

Czy różnice ichnotaksonomiczne między tropami lacertoidów z piaskowca tumlińskiego odzwierciedlają różnice biotaksonomiczne twórców?

Grzegorz Sadlok^{1,2}, Anna Bujok²



G. Sadlok

A. Bujok

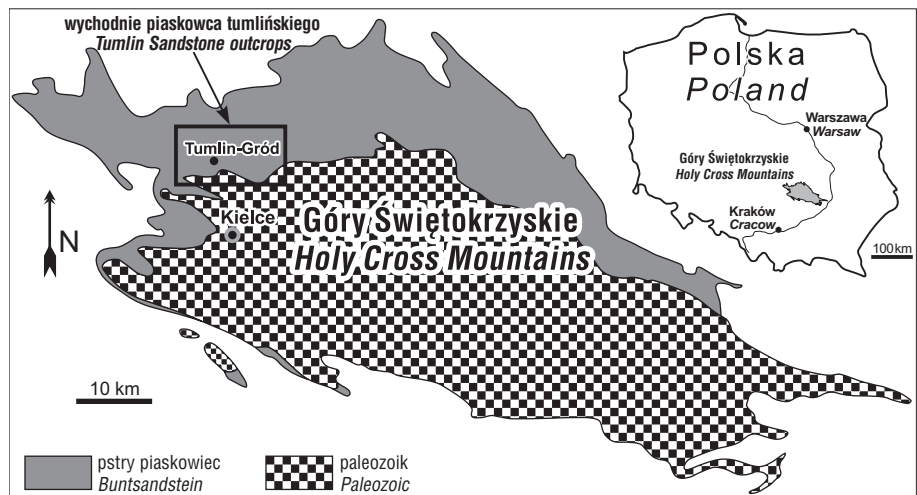
Do ichnotaxonomic differences between lacertoid tracks from the Tumlin Sandstone reflect producer biotaxonomic differences? *Prz. Geol.*, 56: 1005–1010.

A b s t r a c t. The Tumlin Sandstone is an eolian unit of disputable age (Late Permian or Early Triassic), exposed at the north-western border of the Holy Cross Mts., Central Poland. It contains abundant and diversified invertebrate and vertebrate trace fossils. The present paper considers ichno-biodiversity relation of lacertoid tracks and their producers occurring in the considered unit. A neoichnological experiment indicates that the recent lacertoid, *Pogona vitticeps* can produce morphologically diversified tracks which in fossil record would possibly be ascribed to different ichnogenera. The recorded variability range is qualitatively comparable to that of lacertoid tracks from the Tumlin Sandstone. It is thus possible that morphologically diversified lacertoid ichnogenera from the Tumlin Sandstone were produced by a single species.

In consequence, morphologically diversified lacertoid ichnogenera from the Tumlin Sandstone might not be the equivalents of anatomically differentiated animals.

Keywords: lacertoid tracks, experiment, *Pogona vitticeps*, Tumlin Sandstone

Piaskowiec tumliński to nieformalna jednostka litostratygraficzna zbudowana z osadów pochodzenia eolicznego, występująca w północno-zachodnim obrzeżeniu Gór Świętokrzyskich (Gradziński i in., 1979) (ryc. 1). Wiek piaskowca tumlińskiego jest niepewny i określany przez różnych autorów na późny perm lub wczesny trias, co zostało omówione np. w pracy Kulety i in. (2007). W utworach tych występują liczne skamieniałości śladowe zarówno bezkręgowców, jak i kręgowców, szczegółowo opisywane wcześniej w literaturze (np. Gradziński & Uchman, 1994; Ptaszyński & Niedźwiedzki, 2004). Istotnym elementem ichnozespołu kręgowców tumlińskich jest skupisko śladów lacertoidalnych z ichnorodziny Rhynchosauroidae Haubold, 1966. Tropy należące do tej ichnorodziny należą do czterech różnych ichnorodzajów (zob. Ptaszyński & Niedźwiedzki, 2004; Kuleta i in., 2007). Według Ptaszyńskiego i Niedźwiedzkiego (2004) te ichnorodzaje reprezentują zwierzęta bliskie taksonomicznie. Podobieństwo tropów Rhynchosauroidae skłoniło autorów niniejszego artykułu do zadania następującego pytania: Czy morfologicznie różne tropy lacertoidalne z piaskowca tumlińskiego (ichnorodzaje) mogły być pozostawione przez jeden gatunek biologiczny? Znalezienie odpowiedzi wymagało przeprowadzenia eksperymentu z udziałem współczesnego zwierzęcia.



Ryc. 1. Zgeneralizowany obszar występowania wychodni piaskowca tumlińskiego na tle Gór Świętokrzyskich (na podstawie Gradzińskiego i in., 1979: fig. 1A)

