Massospondylus harriesi (spécimen type n° 5135 + 5145, S. African Museum, Capetown ; même échelle). Bien que des mêmes zones, pes et manus apparaissent ici plus épais : un peu figées les pistes devaient évoquer celles de Psilotrisauropus du Stormberg inférieur (Ex. : P. subengensis Type 49 A, de la zone A/4, etc.)

Planche N - Masitisisauropus palmipes (Type 68 A).

. En bas : Diverses empreintes du pied (pes) en moulages naturels dans les 3 dimensions (Pistes AK 3 à AK 6). On aperçoit tous les détails anatomiques jusqu'à l'échelle du 1/2 mm : scutelles sous-digitales, bord glabre ou finement réticulé des palmures, plis articulaires complexes montrant une grande souplesse des doigts, griffes au réel. En zone plus humide (à droite) le pied digitigrade s'étale, et une vaste palmure triangulaire lisse par dessous se déploie à la surface de l'argile meuble (voir le texte). Jamais l'animal ne tend à s'accroupir sur ses talons. Marques de queue unilobées ou multilobées.

- . Au milieu : l'élément avant du couple, en moulage naturel dans les 3 dimensions (mêmes pistes). La "main" apparaît d'un grand intérêt et foncièrement différente de celle des autres groupes illustrés plus haut. - L'on aperçoit ici, en parallèle, deux empreintes différentes de "manus", avec une carpogradie remarquable sur la gauche : les chiffres indiquent les gradients d'élévation vers le ciel des divers doigts, ainsi que ceux plus grands encore des bandes striées, de 15 à 20 mm de large qui les accompagnent plus ou moins indépendamment. Un petit talus en étoilement s'est fait sous leur poussée à l'avant de l'empreinte. - On peut en constater l'existence de quelques 9 à 12 ? (les fines stries transversales, 0,6 à 0,9 mm d'écart, ne sont pas aussi fines que celles d'Archaeopteryx (0,4 à 0,6 mm, barbes).
- . En haut : vue synthétique des éléments de pes et manus, par superposition des diverses empreintes de manus (4 empreintes) et pes (empreintes diverses). - Reconstitution tentée du squelette des autopodes (voir le texte).

Planche O - Masitisisauropus palmipes, en haut à gauche. - Deux autres couples pes-manus montrant la carpogradie typique. - En-dessous croquis en échelle réduite illustrant l'allure probable de notre animal digitigrade au sec puis déployant sa palmure à l'eau. Evocation de l'ensemble du squelette avec l'aide de l'Ichnologie myologique et de la cinématique (un bassin intermédiaire entre celui des Coelurosauriens, des Carnosauriens et des Aviens ?).

Hoatzin actuel (Opisthocomus hoazin), nidifuge, grimpant d'une mare où il était tombé, à un arbuste qui la domine, en s'aidant pour cela de ses 4 membres griffus. Lorsque, les plumes venues, il continuera à tomber à l'eau, il le fera en battant des ailes apprenant ainsi le vol. (D'après photo Beebe reproduit par Mayaud, in Grassé 1950, p. 629).

Ralikhomopus aviator, au coin en haut : minuscule Proto-aviens des Drakensberg Lavas (Type 140 A) (Lias ?).

Archaeopteryx macrura, en bas à gauche, et Archaeornis siemensii, en bas à droite, avec reconstitution de l'aile et du pied pour comparaison, à la même échelle (Portlandien de Bavière.).

Planche P - Masitisisauropus angustus (Type 68 B), en haut. Digitigrade de la "mare de Mokbanametsong"; développement de la palmure, reconstitution du squelette de pes (le basipode y demeure conjectural), marque bilobée de queue.

Masitisisauropus exiguus (Type 68 C), en bas. Digitigrade, allongement spécial du pied à l'arrière, reconstitution tentée du squelette.

Compsognathus corallestris, Bidar - Demay - Thomel, du Portlandien de Canjuers (France), en bas à droite, même échelle. La reconstitution du pied, et de la main probablement nageuse, paraissent montrer une anatomie très nettement différente de celle de nos Carnaviens, sans doute nettement aviens, et distincts des Coelurosauriens.

Croquis miniaturisé, dans le carton à droite, pour évoquer la "chûte planée" sur l'eau d'un petit Carnavien du Trias du Lesotho et sa course peut-être de surface, toute palmure postérieure et éventail antérieur déployés, l'éventail ne touchant en principe pas l'eau.

Planche Q - Masitisisauropus minimus de la mare de Mokbanametsong (Type 67 C) et son squelette probable aux fins métatarsiens, en haut à gauche. Hallux semi-opposable.

Masitisisauropus minutus (Type 67 D) et son squelette possible, sur la droite. Remarquer la variabilité de l'écartement du doigt II.

Masitisisauropus perdiciforma (Type 69 A), tournant, sur la droite. Palmure, queue trilobée distalement, marque de "plume" tombée au sol ?

Squelettes des actuels Phasianus nyctemerus et Ph. gallus pour comparaison avec les précédentes formes triasiques (position de l'hallux, etc.) au milieu et en bas à gauche.

Au milieu à droite, les minuscules formes ichniques triasiques Masitisisauropodiscus turdus (type 69 B) et Masitisisauropodiscus fringilla (type 69 C); et le squelette probable excessivement fin de ces animaux, à rapprocher autant des Lacunaviens que des Carnaviens.

En bas, le Crocodilien Suchopus bakoenaorum (Type 76 C); remarquer les écailles. - Le Pseudosuchien Synaptichnium motutongense (Type 76 B), remarquer les déplacements de la queue, le système écailleux, etc.; superposition du squelette de Euparkeeria capensis sur la trace, pour montrer la quasi-identité de ces deux formes (cf. Romer, 1956, p. 398). Le V<sup>e</sup> doigt est peut-être ici un peu plus long.

- Faune (biocénose) de la "flaque de Matsepe".

Planche R - Trisaurodactylus superavipes (Type 69 D), en haut à gauche.

Masitisauropus angustus v. cursor, en haut (milieu). Noter à l'arrière les marques du revers des griffes II et IV, serrées l'une vers l'autre : le pied, encore replié, va se déployer brusquement pour se poser au sol.

Masitisauropus cf. exiguus, v. ruber, en haut à droite.

Eopentapodiscus crassus (Type 75 A), au centre à gauche. Son squelette reconstruit.

Eopentapodiscus mirabilis (Type 74 A), au centre (milieu). Les 4 autopodes se groupent au même endroit pour un possible galop. - Le squelette du couple reconstruit (formule 2-3-3-3-3).

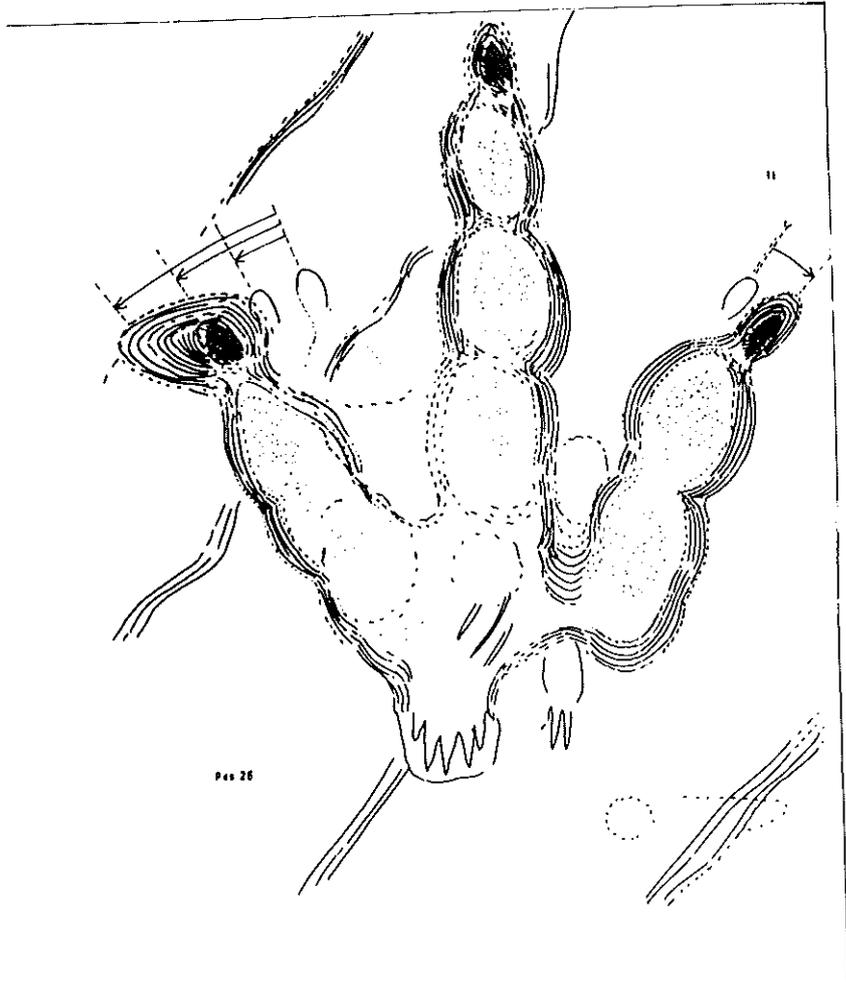
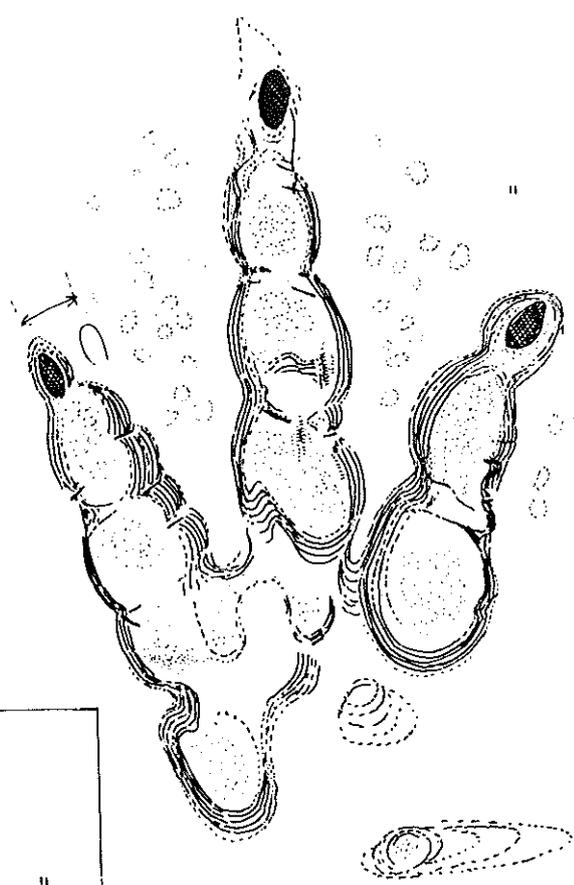
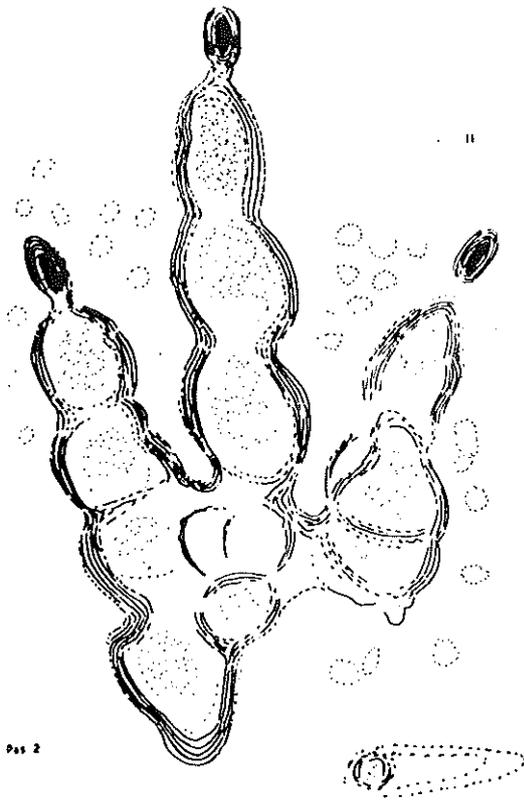
Eopentapodiscus major (Type 74 B), au centre à droite.

Entodipodiscus priscus (Type 75 D), en bas à gauche. Queue velue, tournante. Squelette approché : l'existence d'un V<sup>e</sup> doigt est conjecturale chez ce sauteur à pieds-joints.

Paraeopentapodiscus intentus (Type 75 B), en bas (milieu). Progression au trot probable. Reconstitution du squelette du couple.

Paraeopentapodiscus parvus (Type 75 C), en bas à droite. Squelette approché, minuscule, cet animal étant de la dimension d'une souris.

Juste au-dessus : Sauroeidepus matsepeensis (Type 76 A), d'appartenance énigmatique (Lépido-saurien ?). Remarquer les écailles quadrangulaires probables.



Pas 10ss

STOMBERG SUPERIEUR  
zone B/1

P.E.

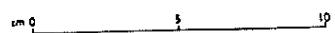


PLANCHE A

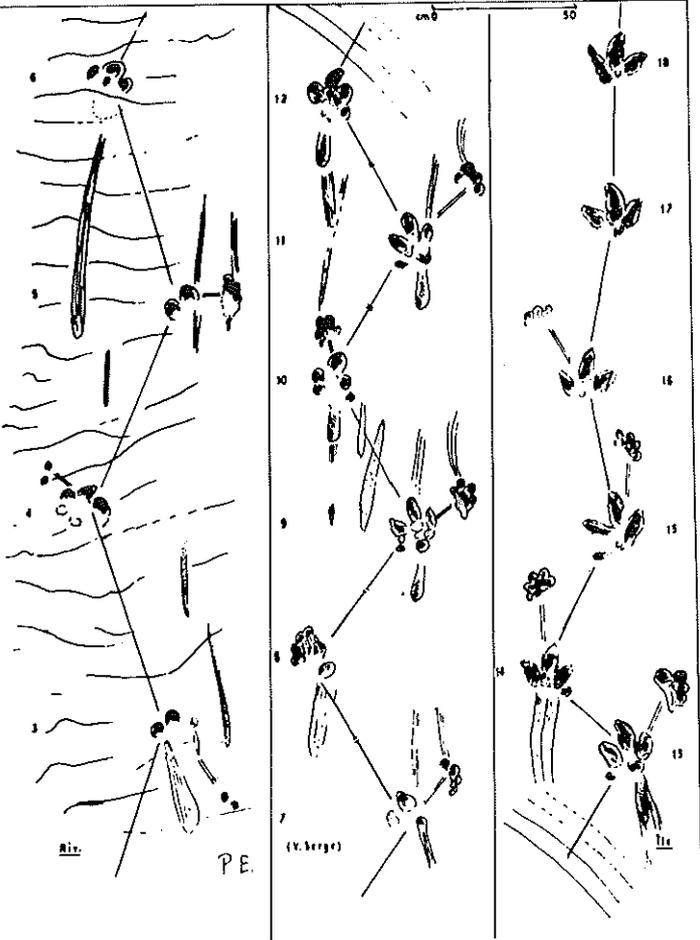
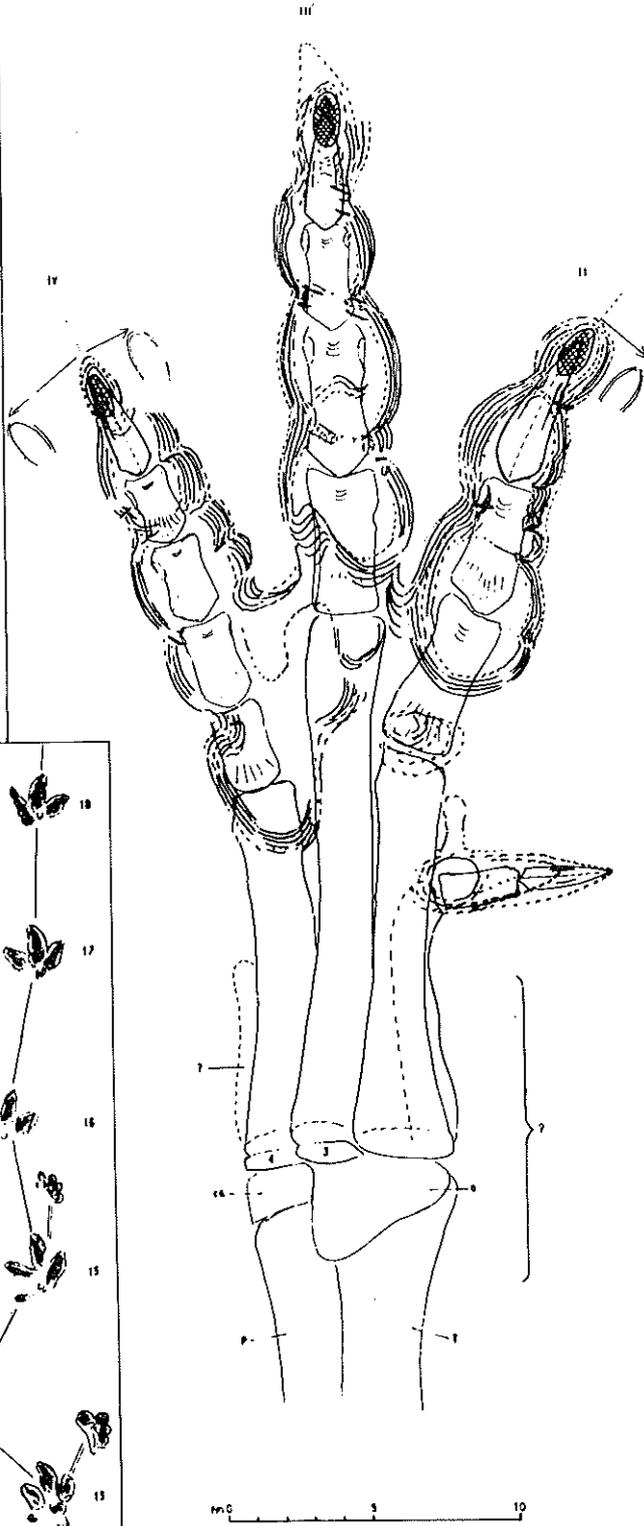
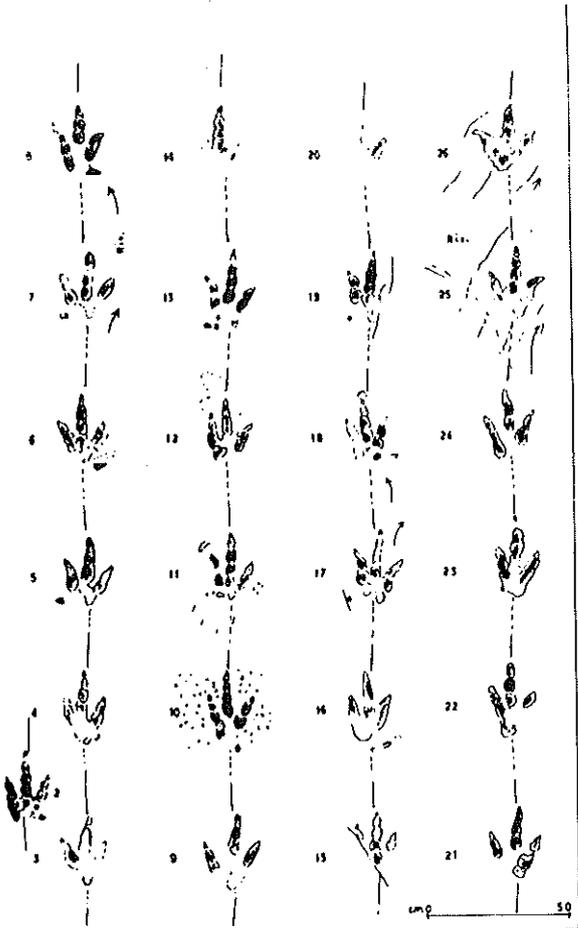
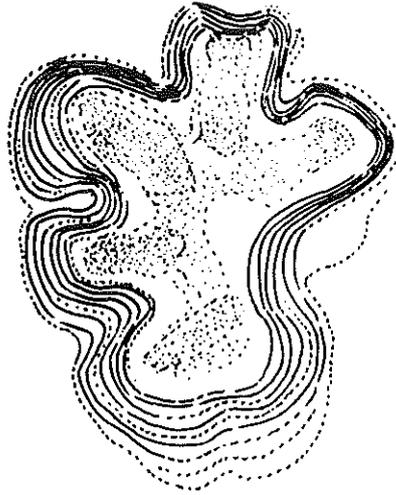


PLANCHE B

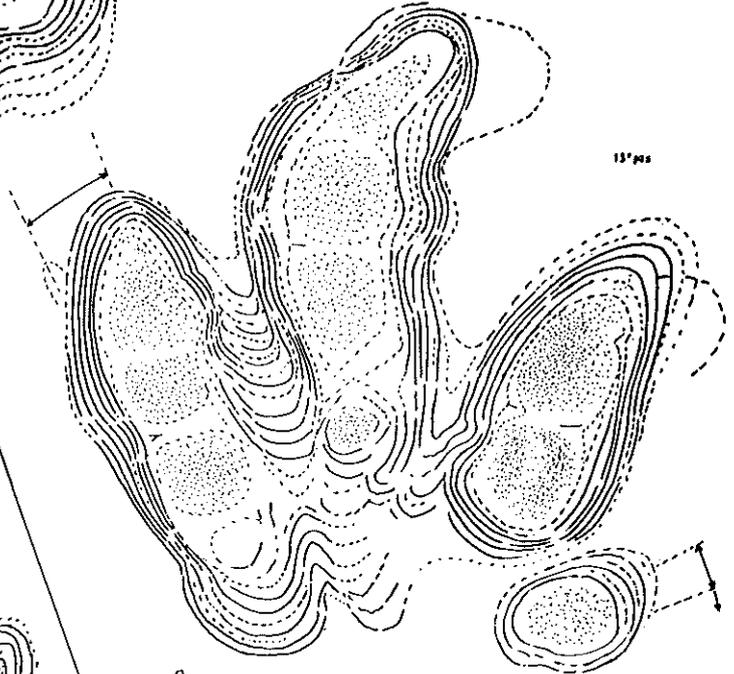
PLANCHE C

14° pas

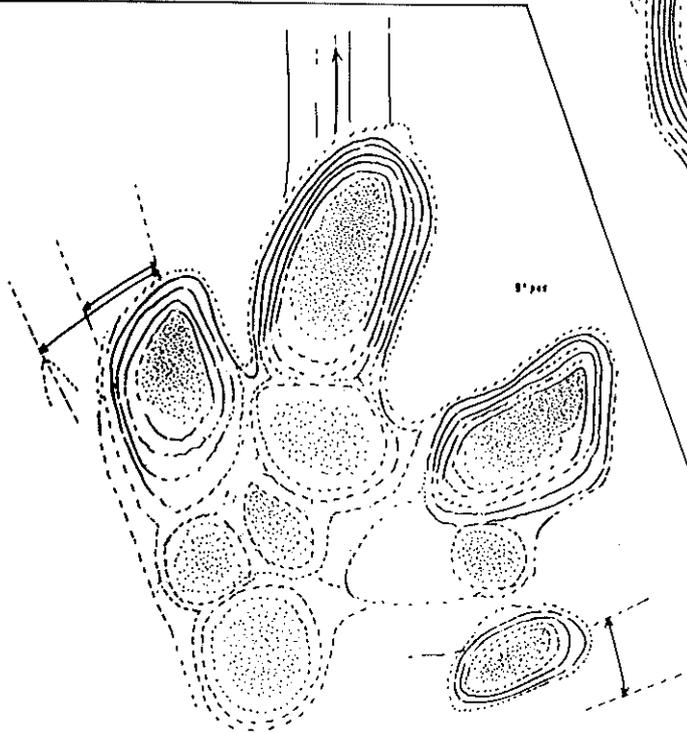


0 5

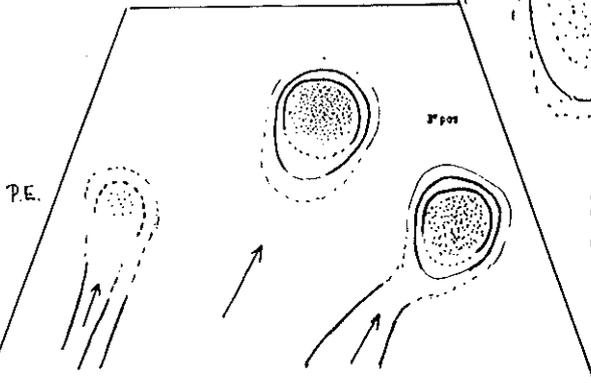
13° pas



8° pas



3° pas



P.E.

