

Wyjście kręgowców na ląd — zapis w dewonie Gór Świętokrzyskich

Piotr Szrek^{1,2}, Grzegorz Niedźwiedzki^{3,4}

P. Szrek

G. Niedźwiedzki

Wyjście kręgowców na ląd było przełomowym wydarzeniem w ewolucji życia na Ziemi. Była to jedna z najefektowniejszych metamorfoz w czteromiliardowej historii życia i najważniejsza z naszego lądowego punktu widzenia. Niewątpliwie, przekształcenie się

wodnych, wyposażonych w płetwy ryb w zwierzęta z kończynami było zdumiewającym procesem. Pierwsze nieliczne takie zwierzęta — wczesne czworonogi — znane są z osadów górnego dewonu. Dziś w grupie tej są wszystkie lądowe kręgowce: płazy, gady, ptaki i ssaki, w tym ludzie, oraz wiele form wtórnie wodnych. U niektórych kończyny przybrały inną formę (np. ptaki, delfiny) albo zanikły (np. węże).

Przyjmuje się, że wszystkie obecnie znane czworonogi są grupą monofiletyczną. W nieustalonym jeszcze dokładnie momencie dewonu pewien gatunek ryb mięśniopłetwych przeszedł unikalną metamorfozę, polegającą na kilku istotnych przemianach w budowie ciała i sposobie życia. Zwierzęta te oddychały powietrzem atmosferycznym i miały parę przednich i parę tylnych kończyn, które

powstały z płetw piersiowych oraz brzusznych. Kluczowe zmiany, takie jak powstanie pasa miednicowego i niezależnego od czaszki pasa barkowego, zaszły jeszcze w środowisku wodnym u bezpośrednich rybich przodków bazalnych tetrapodów, które nazywa się tetrapodomorfami (Ahlberg, 1995). Stało się to na długo przed ostatecznym opuszczeniem wody.

Ewolucja dewońskich ryb kostnoszkieletowych (gromada Osteichthyes) z podgromady Sarcopterygii wzbudza szczególne zainteresowanie paleobiologów. Jak już wspominaliśmy, jest to zagadnienie związane ze zrozumieniem jednego z najciekawszych i najważniejszych aspektów ewolucji form wyjściowych do pierwszych płazów (patrz Ahlberg & Milner, 1994; Ahlberg, 1998; Clack, 1997, 2002).

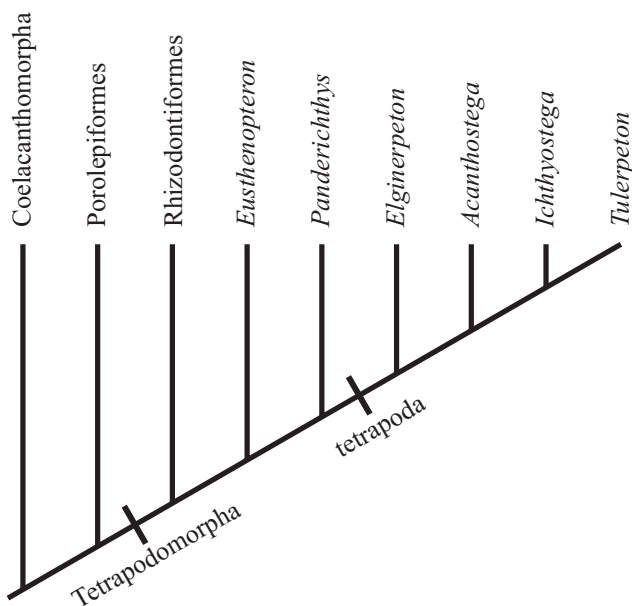
Do podgromady ryb mięśniopłetwych (Sarcopterygii) są zaliczane trzy nadrzędy: Onychodontiformes, Actinistia i Rhipidistia. Actinistia zawierają Coelacanthomorpha, do których należy żyjąca współcześnie, słynna jako żywa skamieniałość *Latimeria chalumnae*. Rhipidistia z kolei obejmują rzędy Porolepiformes, Dipnoi (ryby dwudyszne) oraz tzw. tetrapodomorfy (Tetrapodomorpha), w skład których wchodzi ryzodonty (Rhizodontiformes) oraz osteolepiformy (Osteolepiformes, obejmujące tristichopterydy i pandericthydy, z najbardziej znanymi rodzajami *Eusthenopteron* i *Panderichthys*). Te ostatnie to właśnie ryby bezpośrednio związane z linią ewolucyjną prowadzącą do pierwszych płazów (ryc. 1).

