

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <http://www.researchgate.net/publication/259532896>

Krasiejów – palaeontological inspirations

BOOK · DECEMBER 2012

READS

278

7 AUTHORS, INCLUDING:



[Adam Bodzioch](#)

Opole University

28 PUBLICATIONS 72 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



[Monika Kowal-Linka](#)

Adam Mickiewicz University

21 PUBLICATIONS 64 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



[Robert Niedźwiedzki](#)

University of Wroclaw

15 PUBLICATIONS 57 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



**STOWARZYSZENIE „DINOPARK”
ZAKŁAD PALEOBIOLOGII
KATEDRY BIOSYSTEMATYKI UNIWERSYTETU OPOLSKIEGO**

Krasiejów – inspiracje paleontologiczne

**Monografia na podstawie konferencji naukowej:
Stowarzyszenie "DINOPARK" podsumowanie
działalności naukowo-edukacyjnej w latach 2003-2012**



„DINOPARK” SOCIETY
LABORATORY OF PALAEOBIOLOGY
DEPARTMENT OF BIOSYSTEMATICS, UNIVERSITY OF OPOLE

**Krasiejów –
palaeontological inspiration**

**Monograph resulting from the scientific conference:
"DINOPARK" Society – summarising
science-educational activities between 2003 and 2012**

Komitet redakcyjny:

dr hab. Elena Jagt-Yazykova, prof. UO; dr John W.M. Jagt;
dr hab. Adam Bodzioch, prof. UO; dr Dorota Konietzko-Meier

Recenzent: Profesor Grzegorz Racki

Editorial board:

Dr Elena Jagt-Yazykova, prof UO; Dr John W.M. Jagt;
Dr Adam Bodzioch, prof. UO; Dr Dorota Konietzko-Meier

Reviewer: Professor Grzegorz Racki

Jagt-Yazykova, E., Jagt, J.W.M., Bodzioch, A. & Konietzko-Meier, D. (red.), 2012. *Krasiejów – inspiracje paleontologiczne*, 96 s. ZPW „Plik“, Bytom.

Jagt-Yazykova, E., Jagt, J.W.M., Bodzioch, A. & Konietzko-Meier, D. (eds), 2012. *Krasiejów – palaeontological inspiration*, 96 pp. ZPW „Plik“, Bytom.

Zdjęcia na okładce: w tle czaszka i fragment żuchwy *Cyclotosaurus intermedius* (autor: Anthonie Hellemond); pierwszy plan: mikrofotografia i szkic szwu czaszkowego metopozaura (autor: Kamil Gruntmejer)

Cover pictures: in the background, a skull and lower jaw of *Cyclotosaurus intermedius* (photograph: Anthonie Hellemond); superimposed: microphotograph and interpretative drawing of skull suture in *Metoposaurus* (photograph/drawing: Kamil Gruntmejer)

ISBN 978-83-916841-8-4

**Zakład Poligraficzno-Wydawniczy „Plik”
Bytom, 2012**

Spis treści. Contents

Strona. Page

Od redakcji. From the Editorial board.....	2
Tomasz Kostuś. Stowarzyszenie „Dinopark” 2003-2012. Society ”Dinopark” 2003-2012	3
Robert Niedźwiedzki. Od żelaza do silezaura. Historia górnictwa i odkrycia kręgów triasowych w Krasiejowie. From iron to <i>Silesaurus</i> . The discovery of a Triassic tetrapod graveyard and the history of mining at Krasiejów.....	6
Adam Bodzioch. Rozwój i aktualny stan badań nagromadzeń kości z Krasiejowa. Genesis and current state of knowledge of bone accumulations at Krasiejów	28
Kamil Gruntmejer. Morphology and function of cranial sutures of the Triassic amphibian <i>Metoposaurus diagnosticus</i> (Temnospondyli) from southwest Poland. Morfologia i funkcja szwów czaszkowych późnotriasańskiego płaza <i>Metoposaurus diagnosticus</i> (Temnospondyli) z południowo-zachodniej Polski	36
Mateusz Antczak. Jaw osteology and palaeoecology of an aetosaur from the ‘Trias’ site at Krasiejów, southwest Poland. Budowa osteologiczna żuchwy aetozaura ze stanowiska dokumentacyjnego “Trias” w Krasiejowie, Polska południowo-zachodnia.....	57
Monika Kowal-Linka, Adam Bodzioch. New finds of vertebrate remains from the Röt (Lower Triassic, Olenekian) in the vicinity of Gogolin (Opole Silesia, southern Poland). Nowe znaleziska szczątków kręgów z retu (dolny trias, olenek) z okolicy Gogolina (Śląsk Opolski, S Polska).....	70
John W.M. Jagt, Eric W.A. Mulder, Anne S. Schulp. The Maastrichtian type area in the southeast Netherlands and northeast Belgium – a latest Cretaceous ‘mosasaur park’. Typowy obszar mastrychtu w rejonie południowo-wschodnich Niderlandów i północno-wschodniej Belgii – ostatni kredowy “park mozozaurów”.....	81