2° pas

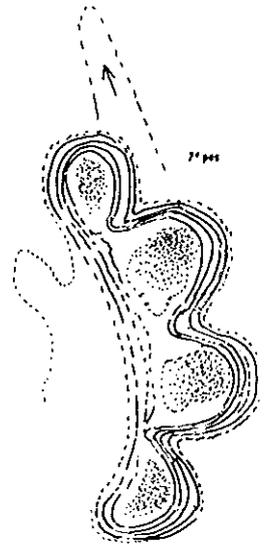
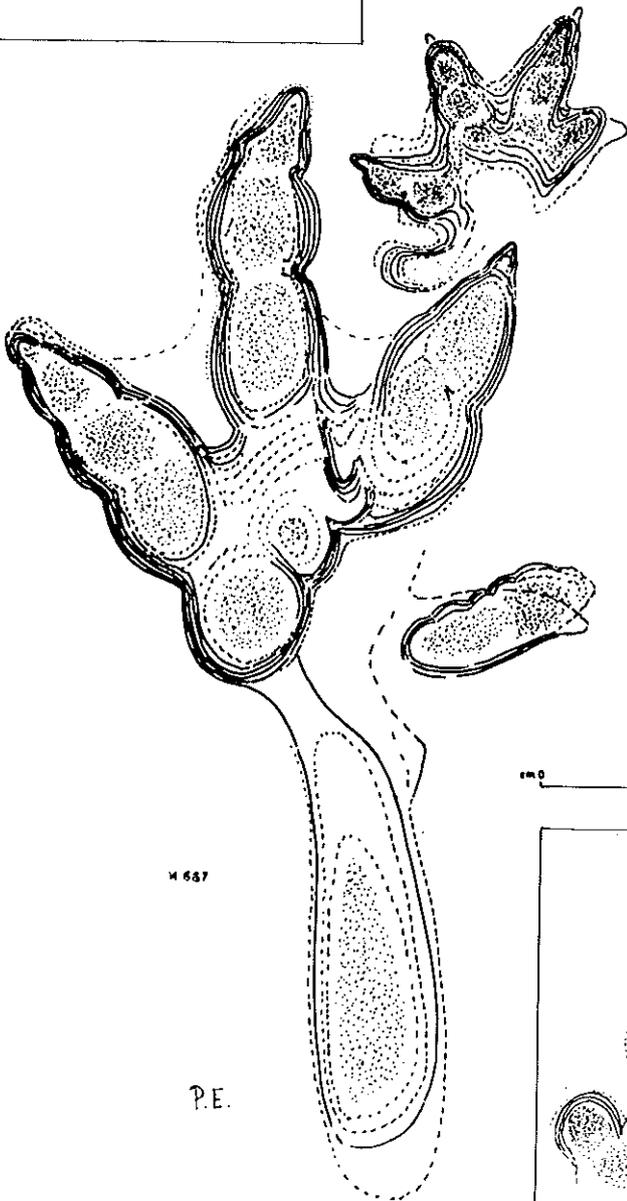
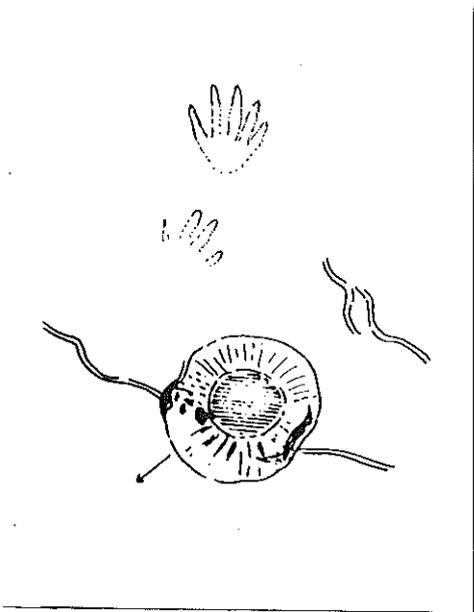
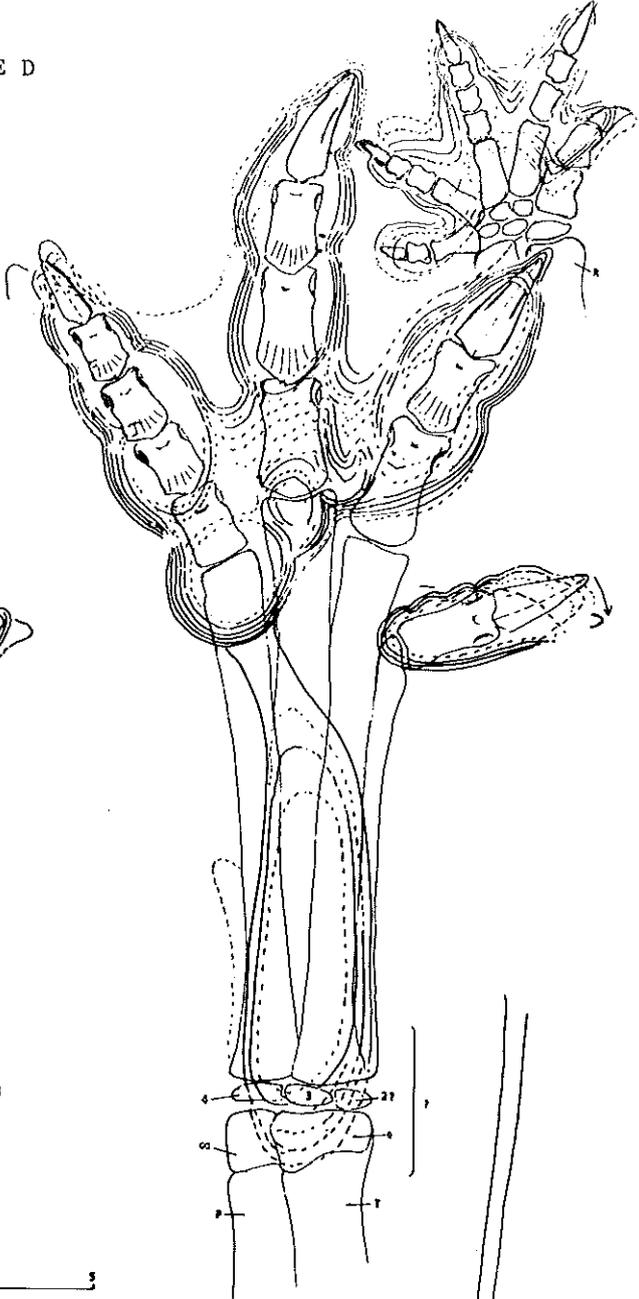


PLANCHE D



M 687

P.E.



100 5

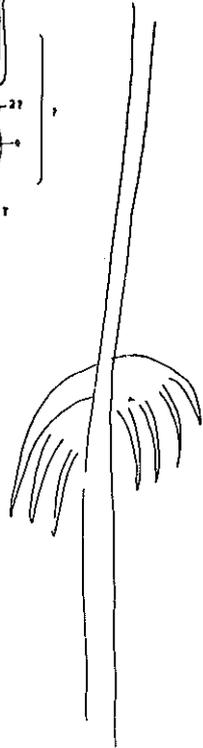
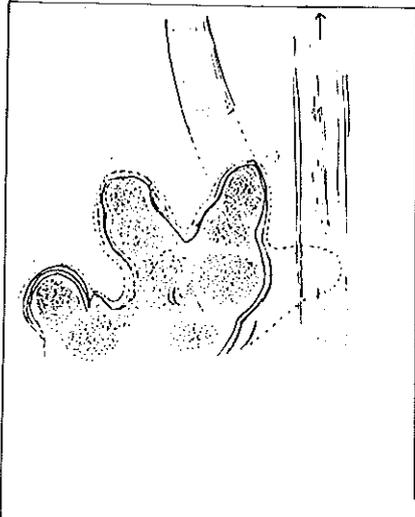
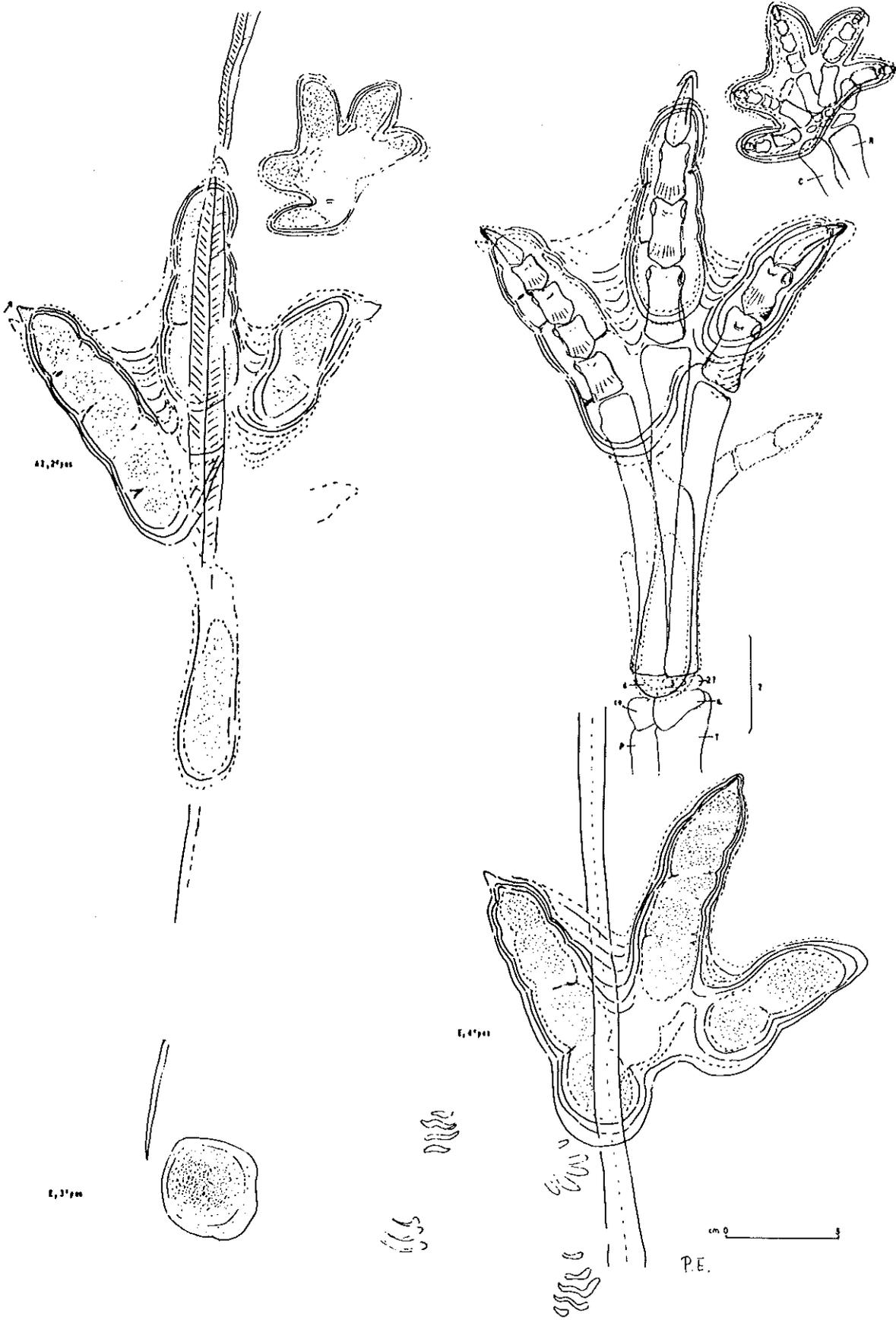
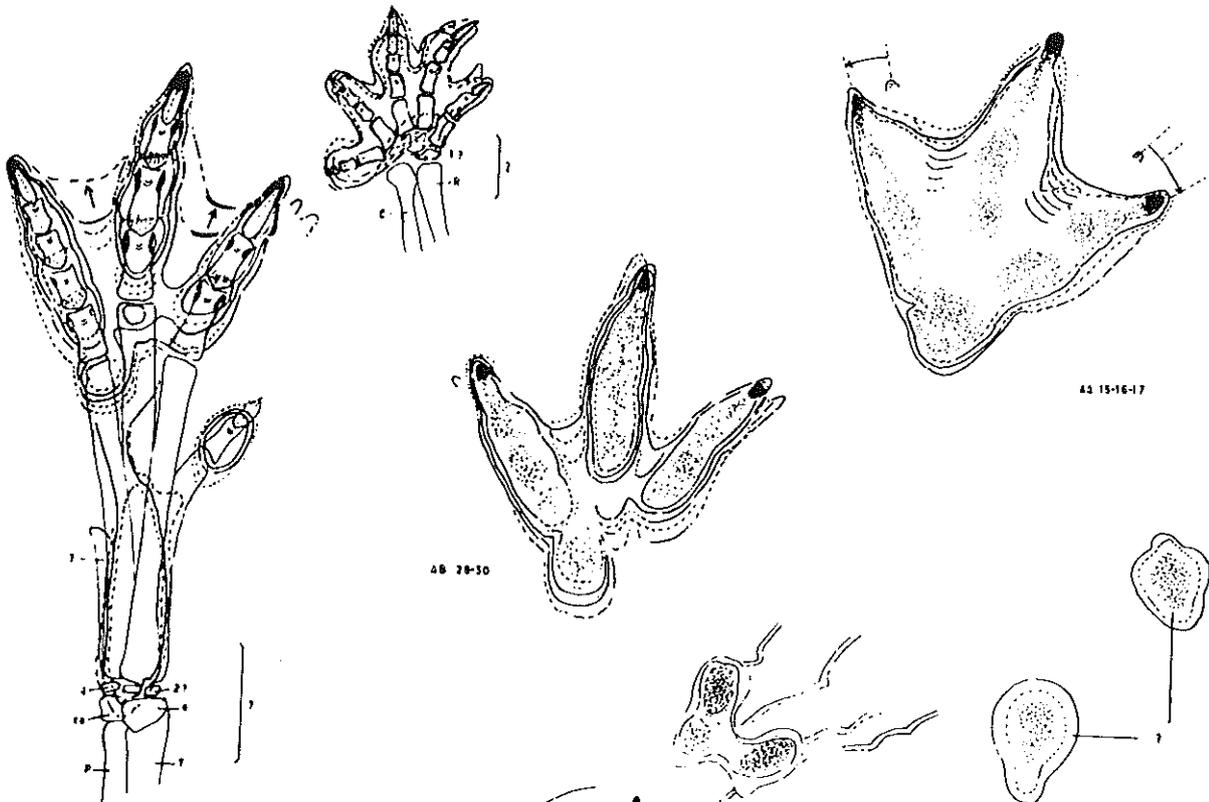


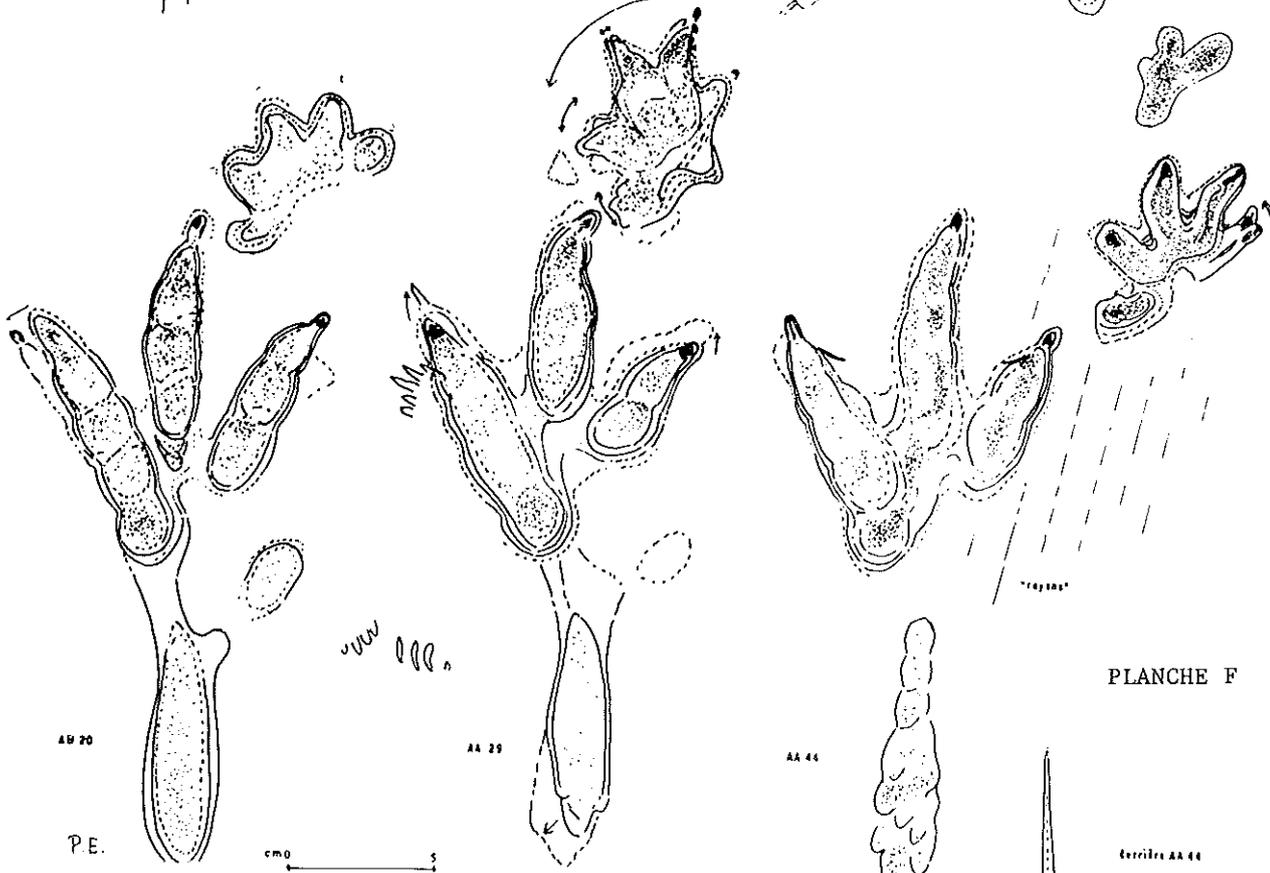
PLANCHE E





AG 15-16-17

AB 28-30



AG 20

AA 29

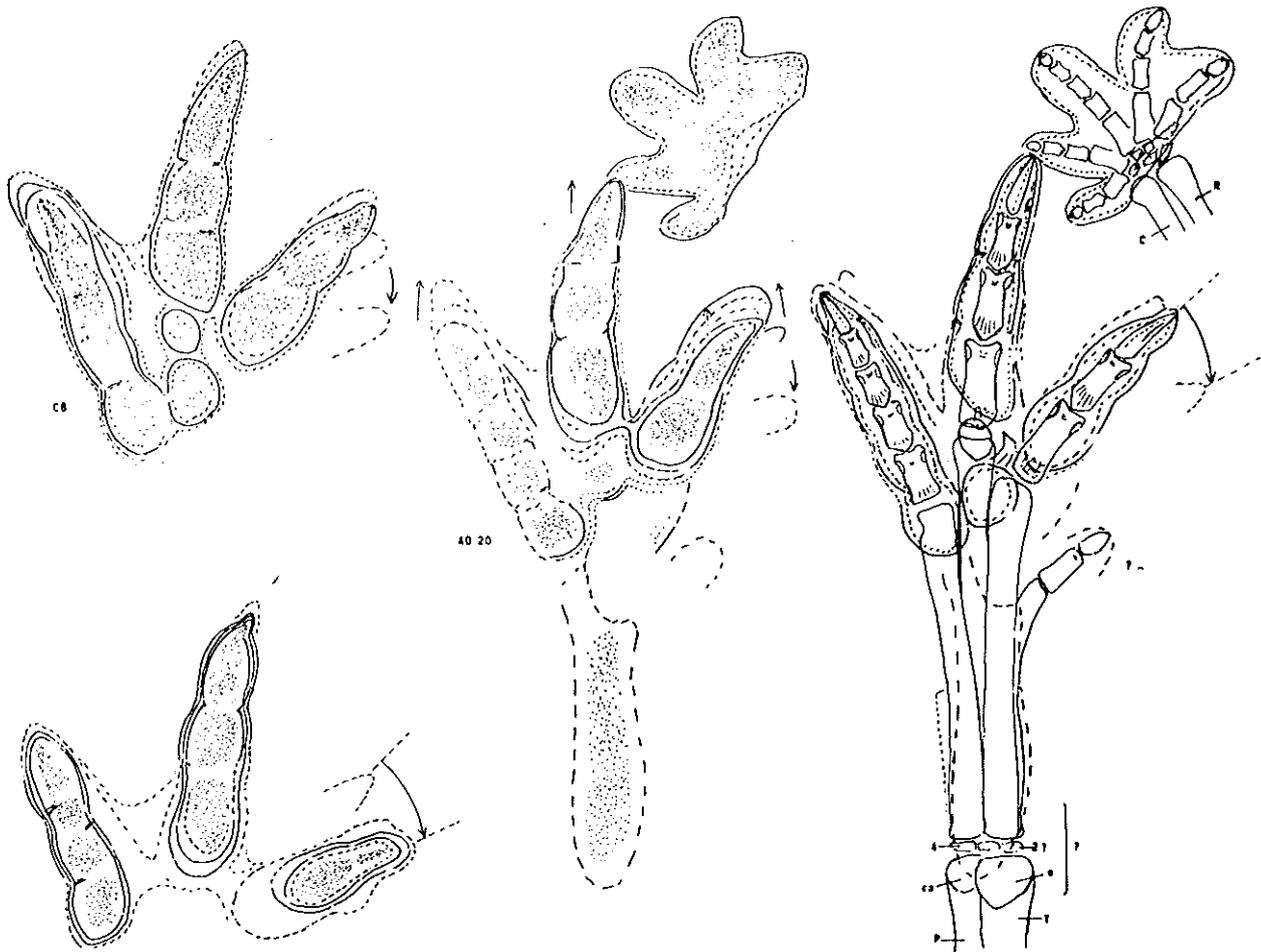
AA 44

P.E.