Na niewyraźnej granicy pomiędzy rybami i płazami znajdują się rodziny Elginerpetonitidae oraz Acanthostegidae i Ichthyostegidae, o których można powiedzieć, że są pierwszymi prawdziwymi czworonogami. Jednak postawienie granicy pomiędzy tym co jest rybą, a co płazem jest czysto arbitralne, gdyż ewolucja to proces ciągły.

Przegląd badań nad pierwszymi czworonogami

Światowa historia badań kopalnych ryb, które dały początek pierwszym czworonogom, sięga XIX wieku i jest związana z ważną osobistością świata paleontologii — E.D. Cope'em — kojarzonym głównie z badaniami dinozaurów. To on jako pierwszy zauważył podobieństwo budowy płetw ryb mięśniopłetwych do kończyn kręgowców lądowych (Clack, 2002). W latach 50. XX wieku ciekawą hipotezę na temat tego procesu przedstawił inny słynny badacz kręgowców — A.S. Romer, który stwierdził, że dewońskie ryby podobne do *Eusthenopteron* podczas okresów suszy przemieszczały się po lądzie pomiędzy zbiornikami wodnymi, poszukując nowego niewyschniętego bajorka. Po pewnym czasie przystosowały się do tego typu wędrówek na znacznie dalsze odległości, dając w ten sposób początek lądowym rybom — pierwszym płazom. Była to tzw. teoria wyjścia na ląd w poszukiwaniu wody (Clack, 2002).

Do 1932 r. najstarszymi znanymi kręgowcami lądowymi były płazy z wczesnego karbonu. W roku tym młody, gdyż zaledwie 22-letni, paleontolog szwedzki G. Säve-Söderbergh opublikował pracę poświęconą szczątkom płazów z osadów górnego dewonu wschodniego wybrzeża Grenlandii, znalezionym przez niego i innych uczestników wyprawy prowadzonej przez duńskiego badacza L. Kocha. Były



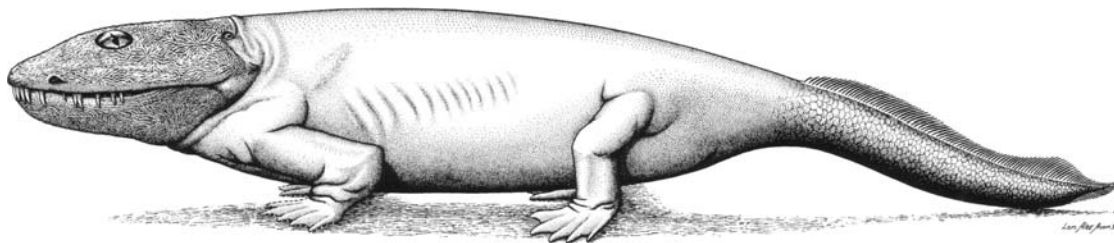
Ryc. 1. Schemat przebiegu ewolucji i wzajemnego pokrewieństwa wybranych wczesnych czworonogów (na podstawie Coates i in., 2002 — uproszczony)

¹Wydział Geologii, Uniwersytet Warszawski, ul. Żwirki i Wigury 93, 02-089 Warszawa; piotr.szrek@uw.edu.pl

²Instytut Paleobiologii, Polska Akademia Nauk, ul. Twarda 51/55, 00-818 Warszawa; szrek@twarda.pan.pl

³Wydział Biologii, Uniwersytet Warszawski, ul. S. Banacha 2, 02-097 Warszawa; gniedzwiedzki@biol.uw.edu.pl

⁴Muzeum Przyrody i Techniki, Ekomuzeum im. Jana Pazdura w Starachowicach, ul. Wielkopiecowa 1, 27-200 Starachowice