Od Redakcji

Województwo opolskie jest jednym z najbogatszych w paleontologiczne skarby województw Polski. Nagromadzenie skamieniałości późnotriasowych kręgów w Krasiejowie, szczątki kręgów z dolnego triasu w Gogolinie, morskie bezkręgowce triasu środkowego, jurajskie skamieniałości z Faustianki, kredowe z Opola, czy szczątki plejstoceńskiej megafauny, to tylko część z nich, którą można wymienić na samym początku. Do tej pory nie wiadomo, ile jeszcze niespodzianek zawiera w sobie opolska ziemia, czego dowodem jest między innymi niniejsza praca. Zakład Paleobiologii Uniwersytetu Opolskiego razem ze Stowarzyszeniem Dinopark, przy wsparciu Stowarzyszenia Delta i Urzędu Marszałkowskiego Województwa Opolskiego, zorganizował konferencję dla uhonorowania blisko dziesięciolecia współpracy w zakresie rozwoju badań paleontologicznych na Opolszczyźnie. Zostały na niej przedstawione nie tylko najnowsze osiągnięcia badań na unikatowym materiale ze stanowiska w Krasiejowie, ale również innych, wynikających w znacznej mierze z poszukiwań zainspirowanych tym właśnie stanowiskiem i związanych z wielkim potencjałem paleontologicznym województwa opolskiego. Monografia zawiera tylko część materiałów zaprezentowanych na konferencji. Trzy pierwsze rozdziały są napisane w języku polskim, ponieważ dotyczą historii Stowarzyszenia Dinopark, odkrycia warstw kostnych w Krasiejowie oraz rozwoju badań naukowych, i są przeznaczone dla szerokiego kręgu odbiorców. Pozostałe rozdziały, napisane po angielsku, prezentują wyniki bieżących badań i są skierowane do międzynarodowej społeczności naukowej.

From the Editorial board

The province of Opole ranks amongst those regions in Poland that are richest in palaeontological treasures. Late Triassic bone accumulations at Krasiejów, early Triassic vertebrate fossils from Gogolin, mid-Triassic marine invertebrates from the wider Opole area, Jurassic fossils from Faustianka, Cretaceous fossils from the Odra quarry in Opole or Pleistocene megafaunal remains spring to mind here. To date, we have no idea how many more surprises the earth around Opole has to offer. The Laboratory of Palaeobiology of the University of Opole, together with the “Dinopark” Society supported by “Delta” Society and the Opole City Administration, organised a conference in celebration of nearly ten years of collaboration in developing palaeontological research in the Opole region. There not only the latest research of the unique material from Krasiejów were demonstrated, but also other projects were presented as a result of studies inspired by this locality and linked to the great palaeontological potential of the province of Opole. The present monograph contains only a selection of the conference presentations. The first three chapters are in Polish, because they relate to the history of the “Dinopark” Society, the discovery of the Krasiejów bone beds and the development of scientific research there, and are intended for the general public in Poland. The remaining chapters, all in English, focus on results of current studies and are addressed to the international scientific community.