cm 0 5

PLANCHE F

Corrèbe AA 44



F 9-10

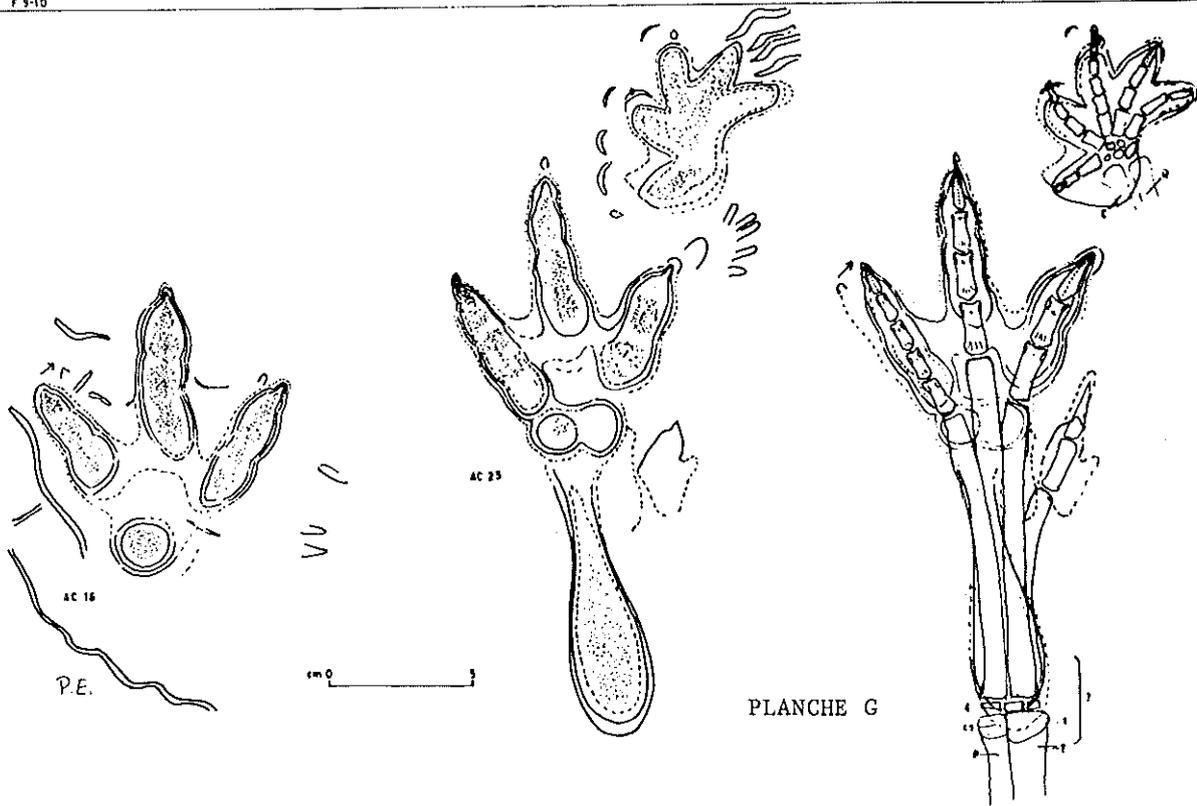
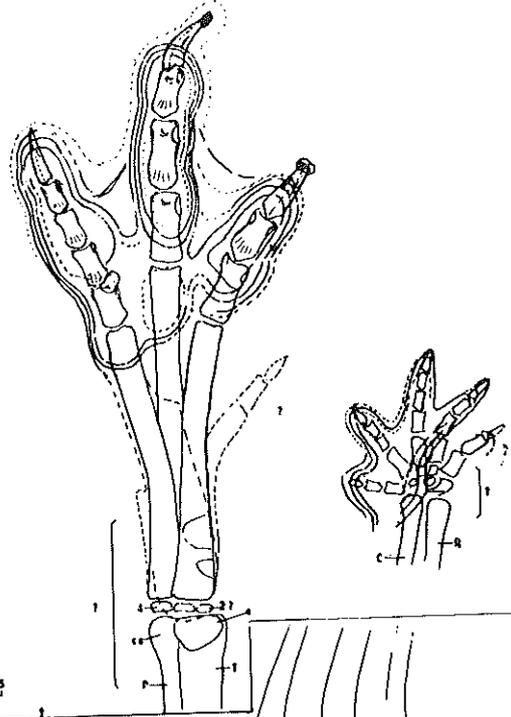
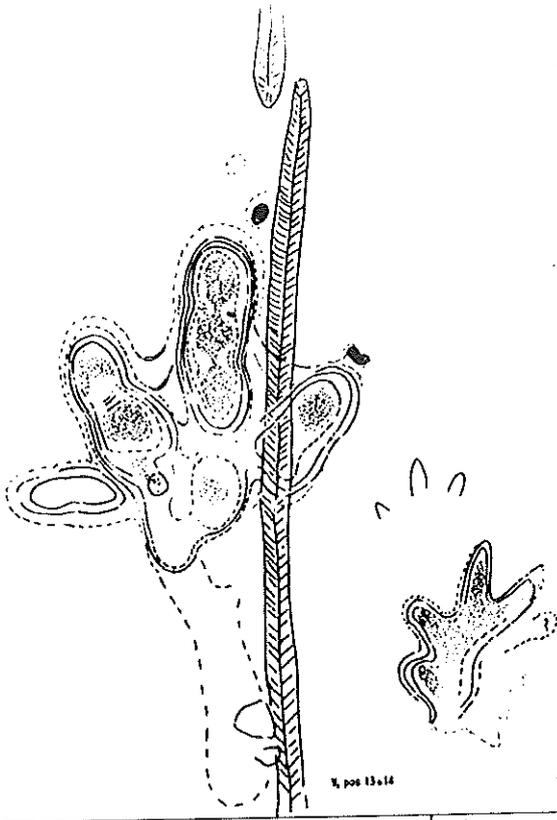


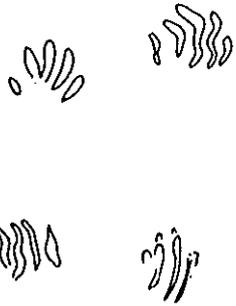
PLANCHE G

PLANCHE H

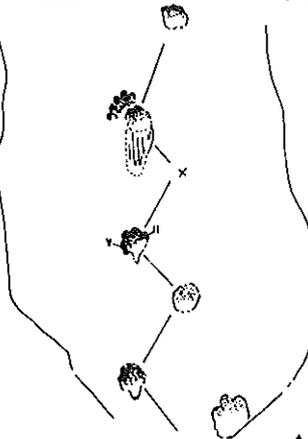


N. pos 13x14

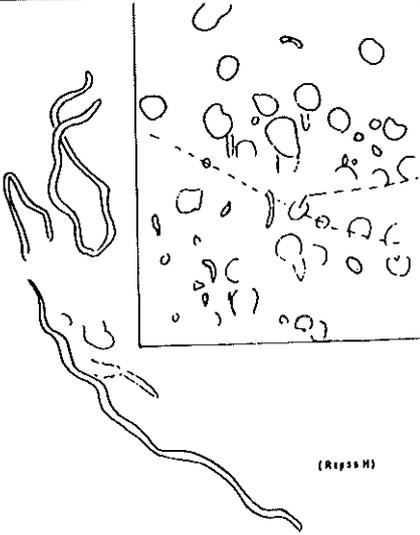
1 mm 0 5



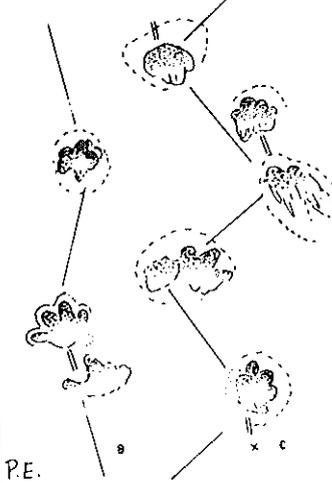
(Passage de B)



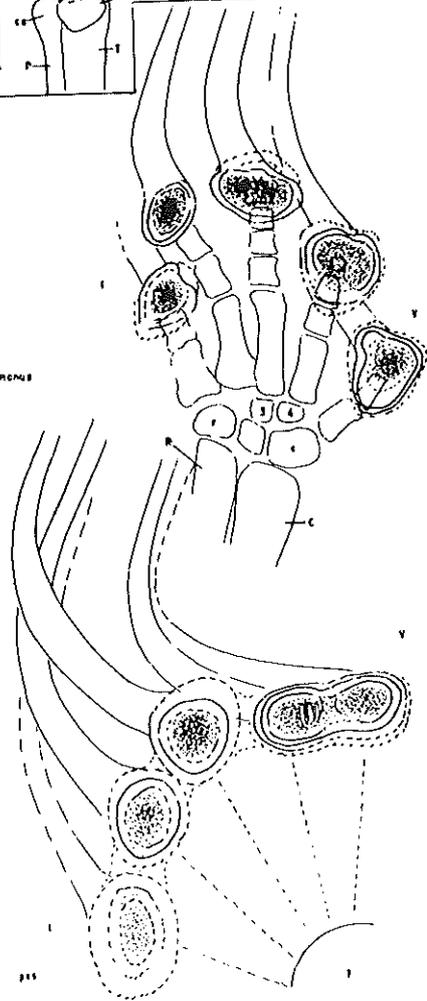
MONNE

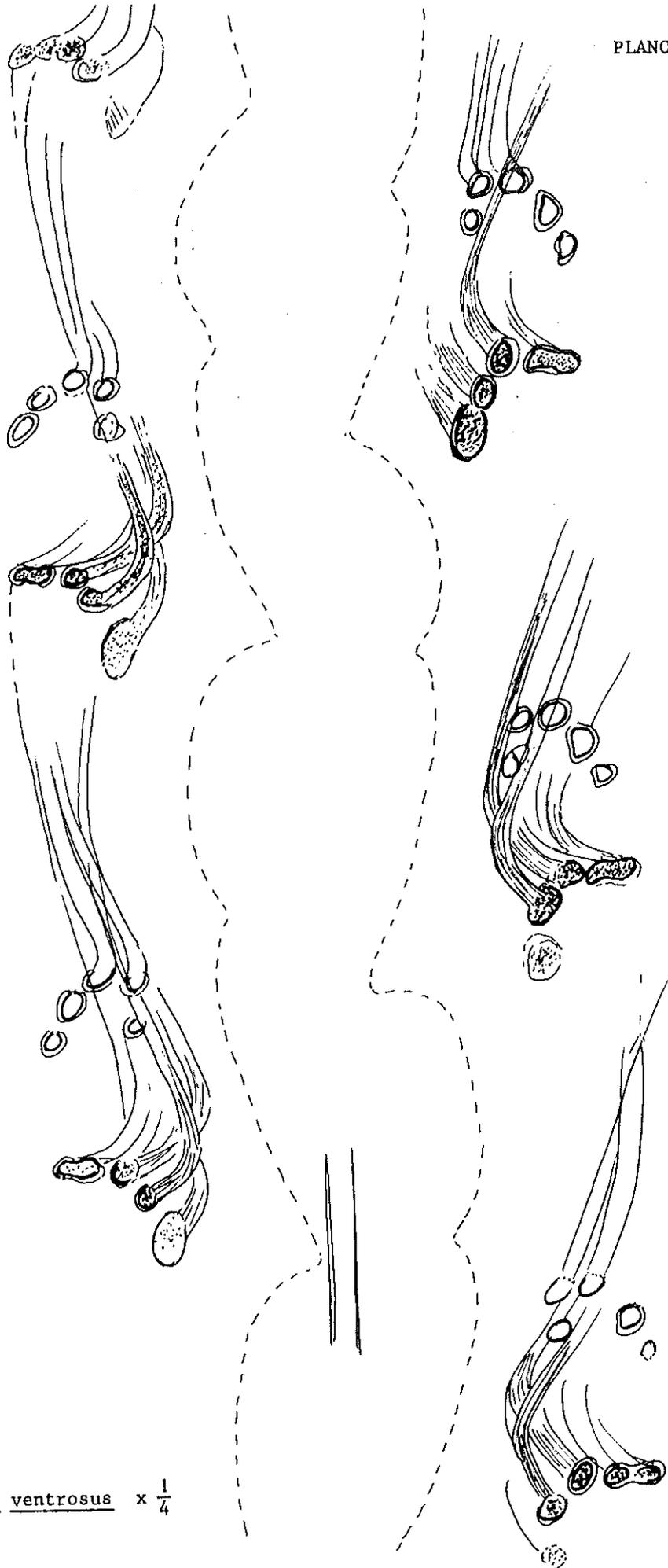


(Région M)



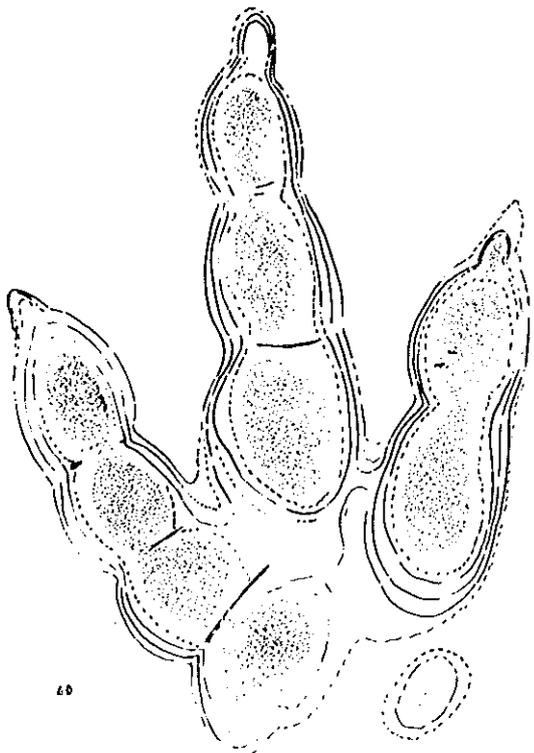
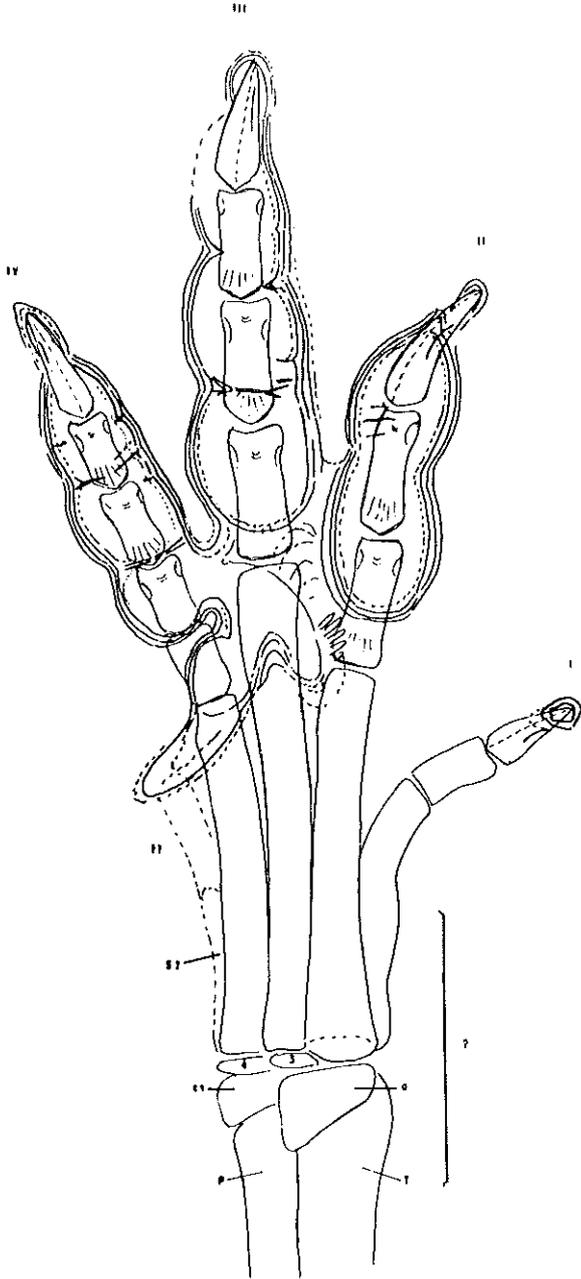
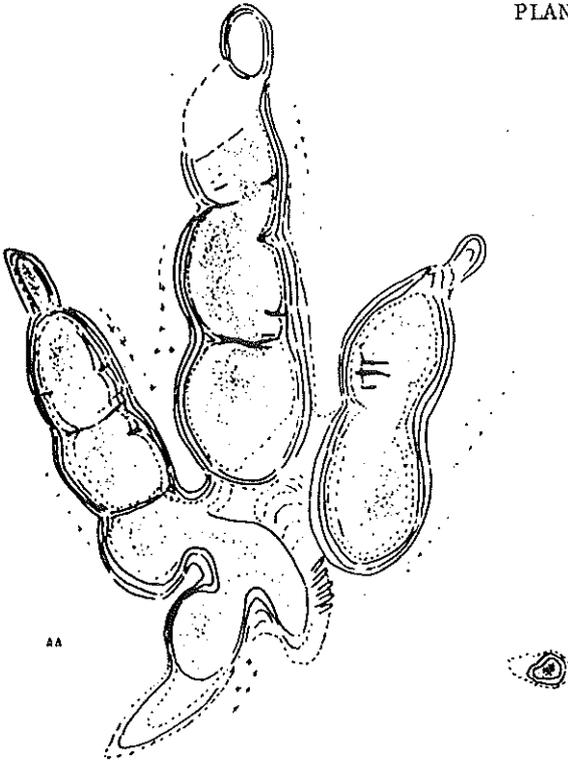
PE.





*Episcopopus ventrosus* x  $\frac{1}{4}$

PLANCHE J



cm 0 5

PLANCHE K

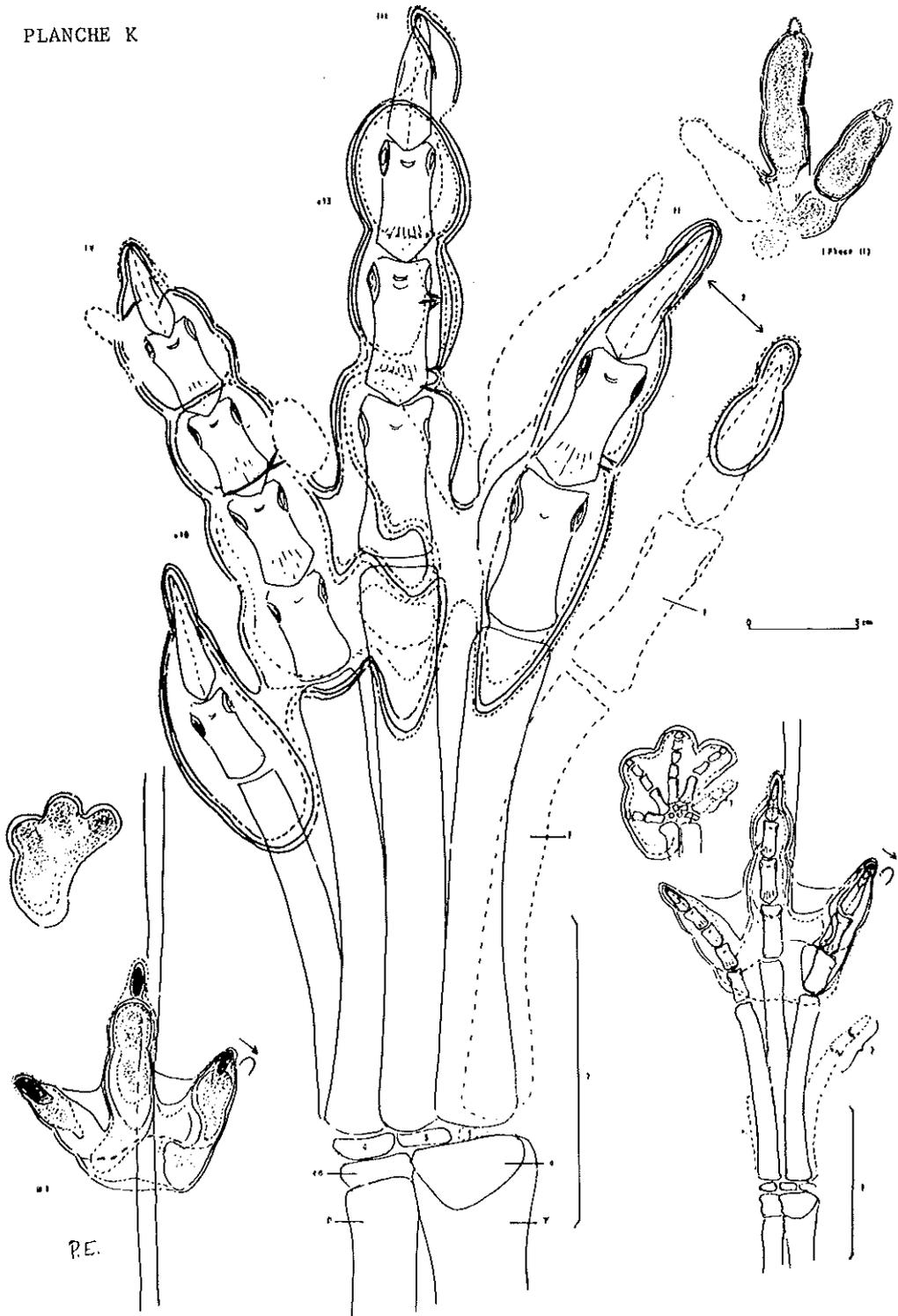
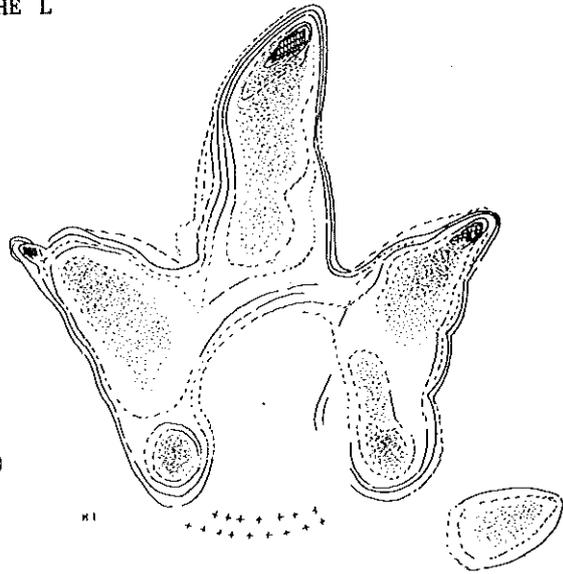
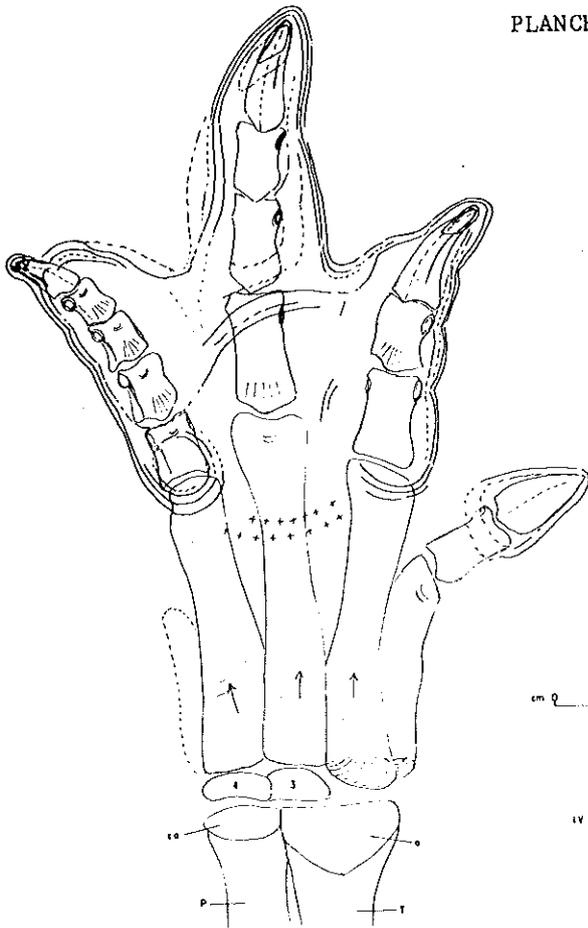
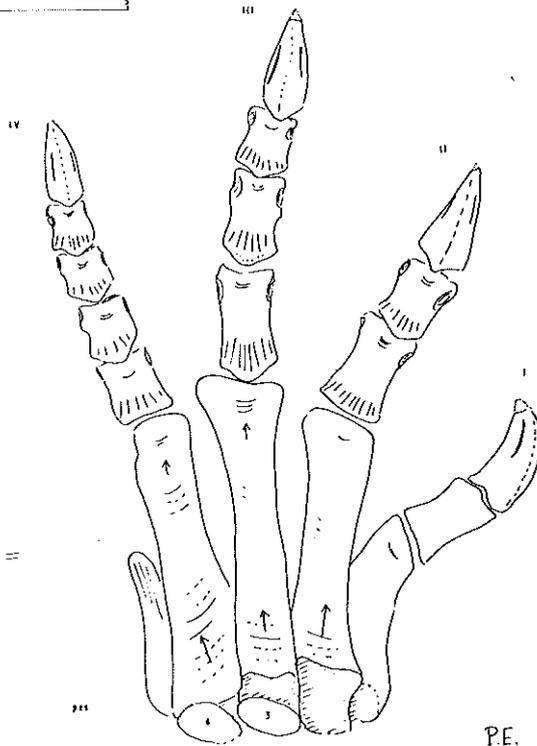
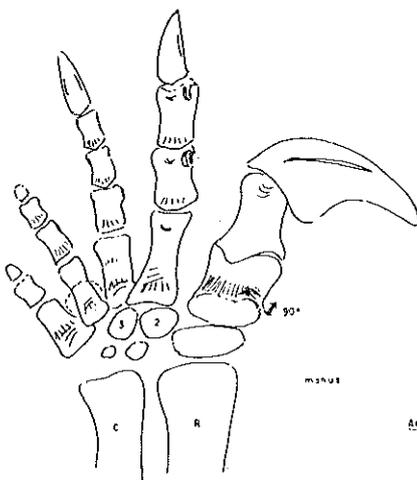


PLANCHE L

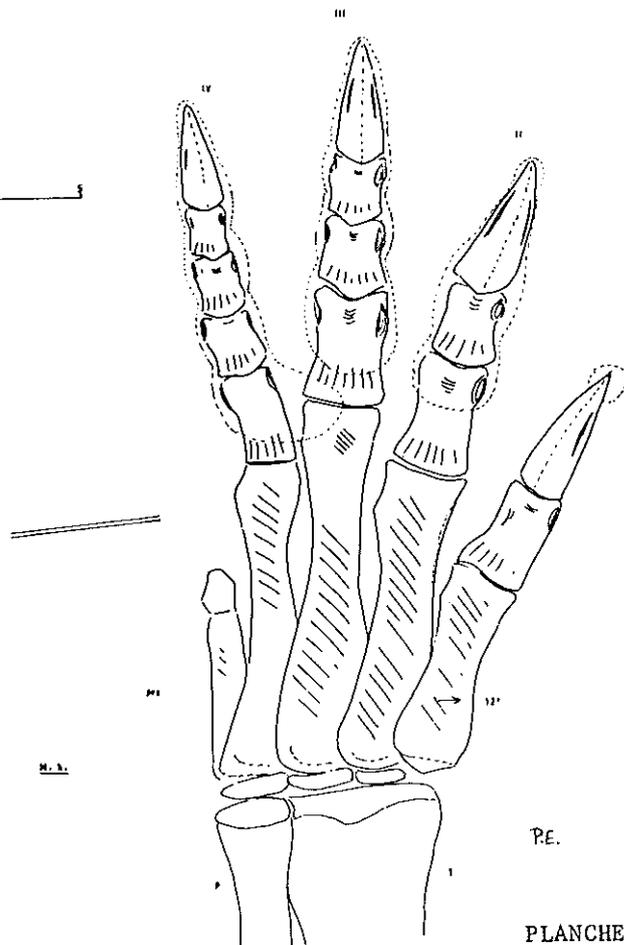
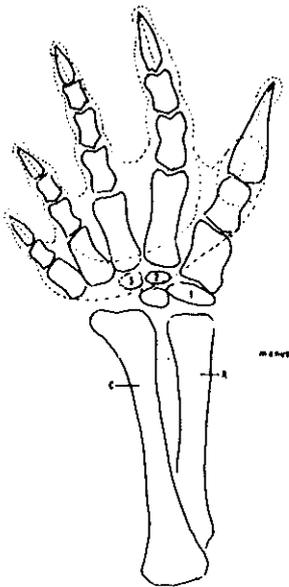
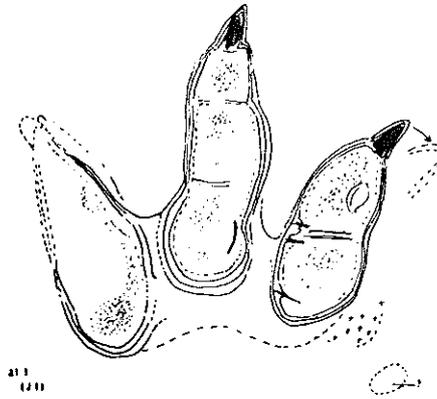
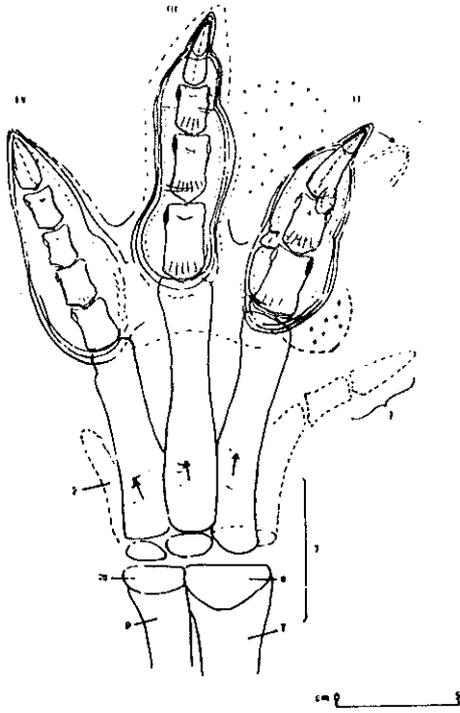


cm 0 5



A. B.

P. E.



P.E.