Ryc. 2. Rekonstrukcja wczesnego czworonoga, przedstawiciela rodzaju *Ichthyostega* (wg Jarvika, 1996 — fig. 47)

to pierwsze znaleziska przedstawicieli słynnego rodzaju *Ichthyostega* (ryc. 2), który na długo zyskał miano pierwszego czworonoga. W latach 50. i 60. XX w. w Szwecji działała grupa paleontologów kierowana przez wybitnego paleoichtiologa E. Stensiö, a szczególną osobistością w tym zespole był jego uczeń E. Jarvik. W okresie tym powstało wiele klasycznych prac, m.in. dotyczących anatomii ryb z grupy Sarcopterygii i wczesnych czworonogów (Clack, 2002). Najbardziej szczegółowe dane na temat tej transformacji uzyskano jednak w ciągu ostatnich 20 lat badań, prowadzonych z użyciem nowoczesnych metod preparacji i analizy skamieniałości. Zasłużonymi badaczami tego zagadnienia są naukowcy związani głównie z brytyjskimi i amerykańskimi ośrodkami naukowymi (J.A. Clack, P.E. Ahlberg, M.I. Coates, E.B. Daeschler, N.H. Shubin i Z. Johanson) oraz badacze z Rosji i Łotwy (O.A. Lebedev, E.I. Vorobyeva i E. Lukševičs). Ich badania doprowadziły do odkrycia i opisanie wielu ważnych ogniw w ewolucji wczesnych czworonogów, np. rodzajów *Tiktaalik*, *Elginerpeton*, *Ventestega*, *Acanthostega* i *Tulerpeton*.

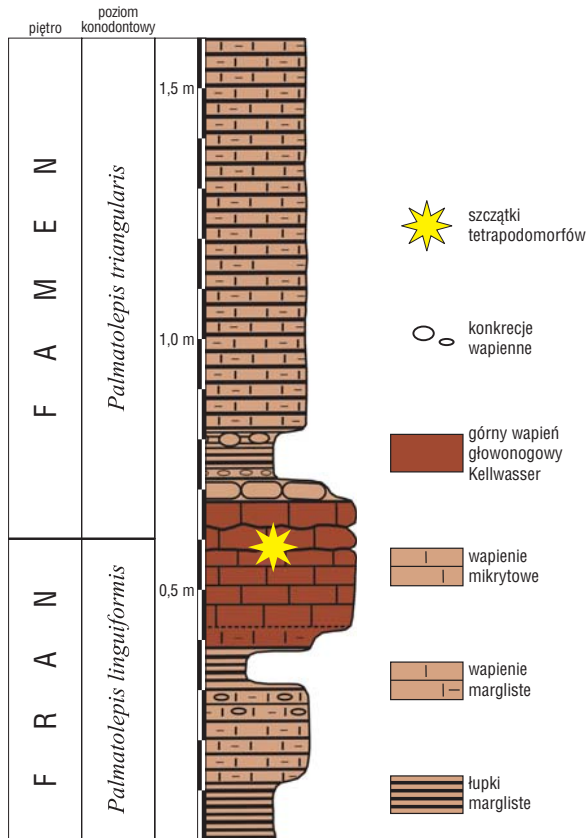
Znane dotychczas skamieniałości tetrapodomorfów pochodzą z osadów pogranicza dewonu środkowego i późnego oraz z górnego dewonu Szkocji, Grenlandii, Łotwy, Estonii, Australii, Chin, Belgii, Rosji, Stanów Zjednoczonych oraz arktycznej Kanady (Ahlberg i in., 1998; Clack, 1997, 2002; Long, 2006, Zhu i in., 2002). Na ich podstawie ustalono, że ewolucja wczesnych czworonogów była procesem wielokierunkowym i złożonym. Ze stanowisk na Grenlandii oraz z arktycznej Kanady pochodzą najlepiej zachowane okazy wczesnych tetrapodomorfów, które sugerują słodkowodną genezę wczesnych tetrapodów. Inne znaleziska tetrapodomorfów z obszaru Laurazji pochodzą z osadów przybrzeżnych (brakicznych) i morskich. Znaleziska z ostatnich lat oraz ich interpretacje wskazują, że już na samym początku ewolucji czworonogów doszło do ich dużego zróżnicowania oraz przystosowania budowy do odmiennych środowisk życia (Clack, 2002). Nie do końca jest wyjaśniona geneza lądowych zdolności lokomotorycznych tych zwierząt i to, jak wcześnie się pojawiła (w środkowym czy w późnym dewonie?; patrz: Ahlberg i in., 2000; Clack, 1997, 2002; Daeschler, 2000). Zagadkowa jest również ich wczesna specjalizacja środowiskowa (Clack, 1997, 2002; Shubin i in., 2004). Znaleziska sugerują zarówno słodkowodne, jak i morskie podłoże specyficznych specjalizacji lokomotorycznych tych zwierząt. Zastąpienie płetw kończynami było zasadniczym etapem transformacji związanej z podbojem przez tetrapodomorfy lądu, ale nie jedynym. Tetrapodomorfy musiały wykształcić nowe sposoby oddychania, słyszenia i pokonywania sił ciężenia.

