

Die ontdekking van 'n nuwe lid van die Akidnognathidae, die karnivore wat die bestaan van Pangea bevestig

J Lloyd, F Durand*

Departement Dierkunde, Universiteit van Johannesburg, Suid-Afrika
Korresponderende outeur: F Durand **E-pos:** fdurand@uj.ac.za

Pangea ("hele Aarde") het tydens die Karboon-periode, ongeveer 335 miljoen jaar gelede (m.jg.), gevorm toe al die kontinente saamgesmelt het om 'n enkele superkontinent te vorm. Ongeveer 200 miljoen jaar gelede, in die Trias-periode, het Pangea uitmekaar begin skeur om 'n noordelike superkontinent, Laurasië, en 'n suidelike superkontinent, Gondwanaland te vorm. Die superkontinent Gondwanaland het verder tydens die Kryt-periode finaal opgebreek om Suid-Amerika, Afrika, Australië, Antarktika, Indië en Madagaskar te vorm.

Die bestaan van superkontinente is oorspronklik hoofsaaklik met behulp van die verspreiding van fossiele bepaal. Fossiele van dieselfde, of naasverwante spesies, op verskillende kontinente word as 'n bewys beskou dat daardie landmassas in die verlede aan mekaar gekoppel was. Aangesien die fossiele van 'n sekere tydperk dateer, kan mens aflei dat daardie landmassas in daardie tydperk gekoppel was.

Reeds vir meer as 'n eeu het paleontoloë bewyse gevind dat Gondwanaland in die Perm-periode (280-190 miljoen jaar gelede) bestaan het. Die eerste bewys van hierdie oerkontinent se bestaan is deur die verspreiding van fossiele van die oerplant *Glossopteris* bevestig. Fossiele van *Glossopteris*, wat vanaf die Karboon- (280 m.jg.) tot die eind-Perm-periode (252 m.jg.) bestaan het, is in Suid-Afrika, Indië, Australië, Suid-Amerika en Antarktika ontdek. Die verspreiding van werweldierfossiele soos *Mesosaurus* en *Cynognathus* het verdere bevestiging van die verbinding tussen Suid-Amerika en Afrika tydens die Perm-periode verskaf, terwyl die fondse van *Lystrosaurus*-fossiele in Antarktika, Afrika, Indië en China bewys gelewer het dat die verbinding tussen Gondwana en Laurasië, die noordelike superkontinent, tot in die Vroeë Trias-periode, diere in staat gestel het om tussen die twee superkontinente te migreer.

Die verspreiding van die lede van die karnivoriese sinapsiedfamilie, die Akidnognathidae, verskaf verdere bevestiging van hierdie verbinding tussen die twee superkontinente in die Perm- tot die Trias-periode. Fossiele van die Akidnognathidae kom hoofsaaklik in Suid-Afrika voor, maar daar is ander spesies wat in China en Antarktika ontdek is, wat bewys lewer dat hierdie unieke groep van die noordelike tot die suidelike uithoeke van die aarde tydens die Trias-periode voorgekom het.

Trefwoorde: Akidnognathidae, karnivore, Pangea, bevestig

The discovery of a new member of the Akidnognathidae, the carnivores that confirm the existence of Pangaea: Pangaea ("Whole Earth") formed during the Carboniferous Period, approximately 335 million years ago (mya), when all the continental masses amalgamated to form a single supercontinent. Pangaea started to divide during the Triassic Period, approximately 200 mya, into a northern supercontinent, Laurasia, and a southern supercontinent, Gondwana. Gondwana continued to fragment during the Cretaceous Period to form the landmasses known today as South America, Africa, Antarctica, Australia, India and Madagascar.

The existence of supercontinents was originally mainly inferred from the distribution of fossils. Fossils of the same, or closely related, species on different continents suggest that these landmasses had to be connected to allow the spread of populations from a common point of origin. The age of the fossils would indicate the age of the connection between the landmasses.

For over a century, Palaeontologists have discovered evidence that Gondwana existed, based on the distribution of the fossils of the prehistoric plant *Glossopteris*, which existed from the Carboniferous (280 mya) to the end of the Permian Period (252 mya). *Glossopteris* fossils are found in South Africa, India, Australia, South America, Antarctica and Madagascar. Vertebrate fossils such as *Mesosaurus* and *Cynognathus* provided further evidence of the connection between South America and Africa during the Permian Period. The fossils of the herbivorous synapsid genus *Lystrosaurus*, which were discovered in Antarctica, Africa, India and China, provided evidence that there was a connection between Laurasia and Gondwana well into the Triassic, which enabled this genus to migrate between the northern and southern supercontinents.

The distribution of the fossils of the carnivorous synapsid taxon, the Akidnognathidae, provides further evidence of this connection between Laurasia and Gondwana during the Triassic Period. Akidnognathid fossils occur mostly in South Africa, but specimens were also discovered in Antarctica, Russia and China, which indicate the vast distribution range of these carnivores during the Triassic Period.

Keywords: Akidnognathidae, carnivore, Pangaea, existence

Inleiding

Buffon het reeds in 1761 geskryf dat, na gelang organismes van hulle oorspronklike plek van ontstaan na nuwe wêrelddele versprei het, hulle moes aanpas om in daardie nuwe omstandighede te kon oorleef. Sodoende het die nasate van die oorspronklike groep begin verskil en uiteindelik het nuwe spesies so gevorm. Buffon se waarnemings is toenemend bevestig na gelang die navorsingsvelde van paleontologie, biogeografie en genetica ontwikkel het. Wanneer twee bevolkings van dieselfde spesie geografies geskei raak, vorm hulle afsonderlike geenpoele. Lukrake mutasies, wat onafhanklik van mekaar in elke geenpoel plaasvind, sal aan die natuurlike seleksiefaktore van daardie verskillende omgewings blootgestel word. Die uiteinde sal twee bevolkings wees wat morfologies, fisiologies en ten opsigte van gedrag van mekaar verskil, wat uiteindelik tot die ontstaan van twee verskillende spesies lei.

Op hierdie wyse het die *Panthera*-familie aan groot katte soos die jaguar in die Amerikas, die leeu en luiperd van Afrika en die Midde-Ooste, die tier en die sneeuuiiperd van Asië en uitgestorwe grootkatte, onder andere die grotleeu van Eurasië, die Amerikaanse leeu en die Europese jaguar oorsprong gegee. Die verspreiding van hierdie spesies dui daarop dat die kontinente deur middel van landbrûe aan mekaar verbind is of was, wat hierdie diere in staat gestel het om van een kontinent na die ander te versprei. Dit sal ook verklaar hoe hondagtiges, olifantagtiges en lede van die perdfamilie wêreldwyd versprei het en dat daar spesies van hierdie families in alle kontinente buiten Australië en Antarktika voorgekom het.