PLANCHE M

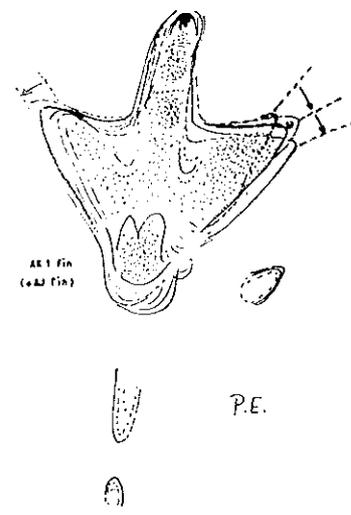
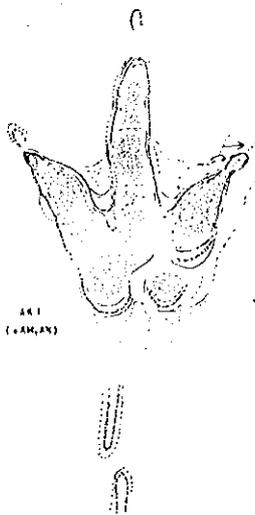
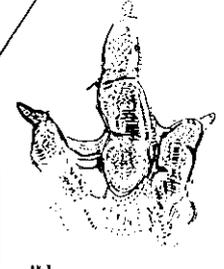
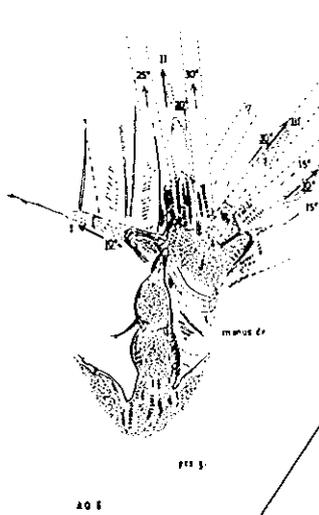
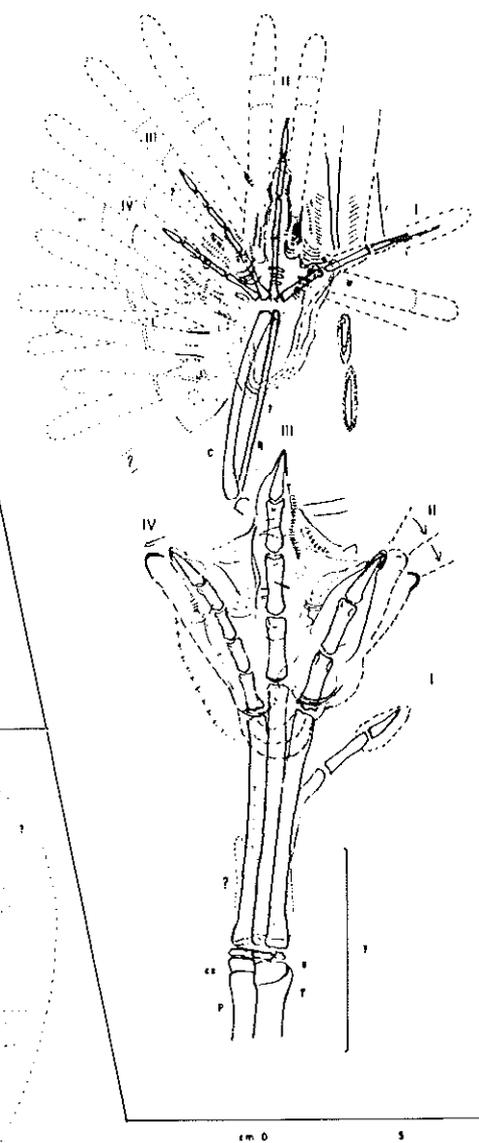
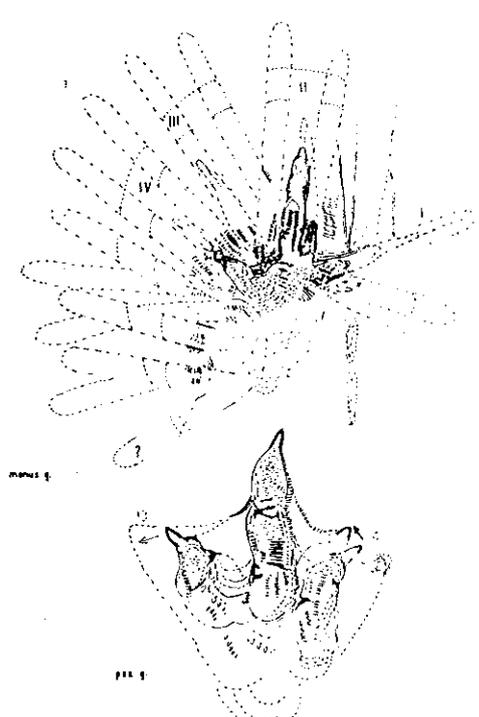
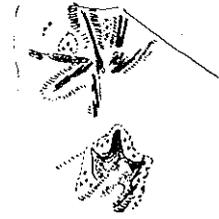
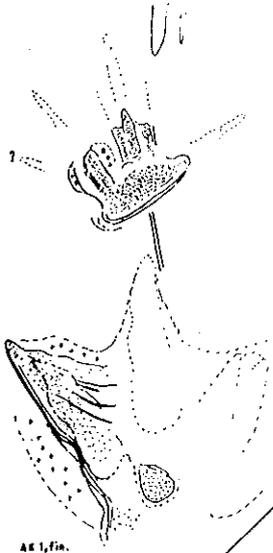
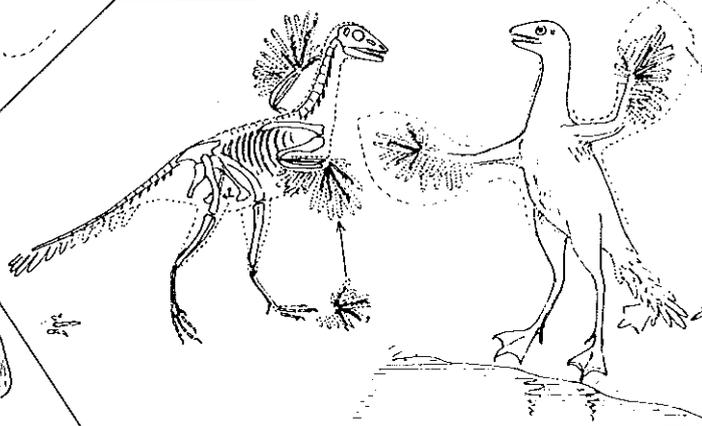
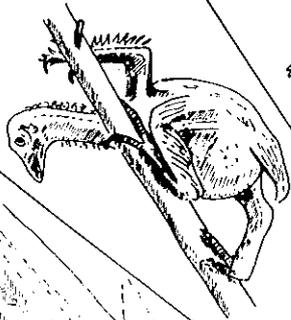


PLANCHE N

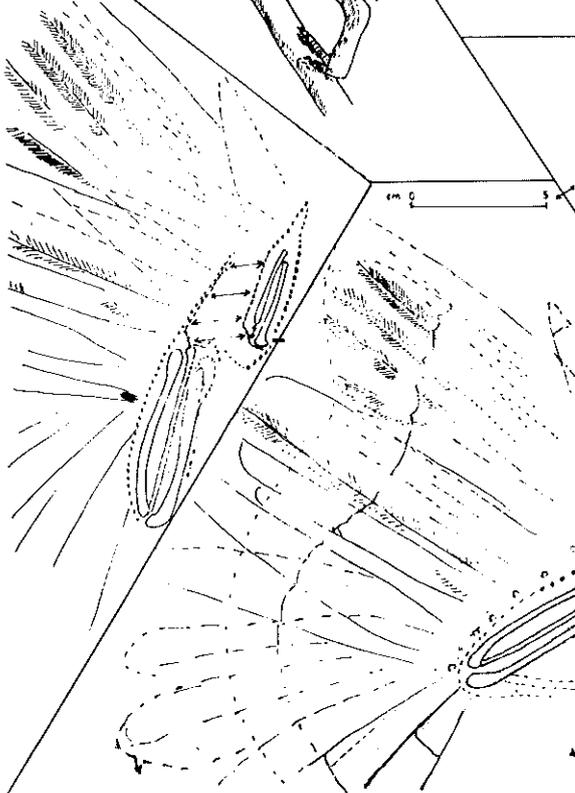
PLANCHE O



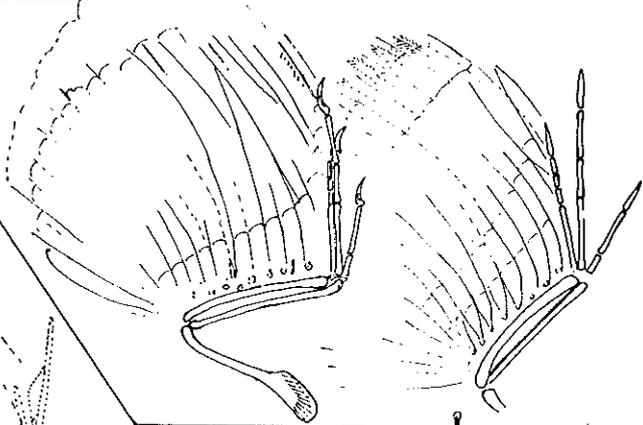
cm 0 5



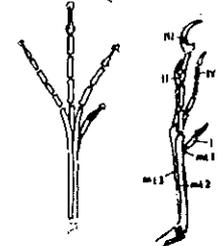
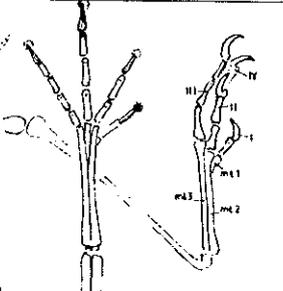
cm 0 10  
P.E.



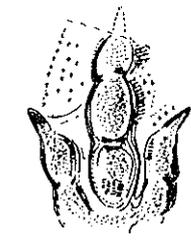
cm 0 5



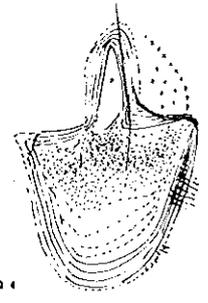
*Archaeopteryx Murreri*



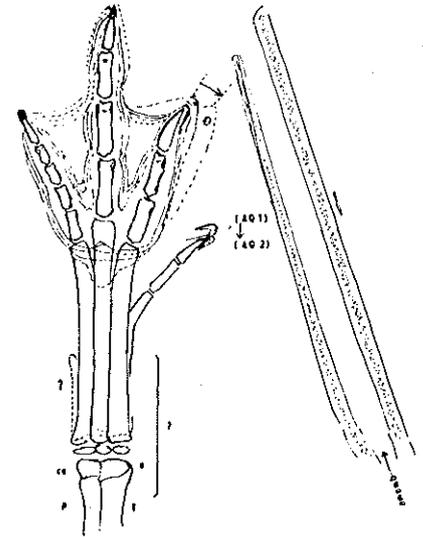
*Archaeopteryx sismeni*



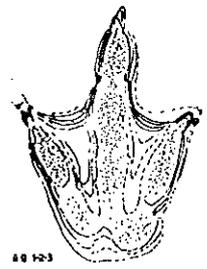
A0 5



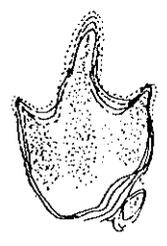
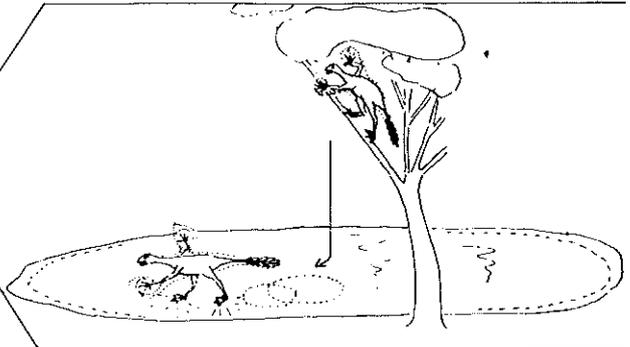
A0 4



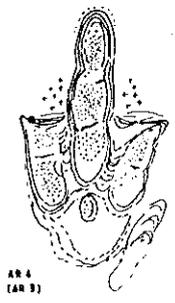
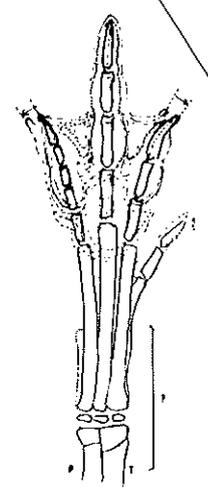
(A0 1)  
(A0 2)



A0 1-2

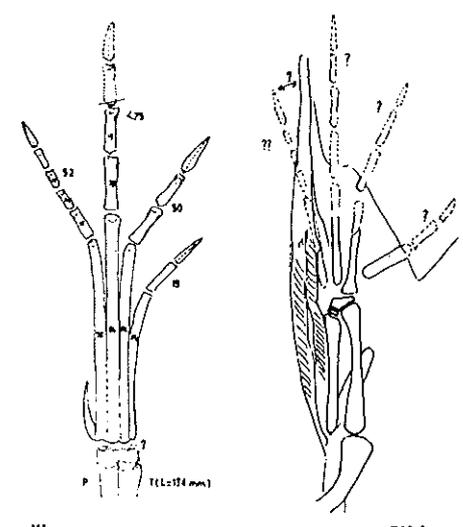
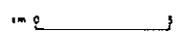


A5 1



A5 4  
(A5 3)

P.E.



(L: 154 mm)

PLANCHE P

*Campygnathus corallitris*

M. Boud

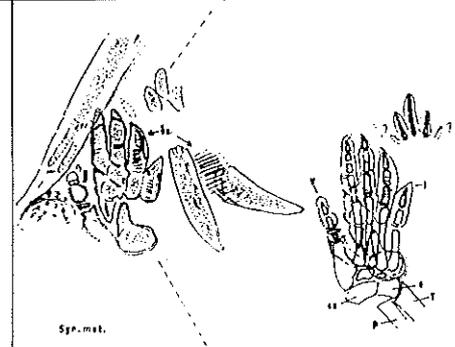
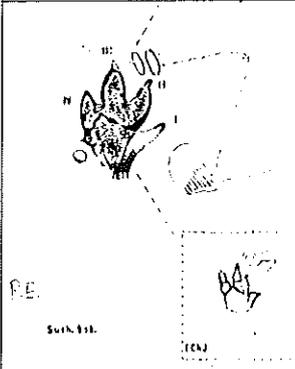
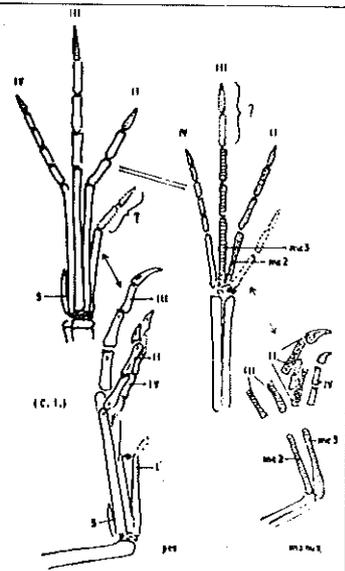
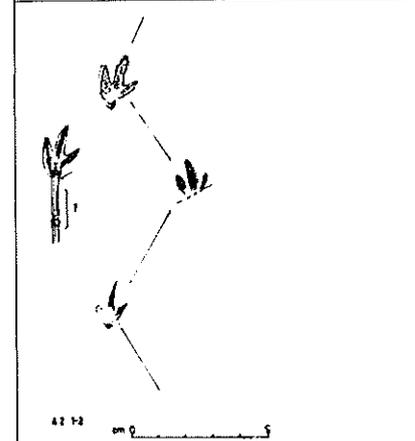
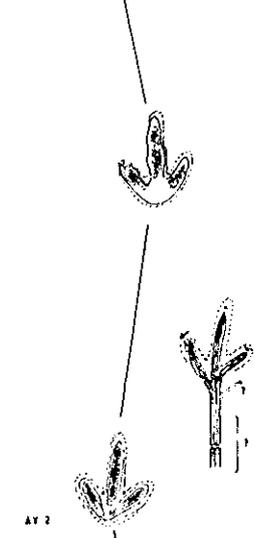
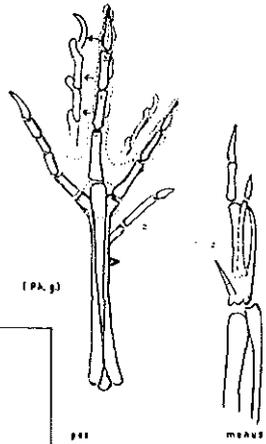
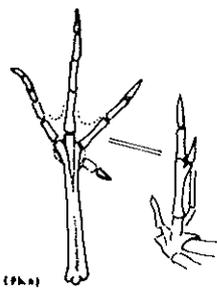
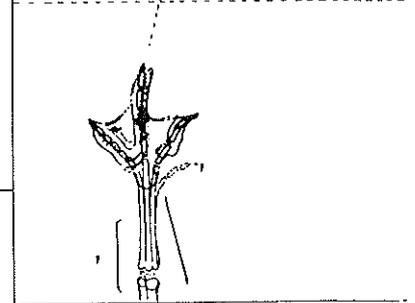
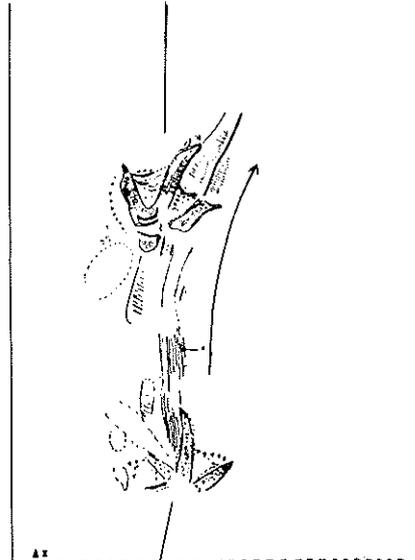
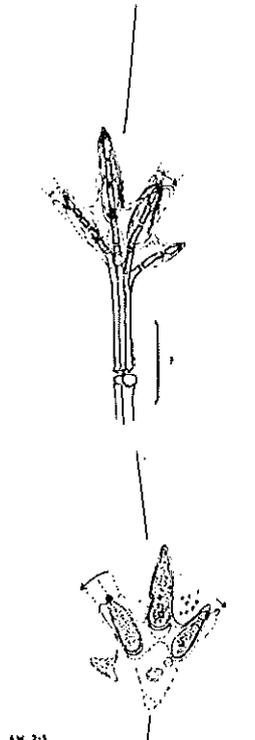
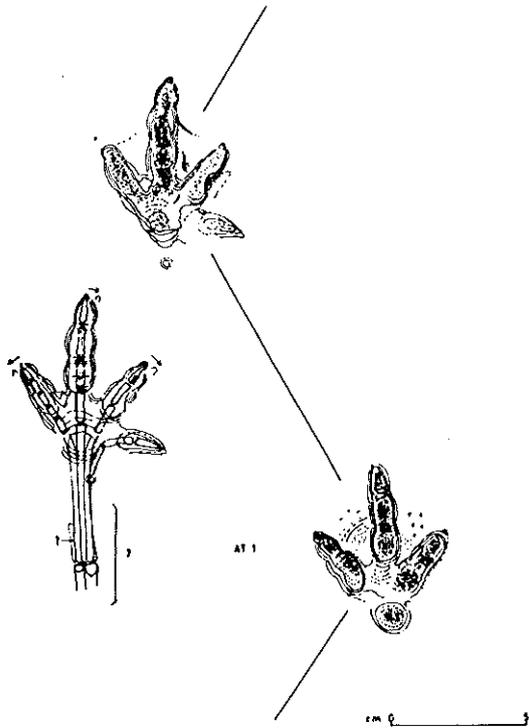
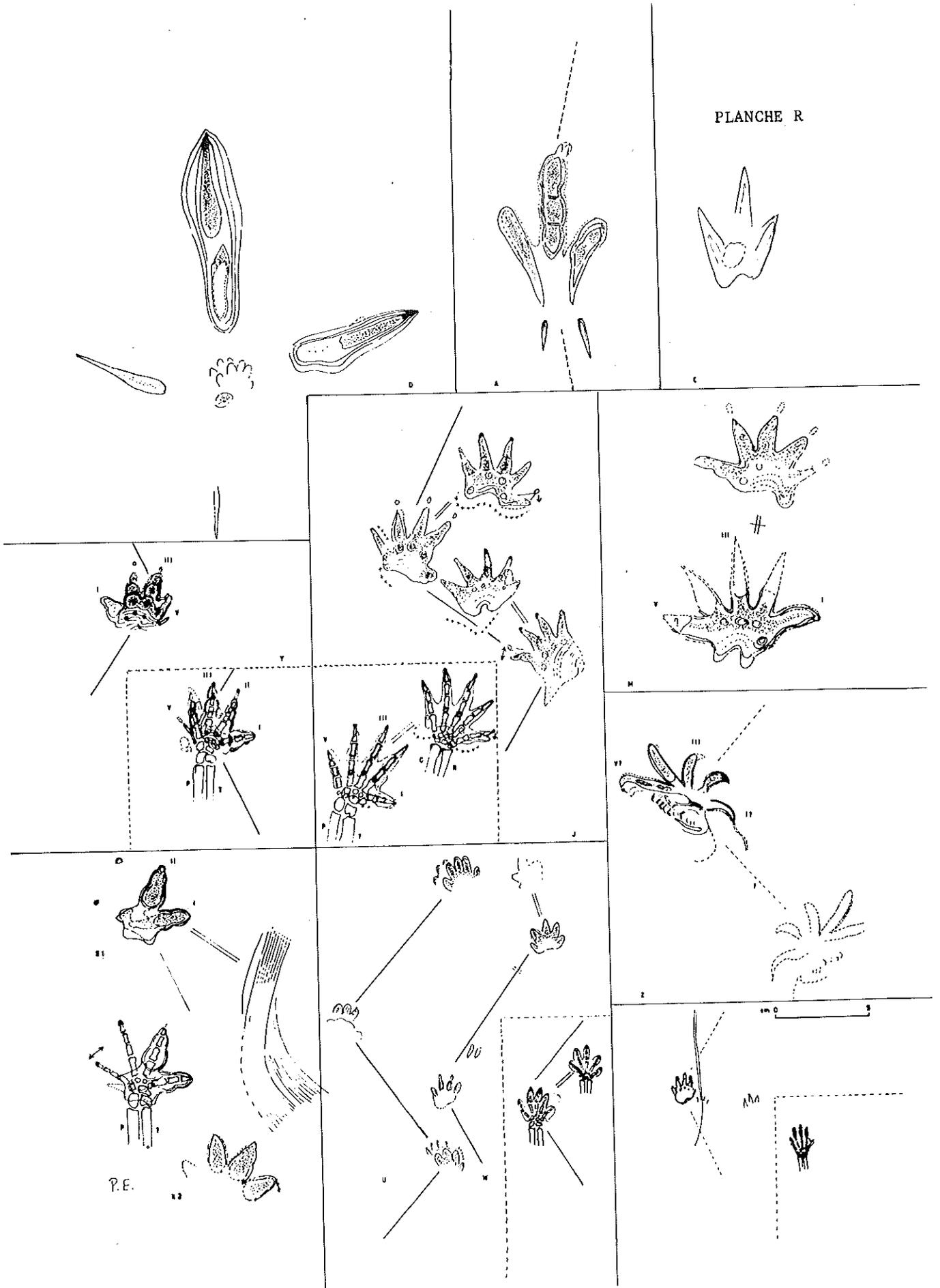


PLANCHE Q

PLANCHE R



PLANCHES PHOTOGRAPHIQUES : LES TYPES, AU SEIN DE L'ENVIRONNEMENT.