Stowarzyszenie „Dinopark” 2003-2012

Society „Dinopark” 2003-2012

Tomasz Kostuś

*Przewodniczący Stowarzyszenia „DINOPARK”
Chairman of „Dinopark” Society*

Z inicjatywy władz województwa opolskiego, gminy Ozimek oraz gminy Kolonowskie, utworzono w 2003 roku Stowarzyszenie „DINOPARK”. W składzie komitetu założycielskiego znaleźli się: Ryszard Galla, ówczesny wicemarszałek województwa opolskiego, zastępca burmistrza Ozimka Marek Korniak oraz burmistrz gminy Kolonowskie Józef Kotyś. W tym okresie, jednym z głównych zadań Stowarzyszenia było doprowadzenie do zagospodarowania i przeznaczenia do użytkowania terenu wykopalisk paleontologicznych z uwzględnieniem funkcji naukowo-badawczej, rekreacyjnej i muzealno-wystawienniczej, oraz rozwój infrastruktury technicznej. Ze względu na wielkość i rangę odkrycia, w celu zabezpieczenia kości triasowych zwierząt lądowych, w 2004 roku podjęto się budowy pawilonu paleontologicznego w Krasiejowie.

Pomimo wielu przeszkód i trudności przy budowie pawilonu w tak trudnym terenie, w sierpniu 2006 roku zakończono budowę i udostępniono pawilon dla zwiedzających. Ze względu na ponadlokalny charakter tego przedsięwzięcia oraz wielopłaszczyznowy zakres działań Stowarzyszenia, dużym znaczeniem dla rozwoju i promocji było w tym czasie nawiązywanie nowych kontaktów krajowych i zagranicznych. Miejsce odkryć paleontologicznych coraz częściej odwiedzali naukowcy, którzy od 2000 roku podjęli na terenie krasiejowskiej niecki systematyczne prace wykopaliskowe. Pionierem odkryć stał się prof. Jerzy Dzik z Polskiej Akademii Nauk z Warszawy, który w 1993 roku dokonał pierwszego odkrycia w Krasiejowie. Od roku 2002, nadzór merytoryczny nad stanowiskiem przejęli pracownicy Katedry Biosystematyki Uniwersytetu Opolskiego z prof. Adamem Bodziochem na czele.

W latach 2006-2007, z inicjatywy zarządu Stowarzyszenia „DINOPARK” i gminy Ozimek, uzyskano dofinansowanie do projektu budowy szlaku pieszego oraz ścieżki dydaktycznej na terenie wykopalisk. Stowarzyszenie „DINOPARK” rozpoczęło w pawilonie paleontologicznym działalność gospodarczą i powołało biuro Stowarzyszenia z siedzibą w Urzędzie Gminy Ozimek. Zatrudniono także kadrę dydaktyczną do obsługi pawilonu. Pawilon, jako główna atrakcja Krasiejowa, był udostępniony dla zwiedzających przez siedem

dni w tygodniu. Stowarzyszenie zainicjowało także przygotowanie i uruchomienie strony internetowej oraz oznakowanie dróg dojazdowych i miejsc parkingowych.

Od 2008 roku, głównym zadaniem Stowarzyszenia było przygotowanie terenów wykopalisk w Krasiejowie do wydzierżawienia potencjalnym zewnętrznym inwestorom. W celu zintensyfikowania działań, mających na celu stworzenie w Krasiejowie miejsca realizacji zamierzeń naukowych, wystawienniczych, edukacyjnych i promocyjnych regionu, postanowiono powierzyć zagospodarowanie terenu podmiotowi zewnętrznemu.

Stowarzyszenie Delta, właściciel parków jurajskich w Bałtowie i Solcu Kujawskim, wygrało przetarg na zagospodarowanie terenu wokół pawilonu paleontologicznego. Zrealizowana przez Deltę inwestycja doprowadziła do powstania największego w Polsce JuraParku .

Kolejnym ważnym dokumentem, wyznaczającym funkcjonowanie Stowarzyszenia „DINOPARK”, była strategia działania na lata 2009-2014. Zasadnicze cele dotyczyły obszarów promocji, dydaktyki i nauki. Głównym celem w sferze promocji była chęć dalszej dobrej współpracy z samorządem gminy Ozimek oraz samorządem województwa opolskiego. Stowarzyszenie ”DINOPARK” postanowiło również współpracować z gminą Opole oraz Opolskim Ogrodem Zoologicznym w zakresie działań promocyjnych. Współpraca dotyczyła współpracy organizacji imprez kulturalnych, możliwości umieszczania na terenie objętym działalnością partnera banerów, dystrybuowania materiałów promocyjnych oraz ekspozycji gabloty prezentującej sylwetkę pradinozaura *Silesaurus opolensis*.