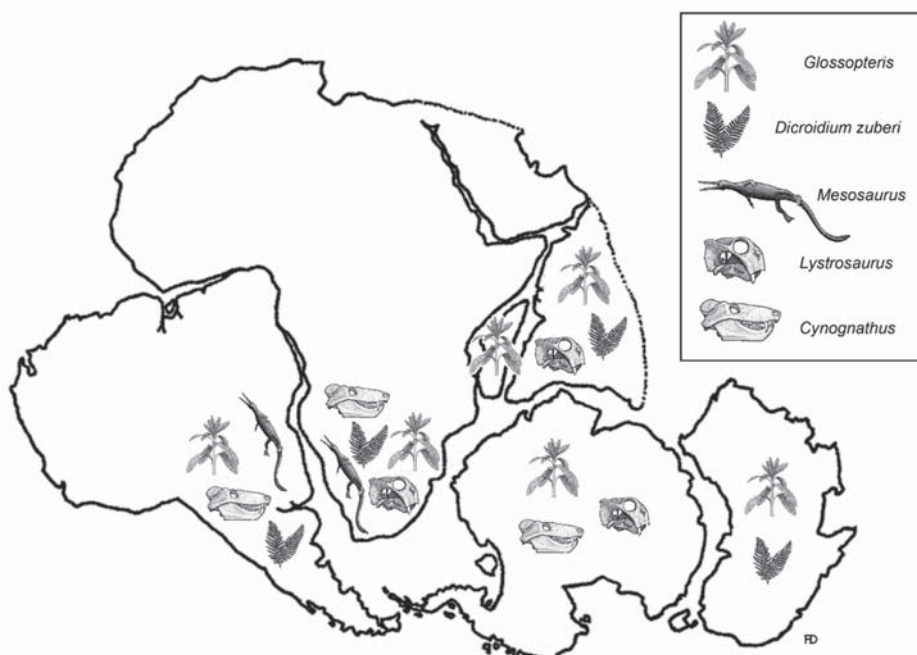
Karnivore kan van baie verskillende prooispesies gebruik maak en is dus minder beperk ten opsigte van verspreiding as herbivore, wat beperk is tot die verspreidingsareas van die spesifieke plantspesies wat hulle benut. Hierdie verskynsel het

karnivore, soos die lede van die genera *Panthera* en *Canis*, in staat gestel om wêreldwyd te versprei. Hierdie groepe dien as 'n moderne voorbeeld van hoe die Akidnognathidae gedurende die Perm-periode wêreldwyd versprei het.

Die ontdekking van Gondwanaland

Oor die eeue heen het mense al hoe meer bewyse van die bestaan van die superkontinente ontdek. Die Vlaamse kaartmaker, Abraham Ortelius, het reeds in 1596 in sy boek *Thesaurus Geographicus* opgemerk dat die ooskus van Suid-Amerika soos 'n legkaart teen die westkus van Afrika pas. Dit was egter die Suid-Afrikaanse fossielrekord wat 'n sleutelrol in die bevestiging van hierdie hipotese van die bestaan van superkontinente in die oertyd gespeel het. Indien dieselfde fossielspesies op twee kontinente voorkom, word dit as 'n goeie aanduiding beskou dat daardie kontinente in die oertyd een landmassa gevorm het. Paleontoloë en geoloë, soos Eduard Seuss en Alfred Wegener en die Suid-Afrikaners Alex du Toit en James Kitching, het in die 19e en 20e eeu navorsing gedoen om die verskynsel van die voorkoms van dieselfde fossielspesies op verskillende kontinente te verklaar.

Die eerste bewys van die bestaan van 'n suidelike superkontinent gedurende die Perm-periode is deur die Oostenrykse paleontoloog en geoloog, Eduard Suess, gelewer toe hy ontdek het dat fossielblare van dieselfde *Glossopteris*-spesies in Suid-Afrika en Indië voorkom. In 1861 benoem Suess hierdie superkontinent Gondwanaland na die woud waarin die Gond-mense van Indiese mitologie gebly het. Hy beskryf hierdie superkontinent en die plante daarop in sy baanbrekerswerk *Das Antlitz der Erde*, wat tussen 1885 en 1909 as vier volumes gepubliseer is. Na Suess se werk is *Glossopteris*-fossiele ook in Australië, Madagaskar, Suid-Amerika, Suid-Afrika en Antarktika ontdek (kyk Fig. 1).



Figuur 1: Die verspreiding van fossielspesies in die suidelike kontinente en Indië wat as bewys dien dat Gondwanaland in die Perm- en Trias-periodes bestaan het

Die Duitse geograaf, klimaatkundige en astronoom, Alfred Wegener, het ontdek dat die fossiele van die klein akwatiese *Mesosaurus* van Suid-Afrika identies aan dié van Suid-Amerika was. Hy het die verspreiding van *Mesosaurus*- en *Glossopteris*-fossiele saam met geologiese bewyse gebruik om sy teorie van Kontinentale Drywing (Kontinentalverschiebung) te staaf. Volgens hom was daar nog voor die ontstaan van Gondwanaland, 'n groter superkontinent genaamd Pangea ("Alle Aarde") waarin al die landmassas van die aarde saamgesnoer was, wat mettertyd opgebreek het in die landmassas wat ons vandag ken (Wegener, 1915).

Dit was egter aanvanklik heelwat moeiliker om die posisie van Antarktika binne Gondwanaland te bepaal, aangesien die grootste gedeelte van Antarktika deur 'n dik yslaag bedek is en fossielhoudende dagsome slegs in moeilik bereikbare plekke soos die Transantarktiese Berge voorkom.

Werveldierfossiele is in 1968 ontdek in die Fremouw-formasie, wat in die Transantarktiese Berge dagsoom. Hoewel die meeste van hierdie fossiele verbreekel en deur erosie beskadig is, het die beroemde Suid-Afrikaanse paleontoloog, James Kitching, in die somer van 1970-1971 goed bewaarde fossiele, identies aan dié wat in die Karoo-Supergroep van Suid-Afrika voorkom, daar ontdek (Kitching *et al.*, 1972). Hierdie fossiele was onaanvegbare bewys dat Antarktika eens op 'n tyd gedurende die Perm- en Trias-periode aan Afrika gekoppel was en dat dit deel van Gondwanaland gevorm het (kyk Fig. 1).