Pierwsze wzmianki na temat fauny kręgowców dewońskich z obszaru Polski, a dokładnie z Gór Świętokrzyskich, pochodzą z drugiej połowy XIX wieku i są autorstwa Kondakiego i Michalskiego — szczegóły opisał Czarnocki (1919). Dane te odnoszą się do tzw. piaskowców plakodermowych wieku wczesnodewońskiego, których pierwszą

charakterystykę paleontologiczną podał Gürich (1896). Było to o tyle istotne, że piaskowce te zawierają liczne szczątki ryb mięśniopłetwych. Czarnocki (1919, 1936) zwracał uwagę na dużą liczbę wyraźnych odcisków kości pokrywowych różnych grup w tych utworach, traktując nawet pewne taksony jako wskaźnikowe dla stratygrafii. Pierwsze opracowanie paleontologiczne dotyczące ryb z dewonu górnego wydała Kulczycka (1934; później Gorizdro-Kulczycka), która zapoczątkowała systematyczne studia nad fauną kręgowców dewońskich z Gór Świętokrzyskich. Poświęciła ona szczególną uwagę grupie ryb pancernych Pycnodontida i rybom dwudyszczym z gromady kostnoszkieletowych. Jest ona autorką wielu ciekawych prac na temat ich zasięgu przestrzennego i stratygraficznego i odkrywczynią wielu nowych dla obszaru świętokrzyskiego grup ryb (Gorizdro-Kulczycka, 1934, 1949, 1950), które dopiero ostatnio doczekały się szczegółowych opracowań. Po Gorizdro-Kulczyckiej badania nad rybami z Gór Świętokrzyskich kontynuował jej syn Julian Kulczycki. Swoją uwagę skupiał głównie na plakodermach, którym poświęcił najważniejszą jak dotąd monografię na temat tej grupy w Polsce (Kulczycki, 1957). Jest on również autorem ważnego opracowania skamieniałości ryb kostnoszkieletowych z grupy mięśniopłetwych — Porolepiformes, pochodzących ze wspomnianych wcześniej piaskowców plakodermowych (Kulczycki, 1960). Liszkowski i Racki (1993) opublikowali artykuł na temat różnorodnej fauny (ichtiolitów) ze środkowego i górnego dewonu Gór Świętokrzyskich. Materiał, który został przez nich opisany, obejmuje bardzo wiele grup, w tym przedstawicieli mięśniopłetwych. Ostatnią pracą traktującą o rybach kostnoszkieletowych z Gór Świętokrzyskich jest opis szczątków ryb z grupy Actinistia (Szrek, 2007).

Odkrycie czworonogów w dewonie Gór Świętokrzyskich

Kluczowe dla naszych badań odsłonięcie jest położone w okolicach Płuck koło Łagowa — w środkowej części trzonu paleozoicznego Gór Świętokrzyskich, we wschodniej części synklinorium kielecko-łagowskiego. W okolicach Płuck sukcesja osadów górnego dewonu obejmuje skały węglanowe, wśród których dominują wapienie margliste i łupki oraz wapienie, poczynając od górnej części franu po większą część famenu (o miąższości ponad 200 m). W sukcesji tej ważną pozycję zajmują wkładki ciemnych, bitumicznych wapieni głowonogowych. Najsłynniejsza z nich, ukazująca się niegdyś w Wąwozie Dule, była eksploatowana m.in. w okresie międzywojennym przez Czarnockiego, a później przez Makowskiego (1963, 1971), który opracował faunę głowonogów. Fragment profilu odsłonięty w Płuckach (ryc. 3) odgrywa szczególną rolę, gdyż zawiera liczne skamieniałości kręgowców. Fauna ta występuje niemal wyłącznie w horyzoncie ciemnego wapienia bitumicznego, którego pozycja stratygraficzna jest okre-



Ryc. 3. Profil litologiczno-stratygraficzny odsłonięcia dewonu górnego w Płuckach koło Łagowa z horyzontem górnego wapienia Kellwasser (na podstawie Szreka & Gintera, 2007, fig. 7 — zmodyfikowany)

ślana jako graniczna pomiędzy piętrami franu i famenu. Wapień ten odpowiada tzw. górnemu wapieniowi Kellwasser, co po raz pierwszy zostało stwierdzone przez Szulczewskiego (1989) i było później przedmiotem wielu analiz stratygraficznych i geochemicznych (np. Bond i in., 2004; Racki i in., 2002).