---

- Pl. I - En hors-texte (face à la p. 6). - L'"fle fossile de Moyeni" et son remarquable ensemble écologique et faunistique (quartier Nord-Ouest). On distingue le bord de la rivière s'enfilant sous les pieds des 2 jeunes paléo-spectatrices (C - L.E., et C.E.) au soleil levant. A 5 ou 6 m sur la droite se trouve le talus plongeant à pic dans le lac ; sur la dorsale se distinguent dans un luxe de détails les ébats des animaux décrits plus haut sur un sol précédemment finement pommelé ici, en surface (pipkrakes ?).
- Pl. II - En hors-texte (face à la p. 65). - La "mare-abreuvoir de Mokbanametsong" au début du dégagement. La "Phase I" sableuse claire en haut; la "Phase II" argileuse rouge en bas : on aperçoit plusieurs types de Proto-aviens (voir Pl. N-O-P-Q), ainsi que le grand Plastisauropus ingens (voir Pl. K). - Se reporter aux relevés i et j.

L'"fle de Moyeni".

- Pl. III - L'"fle de Moyeni" lors de la découverte : Moyenisauropus longicauda, premier annonciateur d'une biocénose de nature tout-à-fait nouvelle pour le Stormberg.
- . Carte géologique inédite des environs de Moyeni, faite avec le concours de F. Ellenberger, en vue d'obtenir une stratigraphie fine. Au centre le fleuve Orange coulant de droite à gauche dans sa trouée. Vers le bas, la faille de Masitisi dont l'extrémité Est va mourir non loin de l'fle fossile de Moyeni sur son plateau bas (flèche). Les lignes noires sont pour la plupart des dykes basaltiques non faillés. Le niveau témoin de Moyeni peut s'explorer sur de grandes distances.
- Pl. IV - Le dégagement de l'"fle de Moyeni" se poursuivant avec un soin méticuleux (brosse fine). Début du carroyage d'ensemble pour les relevés. - En bas, découverte du "bord de la rivière" et des 1<sup>ers</sup> accostages d'animaux sortant de cette rivière.
- Pl. V - La bordure Est de l'"fle de Moyeni" se termine par un long talus à pic où se dessinent deux zones successives de clapotis (ressac). La zone inférieure est la plus marquée. Le fond du "lac" porte de nombreux ripple-marks stationnaires d'eau profonde (queues de bêtes nageant). - Une petite dune, formée de poussière fine accumulée par le vent, a gami le rebord Est de l'fle (les animaux passant par-dessus pour plonger dans le lac ou pour en revenir), puis paraît avoir colmaté sur une très faible épaisseur l'fle tout entière, hormis la partie Sud de la dorsale qui a été "rapée" (au moins lors d'une première phase) par le vent du lac émané de l'Est (actuel).
- Pl. VI - Un aperçu sur la dorsale de l'fle (face au Sud), lors d'un dégagement accru.
- Pl. VII - Côté rivière, nous pouvons désormais suivre pas à pas "éthologiquement" la piste d'un animal dans tous ses faits et gestes. La rive (ou bord de l'eau) est suffisamment nette pour permettre de dresser le plan de l'fle de ce côté avec 12 ou 13 petits caps ou anses, structure dont l'intérêt sur une trentaine de mètres de long s'étend au domaine écologique (un animal suit cette ligne sinueuse en partie dans l'eau ; les petites anses paraissent avoir servi de lieu de pêche depuis la terre, - Piste AB ; les petits caps servent fréquemment de lieu de débarquement ou d'embarcadère, voir le grand dépliant).
- Pl. VIII - Néotrisauropus deambulator (Piste Y). - Passage de ce grand bipède, parcourant l'fle de bout en bout, déambulation très légèrement postérieure aux divers débarquements et plongeurs de Moyenisauropus natator (son 12<sup>e</sup> pas écrase le 16<sup>e</sup> pas de la piste X, etc.). - On peut établir avec quelques détails la micro-chronologie de bien des petits événements de l'fle (une ancienne crue, une fère baisse des eaux, un ou plusieurs faibles gels nocturnes - fins pommelages, etc. - avec la suite de tous les ébats des animaux venus pour des repas et finalement de possibles orages de poussière fine). Il paraît que l'on ait là affaire à une séquence de quelques jours tout au plus. - La photo du haut montre le détail du pas 13 (fines écailles longitudinales au doigt médian - moulage).

- Pl. IX - Neotrisauropus deambulator, évoluant dans son milieu, A gauche les pas 10 à 15. A droite les pas 16 à 19. L'animal va commencer la grande courbe qui le fait descendre à la rivière où il entrera les doigts écartés... à regret ?
- Pl. X - Moyenisauropus natator, Photos prises en pleine nuit sous le poudroiement des étoiles australes actuelles (bien changées depuis le Trias : plus d'une rotation complète de la Galaxie ?), - Nous participons au temps. L'animal va sortir de la rivière. Les 4 membres en demi-nage commencent à effleurer le fond de l'eau, les "enjambées" du nageur vont se raccourcissant,
- Pl. XI - Moyenisauropus natator, (Piste X), - A la suite d'une flottaison vraie, il longe (pas 3 à 11) la lisière plus calme de l'eau de la rivière, avant de franchir la berge et de s'y mettre en bipédie. On remarque la main droite qui se dirige vers la berge, en en approchant, et en s'y accrochant de ses doigts plantés au sol. Le fond de la petite crique g où accoste l'animal se voit, matérialisé, à quelques cm au-delà de la petite diaclose. La piste O (animal, identique) viendra débarquer dans la même anse g un peu en amont, juste postérieurement.
- Pl. XII - M. natator (Piste X, suite). Notre animal franchit la rive (photo de droite). Il se met debout (photo de gauche) sur le sol pommelé à l'air libre, il presse fortement de sa main gauche; puis, après un faible tâtonnement, de sa main droite. Il est debout.
- Pl. XIII - M. natator (Piste X, suite), Notre animal, s'en est allé dès lors par la dorsale de l'île, vers la "petite dune" du lac, où il apparaît avoir plongé (21<sup>e</sup> ou 22<sup>e</sup> pas) dans l'à-pic.
- Pl. XIV - M. natator. En moulage au plâtre, restauration du modelé du dessous des pattes, - détails de la précédente piste X :
- . pas 10-11 : fin de demi-nage (on distingue l'hallux et le long talon métatarsien) - voie très large.
  - . pas 13-14 : l'instant où l'animal se relève sur ses deux pieds (l'arrière-train), en pressant une dernière fois sur ses mains, - voie se rétrécissant.
  - . pas 17-18 : il avance à grands pas en bipédie, - voie étroite.
- Pl. XV - M. natator. Piste H, une montée du lac à la rivière un peu défraîchie (par la venue de nombreux Vers); piste J toute fraîche exactement sur le même itinéraire, mais en sens inverse (de la rivière au talus du lac). - La piste H apparaît représenter un possible repas du soir accroupi, pieds-joints, talon et hallux au sol, marque de queue glabre et filiforme. La main droite connaît deux emplacements successifs au sol, marque possible de museau (?) de ce même côté. Un très grand grouillement de pistes de Vers dans tous les sens, caractérise le lieu précis de stationnement de l'animal. La "piste de retour" J n'est plus oblitérée par aucune trace de ces petits animaux.
- Pl. XVI - M. natator (Photo du bas). - Sur la piste H qui allait de gauche à droite vers la rivière, se surimpose, plus nette donc, la piste J de sens inverse sur le même itinéraire. Sortant ici de la rivière l'animal ne s'est qu'imparfaitement relevé sur ses 2 pieds. Les pas 1-2-3 sont accompagnés de part et d'autre des balafres alternées, en arcs de cercle, dessinées par les doigts de la main droite. d'abord, de la gauche ensuite, puis à nouveau de la droite. La queue fine dessine une sinusoïde dans l'axe de la piste. Le pied droit traînant montre les marques des griffes (sans doute III et IV) frottant le sol par leur revers, avant l'étalement du pied au sol. L'animal manque apparemment de vivacité ! - Mais il s'est bien relevé lorsqu'il passe sans s'arrêter au lieu du "repas" de la "veille" (v. moulage du haut, piste "descendante").
- La photo du haut (avec O, E) montre la technique du moulage au plâtre. On remarque, tenue par la main, la piste très étroite de Moyenisauropus longicauda, et en-dessous la piste très large de Episcopopus ventrosus de la même île.
- Pl. XVII - Photo du bas :
- . Moyenisauropus dodai aux doigts très étalés : Piste AD, pas 6-11 (montant à partir du 1<sup>er</sup> plan à droite, avec le ralentissement ou hésitation des pas 8-9 sur le "lieu de repas V" - où l'on discerne l'accroupissement de M. natator à droite), - Piste D, pas 9-10, en digitigradie (au tout premier plan, allant vers la gauche).

- . Moyenisauropus vermivorus : Piste AG, pas 14-18 (montant à partir du coin droit). - Piste AB, pas 33-37 (en parallèle, un peu sur la gauche). - Piste AA, pas 21-25, descendante, un peu plus sur la gauche encore, en direction du "lieu de repas IV" (déploiement de la palmure).
- . Moyenisauropus minor : Piste AC, pas 26-29 (vers l'extrême lisière droite de la photo); ses légers petits pieds s'éloignent de la double pose qu'il a faite au "lieu de repas IV" (voir les Planches suivantes).

- Photo du haut:

Moulages montrant deux épisodes de la longue marche de la piste AA (voir le texte) : les pas 15 à 17, avec le déploiement marqué de la palmure au franchissement du "lieu de repas VI"; les pas 43 et 44 lorsque M. vermivorus s'est arrêté, au moins pour une 3<sup>e</sup> ou 4<sup>e</sup> fois, main au sol ici, sur un sol à pipkrakes et rayons du soleil levant venant d'en face (la partie superficielle de cette formation a été désagrégée très localement sous l'influence du vent qui, dans le Sud de l'île soufflait, cela y apparaît, de la droite).

Pl. XVIII - Photos du haut. - Détails de la piste AA (moulages) à la lumière nocturne : à droite le pas 17, à gauche le pas 44 (3<sup>e</sup> "repas").

- Photos du bas. - Le 2<sup>e</sup> "repas" de la piste AA, pas 28-31 (au "lieu de repas IV" - moulages). En retournant les photos, on discerne mieux les détails de cet intéressant arrêt de M. vermivorus : le ralentissement de l'animal, sa pose pieds-joints, ses talons métatarsiens, sa main gauche occupant deux places successives au sol, sa main droite qui fait de même (griffes), la marque probable du museau à l'avant.

Sur les mêmes moulages (mais faisant face au haut) : Moyenisauropus minor dans son double repas : ici la première station pieds-joints, avec une première empreinte de queue à l'arrière (remarquer l'hallux et la symétrie très frappante du talon métatarsien). De la deuxième station pieds-joints, on n'aperçoit ici que la nouvelle empreinte de la queue (Piste AC, pas 22 à 26), etc.

Pl. XIX - L'ensemble de la scène des "repas" des divers animaux au "lieu de repas IV", étudié à la lumière du jour. On a le privilège dès l'instant où le soleil levant atteint le dos d'âne de l'île (photo de gauche), d'assister comme au réveil de tous ces animaux, écologiquement très près desquels l'on se trouve transporté. Tout se passe dans cet impressionnant "présent" triasique comme si les animaux n'étaient que dissimulés dans quelques Equisétinées du voisinages (!). On se familiarise avec leur présence "actuelle" ...

Pl. XX - Moyenisauropus longicauda. Piste V, pas 2 en bas, pas 8-14 en haut (un moulage à gauche). Remarquer les pulpes digitales très arrondies, la voie étroite et le ralentissement des pas 11-12 avec marques de mains sur l'axe central même.

Pl. XXI - Episcopopus ventrosus. Piste Z, pas 53 à 63 à gauche, pas 65 à 77 à droite. Remarquer l'aplanissement fait par le ventre vers le milieu de la voie, et les rainures parallèles excentrées dessinées par la queue.

Sur la photo de gauche, plusieurs animaux ont traversé ultérieurement la piste et tout spécialement :

- au 1er plan: l'aller et retour (H et J) de M. natator.
- aux 2èmes plans: Moyenisauropus natatilis, Piste I (de gauche à droite); D (de gauche à droite descendant); F (de droite à gauche); E (au loin, de droite à gauche).

On aperçoit sur la même photo, le long du bord gauche, Neotrisauropus deambulator (Piste Y, pas 6-10) qui se rapproche, puis se détourne, de la rivière.

Pl. XXII - Pipkrakes et rayons du soleil levant marqués au sol en climat sec par dégel diurne rapide aujourd'hui au Lesotho (Quthing). - En bas E. ventrosus (plages lisses dessinées par le ventre et éraflures parallèles excentrées laissées par la queue) sur un fond très analogue. Le pommelage de pipkrakes et les rayons du soleil levant qui forment des rouleaux en relief, se divisant en 2 puis en

4, sont particulièrement homologues dans leur nature et leurs dimensions (cf. moulage), à ceux que l'on analyse aujourd'hui. Le soleil se levait sur l'"île de Moyeni" à 90° de différence par rapport à aujourd'hui, comme le montrent de tels rayons du soleil levant venant, au lieu de l'actuel Est, de l'actuel Nord. Le Pôle Sud géographique était ainsi donc par rapport à l'Afrique du Sud en direction actuelle de l'Australie (ceci confirmerait de façon éclatante certaines hypothèses échafaudées sur le Paléomagnétisme).

Pl. XXIII - E. ventrosus. - Détails de la piste (par 67 à 70) sur le sol même de l'île au soleil levant actuel. Notre Est s'est décalé franchement sur la droite. On distingue le pommelage caractérisé en nombreuses petites mottes, et quelques-uns des rouleaux saillants précités.

La "mare - abreuvoir de Mokanametsong".

Pl. XXIV - La "mare-abreuvoir de Mokanametsong" montre deux phases peut-être de nature saisonnière :

. La "phase I" ou phase de sable rosé (les 3 photos du haut et à gauche) lors de la découverte. On aperçoit plusieurs éléments de piste allant vers l'Est, non loin du bord de la mare :

Aetonychopus rapidus (photo médiane à gauche) H<sub>1</sub>, pas 4-5, etc.

Moyenisauropus levicauda (id.) : N<sub>4</sub>, M<sub>1</sub>, pas 7, etc.

Masitisisauropus palmipes (id.), petit : P<sub>1</sub>, pas 12 à 17.

Masitisisauropus minimus (id.), très petit : W, pas 2 à 8.

. La "phase II", sur un colmatage de 3 ou 4 cm d'argile plastique rouge (les 3 photos du bas et à droite) lors de la découverte. Contre-empreintes naturelles d'une extrême finesse montrant une faune bien plus dense composée essentiellement de petits Carnaviens (voir le relevé j pour identification). - Aux côtés des grands Plastisauropus et Neotrisauropus mokanametsongensis, AG<sub>2</sub> et AA (Photo du bas à droite), et Aetonychopus digitigradus, AI<sub>1</sub> (près du bord inférieur de la photo médiane), on constate une invasion des petites formes décrites dans le texte, sorte de "volière avant l'heure" (?!); avec ces petits bipèdes à queue lobée, à doigts de percheurs, à palmure repliable. Remarquer le petit bourrelet métatarsien circulaire avien de Masitisisauropus minimus (photo du bas à droite).

Pl. XXV - Masitisisauropus palmipes. - Photo stéréoscopique agrandie d'une des meilleures empreintes du couple pes-manus (AK 6, moulage naturel en épirelief fait de grès rouge très fin). De nombreux détails analysés dans le texte apparaîtront à l'aide d'un stéréoscope à grand champ (pour photos aériennes) ; formations cutanées sous-digitales, carpograde accentuée, bandes à stries et leurs gradients divers, plume partant du pollex, etc. - Des détails parallèles et complémentaires s'aperçoivent sur les autres impressions du membre antérieur (AK 6bis, etc.).

Pl. XXVI - Masitisisauropus palmipes, 3 stéréophotographies réduites au gabarit normal : divers aspects du dessous des autopodes de notre Proto-avien (moulages naturels très fidèles) :

- En haut le couple AK6 de la planche précédente (voir le texte et la Pl. N),

- Au milieu AK5 (voir le texte et la Pl. O),

- En bas, AK3. On discerne les scutelles sous-digitales, les griffes, les replis de la peau de ces doigts très mobiles, enveloppés de leur palmure ici à demi-repliée (voir Pl. N),

Pl. XXVII - Masitisisauropus palmipes, en haut. - L'empreinte du membre antérieur AK6 bis s'est un peu mieux étalée au sol.

Masitisisauropus angustus. Stéréophotographie du déploiement en triangle isocèle, presque rigide à l'appui, de la palmure du pied toujours étroit chez cet animal (AQ 4).

Masitisisauropus perdiciforma. Stéréophotographie de deux pas tournants de cet animal avec traînée bilobée et localement trilobée de la queue dans l'amorce du tournant (AY). - A gauche en bas, agrandissement de la marque de plume possible de la même plaquette (vers l'avant) : "barbes" infra-millimétrique, "barbules".

Pl. XXVIII - En haut : stéréoscopie de l'épérelief AK6, inversée pour restitution approchée de l'aspect en creux de l'empreinte primitive. On aperçoit mieux ainsi le talus étoilé qui s'est accumulé à l'avant des doigts II- III- IV et plus encore des bandes striées qui les accompagnent, sous leur poussée en coin. La possible plume double (hypoptile) à l'avant du pouce (pollex) s'est ainsi trouvée relevée sur la gauche sous la montée du rejet dû au doigt II et à ses structures parallèles, chez ce Carnavien.

Au milieu à droite, pour comparaison : empreintes sautillantes de très petits Proto-aviens de nature hétérogène (Lacunaviens à queue glabre du Stormberg inférieur) : ici Trisauropodiscus aviforma du Molteno de Maphutseng, zone A/4 (voir Tome I, p. 81 ss. et la Pl. XV).

Au milieu à gauche : Suchopus bakoenaorum, quelques éléments de l'empreinte en stéréoscopie.

En bas : Synaptichnium motutongense, vue d'ensemble de l'empreinte en stéréoscopie, avec un appui caudal à gauche.

#### La "flaque de Matsepe".

Pl. XXIX - La "flaque de Matsepe" lors de la découverte.

. En bas : ensemble de faune inattendu au Trias, les petits Proto-mammifères et petits Proto-aviens ont pris possession du biotope à la base des 1ers loess qui vont ensevelir notre paléopaysage.

. En haut, détails de l'hyporelief et de l'épérelief naturels :

- Masitisisauropus angustus v. cursor,

- Eopentapodiscus mirabilis.

Pl. XXX - En haut : plaque épérelief avec Trisaurodactylus superavipes et plusieurs petits Proto-mammifères dont Paraeopentapodiscus intentus grand comme une souris (vers le milieu, montant), et P. parvus (pas descendant) avec quelques pas furtifs de E. mirabilis.

- En bas : Eopentapodiscus mirabilis (à gauche), E. crassus.

Pl. XXXI - L'inconnu de la steppe: Sauroeidepus matsepeensis (Lépidosaurien ou RhynchoCéphale ?). On voit des écailles quadrangulaires tout le long de la bordure du pied à droite, avec l'enfoncement métapodien.

#### - REMERCIEMENTS.

Nous exprimons ici notre reconnaissance aux ateliers de Photographie de l'Université de Montpellier II (U. S. T. L.) et du Laboratoire de Paléontologie, comme aussi du Muséum à Paris, ainsi qu'à M. Ch. Lang, Photographe à Montpellier, pour la grande minutie dont ils ont fait preuve pour la mise au point finale de toutes nos planches.

Tous les documents sont de l'auteur, avec la collaboration bienvenue sur le terrain de F. Ellenberger pour plusieurs des photos des Pl. III à VII ; X ; XII ; XV et XXX (haut) ; XVII et XXIX (bas) ; XX (droite) ; et J. Fabre : XXII (haut).