Die geologiese gemeenskap, wat oorspronklik oor die algemeen baie skepties oor die bestaan van Gondwanaland en Pangea was, en die teorie van Kontinentale Drywing verwerp het, het ná die ontdekking van Karoo-tipe fossiele in Antarktika, die bestaan van superkontinente begin aanvaar. Dit het gelei tot die soeke na die meganisme wat kontinentale drywing sou veroorsaak, wat uiteindelik as plaattektonika bekend sou staan. Meer as

1 300 werveldierfossiele is tussen 1969 en 2022 in Antarktika ontdek (Sidor *et al.*, 2023).

Die bestaan van Gondwana is eerste bepaal, maar mettertyd is daar genoeg bewyse van die bestaan van 'n voorafgaande superkontinent Pangea ontdek. Pangea het tydens die Karboonperiode ongeveer 300 m.j. reeds in twee kleiner superkontinente – Gondwanaland in die suide en Laurasië in die noorde – begin opskeur. Gondwanaland het uit die gesamentlike landmassas van Suid-Amerika, Afrika, Indië, Antarktika en Australië bestaan, terwyl Laurasië uit die gesamentlike landmassas van Noord-Amerika en Eurasië bestaan het. Indië was deel van Gondwanaland en nie van Eurasië nie, en daar was oorspronklik geen verbinding tussen Noord- en Suid-Amerika nie. Die verspreiding van sekere sinapsiedfossiele dui egter daarop dat daar steeds tot in die Trias-periode 'n verbinding tussen Laurasië en Gondwana voorgekom het.

Sinapsiede (Synapsida), ook bekend as die soogdieragtige reptiele, was die dominante landlewende werveldiergroep tydens die Perm-periode en die grootste deel van die Trias-periode, toe Gondwanaland en Laurasië en die voorafgaande Pangea bestaan het. Daar is ver minder karnivore as herbivore in 'n voedselweb. Hierdie verskynsel is duidelik in die fossielrekord van die sinapsiede, waar daar honderde fossiele van sekere herbivoorspesies bekend is, terwyl daar maar enkele fossiele van karnivoorgroepe soos die *Therocephalia* en *Cynodontia* bekend is. In talle gevalle is karnivoriese sinapsiedspesies op 'n enkele fossiel gegrond. Daar sou dan ook verwag kon word dat 'n mens eerder herbivore soos *Lystrosaurus*, se fossiele in die Trias-ouderdomgesteentes van Afrika, Antarktika, Rusland en China, as karnivoorfossiele sou aantref. Dit is dus betekenisvol dat lede van 'n enkele karnivoriese sinapsiedgroep, die *Akidnognathidae*, in die Trias-ouderdomgesteentes van China, Rusland, Afrika en Antarktika voorkom (Huttenlocker & Sidor, 2012) (kyk Fig. 2).



Figuur 2: Die onbenoemde lid van die *Akidnognathidae* (AMNH FARB 9527), wat in die Fremouw-formasie op Sentinel Hill, tussen die Shackleton- en die McGregor-gletser, van die Sentrale Transantarktiese Berge op Antarktika, ontdek is