Szczególną uwagę objęto szereg działań edukacyjnych skierowanych do dzieci i młodzieży szkolnej oraz do studentów. Obejmowały one m.in. organizowanie warsztatów paleontologicznych i plenerów plastycznych na terenie wykopalisk w Krasiejowie, objętych patronatem Uniwersytetu Opolskiego.

W dziedzinie nauki, główne zadania dotyczyły: zabezpieczenia ekspozycji, prac badawczych w pawilonie, prac w obszarze chronionym, organizacji obozów naukowo-badawczych oraz organizacji konferencji naukowych. Dzięki współpracy z Uniwersytetem Opolskim, kościanońskie pokłady w Krasiejowie otrzymały najwyższy stopień ochrony. W związku z faktem, iż zrealizowane zostało główne zadanie, jakie postawiło sobie Stowarzyszenie Dinopark, samorząd województwa, gminy Ozimek i Kolonowskie podjęły decyzję o rozwiązaniu Stowarzyszenia oraz zdecydowały, iż pawilon paleontologiczny oraz domek letniskowy zostaną przekazane Uniwersytetowi Opolskiemu. W odpowiedzi na tę propozycję, 26 stycznia 2011 r. Senat Uniwersytetu Opolskiego podjął uchwałę w sprawie nieodpłatnego nabycia pawilonu paleontologicznego, służącego rozwojowi terenowej stacji paleontologicznej. Od tego momentu, zespół ds. rozwiązania Stowarzyszenia „DINOPARK”, w którego skład wchodzili przedstawiciele wszystkich trzech samorządów oraz przedstawiciel

Uniwersytetu Opolskiego, prowadził działania, w efekcie których podpisano akt notarialny przekazujący nieodpłatnie pawilon paleontologiczny na rzecz Uniwersytetu Opolskiego.

Summary

In 2003, the province of Opole and the municipalities of Kolonowskie and Ozimek, took the initiative to found the "Dinopark" Society. In those years, one of the principal tasks of the society was to determine land use and to earmark areas for palaeontological excavations, inclusive of research, recreation and museum and exhibition space, as well as the development of technical infrastructure. In 2004, the construction of the palaeontological pavilion was started on the quarry grounds near the village of Krasiejów. In August 2006, the building was ready to be opened to the public. Since 2000, scientific (palaeontological) excavations have been carried out here by a range of scientific and educational organisations. Professor J. Dzik of the Institute of Palaeobiology (Polish Academy of Sciences) played the pioneer role in these investigations. From 2002 onwards, excavation work has been provided by the Laboratory of Palaeobiology at the Department of Biosystematics of the University of Opole, headed by Professor A. Bodzioch. In 2006-2007, the "Dinopark" Society initiated business activities at in the palaeontological pavilion which – being the main attraction at Krasiejów – is open to the public seven days a week. The society also commenced design of a website and had driveways and parking places built.

Delta Society, the owner of Jurassic parks at Bałtów and Solec Kujawski, won the tender for development of the area surrounding the palaeontological pavilion. Their investments led to the realisation and creation of the largest JuraPark in Poland. "Dinopark" Society also decided to co-operate with both the municipality of Opole and Opole Zoological Garden in promotional activities. This co-operation concerns jointly organised cultural events, opportunities to place banners of partners' activities, distribution of promotional materials, and an exhibition showcase presenting a reconstruction of the pre-dinosaur *Silesaurus opolensis*.

Thanks to the co-operation with the University of Opole, the unique bone beds have been receiving the highest level of protection. On January 26, 2011, the Senate of the University of Opole passed a resolution to acquire the palaeontological pavilion on a free-of-charge basis, to serve the development of a palaeontological field station.

Od żelaza do silezaura. Historia górnictwa i odkrycia kręgowców triasowych w Krasiejowie

From iron to *Silesaurus*. The discovery of a Triassic tetrapod graveyard and the history of mining at Krasiejów

Robert Niedźwiedzki

Instytut Nauk Geologicznych, Uniwersytet Wrocławski, pl. M. Borna 9, 50-204 Wrocław; e-mail:
rnied@ing.uni.wroc.pl