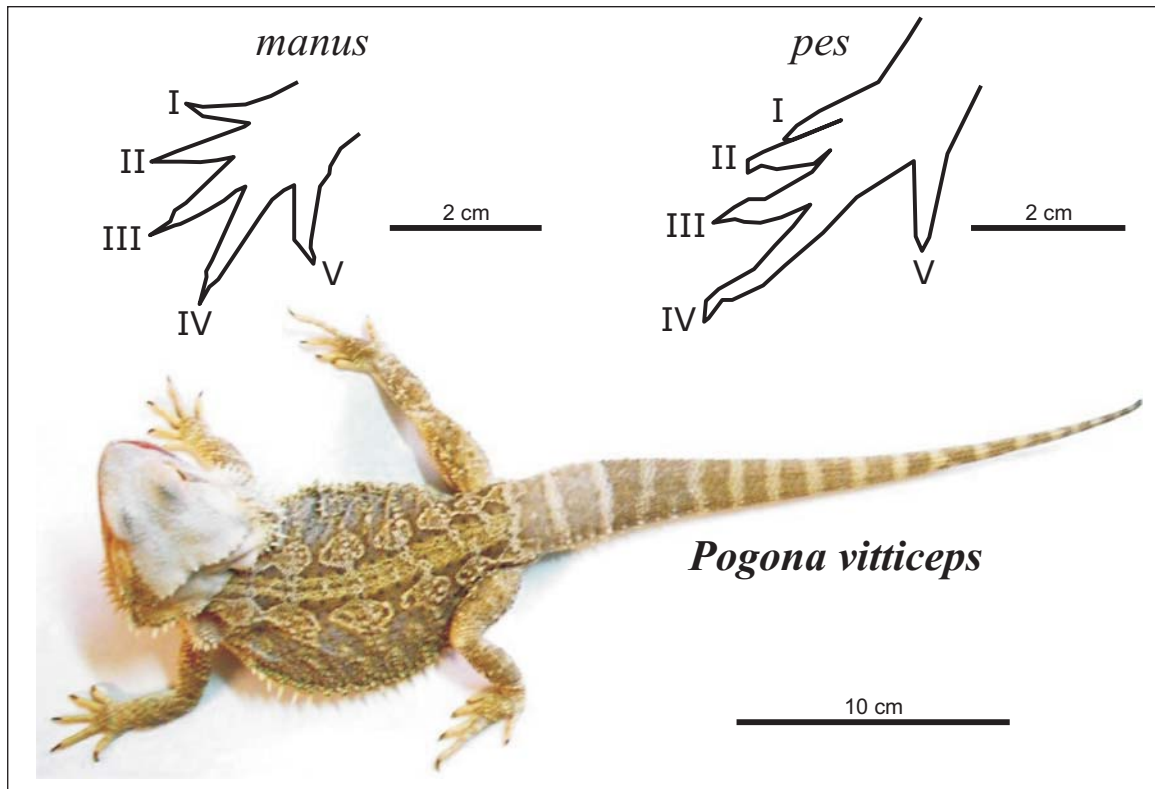
Fig. 1. Generalized area of occurrence of the Tumlin Sandstone outcrops in the Holy Cross Mountains (based on Gradziński et al., 1979: Fig. 1A)

Materiały i metody

W eksperymencie wykorzystano pojedynczego osobnika agamy brodatej *Pogona vitticeps* (Ahl, 1926) — dorosłego samca w wieku 2 lat (ryc. 2). Zwierzę to posiada pięciopalczysty *pes* (stopa) i *manus* (dłoń) z lacertoidalnymi proporcjami palców (por. Demathieu & Demathieu, 2004): długości palców wzrastają od I do IV (ryc. 2). Jako podłoże wybrano jeden typ osadu — piasek średnioziarnisty. Powierzchnia, po której zwierzę biegło, była horyzontalna, a podczas eksperymentu nie zmieniano jej nachylenia. W celu uzyskania warunków zbliżonych do tych, które są powszechnie uważane za sprzyjające fosylizacji śladów zwierząt w warunkach eolicznych (np. Hasiotis & Bown, 1992; Gradziński & Uchman, 1994; Hasiotis, 2002), powierzchnia piaszczysta była spryskiwana, tak aby utrzymać jej stałą wilgotność. Tropy powstały w czasie kilku prób. Sposób poruszania się zwierzęcia za każdym razem był zbliżony (bieg). Różne morfologiczne typy tro-

¹Institut Paleobiologii, Polska Akademia Nauk, ul. Twarda 51/55, 00-818 Warszawa; gsadlok@twarda.pan.pl

²Wydział Nauk o Ziemi, Uniwersytet Śląski, ul. Będzińska 60, 41-200 Sosnowiec; annabujok@o2.pl



Ryc. 2. Dwuletni samiec *Pogona vitticeps* (Ahl, 1926) użyty w eksperymencie oraz kontury jego *manus* (dłoń) i *pes* (stopa)
 Fig. 2. Two years old male *Pogona vitticeps* (Ahl, 1926) used in the experiment and the outline of its *manus* (hand) and *pes* (foot)

pów udokumentowano aparatem fotograficznym *Olympus Camedia Digital Camera C-500 Zoom*.

Wyniki eksperymentu i ich porównanie z tropami z piaskowca tumlińskiego

W eksperymencie uzyskano różnorodne morfologicznie tropy zarówno *pes*, jak i *manus* zwierzęcia (ryc. 3–5). Otrzymane tropy były zachowane w zróżnicowany sposób, ale większość była źle zachowana i nieczytelna (ryc. 3). Często pozostały tylko ślady czubków palców (ryc. 3B–C, G). W trakcie przemieszczania się po zwilżonej powierzchni piaszczystej zwierzę wyrzucało grudki piasku (ryc. 3H, H1, I, I1), co sugeruje, że dobre zachowanie się tropów w warunkach eolicznych wymaga dodatkowego czynnika stabilizującego powierzchnię osadu, np. cienkiej warstwy mułowej (zob. Sadlok, 2007). Tropy uzyskane w eksperymencie różnią się morfologicznie do tego stopnia, że w zapisie kopalnym zostałyby najpewniej zaliczone do różnych ichnorodzajów.

Pes. Stopy zwierzęcia zostawiały tropy, w których zachowana długość V palca była wyraźnie zróżnicowana (ryc. 4A–C). Na przykład ślad palca V mógł być niemal niewidoczny (ryc. 4A), zachowany całkowicie (lp na ryc. 4C) lub tylko częściowo (lp na ryc. 4B).