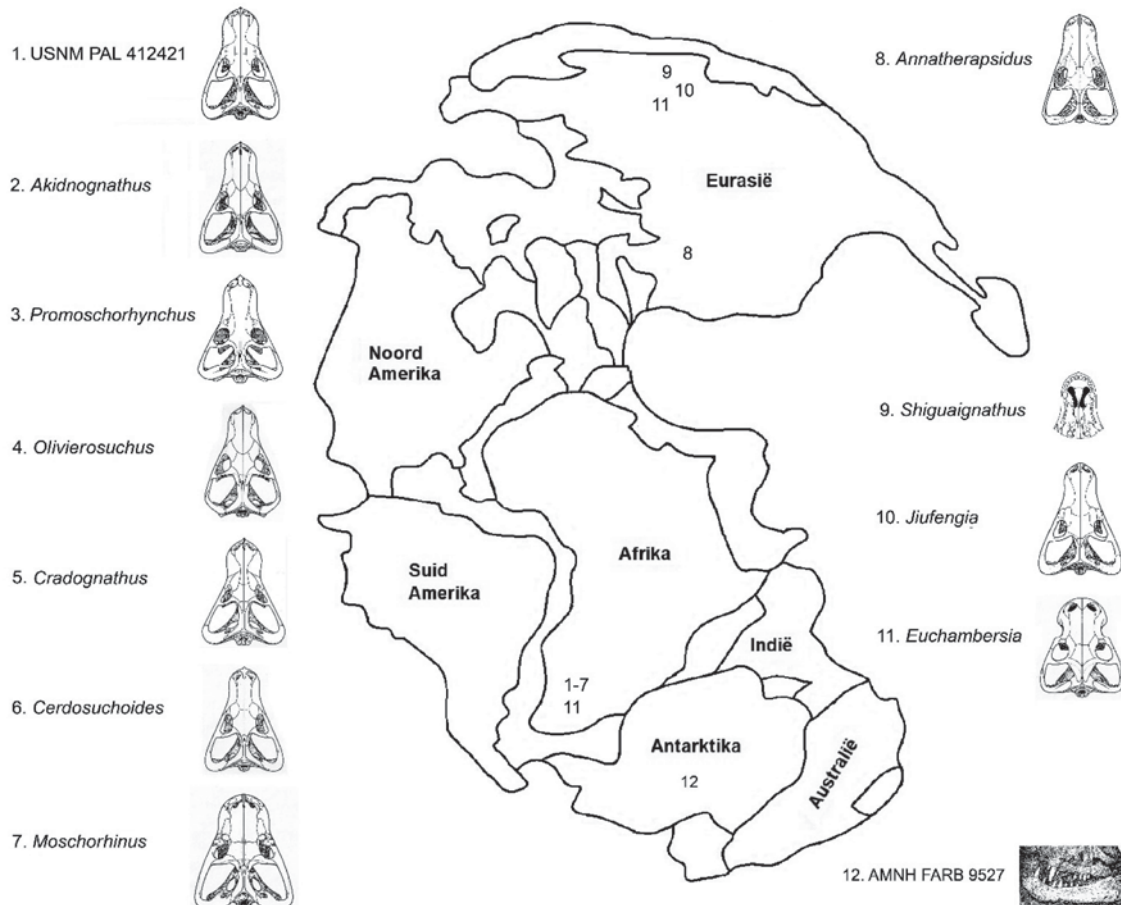
Die karnivoriese sinapsiede

Verskeie karnivoriese sinapsiede soos die Dinocephalia, Gorgonopsia, Therocephalia en Cynodontia kom in die Perm- en Trias-ouderdomgesteentes van Rusland en Afrika voor. Die Akidnognathidae, waarvan fossiele in China, Afrika, Rusland en Antarktika voorkom, is die karnivore met die wydste verspreiding tydens die Trias-periode (kyk Fig. 3) (Kitching & Colbert, 1981; Huttenlocker & Sidor, 2012; Liu & Abdala, 2017, 2019, 2022). Die afleiding wat hieruit gemaak kan word, is dat die Akidnognathidae waarskynlik opportunistiese karnivoriese generaliste was, wat in verskeie ekotipes kon oorleef en so van een superkontinent na die ander kon versprei. 'n Moderne analoog van hierdie groep is *Canis*, wat deur talle hondagtiges soos gryswolwe, coyotes en rooijakkalse verteenwoordig word en wat van noord tot suid oor die aardbol voorkom.

Die Cynodontia, wat aan die soogdiere oorsprong gegee het, het reeds baie meer soos soogdiere as reptiele gelyk, waar-teenoor die Dinocephalia en Gorgonopsia nog redelik baie primitiewe reptielagtige kenmerke gehad het. Die Therocephalia besit egter 'n mengsel van primitiewe reptielagtige en gevorderde soogdieragtige kenmerke. Hoewel die meerderheid lede van die Therocephalia hondgrootte karnivore was, is dit 'n ekomorfologies diverse groep wat vanaf klein insekvreter tot beergrootte roofdiere bevat, en selfs 'n groep, die Bauriomorpha, insluit, wat waarskynlik, op grond van hul gebit, herbivories was. Die Therocephalia bestaan uit verskillende groepe wat van meer

primitief tot meer gespesialiseerd wissel. Die Akidnognathidae lê tussen die basale Therocephalia, die Scylacosauria en die Lycosuchida, en die mees evolusionêr gevorderde Therocephalia, die Whaitsiidae en Bauriomorpha. Die Akidnognathidae is veral belangrik weens die voorkoms van sekere soogdieragtige kenmerke wat reeds in hulle teenwoordig was. Elke nuwe Akidnognathidae-fonds dra dus tot ons insig rondom die herkoms van soogdiere by. Die Akidnognathidae sluit tans die volgende genera in: *Annatherapsidus*, *Akidnognathus*, *Moschorhinus*, *Olivierosuchus*, *Euchambersia*, *Cerdosuchoides*, *Jiufengia*, *Promoschorhynchus*, *Shiguaignathus* en die jongste toevoeging, *Cradognathus*.

Cadognathus albanensis (voorheen *Hewittia albanensis*) is in die Cradock-distrik in die OosKaap ontdek en na die Albany-museum in Makhanda (Grahamstad) geneem, waar dit deur Brink (1959) beskryf en benoem is. Hierdie eerste bekende voorbeeld van die spesie, of tipefossiel, bestaan uit die voorste tweederdes van die skedel en onderkaak, terwyl die agterste derde van die skedel, wat die agterste gedeelte van die oogkas en die breinkas insluit, ontbreek. Vir etlike dekades was Brink (1959) se beskrywing van hierdie skedel die enigste bron van inligting oor die spesie, aangesien dit in die Albany-museum verlê is en dus nie tot beskikking van ander Therocephalia-navorsers was nie (Mendrez, 1974 a & b). Tydens 'n besoek van een van die skrywers (Lloyd) aan die museum in 2022, was die oorspronklike skedel egter weer gevind.



Figuur 3: Die verspreiding van die Akidnognathidae in Pangea volgens beskrywing van die skedel



Figuur 4: Die tipe-voorbeeld van *Cradognathus albanensis* AMG 4208 (oorspronklik *Hewittia albanensis*, Brink 1959) van die Albany-museum in Makhanda (Grahamstad). Links: dorsale aansig, Regs: ventrale aansig

Hierdie skedel was vir dekades die enigste bekende voorbeeld van *Cradognathus albanensis*, voor die ontdekking van 'n volledige skedel deur Cassie Blignaut op sy plaas Lombaardsrust in die Chris Hani- (voorheen Cradock-) distrik in 1993. Een van die skrywers (Durand) het die fossiel in 1993 opgegrawe, skoongemaak en as *Hewittia albanensis* geïdentifiseer. In publikasies oor Akidnognathidae is *H. albanensis* meestal deur ander skrywers geïgnoreer, met *Cerdosuchoides* gesinonimiseer of as 'n *Moschorhinus*-jongeling beskou (Kitching, 1977; Huttenlocker, 2013).

Die naam *Hewittia albanensis* is na *Cradognathus albanensis* verander omdat die genusnaam *Hewittia* reeds in 1928 aan die Afrika-krapspinnepop *Hewittia gracilis* (familie Thomisidae) toegeken is en dit dus senioriteit bo die fossielspesie geniet (De Lessert, 1928; Lloyd & Durand, 2025).

Die skedel van *Cradognathus* is ongeveer so groot soos dié van 'n jakkals en is klein vergeleke met die skedels van die meeste lede van die Gorgonopsia en van die groter predatoriese lede van die Cynodontia, maar groter as dié van insekvetende lede van die Cynodontia, soos *Thrinaxodon*. Die smal snoet is met sterk slagatande en skerp voortande toegerus en sou *Cradognathus*, soos die ander lede van die Akidnognathidae, in staat gestel het om ander werwelidre te jag en om te aas.