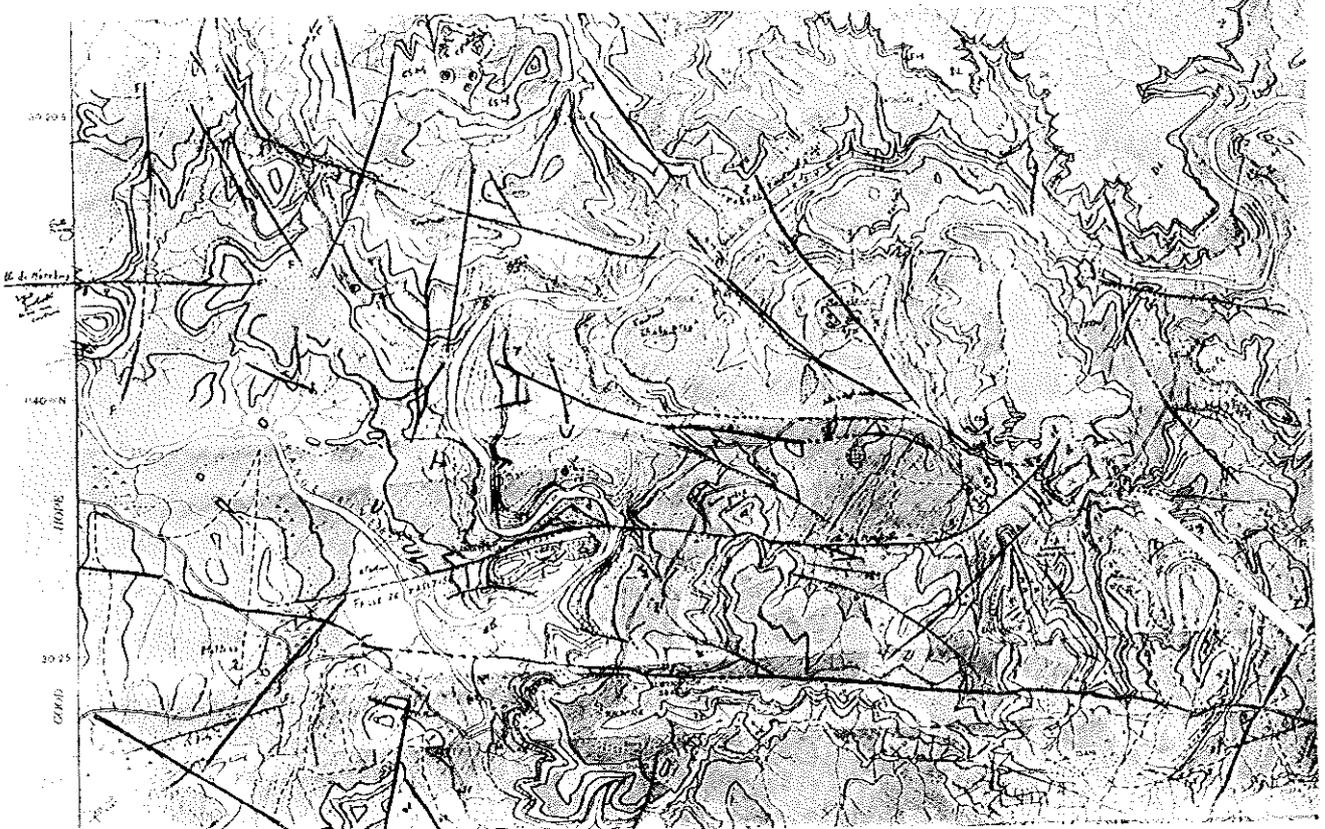


PLANCHE IV

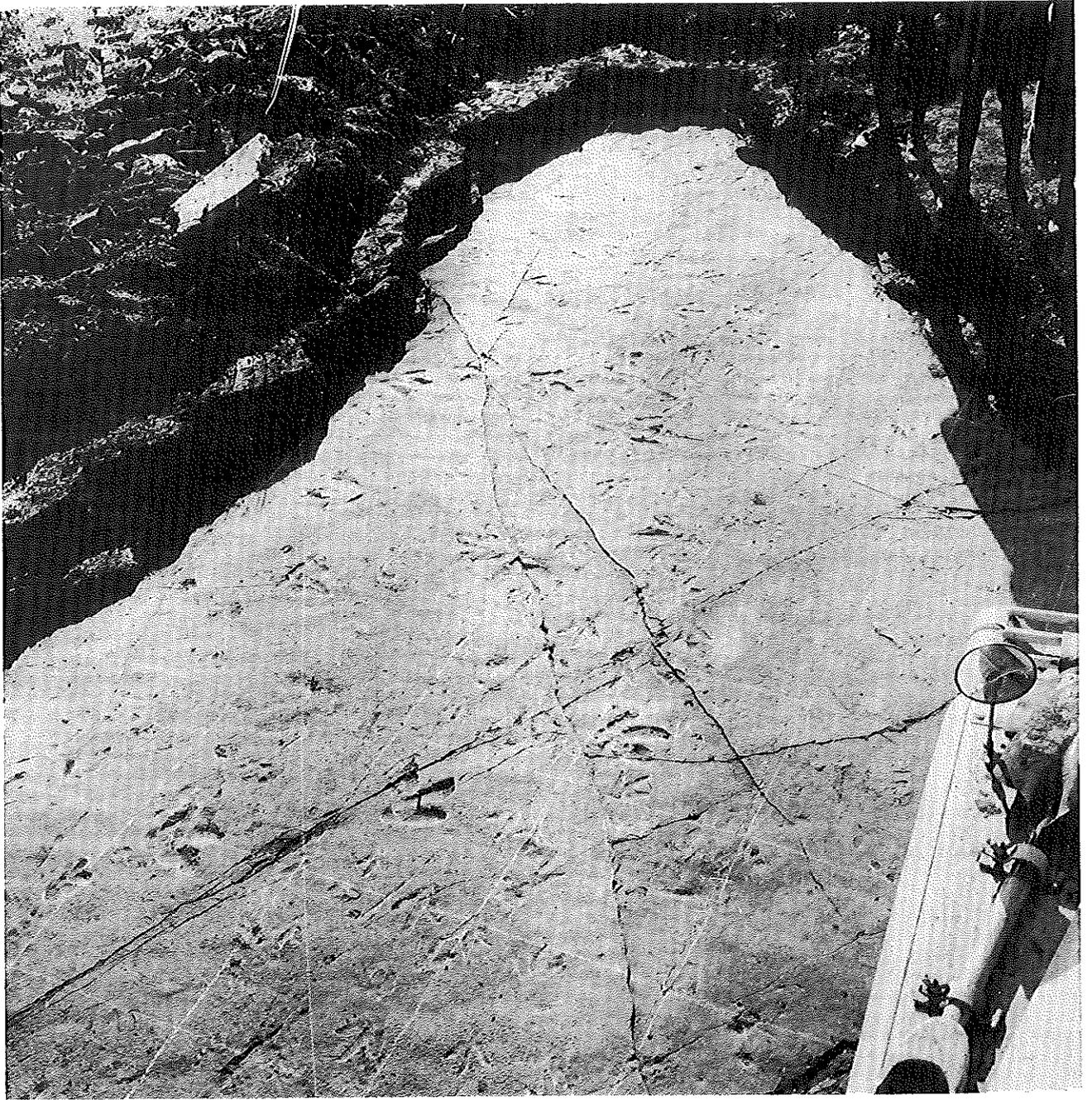
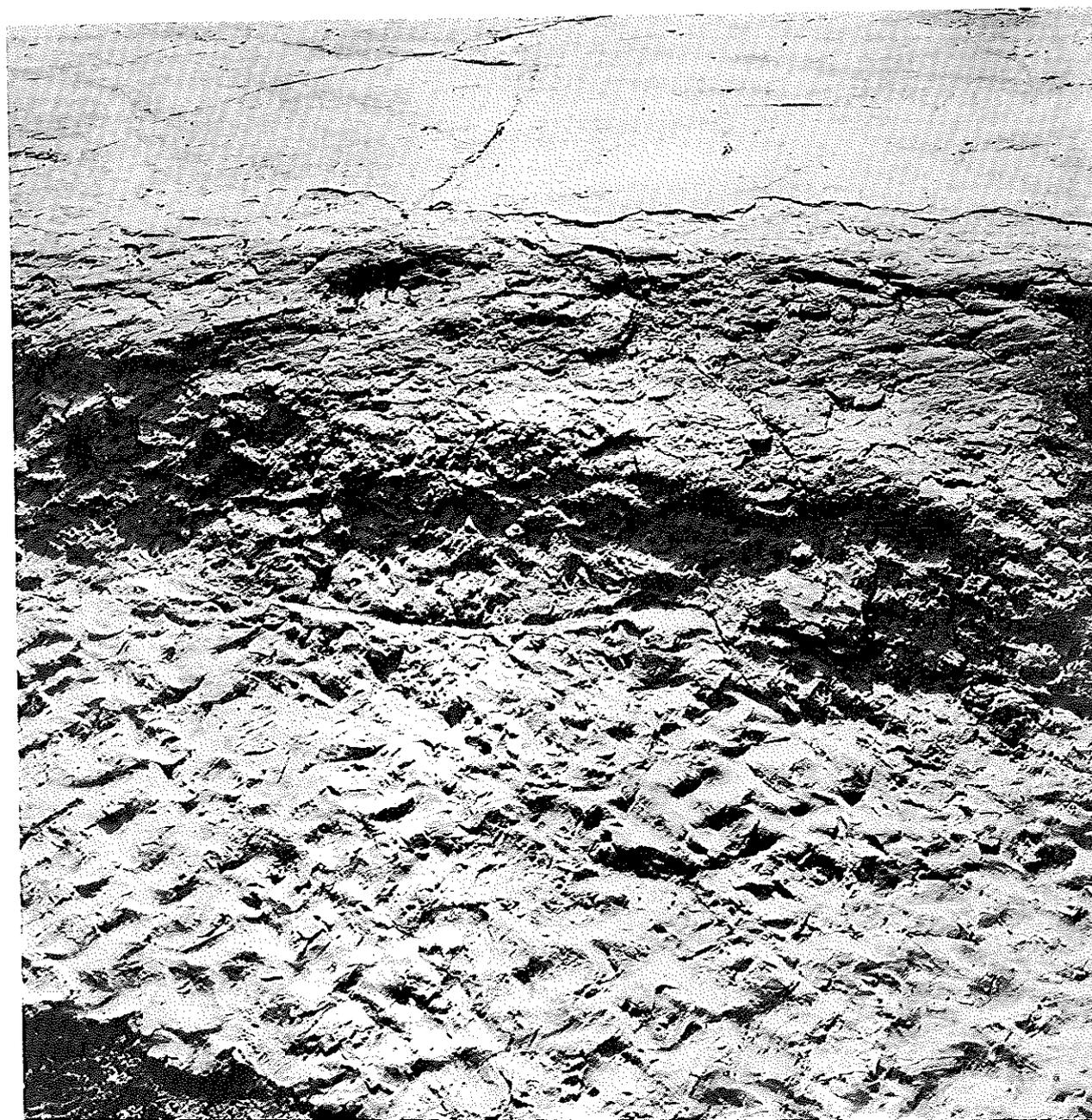
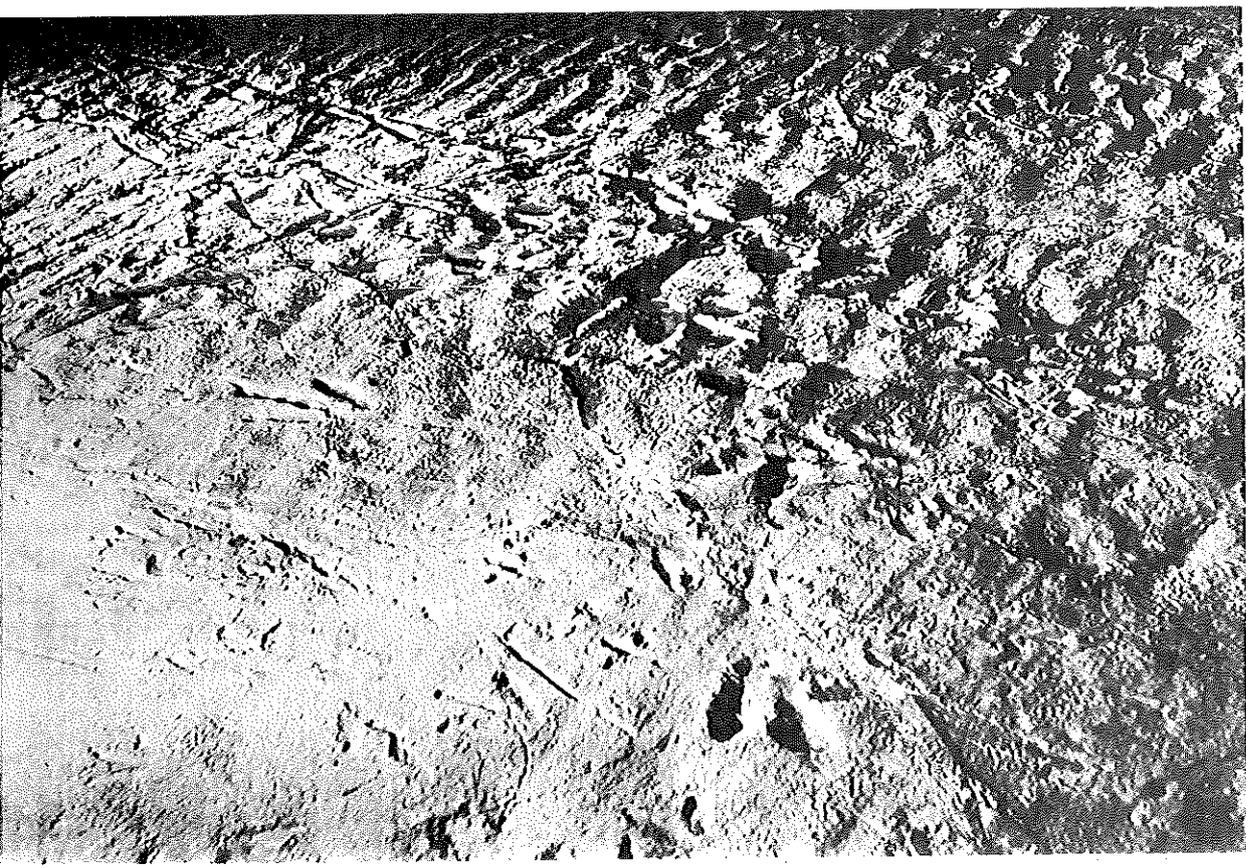