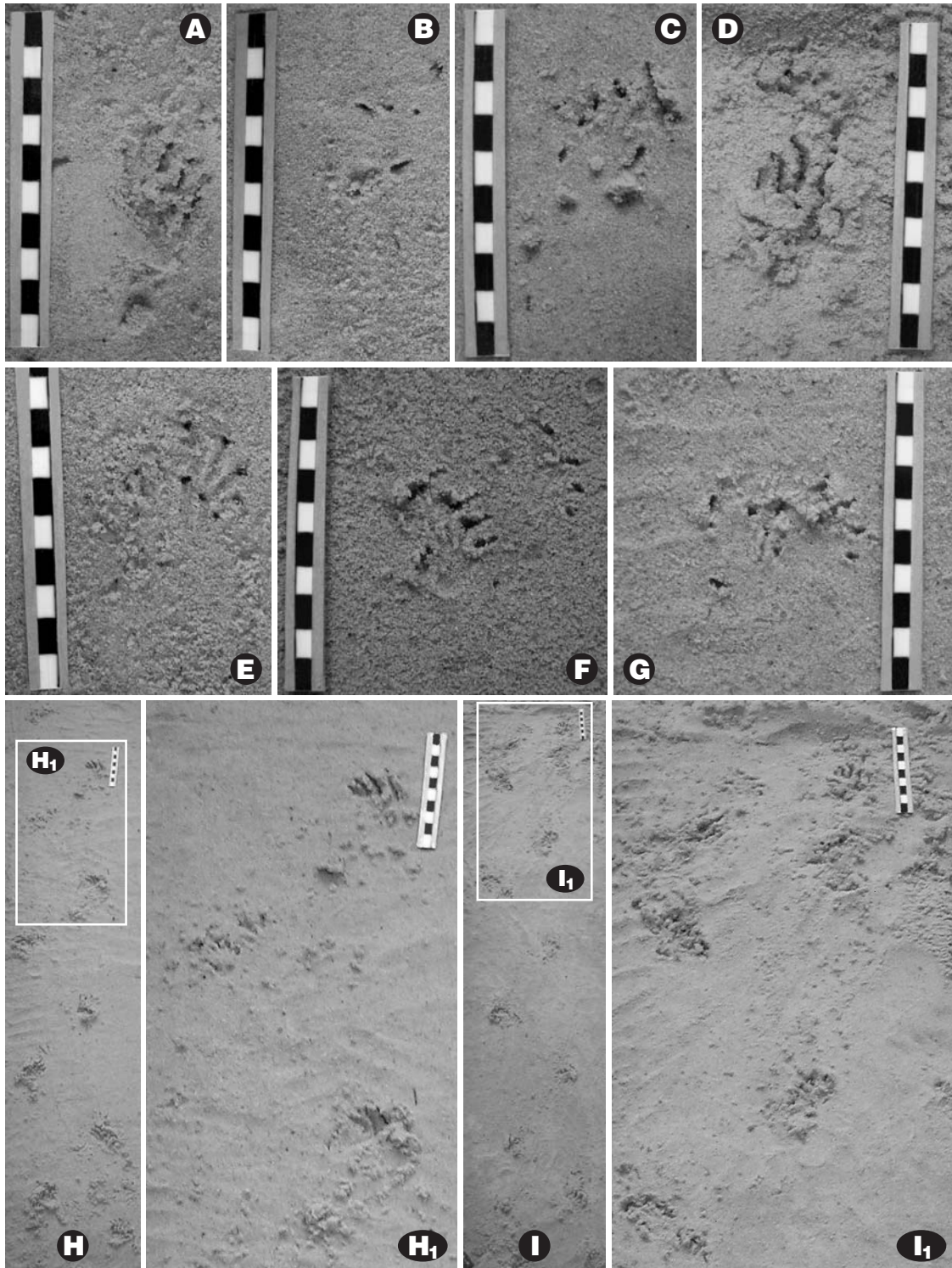
Pozostawione ślady palców w odcisku *pes* mogą być odcisnięte w taki sposób, że ich czubki są ułożone w jednej linii, prostopadłej względem osi *pes* (lp na ryc. 5A). W eksperymencie uzyskano również proste zadrapania (ryc. 5C).

Manus. Tropy kończyn przednich również były silnie zróżnicowane (np. lm1 i lm2 na ryc. 4C, D). Część tropów miała morfologię wiernie oddającą anatomie *manus*, z prostymi śladami palców (lm1 na ryc. 4C, D). W innych przypadkach jednak zaobserwowano tropy cechujące się zakrzywieniem palców w śladzie *manus* (lm na ryc. 4B)

w kierunku przeciwnym do kierunku przemieszczania się zwierzęcia lub tropy o morfologii zbliżonej do *Palmichnus lacertoides* Ptaszyński i Niedźwiedzki, 2004 (lm2 na ryc. 4C, D; por. też Ptaszyński & Niedźwiedzki, 2004: fig. 14A1 i 16A2). Dodatkowo u *Pogona vitticeps* tropy *manus* mogą być wykształcone w taki sposób, że oś tropu przesunięta jest do środka, tzn. ślady palców wewnętrznych w tropie są dłuższe niż ślady palców skrajnych (zachowane ślady tylko czterech palców; lm na ryc. 5A). Tropy z zakrzywionymi śladami palców oraz dłuższymi śladami palców wewnętrznych nie odzwierciedlają jednak anatomii *manus* agamy (ryc. 2).