Cradognathus is in die meeste opsigte 'n tipiese lid van die Therocephalia, met 'n groot temporale venster agter die oogkas en klein penagtige kiestande agter die groot slagatande (Fig. 6 en 7), en die kenmerkende suborbitale holtes wat 'n mens in die onderaansig (Fig. 8) onder die oogkaste, weerskante van die skedelbasis, kan sien. Die plasing van *Cradognathus* in die Akidnognathidae is gegrond op die vergrote vorentoe gerigte neusgate, groot oppervlak van die septomaksilla wat die premaksilla oorvleuel, kort hoë maksilla, die rif bo-op die skedel wat op die naat tussen die frontale en nasale dele loop, die breë

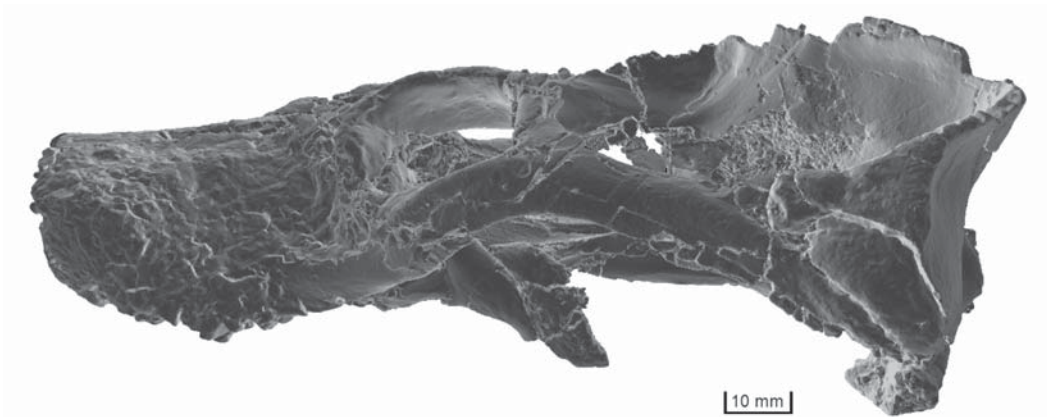
voorste deel van die vomer, en die holte vir die onderste slagatande binne die bek op die naat tussen die premaksilla en maksilla.

Die temporale vensters van die Therocephalia is besonder groot, vergeleke met ander soogdieragtige reptiefamilies. Aangesien die kaakspiere van die onderkaak, wat aan die sywand van die temporale streek agter die oogkas vasgeheg is binne die temporale vensters geleë was, kan mens aflei dat hulle 'n besondere sterk bytkrag gehad het. Hierdie sterk bytkrag gaan gepaard met die groot slagatande en groot skerp snytande (Kemp, 1982).

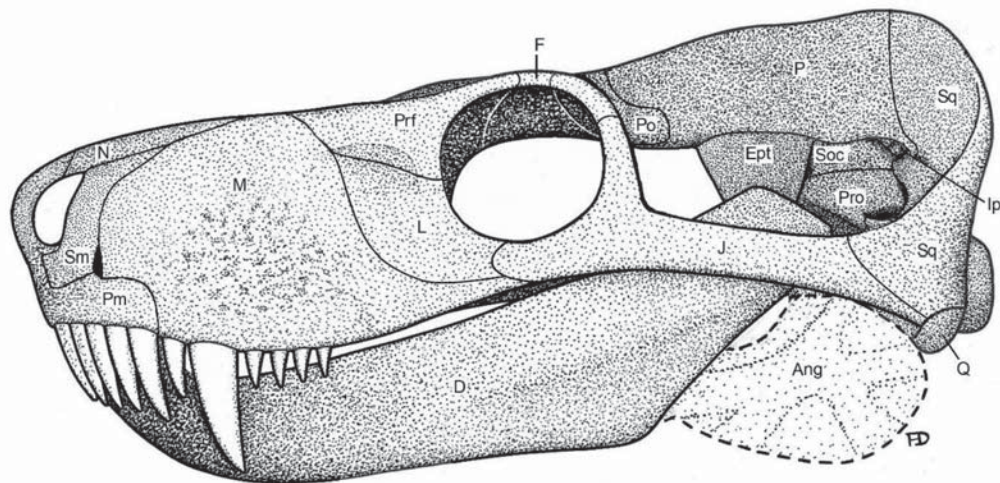
Die growwe pokagtige voorkoms van die maksilla van *Cradognathus* (kyk Fig. 5 en 6), soos dié van die meeste Therocephalia, word deels veroorsaak deur die klein foramina wat op die snoet geopen het waardeur senuwees na die snoet gestrek het (Lloyd, 2025). Hierdie senuwees is vir die senuweevoorsiening van snorbaarde aangewend. Hierdie twee soogdieragtige kenmerke het in die Therocephalia ontstaan en is oorgeërf deur die voorouer van die Cynodontia waaruit die soogdiere uiteindelik ontstaan het.

Die vorm van die breinkas van die Therocephalia was egter klein en reptielagtig (kyk Fig. 7). Die sywande van die breinkas was nog onverbeend en slegs met sagte weefsel bedek, wat nie verstaan het nie. Die dentale bene van die onderkaak van Therocephalia was egter reeds só groot dat dit na agter tot in die temporale vensters verleng was (kyk Fig. 6) en, ten koste van die ander 12 bene van die reptielonderkaak opmaak, die meeste van die funksies van die onderkaak verrig het. In primitiewe soogdieragtige reptiele soos die Dinocephalia was die dentale been in syaansig slegs so lank soos die maksilla.

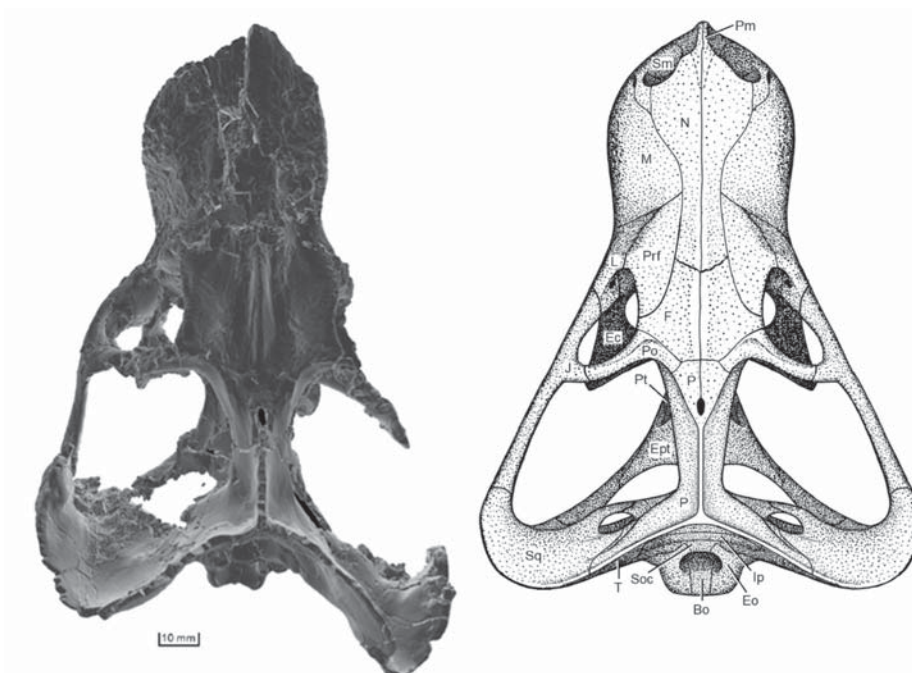
Die middeloor van *Cradognathus* was, soos die res van die Therocephalia, slegs van 'n stapes voorsien. Ongelukkig het hierdie delikate beentjie in die fossileringsproses van