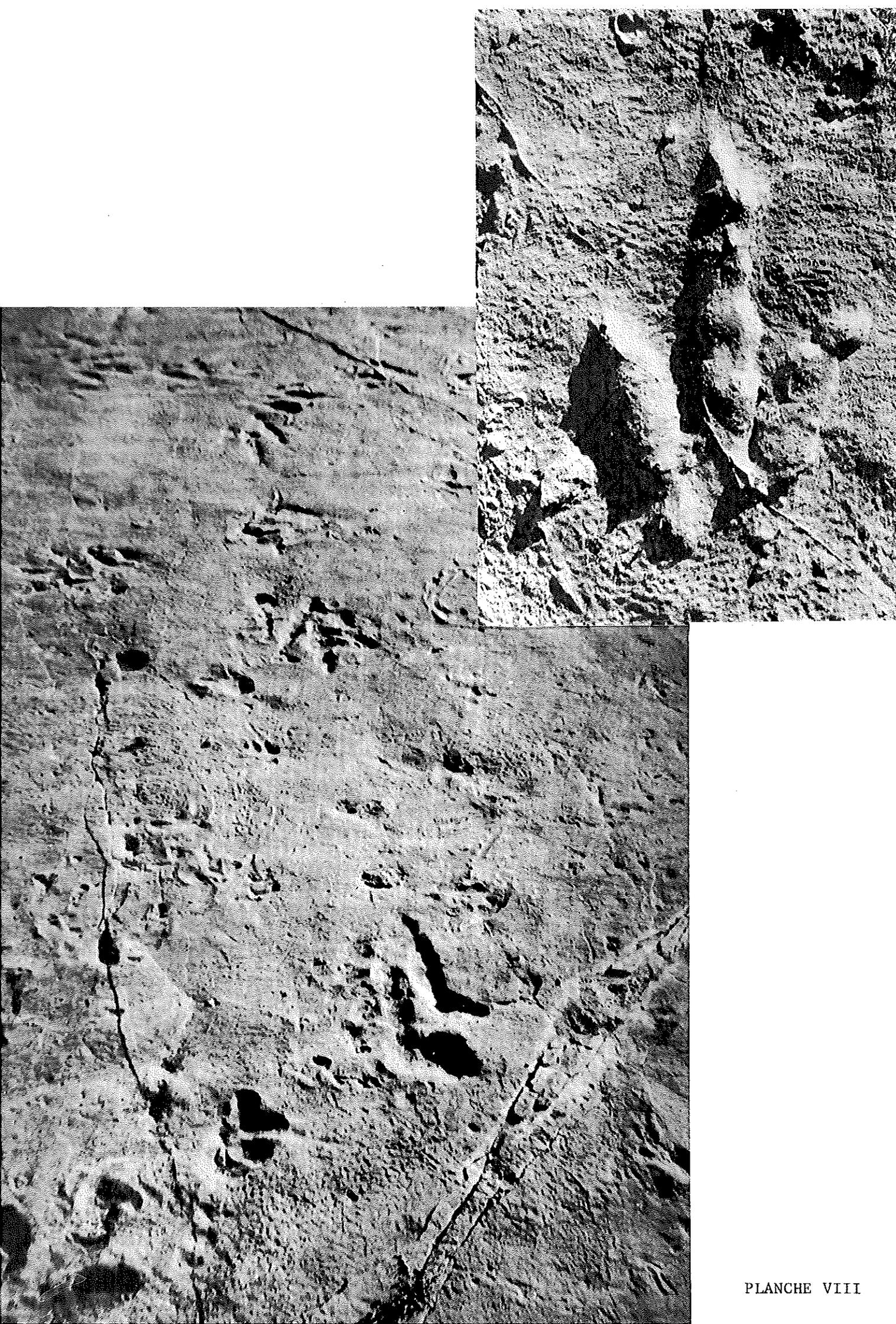


PLANCHE V









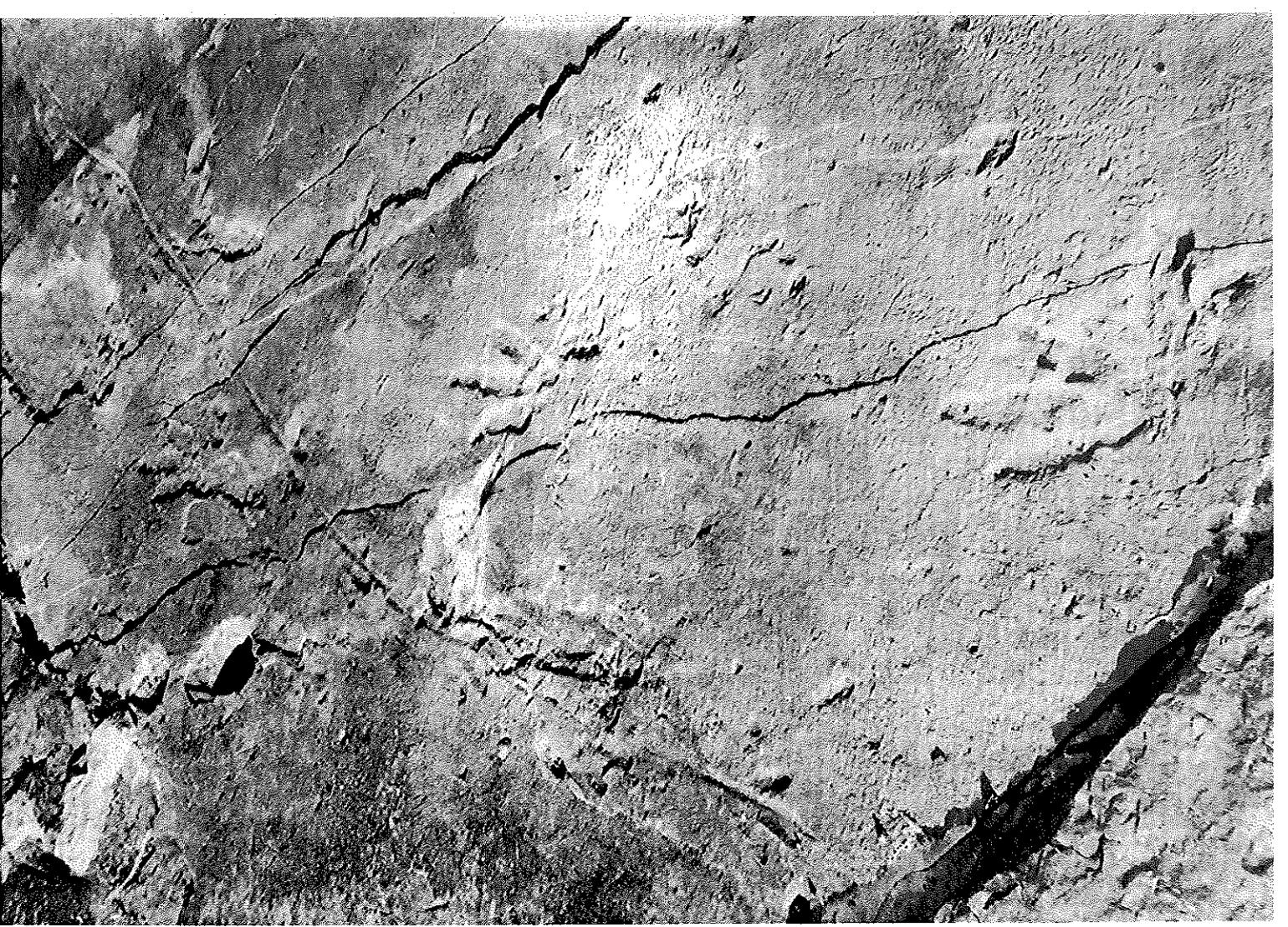


PLANCHE IX

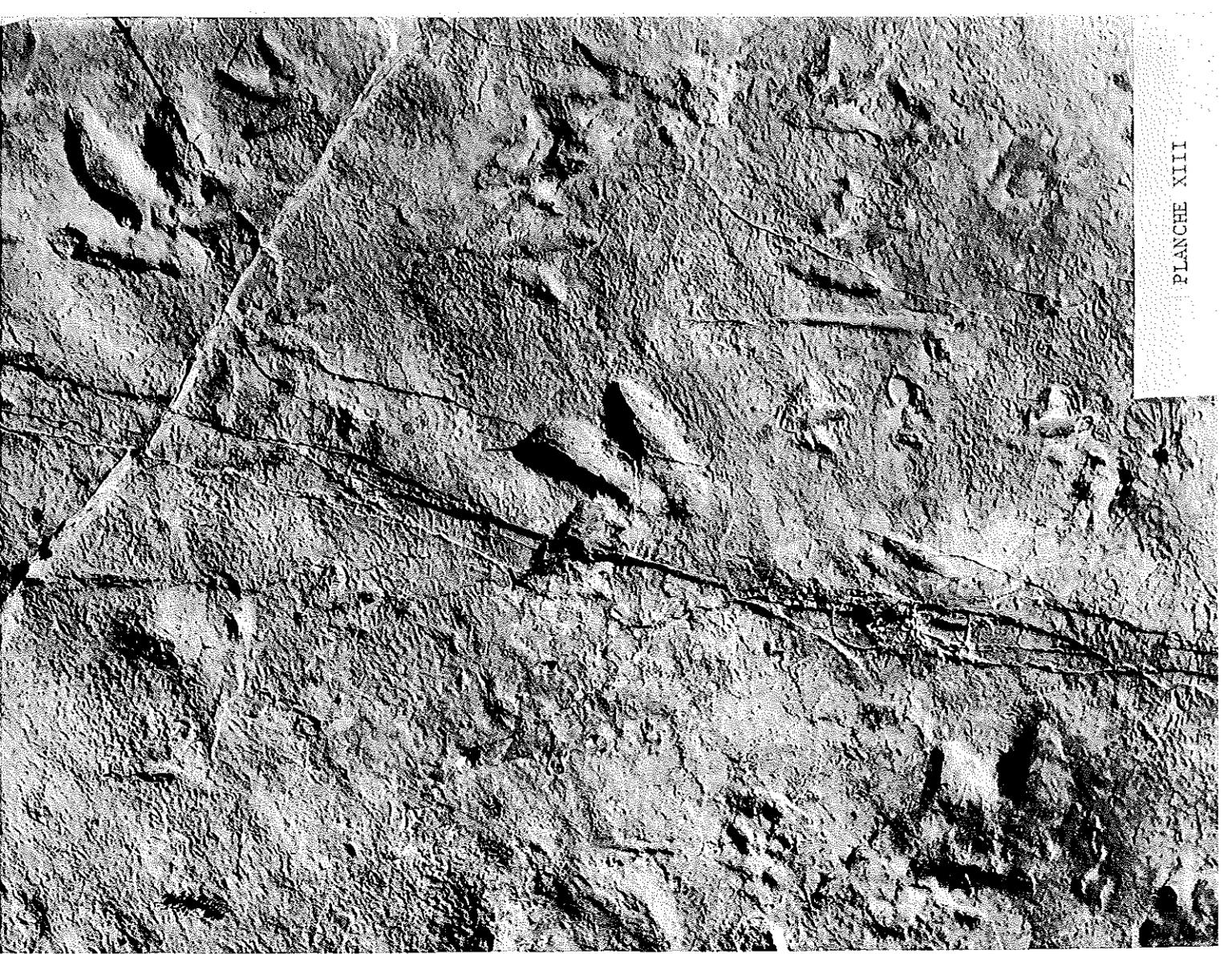


PLANCHE X





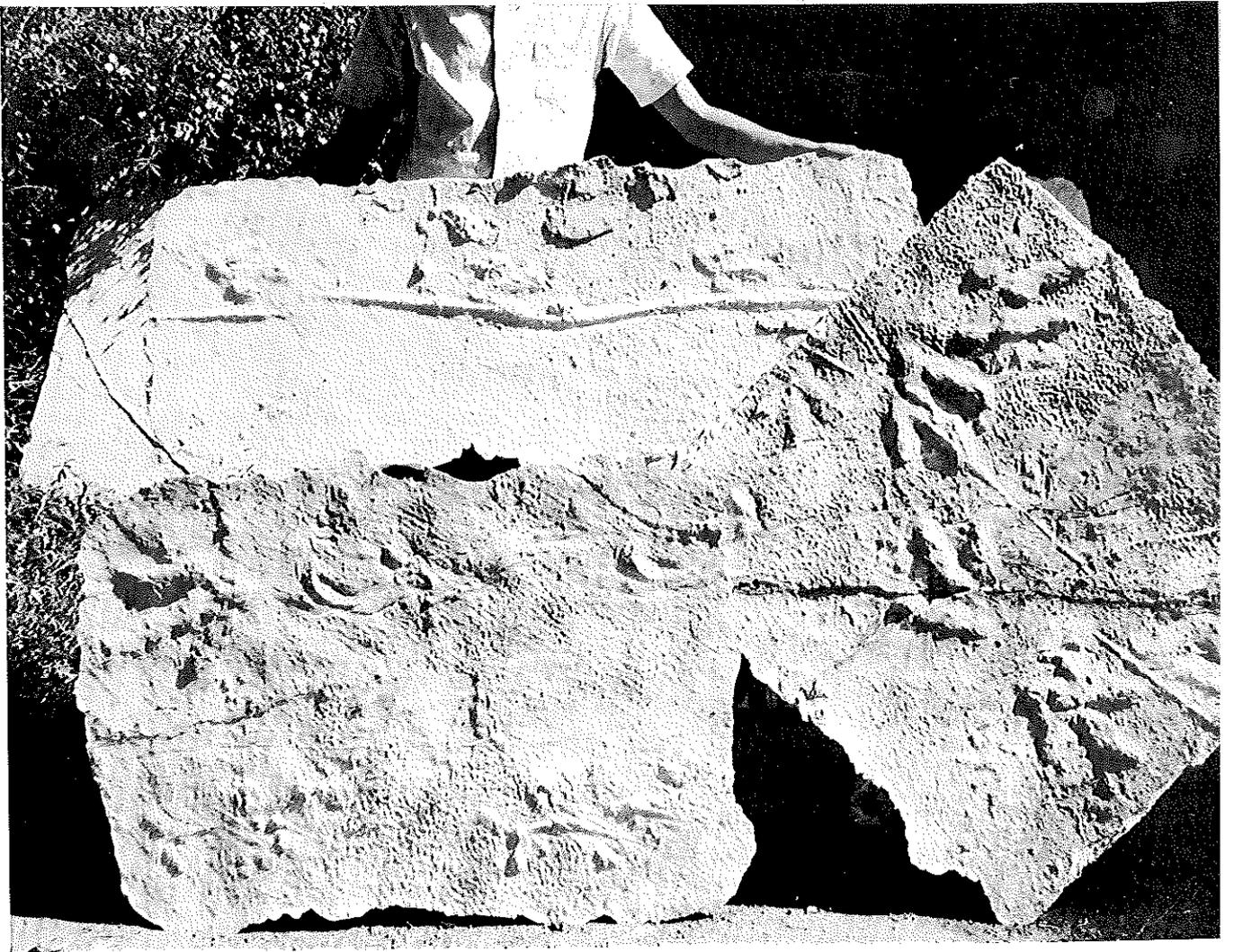








ANCHE XVI





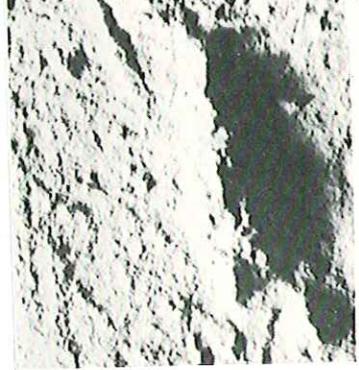
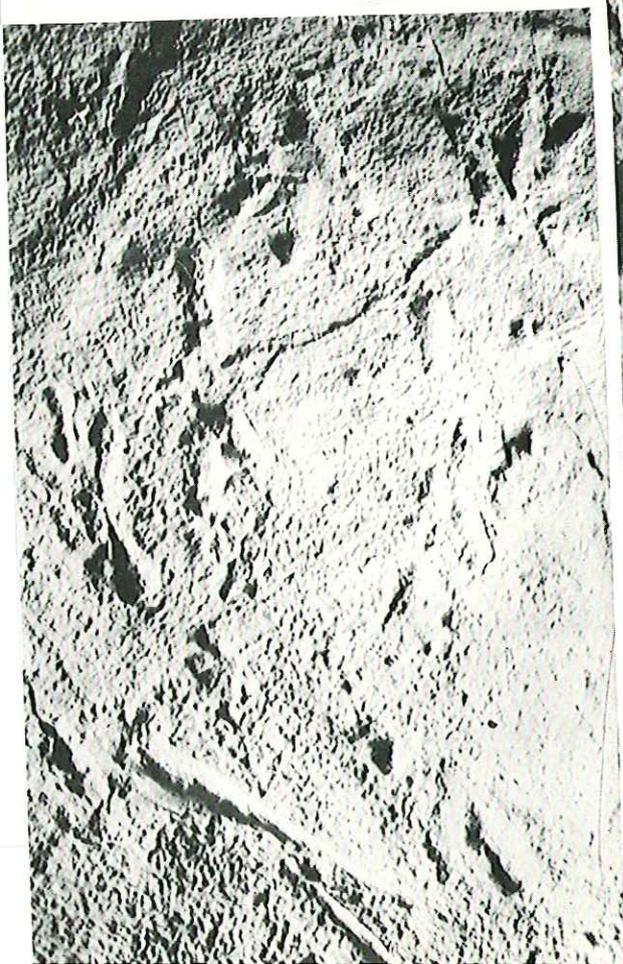
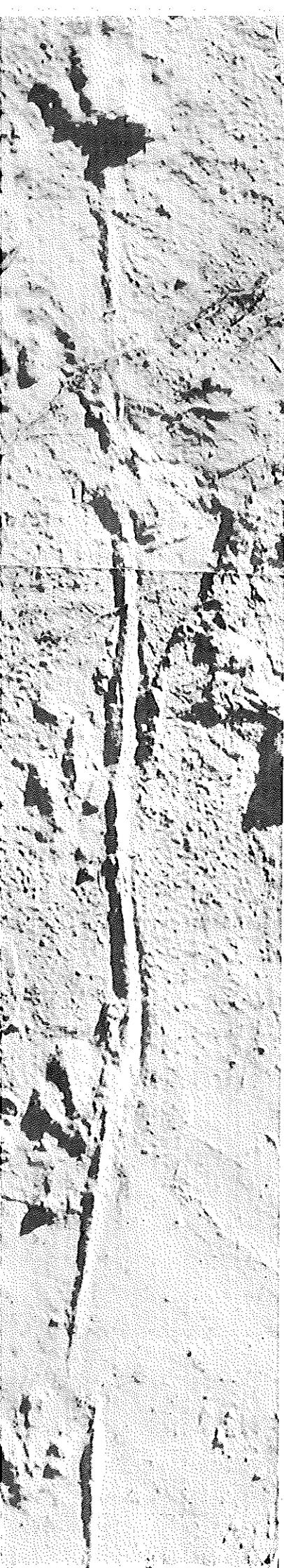


PLANCHE XVIII









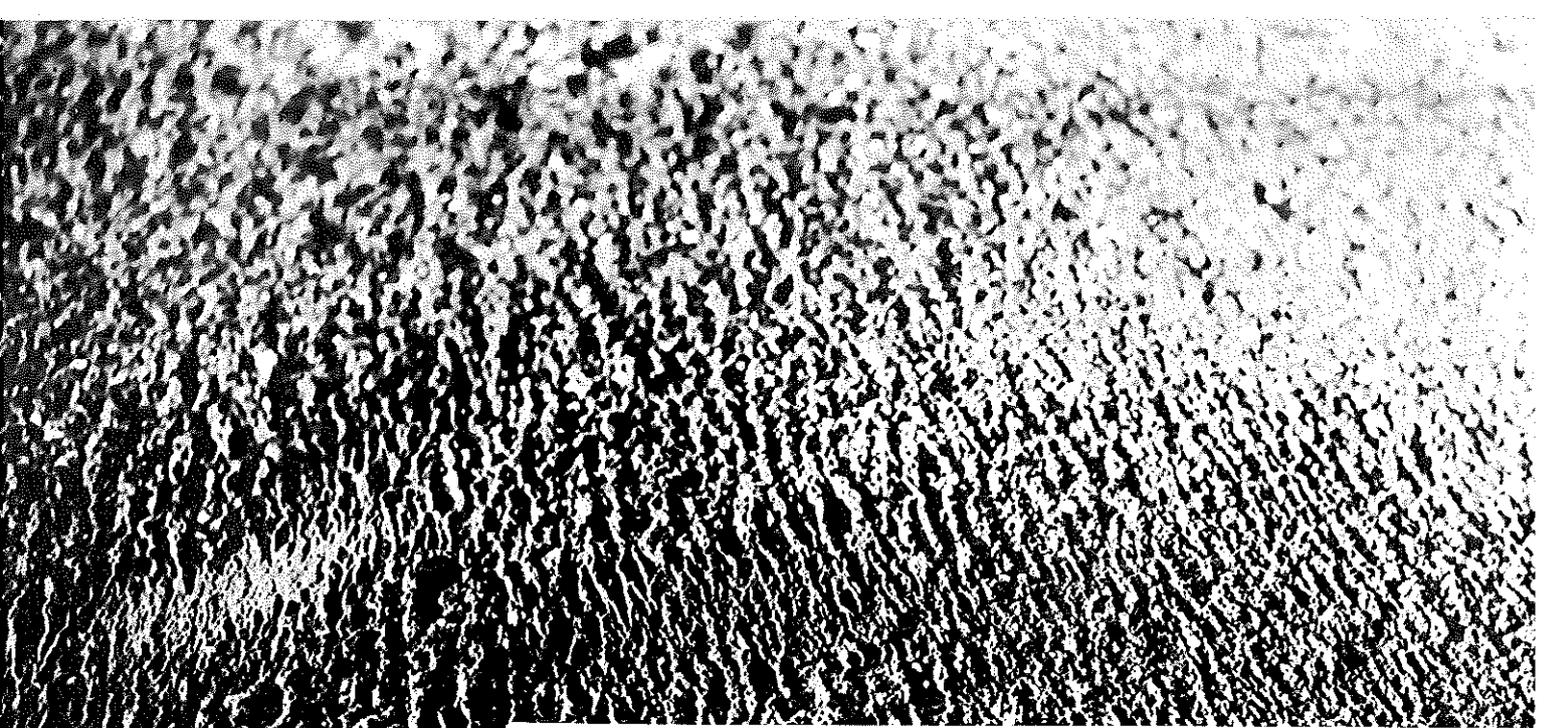


PLANCHE XXII



PLANCHE XXIII

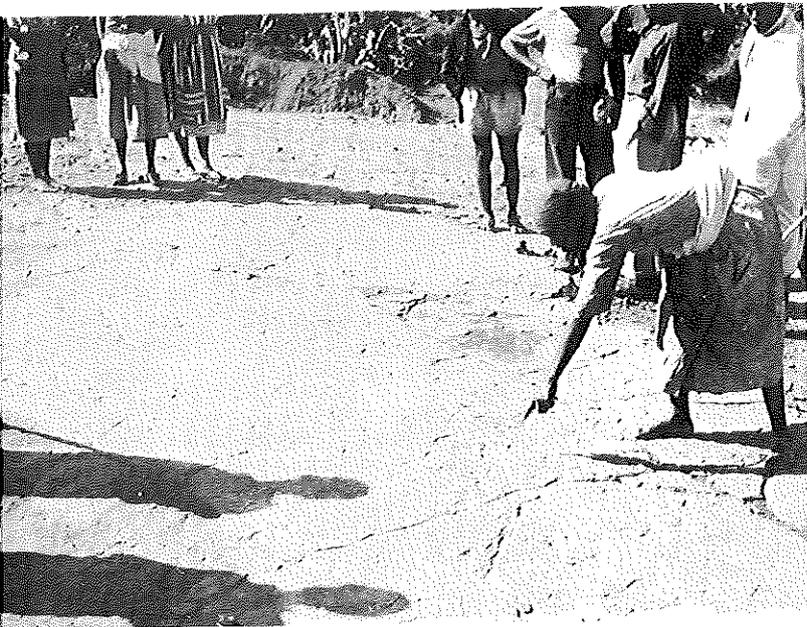
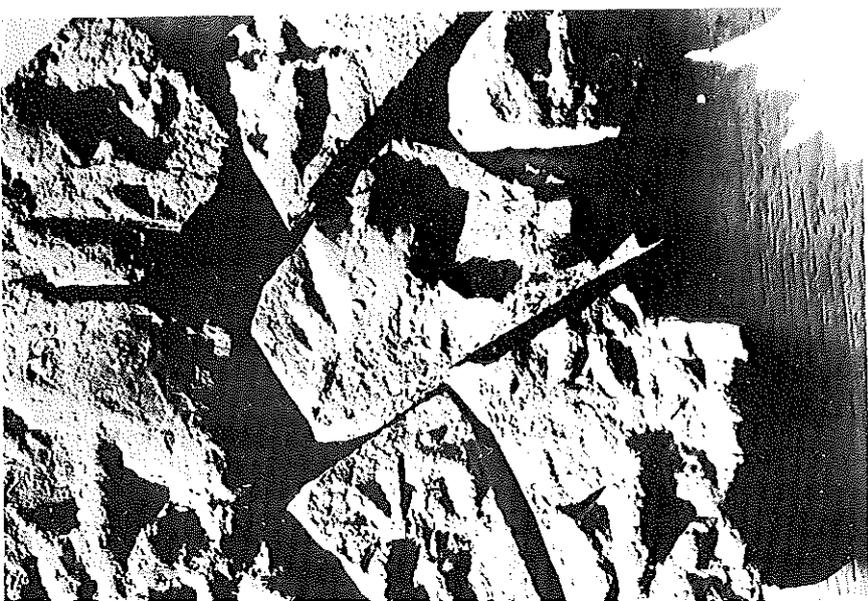
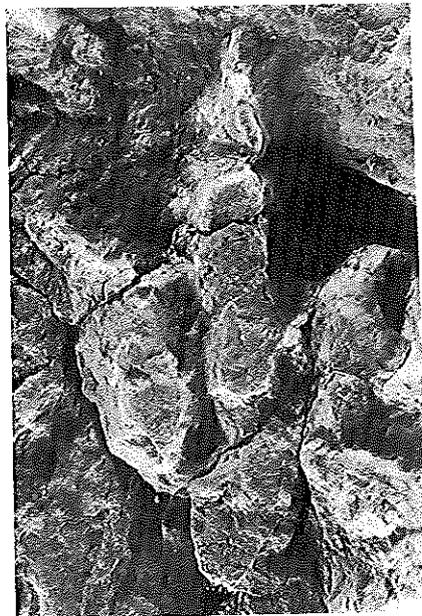


PLANCHE XXIV







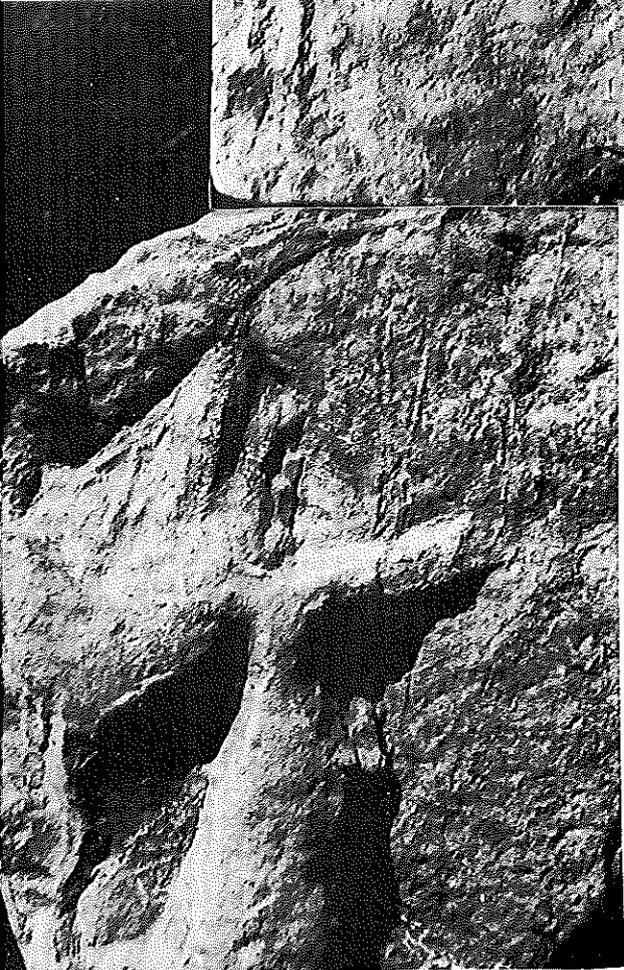
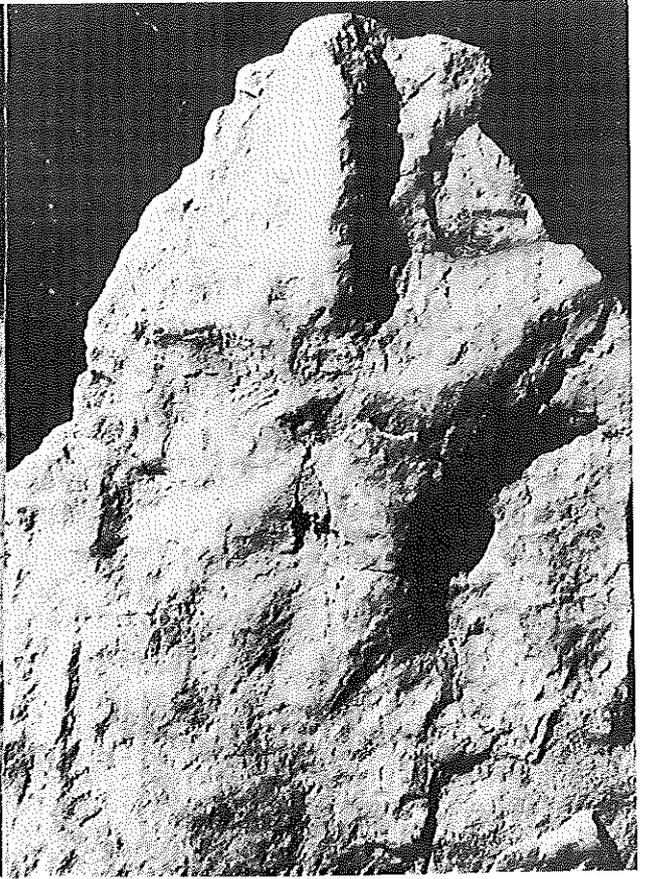
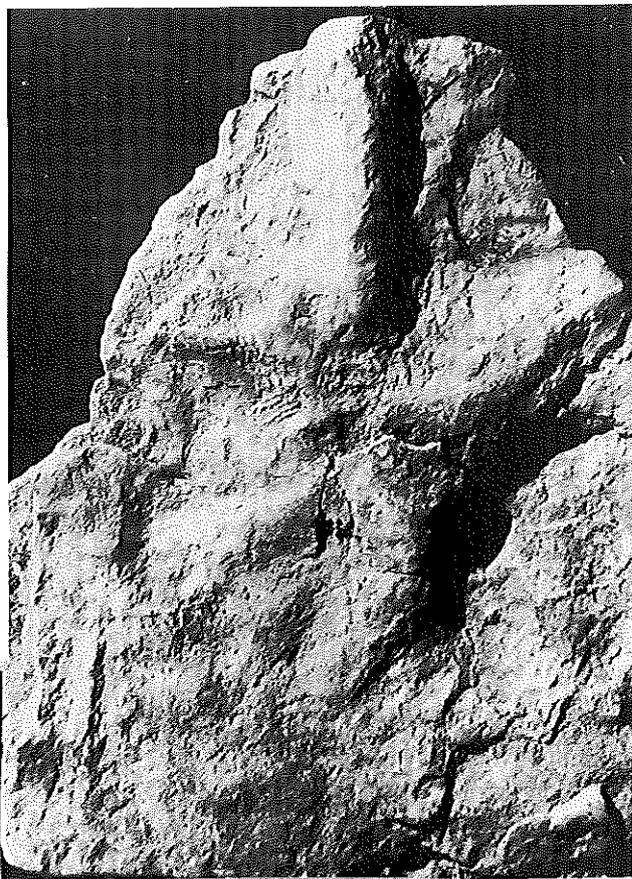
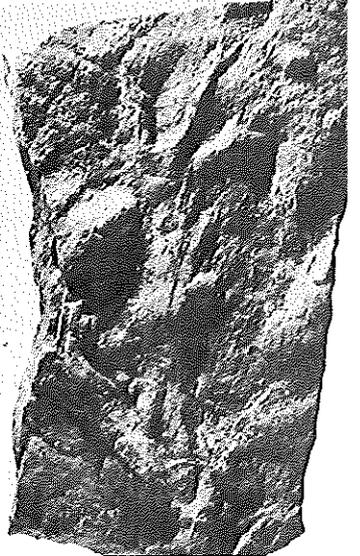
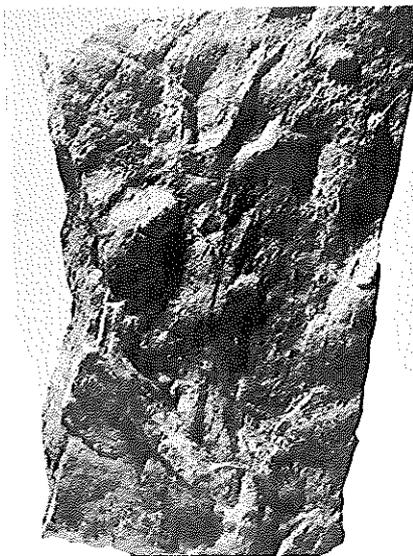
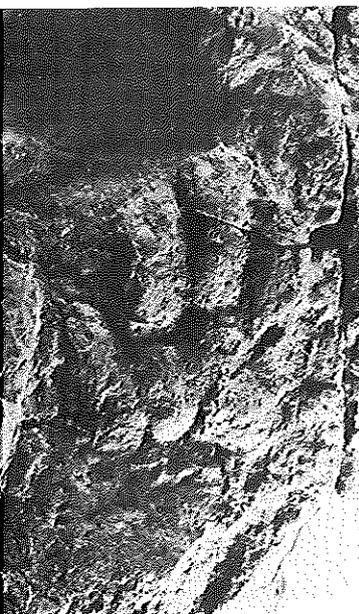
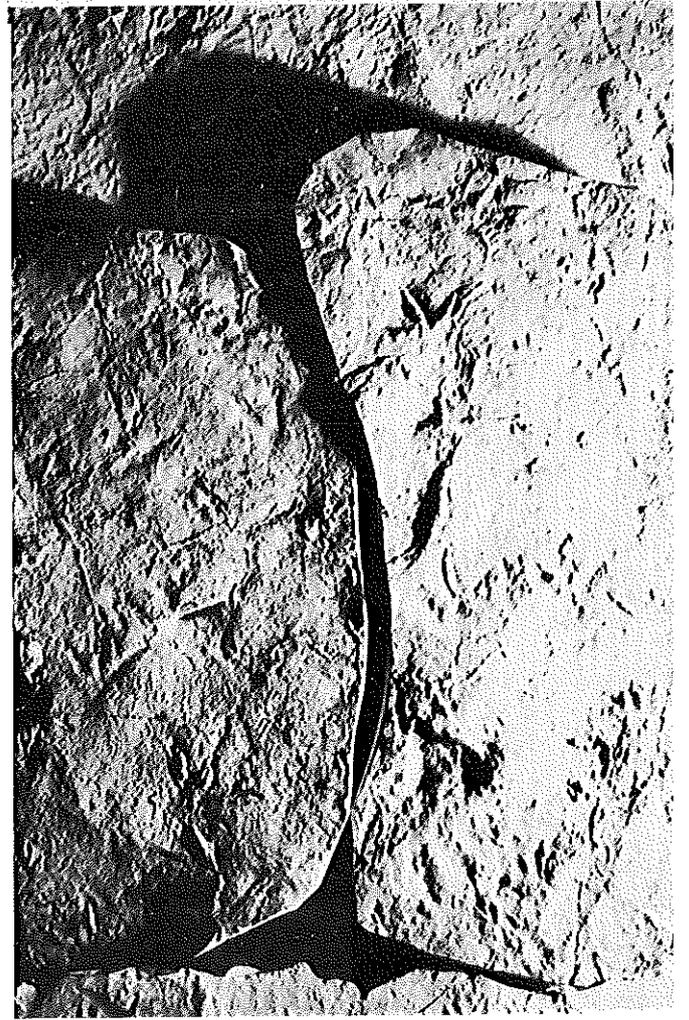
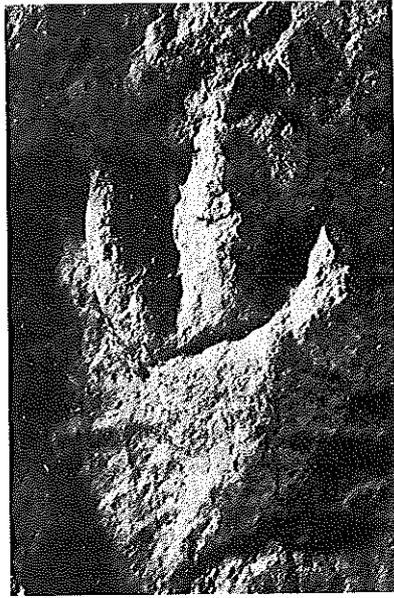
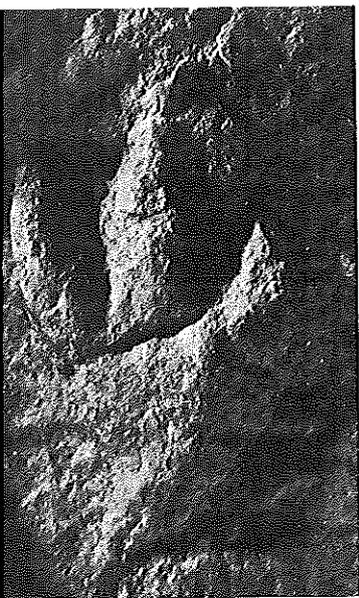
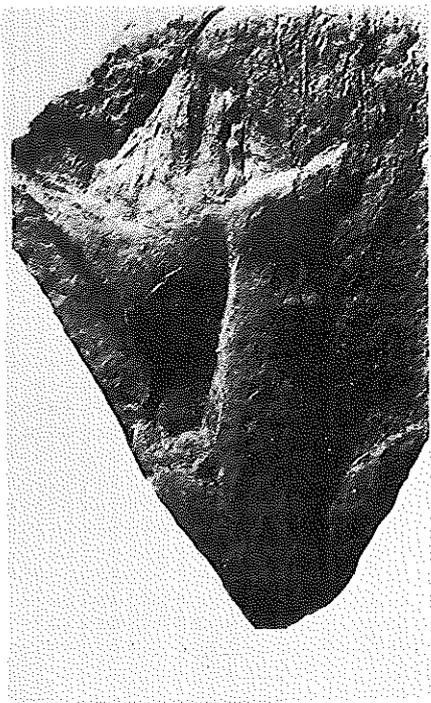