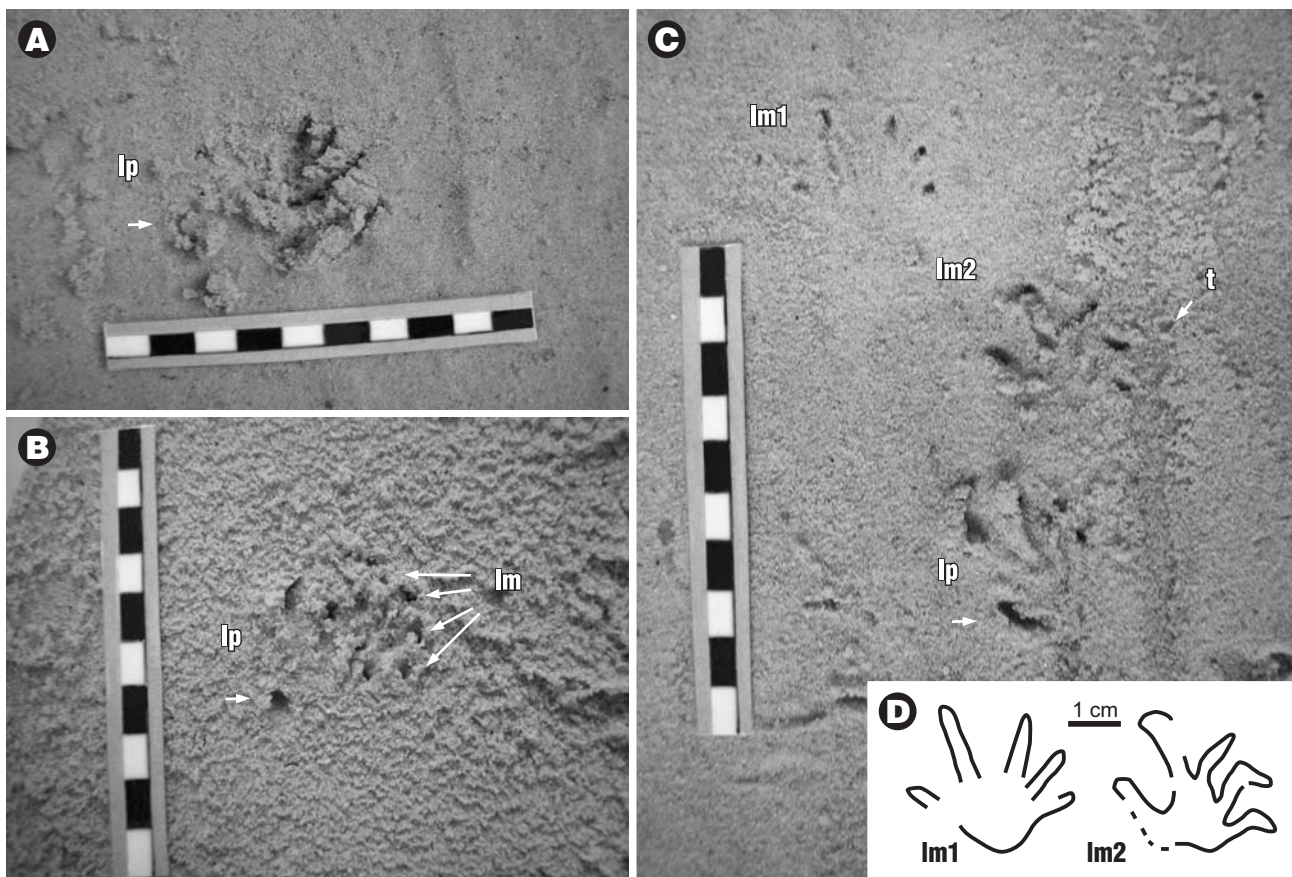
Zróżnicowanie morfologii tropów, wynikające ze zmienności typu podłoża, jego różnej wilgotności i nachylenia, jest dobrze znane (np. Bromley, 1990; Brand, 1996; Diedrich, 2008). W przeciwieństwie do rezultatów wcześniejszych badań wspomnianych autorów uzyskana w tym eksperymencie zmienność tropów jest niezależna od frakcji i wilgotności osadu, nachylenia powierzchni, po której zwierzę się przemieszczało, różnic anatomicznych czy różnych typów lokomocji, gdyż te czynniki były stałe. Modyfikacja któregokolwiek z wymienionych parametrów przyczyniłaby się zapewne do zwiększenia zakresu zmienności (por. np. Brand, 1996). Można więc stwierdzić, że zaobserwowany zakres zmienności tropów, choć znaczny, jest zapewne mniejszy niż ten, który wystąpiłby w naturalnych warunkach. Właściwości fizyczne naturalnego podłoża są zróżnicowane, a tropy stanowią zapis aktywności większej grupy zwierząt danego gatunku, w której dodatkowo mogą wystąpić anatomiczne różnice wewnątrzgatunkowe.

Obserwowana zmienność morfologiczna tropów może być wynikiem wielu czynników, np. niewielkich zmian prędkości w czasie poruszania się zwierzęcia, fazy biegu, giętkości palców agamy i ich długości. Rozstrzygnięcie tej



Ryc. 3. Morfotypy tropów *Pogona vitticeps* (A–G) oraz sposób zachowania się tropów w szlakach (H–I). A — lewy *pes* z zachowanymi śladami czterech palców; B — źle zachowany zestaw *pes-manus*, widać tylko ślady czubków palców; C — źle zachowany prawy *pes* (proporcje palców zachowane), widoczne tylko czubki palców oraz jeden ślad palca z *manus*; D — prawy *pes* (proporcje palców zachowane); E — lewy zestaw *pes-manus*, widać odmienne ustawienie *manus* względem *pes* niż w G; F — zestaw *pes-manus*, widać palec V w *pes* zachowany w nietypowej pozycji jako niewielki ślad za grupą I–IV, normalne położenie palca V ukazuje np. *pes* na ryc. G; G — lewy zestaw *pes-manus*, zachowane tylko czubki palców, *manus* ustawiony dośrodkowo; H (H1 — powiększony fragm. H) i I (I1 — powiększony fragm. I) — szlak tropów uzyskany podczas eksperymentu, widać grudki wilgotnego piasku oderwane w trakcie biegu zwierzęcia. Kierunek ruchu w każdym przypadku od dołu ku górze; skala A–I — 10 cm