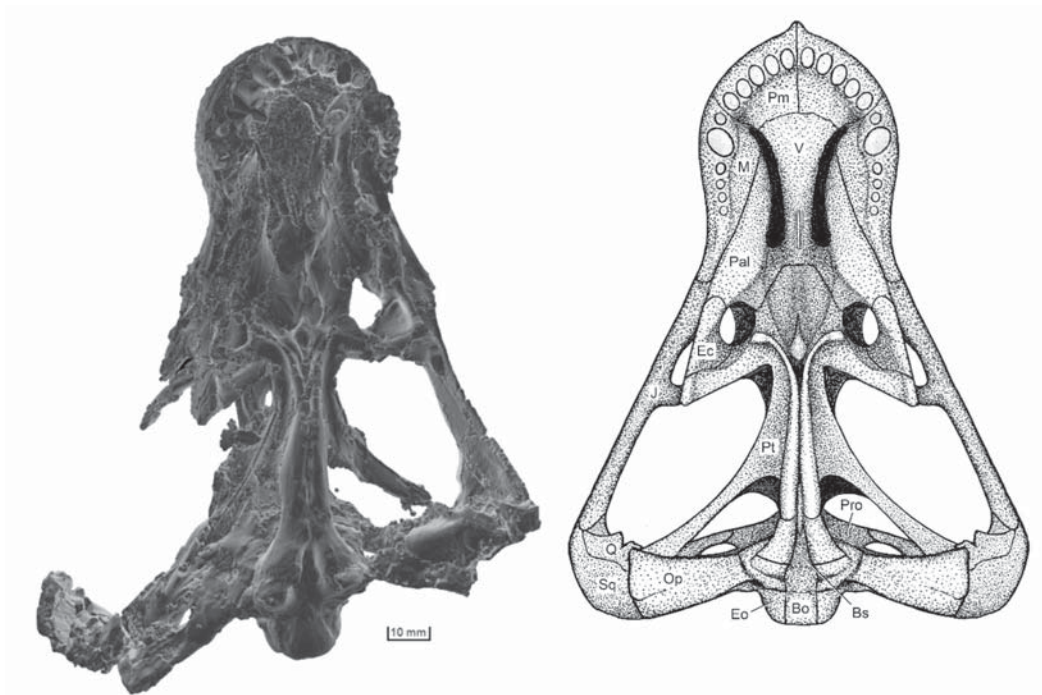
Figuur 5: Syaansig van die *Cradognathus albanensis* fossiel (CGP/1/2301)



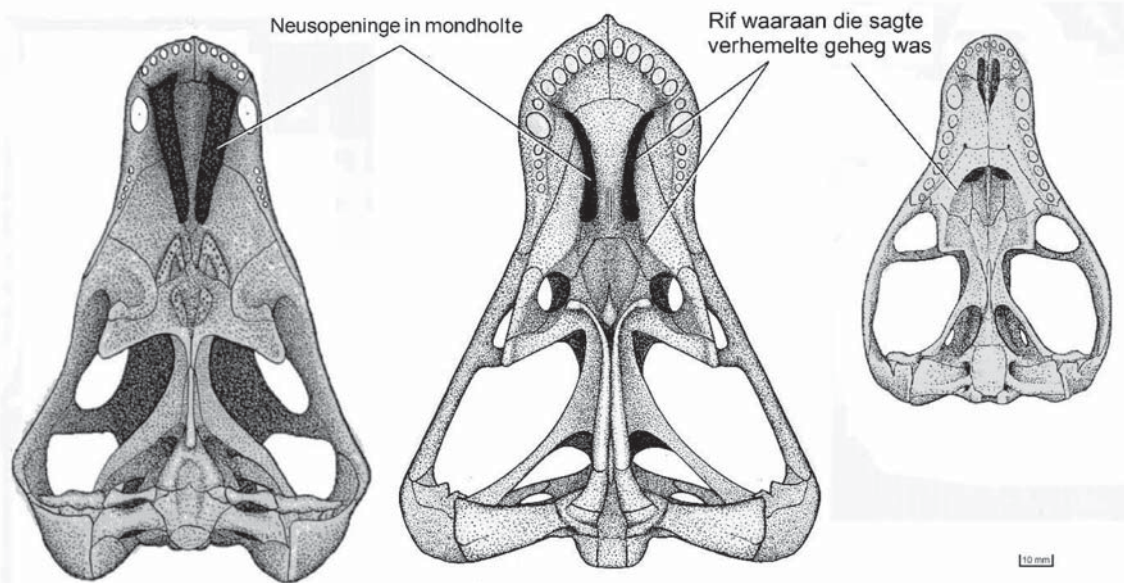
Figuur 6: Syaansig van die rekonstruksie van *Cradognathus albanensis*
 (Afkortings: Ang: Angulare, Bo: Basioksipitale, Bs: Basisfenoïed, D: Dentale, Ec: Ektopterygoïed, Eo: Eksoksipitale, Ept: Epipterygoïed, F: Frontale, Ip: Interpariëtale, J: Jugale, L: Lakrimale, M: Maksilla, N: Nasale, Op: Opistosfenoïed, P: Pariëtale, Pal: Palatale, Pm: Premaksilla, Po: Postorbitale, Prf: Prefrontale, Pro: Prootikum, Pt: Pterigoïed, Q: Kwadraat, Sm: Septomaksilla, Soc: Superoksipitale, Sq: Skwamosum, T: Tabulare, V: Vomer)



Figuur 7: Boaansig van die *Cradognathus albanensis*-fossiel (CGP/1/2301) (links) en die rekonstruksie (regs)



Figuur 8: Onderaansig van die *Cradognathus albanensis*-fossiel (CGP/1/2301) (links) en die rekonstruksie (regs)



Figuur 9: Onderaansigte van die skedels van karnivoriese soogdieragtige reptiele. Links: *Gorgonops* (*Gorgonopsia*), wat die neusopening wat binne die mondholte open, aantoon; Middels: *Cradognathus* (*Therocephalia*), wat die vernouing in die neusopening in die dak van die mondholte aantoon; en Regs: *Thrinaxodon* (*Cynodontia*), wat die sluiting van die benige verhemelte aantoon

Cradognathus verlore gegaan. Aangesien die stapes die enigste oorbeentjie in die middeloor van die Therocephalia is, word hulle, soos die res van die soogdieragtige reptiele, steeds as reptiele geklassifiseer en nie as soogdiere nie, ten spyte van die soogdieragtige kenmerke wat hulle reeds besit het.