W latach 2005–2008 przeprowadzono w Płuckach prace wykopaliskowe, których efektem było zebranie bogatego materiału skamieniałości kregowców. Na podstawie oznaczenia blisko 400 okazów, reprezentujących głównie plakodermy, stwierdzono duże podobieństwa do zespołu ryb w równowiekowej warstwie w Bad Wildungen (Reńskie Góry Łupkowe, Niemcy), opisanego przez Grossa (1932, 1950). Pewne powiązania zaobserwowano ponadto z zespołem fauny z formacji Gogo w NW Australii. Pełny wykaz dotychczas opisanych skamieniałości z Płuck podali Szrek i Ginter (2007). W stanowisku w Płuckach odkryto ponadto szczątki kostnoszkieletowych z grupy Sarcopterygii. Szczątki te reprezentują najprawdopodobniej dużego osobnika zaawansowanego tetrapodomorfa i obejmują elementy pasa barkowego i dwóch czaszek oraz kilka fragmentów nieoznaczonych bliżej kości pokrywowych. Część ze wspomnianych okazów została znaleziona jeszcze w roku 2005, jednak specyficzny wygląd oraz bardzo nieoczekiwana przynależność taksonomiczna wymogły dłuższe badania wstępne. Dotychczasowa analiza morfologii wskazuje na zaawansowaną ewolucyjnie budowę tych elementów.

Drugim miejscem, w którym natrafiliśmy na skamieniałości tetrapodomorfów, jest kamieniołom Zachełmie koło Zagnańska, na północ od Kielc (Szrek & Niedźwiedzki, 2008). Odkrywcą pierwszych tropów tetrapodomorfów w Zachełmiu jest Zbigniew Złonkiewicz z Oddziału Świętokrzyskiego Państwowego Instytutu Geologicznego w Kiel-



Ryc. 4. Zdjęcie śladu pozostawionego przez tetrapodomorfa na górnej powierzchni ławicy dolomitu (środkowy dewon) — kamieniołom Zachełmie koło Zagnańska. Fot. G. Niedźwiedzki

cach. Wraz z nim oraz z Sylwestrem Salwą i Wiesławem Trelą rozpoczęliśmy badania paleoekologiczne tego unikalnego stanowiska, które mają wyjaśnić kontekst środowiskowy znalezisk. Odsłaniający się w odkrywce profil dolomitów reprezentuje osady środkowodewońskiej platformy węglanowej, które powstały w skrajnie płytkich warunkach. Występuje w nich bogaty zespół skamieniałości śladowych. Na kilku powierzchniach znaleźliśmy ślady poruszenia się tetrapodomorfów (ryc. 4). Wielkość i wygląd tych śladów odpowiadają opisanym już z innych miejsc na świecie (Clack, 1997, 2002). Jedynie wiek utworów jest zaskakujący, gdyż profil obejmuje dewon środkowy, co jest dużo starszym śladem obecności tetrapodomorfów niż najstarsze szczątki kostne, ale koresponduje ze środkowodewońskimi (żyweckimi) znaleziskami tropów, np. w Australii (Clack, 1997).

Znaleziska tetrapodomorfów są bardzo rzadkie i nawet niewielkie, fragmentaryczne skamieniałości tych zwierząt mogą być podstawą ciekawych i ważnych interpretacji paleobiologicznych, dlatego w ramach projektu *Dewońskie tetrapodomorfy Gór Świętokrzyskich* planujemy zebrać jak najliczniejszy materiał kostny, zarówno z Płuck, jak i z innych wytypowanych stanowisk w Górach Świętokrzyskich. Bardzo ważnym aspektem będzie dokładne ustalenie wieku poziomów z tropami w Zachełmiu oraz penetracja innych miejsc, w których takie utwory są dostępne do badań. Efektem zaplanowanych prac będą z pewnością nowe dane, które mogą być kluczowe dla interpretacji marginalnomorskiego etapu historii ewolucji tej grupy tetrapodomorfów. Być może uzyskane przez nas dane umożliwią lepsze poznanie procesu powstawania lądowych zdolności lokomotorycznych tych kręgowców.