Fig. 3. Morphotypes of *Pogona vitticeps* tracks (A–G) and mode of preservation of tracks in trackways. A — a left *pes* with preserved traces of four digits; B — a badly preserved set: *pes-manus*, only digit tips preserved; C — a badly preserved right *pes* (digit proportions preserved), only digit tips are seen and trace of one digit belonging to *manus*; D — right *pes* (digit proportions preserved); E — a left set: *pes-manus*, *manus* is located in respect to *pes* in other way than it is seen in G; F — a set: *pes-manus*, digit V in *pes* is abnormally located and can be seen as a small trace behind group I–IV, normally located digit V can be seen in *pes* from Fig. G; G — a left set: *pes-manus*, only digit tips preserved, *manus* rotated inward; H (H1 — magnified detail of H) and I (I1 — magnified detail of I) — an experimental trackway, parts of the sandy substrate pulled off from the surface during animal run. The movement direction in all cases is from the bottom to the top; A–I scale — 10 cm



Ryc. 4. Zmienność morfologiczna tropów *Pogona vitticeps*. **A** (lp), **B** (lp) i **C** (lp) — gradient, w którym zachowana długość palca V jest coraz większa (śląd palca V wskazują krótkie strzałki); **B** (lm) — *manus* z przeciwną w stosunku do kierunku ruchu zwierzęcia rotacją palców (długie strzałki wskazują ślady czubków palców); **C** (lm1 i lm2) — różne sposoby zachowania się tropów *manus*: lm1 — trop z prostymi placami, lm2 — trop zbliżony do *Palmichnus lacertoides* Ptaszyński i Niedźwiedzki, 2004 z piaskowca tumlińskiego (por. Ptaszyński & Niedźwiedzki, 2004: fig. 14A1, 16A2); **D** (lm1 i lm2) — kontury tropów z ryc. C; lm — lewy *manus*, lp — lewy *pes*, t — śląd ogona. Kierunek ruchu w każdym przypadku od dołu ku górze; skala A–C — 10 cm

Fig. 4. Morphological variability of *Pogona vitticeps* tracks. **A** (lp), **B** (lp) and **C** (lp) — gradient where preserved lengths of digit V increase (trace of digit V is indicated by short arrows); **B** (lm) — backward digit rotation in *manus* (digit tips are indicated by long arrows); **C** (lm1 and lm2) — different modes of *manus* track preservation: lm1 — straight digit traces, lm2 — a track comparable to *Palmichnus lacertoides* Ptaszyński & Niedźwiedzki, 2004, from the Tumlin Sandstone (cf. Ptaszyński & Niedźwiedzki, 2004: Figs. 14A1, 16A2); **D** (lm1 and lm2) — outlines of tracks from Fig. C; lm — left *manus*, lp — left *pes*, t — trace of the tail. The movement direction in all cases is from the bottom to the top; A–C scale — 10 cm

kwestii wymagałoby dodatkowych badań z użyciem kamery wideo wysokiej prędkości. Umożliwiłoby to dokładne prześledzenie kontaktu stopy z podłożem.

W opisywanym przez Ptaszyńskiego i Niedźwiedzkiego (2004) ichnozespolu z piaskowca tumlińskiego występują następujące ichnorodzaje należące do ichnorodziny Rhynchosauroidae: *Palmichnus* Schmidt, 1959; *Paradoxichnium* Müller, 1959; *Phalangichnus* Schmidt, 1959 i *Rhynchosauroides* Maidwell, 1911. Ichnorodzaje te można najprościej scharakteryzować następującymi cechami morfologicznymi (Ptaszyński & Niedźwiedzki, 2004):

1) różną względną długością palca V w *pes* (w kolejności rosnącej): *Phalangichnus* < *Palmichnus* ≤ *Rhynchosauroides* ≤ *Paradoxichnium*;

2) dużym kątem palcowym I–IV: *Palmichnus*;

3) palcami I–IV w *pes*, których czubki mogą się układać w jednej linii: *Phalangichnus*.

4) dużym kątem pomiędzy osiami *manus* i *pes* w zestawach *pes-manus*, z osią *manus* ustawioną dośrodkowo w stosunku do płaszczyzny strzałkowej (czyli płaszczyzny symetrii) twórcy: *Paradoxichnium*.

Z przeprowadzonego eksperymentu wynika, że w ziemnych warunkach środowiskowych pojedynczy osobnik *Pogona vitticeps* może wytworzyć:

1) tropy *pes* z różną długością palca V (lp na ryc. 4A–C);