Cradognathus toon ook 'n vernouing van die binneste neusgate wat in die dak van die mond open, soos wat 'n mens in ander lede van die Akidnognathidae aantref (kyk Fig. 9). Die neusgate van die meeste reptiele open direk in die mondholte en dus kan hulle nie terselfdertyd asemhaal en kou, of vloeistof in die mond hou, soos wat diere met verhemeltes kan doen nie. Die

verhemelte skei die neusholte en mondholte, sodat die dier kan kou of vloeistof in die mond hou terwyl dit asemhaal, maar dit maak dit ook moontlik vir die dier om 'n vakuum in die mond te vorm sodat dit vloeistof in die mond kan opsuig.

Die eerste tekens van die ontstaan van 'n verhemelte, ten spyte daarvan dat dit uit sagte weefsel bestaan het, kom in die lede van die Therocephalia voor. Benewens die feit dat die binneste openinge van die neusgate vernou is, is daar ook 'n rif wat al langs die buitenste rand van die binneste neusgate, van voor tot agter op die pterigoïed loop (kyk Fig. 9). Dit was vir die vashegting van sagte weefsel soos bindweefsel en vel wat dan,

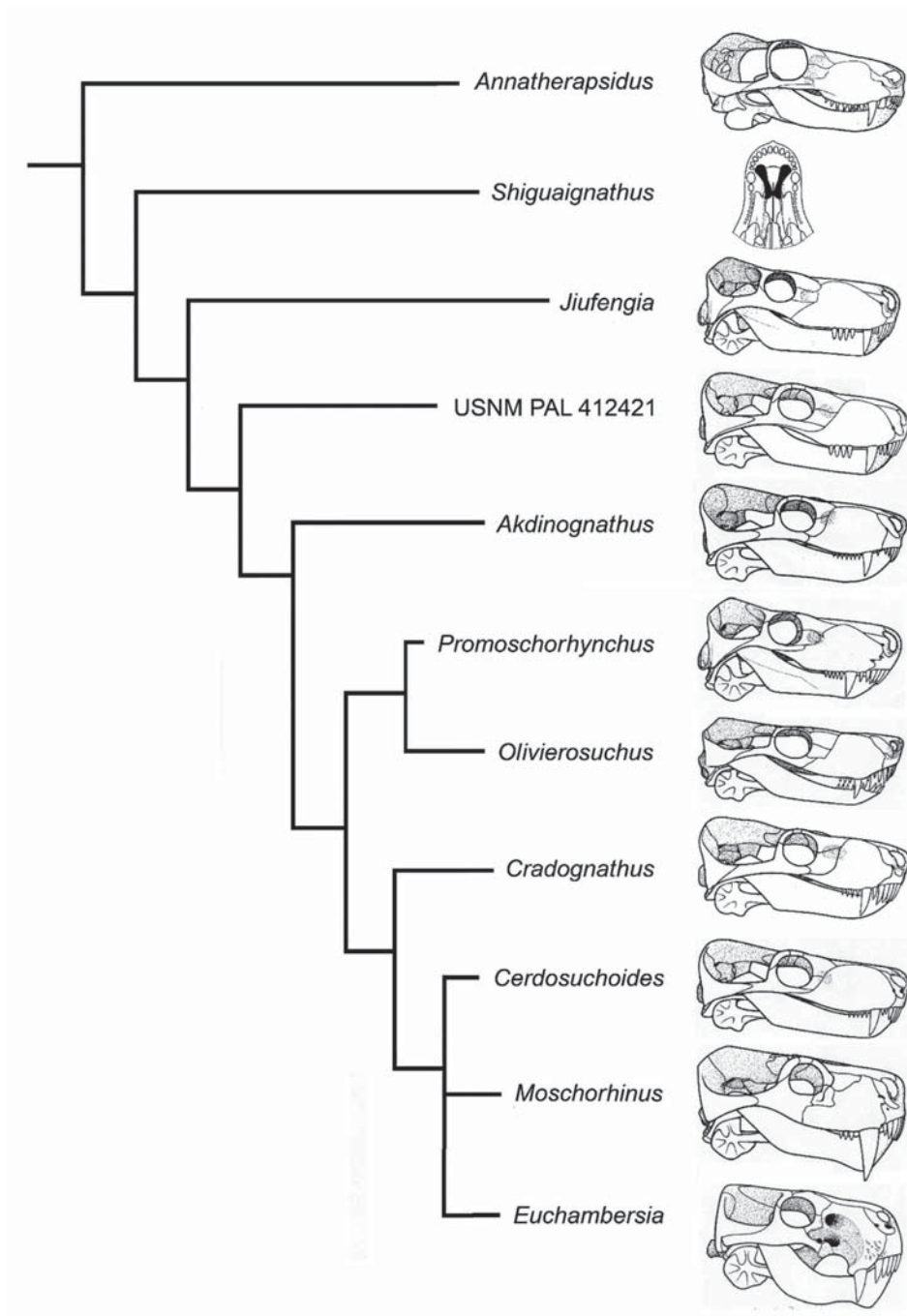
soos die sagte verhemelte agter die beninge verhemelte van soogdiere, ook bydra tot die afsluiting van die neusholte van die mondholte met 'n opening wat agter in die nasofarinks sou open vir asemhaling. Die Akidnognathidae was waarskynlik die eerste organismes wat gesoog het, wat sekerlik een van die belangrikste soogdieragtige kenmerke is.

Mettertyd het die neusholtes verder versmal, terwyl die bene van die monddak, die maksilla en palatinum, mediaal begin kontak maak het, soos wat 'n mens in die Cynodontia kan sien. Die soogdiere het vanuit die Cynodontia ontstaan.