Odkryty w Polsce materiał kostny i paleoichnologiczny tetrapodomorfów daje również szansę na zrozumienie znaczenia funkcjonalnego przystosowań występujących u wczesnych tetrapodomorfów. Uzyskane dane pomogą odpowiedzieć na pytania: jakie formy tetrapodomorfów występowały w dewonie w Górach Świętokrzyskich (określenie ich różnorodności); jakie elementy w budowie ciała tych form stanowią przystosowania charakterystyczne dla wczesnych tetrapodomorfów (kierunkowe adaptacje w budowie kości); jakie było środowisko życia oraz jaki tryb życia prowadziły.

W 1998 r. po raz pierwszy uczestniczyliśmy we wspólnej wycieczce do odsłonięcia osadów dewońskich koło Łagowa. Był to owocny wyjazd — znaleźliśmy wtedy dużo ciekawych okazów. Jeden z nas (P. Sz.) przygotowywał wówczas pracę dyplomową poświęconą dewońskim rybom z Gór Świętokrzyskich. Obecnie przygotowuje pracę doktorską poświęconą rybom z grupy plakodermów. Nie przypuszczaliśmy wówczas, że po kilku latach powrócimy do tej lokalizacji w poszukiwaniu szczątków kostnych przodków kręgowców lądowych i że stanie się to impulsem do opracowania projektu.

Dotychczasowe badania zostały sfinansowane z funduszy na badania własne ze środków Wydziału Biologii i Wydziału Geologii Uniwersytetu Warszawskiego.

Literatura

AHLBERG P.E. 1995 — *Elginerpeton pancheni* and the earliest tetrapod clade. *Nature*, 373: 420–425.
 AHLBERG P.E. 1998 — Postcranial stem tetrapod remains from the Devonian of Scat Craig, Morayshire, Scotland. *Zool. J. Linnean Soc.*, 122: 99–141.
 AHLBERG P.E. & MILNER A.R. 1994 — The origin and early diversification of tetrapods. *Nature*, 368: 507–514.