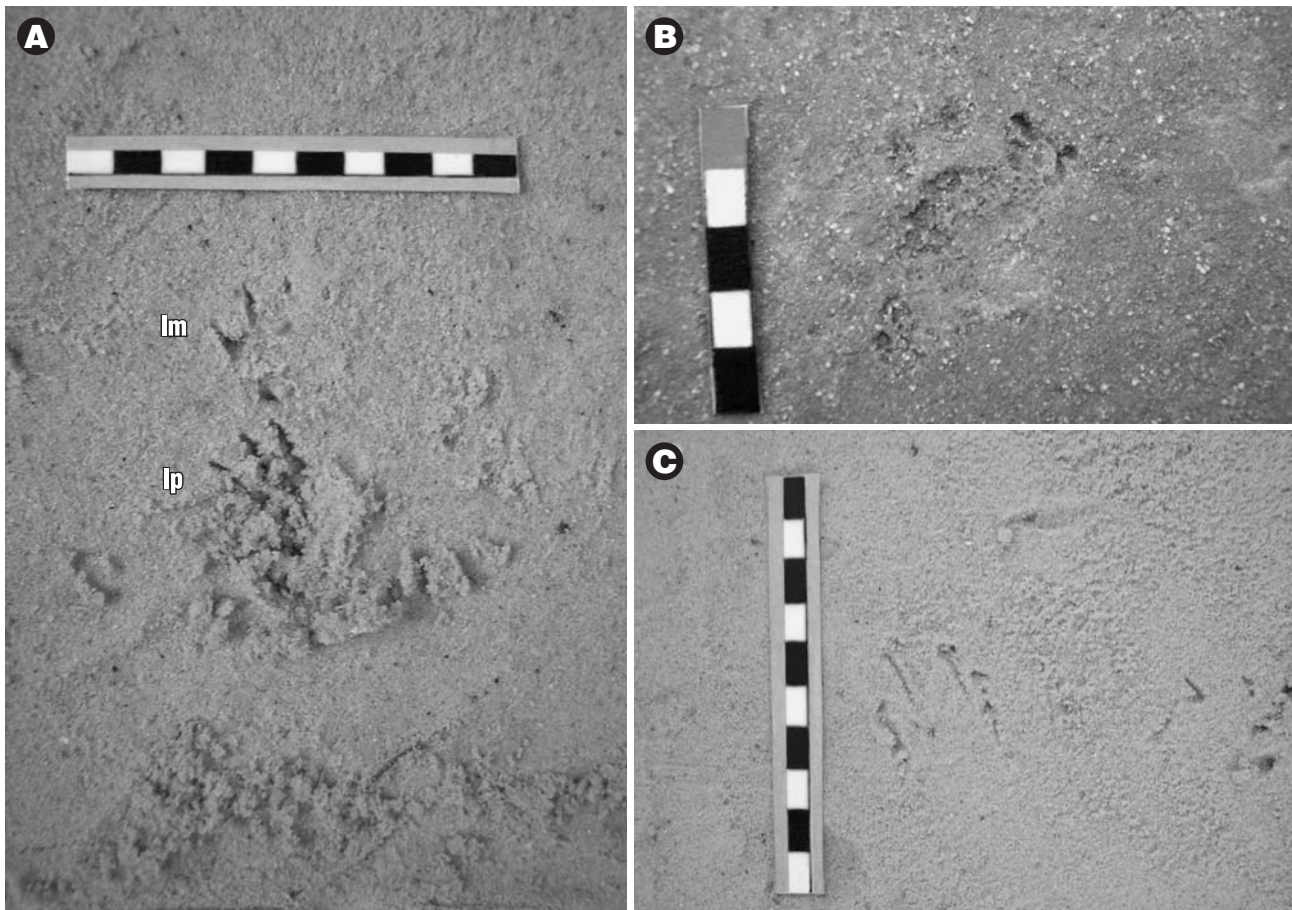
2) tropy *manus* ze śladami palców, których czubki odgięte są do tyłu w stosunku do kierunku ruchu zwierzęcia (np. lm na ryc. 4B), oraz trop o morfologii zbliżonej do *Palmichnus* (lm2 na ryc. 4C, D), czyli z dużym kątem palcowym;

3) tropy *pes* z czubkami palców ułożonymi w jednej linii (lp na ryc. 5A);

4) zestawy *pes-manus* z różnym ustawieniem osi *manus* w stosunku do osi *pes* (por. ryc. 3E, G), *manus* może być ustawiony dośrodkowo (ryc. 3G);

5) morfologię tropów nieodzwierciedlającą anatomii *pes* i *manus* zwierzęcia (lm i lp na ryc. 5A), ale porównywalną z niektórymi tropami z piaskowca tumlińskiego (por. lm na ryc. 5A z ryc. 5B).

Udokumentowana zmienność morfologiczna tropów agamy brodatej, np. *manus* typu *Palmichnus*, układ czubków palców w *pes* przypominający *Phalangichnus*, zmieniła długość palca V w tropach *pes* czy zmienne ustawienie osi *manus* (z dośrodkowym ustawieniem *manus*) względem osi *pes* w zestawach *pes-manus*, jest porównywalna jakościowo do różnorodności, jaka występuje wśród ichnotaksonów ichnorodziny Rhynchosauroidae w piaskowcu tumlińskim (por. Ptaszyński & Niedźwiedzki, 2004).



Ryc. 5. Tropy *Pogona vitticeps*, które nie odwzorowują anatomii łap zwierzęcia (A, C), i ich morfologiczny odpowiednik z piaskowca tumlińskiego (B). A (lp) — trop *pes* z czubkami palców zachowanymi w jednej linii, prostopadłej względem osi *pes*; (lm) — trop *manus*, ślady końcówek palców nie odwzorowują proporcji palców *Pogona vitticeps*, u której ich długości wzrastają od I do IV — ślady palców wewnętrznych są nieco wysunięte, powoduje to przesunięcie głównej osi do wewnątrz tropu; B — trop zachowany na stropie piaskowca z odsłonięcia na wzgórzu Tumlin-Gród (Tetrapoda indet.), ogólny układ palców przypomina ten z ryc. A (lm); C — proste zadrapania, podobnie jak w A (lm) i tutaj ślady wewnętrznych palców są wysunięte w stosunku do śladów położonych zewnętrznie; lm — lewy *manus*, lp — lewy *pes*. Kierunek ruchu w każdym przypadku od dołu ku górze; skala A, C — 10 cm, B — 5 cm

Fig. 5. *Pogona vitticeps* tracks which do not mirror the shape of the animal *manus* and *pes* (A, C), and their morphological counterpart from the Tumlin Sandstone (B). A (lp) — a *pes* track with digit tips preserved in one line, perpendicular to the axis of the *pes*; (lm) — a *manus* track in which digit tips do not show the digit proportions seen in *Pogona vitticeps* where digits increase from I to IV — traces of medial digits are shifted forward and thus the axis of the track is shifted inside of the track; B — a track preserved on the upper bedding surface of the sandstone from the Tumlin-Gród quarry (Tetrapoda indet.), the overall arrangement of the digits is similar to what can be seen in A (lm); C — simple scratches, similarly as in A (lm), traces of medial digits are placed forwardly then the lateral ones; lm — left *manus*, lp — left *pes*. The movement direction in all cases is from the bottom to the top; scale: A, C — 10 cm, B — 5 cm

Dyskusja

Bardzo rzadko zdarza się, aby tropy i szczątki ich twórców znajdowały się w tych samych osadach, co umożliwia łatwe powiązanie tropu z twórcą (zob. np. Voigt i in., 2007). Najczęściej zwierzęta, które zostawiły ślady, są nieznanie i ich poprawna identyfikacja pozostaje kwestią interpretacji. Tak jest również w wypadku tropów lacertoidów z piaskowca tumlińskiego. Musimy jednak powiązać twórcę z tropem, jeśli chcemy wykorzystywać ślady w różnego typu analizach ewolucyjnych, stratygraficznych czy paleoekologicznych. W próbach powiązania tropu z jego twórcą stosuje się często podejście eksperymentalne (zob. Schult & Farlow, 1992 i prace tam cytowane).