PLANCHE XXVII





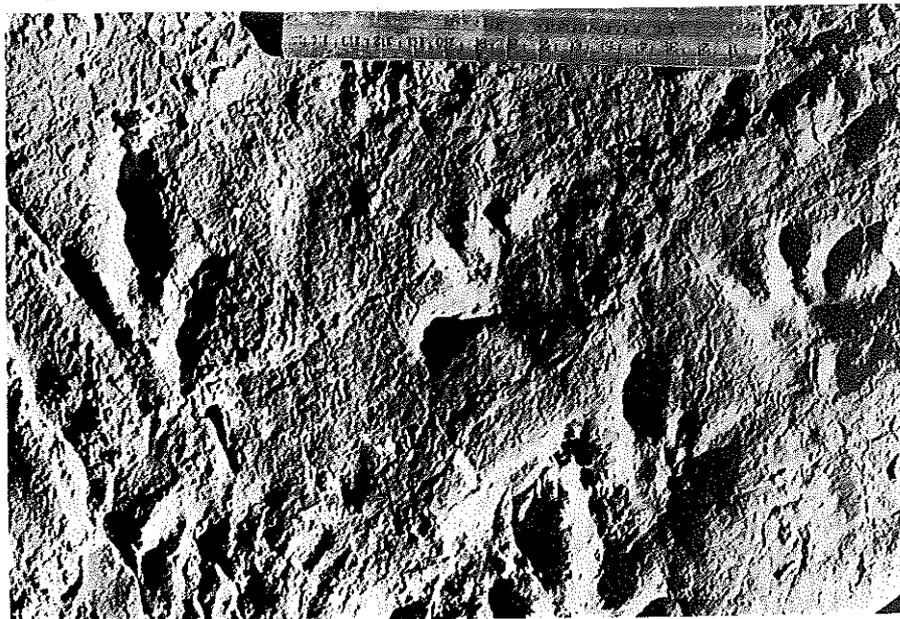
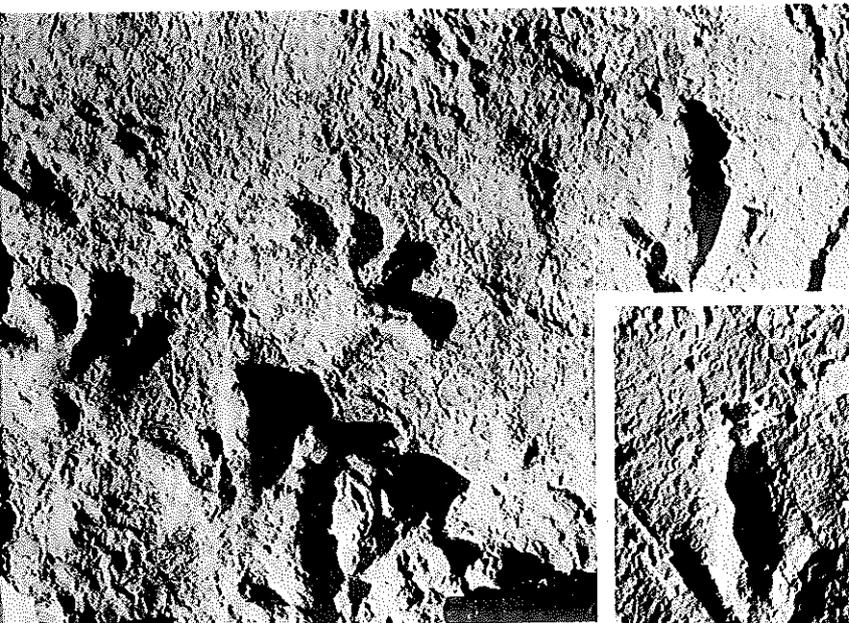
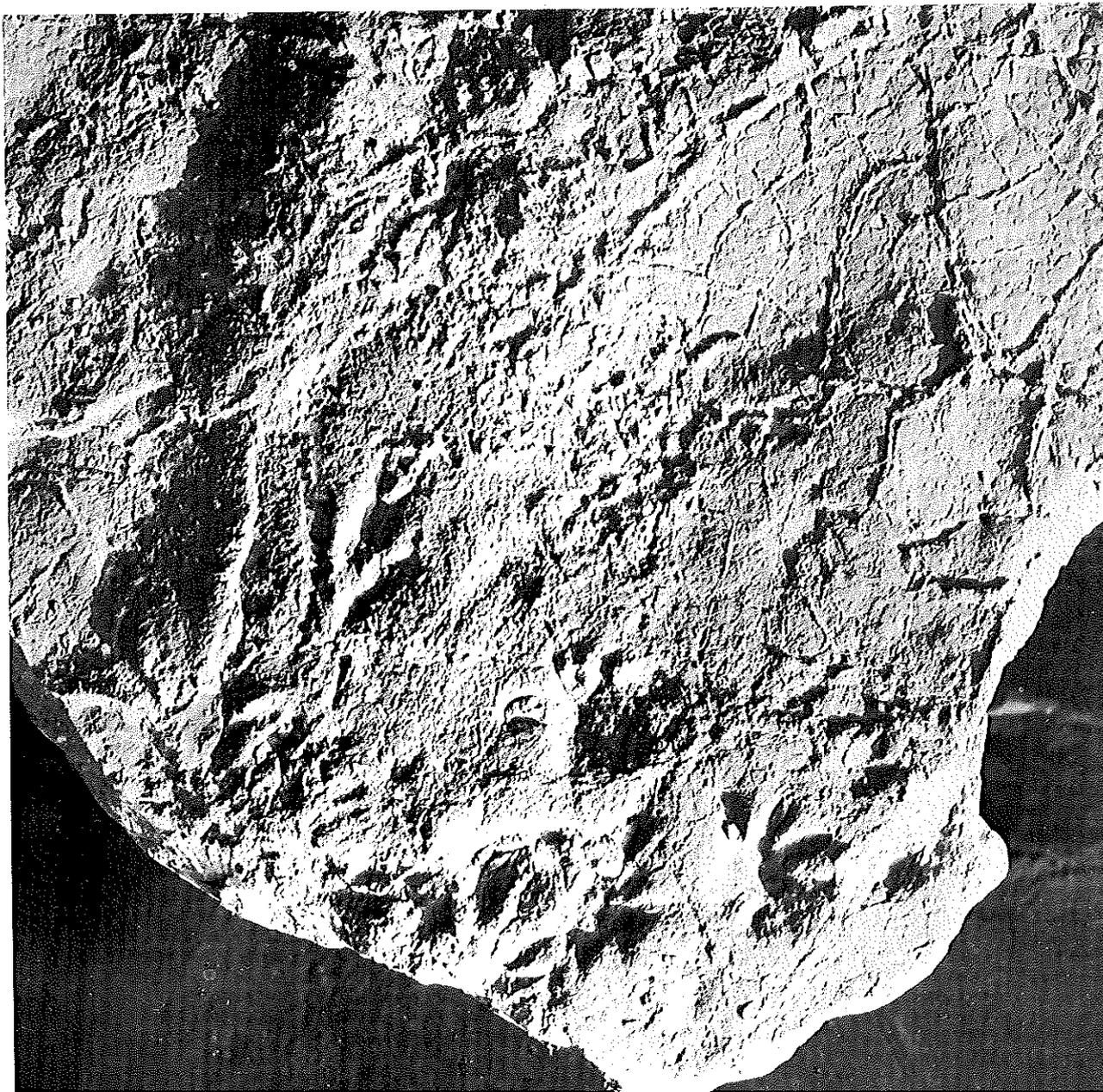


PLANCHE XXIX



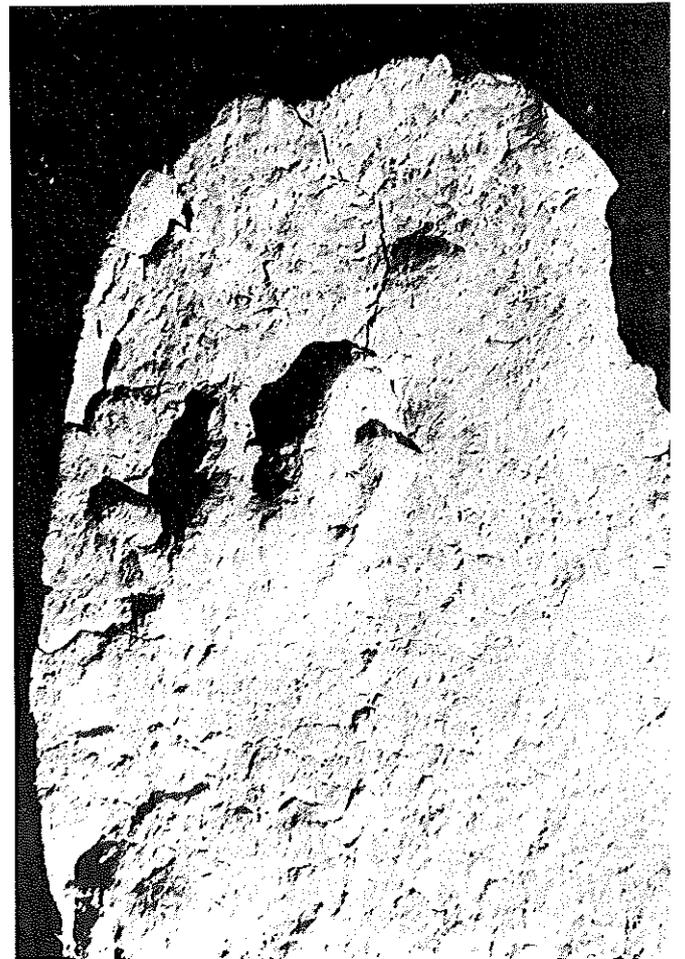
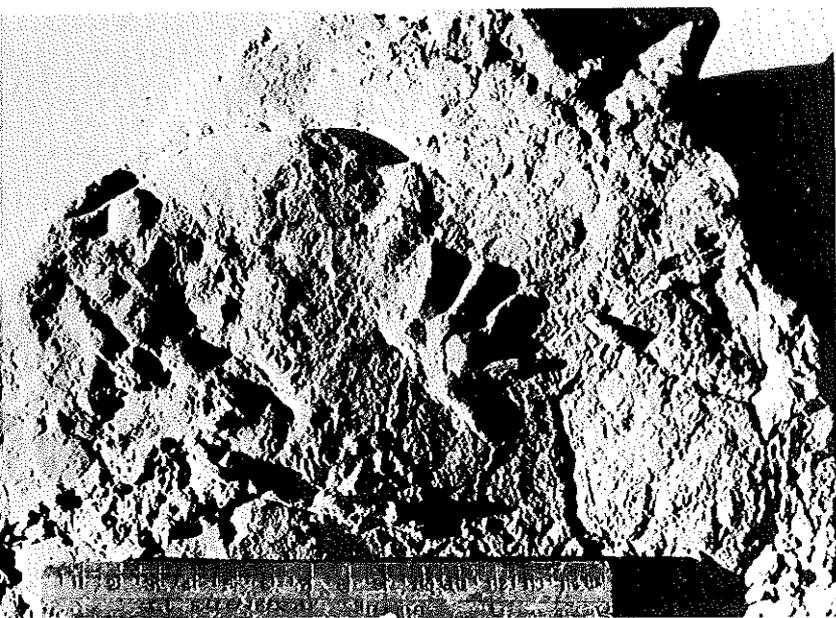
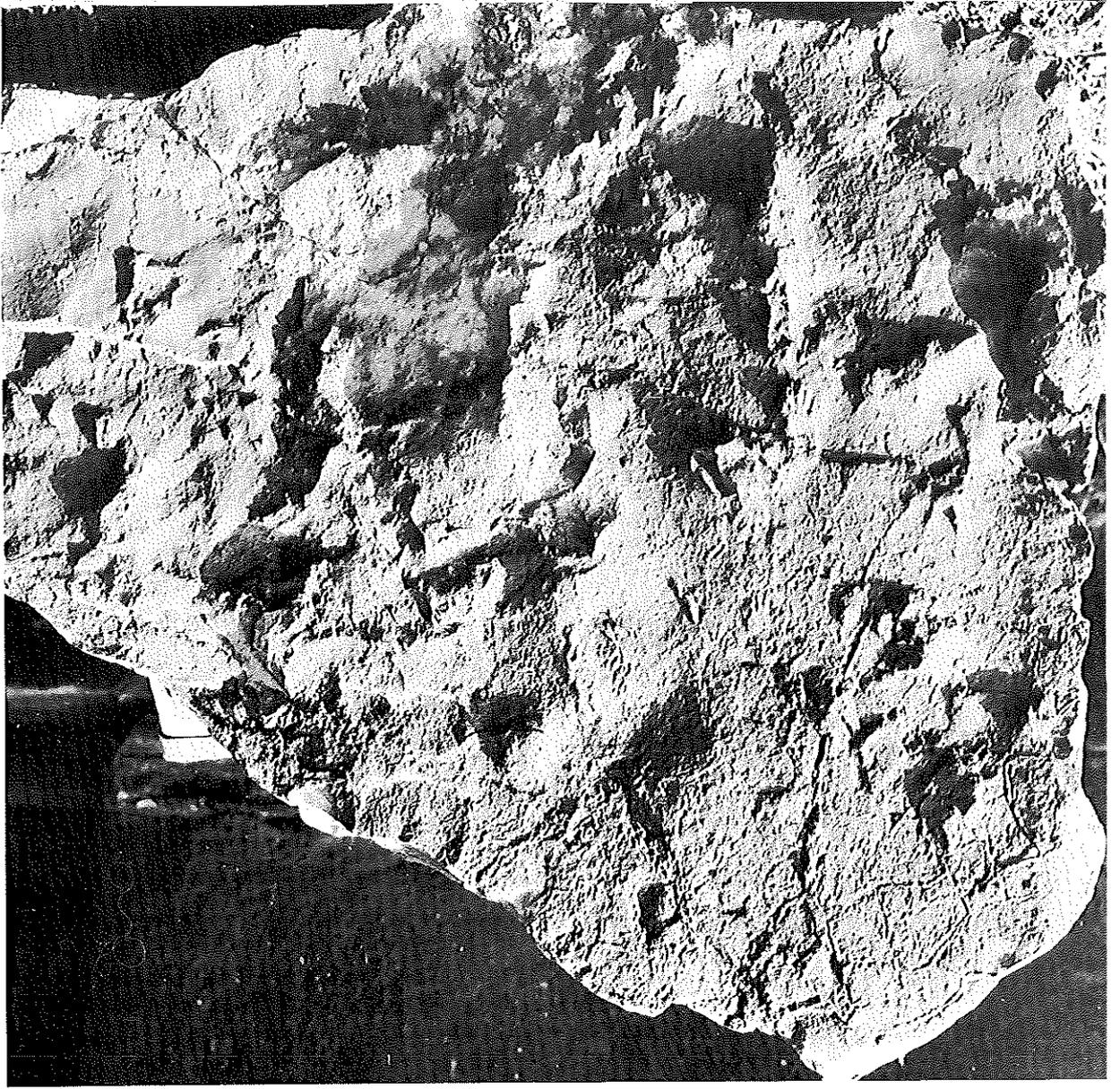


PLANCHE XXX



## RELEVES ET PLANS D'ENSEMBLE

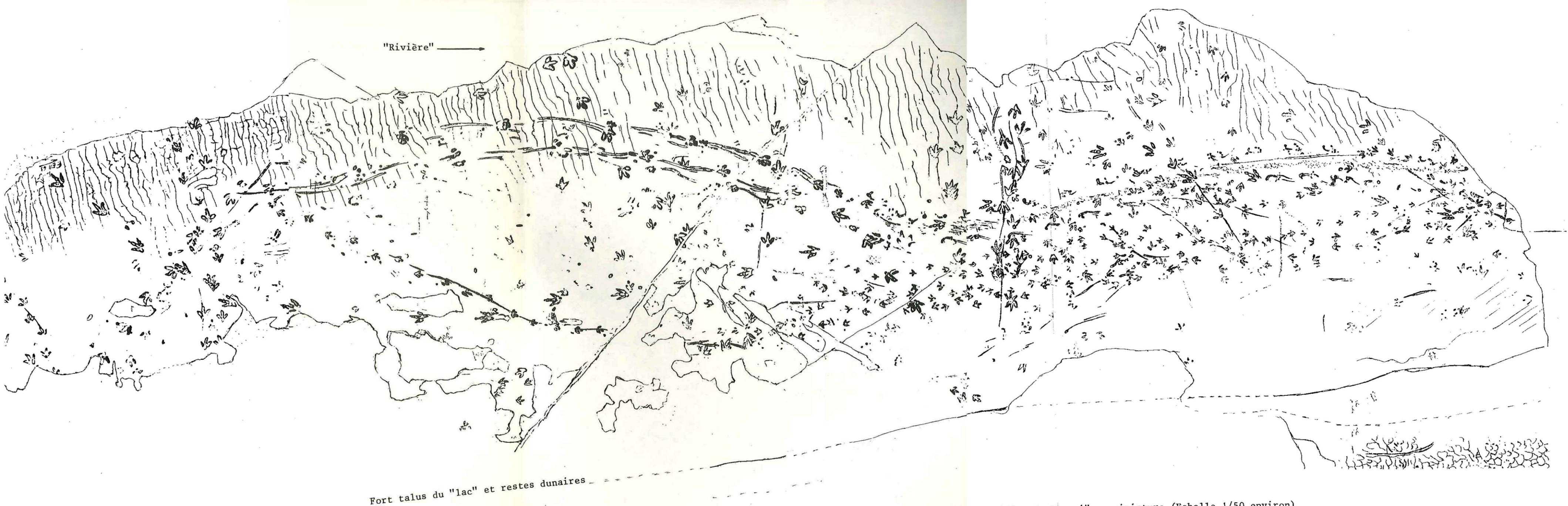
- a. - En hors-texte (face à la p. 25). Relevé de la dalle de Moyeni au 1/10.  
Partie centre Nord avec quelques pas des pistes décrites (rivière en bas, "lieux de repas III", "IV" et "V" en haut). L'on assiste à quelques ébats : Neotrisauropus deambulator dans son hésitation (Y), Plastisauropus ingens (G<sub>1</sub>), Moyenisauropus natator (AH, H, J), M. natatilis (D, E, F, I, AI), M. dodai (C, K, AD), M. vermivorus (AA, AB, AF, AG), M. minor (AC), Episcopopus ventrosus (Z).
- b. - En hors-texte (face à la p. 35). Relevé de la dalle de Moyeni au 1/10.  
Partie Centre-Ouest, avec les ébats et comportements de Moyenisauropus natator : stade final de l'accostage (X), embarquement après glissade (L), départ avec ruée du pied droit (M), passages de N et O (au coin). - On aperçoit aussi : Neotrisauropus deambulator (Y, suite), Plastisauropus ingens (G<sub>2</sub>), Moyenisauropus dodai (AD, AN), M. vermivorus (AA, AB, AG, AJ), M. minor (AC), Episcopopus ventrosus (Z).
- c. - En hors-texte (face à la p. 61). Quelques indications sur la micro-chronologie de l'"île de Moyeni", en coupe (croquis - diagrammes).
- d. - En hors-texte (face à la p. 76). Relevé de la dalle de Mokanametsong au 1/10.  
Bord de la "mare" vers le Nord (Moyenisauropus levicauda) et vers l'Ouest (où se vautre une bête). - On aperçoit aussi : Neotrisauropus mokanametsongensis (A<sub>1</sub>, A<sub>2</sub>, E<sub>1</sub>, E<sub>2</sub>), Plastisauropus ingens, Aetonychopus rapidus (H<sub>1</sub>, H<sub>2</sub>, I<sub>1</sub>, I<sub>2</sub>), Ae. digitigradus (J, K<sub>1</sub>, K<sub>2</sub>, L<sub>1</sub>, L<sub>2</sub>), Moyenisauropus levicauda (M<sub>1</sub>, M<sub>2</sub>, M<sub>3</sub>, N<sub>1</sub> à N<sub>9</sub>). - Les Carnaviens Masitisisauropus palmipes (P<sub>1</sub>, P<sub>2</sub>, P<sub>3</sub>, Q, R), M. angustus (S, T<sub>1</sub>, T<sub>2</sub>), M. exiguus (X), Masitisisauropus minimus (W). - Masitisisauropodiscus cf. perdiciforma (Z, à gauche).
- e. - Dépliant de l'"île de Moyeni", en miniature. Photo du relevé original, à la découverte, fait par F. Ellenberger.
- f. - Dépliant Moyeni : Moyenisauropus natator, "repas" H, et "retour" J ; "accostage" X.
- g. - Dépliant Moyeni : le "lieu de repas IV", M. vermivorus et M. minor lors de leurs poses. Le reste de la faune, les Amphibiens, les Vers. Passage de Plastisauropus, Aux extrémités : M. dodai (F et I).
- h. - Dépliant Moyeni : M. natatilis. Deux marches (AZ et E, avec Amphibiens).
- i. - Dépliant de la "mare-abreuvoir de Mokanametsong". "Phase I", relevé à la découverte.
- j. - Dépliant Mokanametsong : "Phase II", relevé à la découverte.
- k. - Dépliant de l'"île de Kubake" ("Secteurs I" et "II").
- l. - Dépliant de la "flaque de Matsepe" (fragments "1" à "6").
- m-n. - Grand dépliant coloré de l'ensemble de l'"île de Moyeni" (en pochette, à part).

## INSTRUCTIONS TOUCHANT LES DEPLIANTS f à n

Il est instamment recommandé, pour suivre de près les démarches et modes de vie des animaux-types décrits dans cet ouvrage, de se procurer - sous pochette séparée - les dépliants détaillés (à petite échelle) f à n. L'ensemble de ces relevés, que nous aurions souhaité et désiré publier en couleur et au 1/10e de l'échelle originale dans la présente édition, apparaît indispensable en effet pour une meilleure compréhension des évolutions et occupations inhérentes à chacun de nos types. L'on pourra entrevoir ainsi plus en direct la biocénose locale, le milieu écologique, l'environnement, le balancement des animaux, leurs vire-voltes, leurs accélérations, leurs ralentissements, - ce que nous invite continuellement du reste à faire le texte.

Un tirage provisoire peut en être obtenu d'ores et déjà sur demande expresse (pochette). Nous pouvons offrir également dans les mêmes conditions un modèle, à l'échelle x 1, des Planches dessinées N à Q, trop réduites ici nous le regrettons (x 1/2,8), pour y laisser scruter les fins détails des autopodes de plusieurs légers Proto-aviens du Trias (Carnaviens).

Souhaitons qu'une édition plus satisfaisante puisse en être bientôt réalisée !



Fort talus du "lac" et restes dunaires

L'"île de Moyeni" en miniature (Echelle 1/50 environ)  
Photo du relevé original, à la découverte, fait par F. Ellenberger