AHLBERG P.E., FRIEDMAN M. & BLOM H. 2005 — New light on the earliest known tetrapod jaw. *J. Vertebr. Paleont.*, 25: 720–724.
 AHLBERG P.E., LUKŠEVIČS E. & MARK-KURIK E. 2000 — A near-tetrapod from the Baltic Middle Devonian. *Palaeontology*, 43: 533–548.
 BOND D., PAUL B. & RACKI G. 2004 — Extent and duration of marine anoxia during the Frasnian–Famennian (Late Devonian) mass extinction in Poland, Germany, Austria and France. *Geol. Mag.*, 141: 173–193.
 CLACK J.A. 1997 — Devonian tetrapod trackways and trackmakers; a review of the fossils and footprints. *Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol.*, 130: 227–250.
 CLACK J.A. 2002 — *Gaining Ground: the Origin and Evolution of Tetrapods*. Indiana University Press.
 COATES M.I., JEFFERY J.E. & RUTA M. 2002 — Fins to limbs: what the fossils say. *Evolution and Development*, 4: 390–401.
 CZARNOCKI J. 1919 — Stratygrafia i tektonika Gór Świętokrzyskich. Pr. Tow. Naukowego Warszawskiego, 28: 1–172.
 CZARNOCKI J. 1936 — Przegląd stratygrafii i paleogeografii dewonu dolnego Gór Świętokrzyskich. Spraw. Państw. Inst. Geol., 7: 129–200.
 DAESCHLER E.B. 2000 — Early tetrapod jaws from the Late Devonian of Pennsylvania, USA. *J. Paleont.*, 74: 301–308.
 DZIK J. 2002 — Emergence and collapse of the Frasnian conodont and ammonoid communities in the Holy Cross Mountains, Poland. *Acta Palaeont. Pol.*, 47: 565–650.
 GORIZDRO-KULCZYCKA Z. 1934 — Pycnodontidae górnodewońskiej z Gór Świętokrzyskich. Pr. Państw. Inst. Geol., 3: 1–17.
 GORIZDRO-KULCZYCKA Z. 1949 — Wykopaliska na Kadzielnii i pewne zagadnienia ichthyologiczne. *Wiad. Muzeum Ziemi*, 4: 173–186.
 GORIZDRO-KULCZYCKA Z. 1950 — Dwudyszne ryby dewońskie Gór Świętokrzyskich. *Acta Geol. Pol.*, 1: 53–82.
 GROSS W. 1933 — Die Arthrodira Wildungens. *Geol. Palaeontol. Abh.*, 19: 5–61.
 GROSS W. 1950 — Die paläontologische und stratigraphische Bedeutung der Wirbeltierfaunen des Old Reds und der marinen altpaläozoischen Schichten. *Abh. Deutsch. Akad. Wiss. Berlin, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse*, 1: 1–130.
 GÜRICH G. 1896 — Das Paläozoicum im Polnische Mittelgebirge. *Verhandl. Russischen-Kaiserlichen Mineral. Gesellsch. St. Petersburg*, 2(32). Sankt Petersburg.
 JARVIK E. 1996 — The Devonian tetrapod *Ichthyostega*. *Fossils and Strata*, 40: 1–206.
 KULCZYCKI J. 1957 — Upper Devonian fishes from the Holy Cross Mountains. *Acta Palaeont. Pol.*, 2: 285–380.
 KULCZYCKI J. 1960 — *Porolepis* (Crossopterygii) from the Lower Devonian of the Holy Cross Mountains. *Acta Palaeont. Pol.*, 5: 65–103.
 LISZKOWSKI J. & RACKI G. 1993 — Ichthyolites and deepening events in the Devonian carbonate platform of the Holy Cross Mountains. *Acta Palaeont. Pol.*, 37: 407–426.
 LONG J. 2006 — *Swimming in Stone. The amazing Gogo fossils of the Kimberley*. Fremantle Arts Centre Press.
 MAKOWSKI H. 1963 — Problem of sexual dimorphism in ammonites. *Palaeont. Pol.*, 12: 1–92.
 MAKOWSKI H. 1971 — A contribution to the knowledge of Upper Devonian ammonoids from the Holy Cross Mts. *Acta Geol. Pol.*, 21: 131–136.
 RACKI G., RACKA M., MATYJA H. & DEVLEESCHOUWER X. 2002 — The Frasnian/Famennian boundary interval in the South Polish-Moravian shelf basins: integrated event-stratigraphical approach. *Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol.*, 181: 251–297.
 SHUBIN N.H., DAESCHLER E.B. & COATES M.I. 2004 — The early evolution of the tetrapod humerus. *Science*, 304: 90–93.
 SZREK P. & GINTER M. 2007 — Poziomy wapieni typu Kellwasserkalk w Płuckach koło Łagowa. [W:] Żylińska A. (red.), *Granice Paleontologii, XX Konferencja Paleobiologów i Biostratygrafów PTG, Św. Katarzyna pod Łysicą, 10–13 września 2007*: 157–161.
 SZREK P. 2007 — *Coelacanth*s (Actinistia, Sarcopterygii) from the Famennian (Upper Devonian) of Kadzielnia Chain, Holy Cross Mountains, Poland. *Acta Geol. Pol.*, 57: 403–413.
 SZREK P. & NIEDZWIEDZKI G. 2008 — Preliminary report about tetrapodomorph trace fossils. [In:] Uchman A. (red.), *The second International Congress on Ichnology, Cracow Poland, August 29 – September 8*: 133–134.
 SZULCZEWSKI M. 1989 — Światowe i regionalne zdarzenia w zapisie stratygraficznym pogranicza franu i famenu Gór Świętokrzyskich. *Prz. Geol.*, 37: 551–557.
 WOLSKA Z. 1967 — Górnodewońskie konodonty z południowo-zachodniego regionu Gór Świętokrzyskich. *Acta Palaeont. Pol.*, 12: 363–435.
 WORONCOWA-MARCINOWSKA T. 2006 — Upper Devonian goniatites and co-occurring conodonts from the Holy Cross Mountains: studies of the Polish Geological Institute collections. *Ann. Soc. Polon.*, 76: 113–160.
 ZHU M., AHLBERG P.E., ZHAO W. & JIA L. 2002 — First Devonian tetrapod from Asia. *Nature*, 420: 760–761.

Praca wpłynęła do redakcji 05.06.2008 r.

Po recenzji akceptowano do druku 23.09.2008 r.