W zapisie kopalnym ichnorodzaje generalnie odpowiadają wyższym jednostkom systematycznym niż taksony oparte na skamieniałościach właściwych, np. ichnorodzaje może odpowiadać rodzinie biologicznej (Lucas, 1998, 2007). Farlow i Pianka (2000) wykazali, że tropy pozostawione przez różne gatunki współczesnych waranów w Australii

byłyby w zapisie kopalnym nieodróżnialne. Potwierdzili tym samym znany fakt (np. Lucas, 1998), że za danym ichnotaksonem kryje się z reguły większa bioróżnorodność (np. kilka gatunków). Innymi słowy, zwierzęta o podobnej anatomii *pes* i *manus* są nieodróżnialne ichnotaksonomicznie. Dlatego też zastosowanie ichnotaksonów w analizach ewolucyjnych i stratygraficznych jest ograniczone ich małą rozdzielczością w rejestracji zmian biologicznych — łatwo zauważyć w zapisie kopalnym wystąpienie tropów nowej rodziny biologicznej, ale drobniejsze zmiany, np. pojawienie się gatunku, w zapisie ichnologicznym nie są rejestrowane (zob. Lucas, 2007).

Poczynione obserwacje skłaniają autorów do wzięcia pod uwagę dwóch możliwości:

1) Różne ichnorodzaje z piaskowca tumlińskiego reprezentują taksony biologiczne wyższego rzędu, tj. odmienne na tyle, że różnice anatomiczne pomiędzy nimi są czytelne w zapisie ichnologicznym.

2) Każdy ichnorodzaj lacertoidalny z piaskowca tumlińskiego może reprezentować kilka gatunków biologicznych.

W konsekwencji należałoby uznać, że zespół tropów z piaskowca tumlińskiego jest pozostałością zróżnicowanej taksonomicznej fauny zwierząt lacertoidalnych. Wyniki przeprowadzonego eksperymentu sugerują jednak, że różnice morfologiczne obserwowane w tropach z piaskowca tumlińskiego (zob. Ptaszyński & Niedźwiedzki, 2004) nie muszą świadczyć o różnicach anatomicznych twórców. Dodatkowo pierwsza możliwość jest sprzeczna z wcześniejszą sugestią Ptaszyńskiego i Niedźwiedzkiego (2004) o bliskości taksonomicznej twórców tropów ichnorodziny Rhynchosauroidae. Druga możliwość wydaje się być nieweryfikowalna ze względu na małą rozdzielczość zmian biologicznych, które możemy obserwować w zapisie ichnologicznym (por. Farlow & Pianka, 2000).

Osobną kwestią jest kompletność uzyskanych morfotypów. Anatomia *pes* i *manus* zwierzęcia eksperymentalnego jest znana i dlatego łatwo pokazać, które z morfotypów tropów są kompletne, a które nie. W wypadku materiału kopalnego sprawa jest znacznie trudniejsza, ponieważ tak naprawdę nie wiemy, do jakiej anatomii *pes* i *manus* mamy porównywać dane tropy, twórca przecież nie jest znany. W konsekwencji określenie „kompletny” czy „niekompletny” pozostaje w pewnej mierze w gestii badacza, który dany morfotyp uznaje za kompletny i zalicza do jakiegoś ichnorodzaju lub też uznaje go za niekompletny, źle zachowany okaz należący do innego ichnorodzaju. Podobnie jest z tropami lacertoidalnymi z piaskowca tumlińskiego, które np. Lucas (2007) zalicza do jednego ichnorodzaju *Rhynchosauroides*. Są to jednak kwestie ichnotaksonomiczne wykraczające poza ramy tego opracowania.

W eksperymencie nie analizowano zmienności szlaków tropów, ponieważ parametry te u kręgowców mogą być ściśle związane z zachowaniem i odzwierciedlać aktualny typ lokomocji. Do takich parametrów, które u kręgowców mogą być związane ze sposobem poruszania się, należą: nachylenie osi *pes* i *manus*, długość kroku podwójnego czy kąt krokowy (zob. Day i in., 2002). Skrajnym przykładem wpływu zachowania na sposób lokomocji, a tym samym na wzór tropów, może być występujący u niektórych form lacertoidalnych sposób lokomocji dwunożnej (zob. Russell & Bels, 2001 i prace tam cytowane), który zaowocowałyby szlakiem złożonym tylko z tropów *pes*.

Analiza i porównanie parametrów szlaków tropów wymaga innego zaprojektowania eksperymentu, w którym należałoby się skupić na zarejestrowaniu maksymalnej liczby typów lokomocji. Pozwoliłoby to określić zakres zmienności omawianych parametrów, związany z całym zbiorem zachowań lokomotorycznych. Badania takie są jednak trudne do przeprowadzenia z powodów technicznych — zwierzęta nie są łatwymi współpracownikami.