Sinapomorfiese kenmerke wat deur *Cradognathus*, *Euchambersia*, *Cerdosuchoides* en *Moschorhinus* gedeel word, is die induiking op die dentale been net agter die slagatande, en die

feit dat die snytande gladde oppervlakke het. Die puntige snoet van *Cradognathus* vergeleke met die geronde snoete van *Euchambersia*, *Cerdosuchoides* en *Moschorhinus*, dui daarop dat *Cradognathus* 'n sustergroep van die laasgenoemde drie genera vorm (Lloyd, 2025).

Cradognathus is dus die naaste aan *Euchambersia*, *Cerdosuchoides* en *Moschorhinus* verwant, terwyl *Promoschorhynchus* en *Olivierosuchus* hulle eie klade vorm (kyk Fig. 10). Hoewel die morfologiese analise die aanname verwerp dat *Cradognathus*, *Promoschorhynchus* en *Olivierosuchus* naasverwant is, dui dit ook aan dat *Cradognathus* nie 'n junior sinoniem van *Cerdosuchoides* is nie, en ook dat dit nie 'n *Moschorhinus*-jongeling (Lloyd & Durand, 2025) is nie.



Figuur 10: Filogenetiese stamboom van die Akidnognathidae (nie volgens skaal nie)

Gevolgtrekking

Cradognathus is die jongste toevoeging tot die Akidnognathidae, wat die enigste karnivore werweldiergroep was, wat in die Trias-periode vanaf die noorde tot die suide van die aardbol versprei was. Die massalsterwing van die eind-Perm-periode, wat tot die uitwissing van tot 96% van alle mariene spesies en 70% van alle landlewende werweldierspesies gelei het, was die grootste massalsterwing van alle tye. Die Akidnognathidae was een van die weinige groepe werweldiere wat die massalsterwing van die eind-Perm-periode oorleef het (Grunert *et al.*, 2019). Die Akidnognathidae was volgens alle aanduidings van die eerste diergroepe wat kenmerke soos hare, lippe, 'n geslote verhemelte en soring ontwikkel het. Hierdie uitsonderlike prestasies het verseker dat soogdiere, waaronder die mens, enigsins bestaan.

ORCID

F Durand <https://orcid.org/0000-0003-2966-1163>

J Lloyd <https://orcid.org/0000-0003-2661-2497>

Bibliografie

- Brink, A.S., 1959, Notes on some whaitsiids and moschorhinids. *Palaeontologica Africana* 6, 23-49.
- Buffon, G.L.L., Daubenton M, Guéneau de Montbéliard, P., 1761, Histoire naturelle, générale et particulière : avec la description du cabinet du roy, *Histoire naturelle, générale et particulière*. Beskikbaar by: <https://www.biodiversitylibrary.org/bibliography/204609>.
- Colbert, E.H., Kitching, J.W., 1981, Scaloposaurian reptiles from the triassic of Antarctica, *American Museum Novitates* 2709, 1-22.
- Grunert, H.R., Brocklehurst, N., Fröbisch, J., 2019, Diversity and disparity of therocephalia: Macroevolutionary patterns through two mass extinctions, *Scientific Reports* 9, 5063. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-41628-w>.
- Huttenlocker, A.K., Sidor, C.A., 2012, Taxonomic revision of therocephalians (Therapsida: Theriodontia) from the Lower Triassic of Antarctica, *American Museum Novitates* 3738, 19. <https://doi.org/10.1206/3738.2>.
- Kemp, T.S., 1982, Mammal-like reptiles and the origin of mammals. Academic Press, New York.
- Kitching, J.W., 1977, The distribution of the Karroo vertebrate fauna. Memoir 1; Bernard Price Institute for Palaeontological Research. WITS University Press.
- Kitching, J.W., Collinson, J.W., Elliot, D.H., et al., 1972, Lystrosaurus zone (Triassic) fauna from Antarctica, *Science* 175 (4021), 524-527. <https://doi.org/10.1126/science.175.4021.524>.
- Liu, J., Abdala, F., 2017, The tetrapod fauna of the upper Permian Naobaogou Formation of China: 1. Shiguainathus wangi gen. et sp. nov., the first akidnognathid therocephalian from China, *PeerJ* 5, e4150. <https://doi.org/10.7717/peerj.4150>.
- Liu, J., Abdala, F., 2019, The tetrapod fauna of the upper Permian Naobaogou Formation of China: 3. Jiufengia jiai gen. et sp. nov., a large akidnognathid therocephalian, *PeerJ* 7, e6463. <https://doi.org/10.7717/peerj.6463>.
- Liu, J., Abdala, F., 2022, The emblematic South African therocephalian Euchambesia in China: a new link in the dispersal of late Permian vertebrates across Pangea, *Biology Letters* 18, 20220222. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2022.0222>.
- Lloyd, J.K., 2025, The description of the skull of Hewittia albanensis (Therocephalia: Akidnognathidae) and the taxonomic revision of the Akidnognathidae. Unpublished PhD Thesis, University of Johannesburg.
- Lloyd, J.K., Durand, F., 2025, A new akidnognathid synapsid specimen from the Permian of Cradock, South Africa and the revision of Hewittia albanensis, *Acta Palaeontologica Polonica* 70(2), 339-55. <https://doi.org/10.4202/app.01187.2024>.
- Maier, W., Van den Heever, J., Durand, F., 1996, New therapsid specimens and the origin of the secondary hard and soft palate, *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 34, 9-19. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.1996.tb00805.x>.
- Mendrez, C.H., 1974a, Etude du crane d'un jeune specimen de Moschorhinus kitchingi Broom, 1920 (Tigrisuchus simus Owen, 1876), Therocephalia Pristerosauria Moschorhinidae Dáfrique Australe (Remarques sur les Moschorhinidae et les Whaitsiidae), *Annals of the South African Museum* 64, 71-115.
- Mendrez, C.H., 1974b, A new specimen of Promoschorhynchus platyrhinus Brink 1954 (Moschorhinidae) from the Daptocephalus-Zone (Upper Permian) of South Africa, *Palaeontologia Africana* 17, 69-85.
- Suess, E., 1885-1909, Das Antlitz der Erde. Volumes 1-4. G. Wien, F. Tempsky.
- Sidor, C.A., McIntosh, J.A., Gee, B.M., et al., 2023, The Fremouw Formation of Antarctica: Updated vertebrate fossil record and reevaluation of high-latitude Permian-Triassic paleoenvironments, *Earth-Science Reviews* 246, 104587. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2023.104587>.
- Wegener, A.L., 1915, Die Entstehung der Kontinente und Ozeane. Vieweg, Braunschweig.