Podsumowanie

Jak pokazują wyniki eksperymentu, pomiędzy tropami pojedynczego osobnika (tu *Pogona vitticeps*) występują istotne różnice morfologiczne, mimo że tropy powstały w osadzie o niezmiennych parametrach sedymentologicznych i fizycznych. Przedstawione wyniki poprzez analogię jakościową sugerują, że morfologiczne różnice między lacertoidalnymi ichnotaksonami z piaskowca tumlińskiego mogą nie odzwierciedlać różnic anatomicznych twórców. Istnieje zatem możliwość, że różne ichnorodzaje z piaskowca tumlińskiego były wytworzone przez jeden gatunek biologiczny, czyli że bioróżnorodność tamtejszego zespołu kręgowców była mniejsza, niż wynikałoby to z różnorodności ichnocoenozy. Na obecnym etapie badań należy stwierdzić,

że ichnotaksony należące do ichnorodziny Rhynchosauroidae mogą mieć ograniczone zastosowanie jako odpowiednik różniących się anatomicznie zwierząt. Zagadnienie to wymaga jednak dalszych szczegółowych badań.

Autorzy pragną podziękować Arturowi Tol za pomoc w przeprowadzeniu eksperymentu i udostępnienie zwierzęcia (jaszczurka o imieniu Kermit). Za krytyczne i konstruktywne uwagi dziękują również: doc. dr. hab. Marcinowi Machalskiemu z Instytutu Paleobiologii Polskiej Akademii Nauk w Warszawie, dr. Johnowi Jagtowi z Natuurhistorisch Museum Maastricht oraz Tadeuszowi Ptaszyńskiemu — wieloletniemu badaczowi tropów kręgowców triasowych z Gór Świętokrzyskich. Wyrażają również wdzięczność dr. Robertowi Niedźwiedzkiemu z Uniwersytetu Wrocławskiego za wiele cennych uwag i sugestii, które wpłynęły na ostateczny kształt tej pracy.

Część z wykorzystanych tu materiałów jest elementem pracy magisterskiej jednego z autorów (G.S.), napisanej w Katedrze Paleontologii i Biostratygrafii na Uniwersytecie Śląskim (WNoZ) w Sosnowcu pod kierunkiem doc. dr. hab. Grzegorza Pieńkowskiego z Państwowego Instytutu Geologicznego w Warszawie.

Literatura

- BRAND L.R. 1996 — Variations in salamander trackways resulting from substrate differences. *J. Paleont.*, 70: 1004–1010.
- BROMLEY R.G. 1990 — Trace fossils. *Biology and taphonomy*. Unwin Hyman, London.
- DAY J.J., NORMAN D.B., UPCHURCH P. & POWELL H.P. 2002 — Dinosaur locomotion from a new trackway. *Nature*, 415: 494–495.
- DEMATHIEU G. & DEMATHIEU P. 2004 — Chirotheria and other ichnotaxa of the European Triassic. *Ichnos*, 11: 79–88.
- DIEDRICH C. 2008 — Millions of reptile tracks — Early to Middle Triassic carbonate tidal flat migration bridges of Central Europe — reptile immigration into the Germanic Basin. *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.*, 259: 410–423.
- FARLOW J.O. & PIANKA E.R. 2000 — Body form and trackway pattern in Australian desert monitors (Squamata: Varanidae): comparing zoological and ichnological diversity. *Palaio*, 15: 235–247.
- GRADZIŃSKI R. & UCHMAN A. 1994 — Trace fossils from interdune deposits — an example from the Lower Triassic aeolian Tumlin Sandstone, central Poland. *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.*, 108: 121–138.
- GRADZIŃSKI R., GAŁOŁ J. & ŚLĄCZKA A. 1979 — The Tumlin Sandstone (Holy Cross Mts, Central Poland): Lower Triassic deposits of aeolian dunes and interdune areas. *Acta Geol. Pol.*, 29: 151–175.
- HASIOTIS S.T. 2002 — Continental trace fossils. *SEPM Short Course Notes*, 51.
- HASIOTIS S.T. & BOWN T.M. 1992 — Invertebrate trace fossils: the backbone of continental ichnology. [In:] Maples C.G. & West R.R. (eds.) *Trace fossils. Paleontological Society Short Courses in Paleontology*, 5. University of Tennessee, Knoxville: 64–104.
- KULETA M., PTASZYŃSKI T., NIEDŹWIEDZKI G., NAWROCKI J. & BECKER A. 2007 — Stops IV.2 and IV.3. Tumlin-Gród quarry and Sosnowica quarry. [In:] Szulc J. & Becker A. (eds.) *Pan European Correlation of the Epicontinental Triassic 4th Meeting. International Workshop on the the Triassic of Southern Poland, September 3–8, 2007. Fieldtrip Guide: 67–69.*
- LUCAS S.G. 1998 — Permian tetrapod biochronology. *Permophiles*, 32: 17–23.
- LUCAS S.G. 2007 — Tetrapod footprint biostratigraphy and biochronology. *Ichnos*, 14: 5–38.
- PTASZYŃSKI T. & NIEDŹWIEDZKI G. 2004 — Late Permian vertebrate tracks from the Tumlin Sandstone, Holy Cross Mountains, Poland. *Acta Palaeont. Pol.*, 49: 289–320.
- RUSSELL A.P. & BELS V. 2001 — Biomechanics and kinematics of limb-based locomotion in lizards: review, synthesis and prospectus. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*, 131: 89–112.
- SADŁOK G. 2007 — Ichnocoenozy z osadów wydymowych i między-wydymowych piaskowców tumlińskich, Góry Świętokrzyskie. *Arch. Wydziału Nauk o Ziemi UŚ, Sosnowiec*.
- SCHULT M.F. & FARLOW J.O. 1992 — Vertebrate trace fossils. [In:] Maples C.G. & West R.R. (eds.) *Trace fossils. Paleontological Society Short Courses in Paleontology*, 5. University of Tennessee, Knoxville: 34–63.
- VOIGT S., BERMAN D.S. & HENRICI A.C. 2007 — First well-established track-trackmaker association of Paleozoic tetrapods based on *Ichniotherium* trackways and diactid skeletons from the Lower Permian of Germany. *J. Vertebrate Paleont.*, 27: 553–570.

Praca wpłynęła do redakcji 16.06.2008 r.
Po recenzji akceptowano do druku 9.10.2008 r.