Abstrakt

Dolina Małej Panwi ma bogate tradycje górnictwa odkrywkowego, zaczynające się w okresie rzymskim wydobyciem rud darniowych. Eksploatowano je także w średniowieczu oraz szczególnie intensywnie w Renesansie i w XVIII w. Ilowiec górnotriasowy w Krasiejowie pozyskiwano od pierwszej dekady XX w., początkowo do produkcji cegły, a od 1974 do 2002 jako surowiec niski dla cementowni w Strzelcach Op. Trias rejonu Krasiejowa wykartała Roemer już w 1870 r., ale warstwy kościonośne odsłoniły się tutaj dopiero w trakcie eksploatacji na przełomie lat 70/80. XX w. Odkrycie skamieniałości kręgowców, które zainicjowało opracowanie krasiejowskiej fauny i flory kopalnej przez zespół prof. Dzika, nastąpiło w 1993 r. Dotychczasowym efektem tych badań jest ustanowienie 14 nowych taksonów, publikacja 29 artykułów naukowych, w tym 22 w czasopismach światowych oraz 19 rozpraw doktorskich i magisterskich. Ranga odkrycia doprowadziła także do wielkiej promocji wioski i całego regionu oraz przyciągnęła znaczny kapitał, dzięki któremu przekształcono teren wyrobiska górniczego w nowoczesny obiekt edukacyjno-rozrywkowy, odwiedzany corocznie przez kilkaset tysięcy turystów.

Wstęp

Późny trias to epoka fundamentalnych przemian świata kręgowców lądowych. Dominujące dotąd gady ssakokształtne (synapsydy) stopniowo podupadają, a ich miejsce przejmują, ulegające bujnej radiacji, inne taksony gadów, głównie archozaury. Powstało wtedy wiele

linii ewolucyjnych, w tym dinozaury, które wkrótce obejmą panowanie na lądach na prawie 150 mln lat. Poznanie gatunków z pierwszych etapów rozwoju tych linii jest kluczowe dla odtworzenia ich filogenezy. Jednocześnie schyłek triasu to ostatnia faza prosperity labiryntodontów, najważniejszej grupy pierwotnych płazów młpszego paleozoiku i początków ery mezozoicznej. Dlatego też każde bogate stanowisko paleontologiczne dokumentujące ów odcinek czasu jest cenne naukowo. W przypadku Krasiejowa (Fig. 1 pkt. K.) znaczenie to potęguje fakt, iż zespół skamieniałości jest tam zróżnicowany taksonomicznie i zawiera szkielety sporej liczby osobników z poszczególnych gatunków, w dodatku o znacznej kompletności. Pozwala to na bardziej wiarygodne i dokładne rekonstrukcje zwierząt niż w przypadku znalezisk pojedynczych kości szkieletu, a takie zazwyczaj znajduje się w odkrywkach.

Odkrycie jednego z najciekawszych punktów na paleontologicznej mapie świata triasu nie byłoby możliwe bez odsłonięcia pokładów kostnych przez górniczą eksploatację ilowców w Krasiejowie. Przemysł cementowy wsparł także finansowo późniejsze wykopaliska. Z tych powodów zdecydowałem się przedstawić nie tylko dzieje znalezienia tego eldorado skamieniałości i jego znaczenie dla nauki i promocji Krasiejowa, ale też omówić wielowiekowe, a dziś zapomniane, tradycje wydobywcze całego regionu.

Górnictwo w rejonie Krasiejowa

Początki pozyskiwania surowców mineralnych na tym terenie związane są z wydobyciem rud żelaza, tzw. darniowych. Występowały one obficie w czwartorzędowych osadach podmokłych odcinków dolin Małej Panwi i jej dopływów. Współczesne kraje rozwinięte nie eksploatują rud darniowych ze względu na zbyt niską zawartość żelaza (poniżej 50%, zwykle ok. 30% Fe), znaczną ilość szkodliwych domieszek (siarka i fosfor) i za małe, jak na dzisiejsze zapotrzebowanie, złożo zalegające w cienkich soczewach (miąższości zazwyczaj poniżej 0,5 m i powierzchni do paruset m²), rozzielonych osadami płonnymi (dane z: Ratajczak & Rzepa 2011). Jednak przed epoką industrialną taka wielkość ciał rudnych odpowiadała ówczesnym mocom produkcyjnym pieców hutniczych, zwłaszcza że rudy te są samoodnawialne – przy zachowaniu flory glebowej i stosunków wodnych wyeksploatowany pokład odtwarza się po kilku – kilkunastu latach. Rudy te ceniono wówczas ze względu na łatwość wydobycia (leżą na głębokości parędziesięciu centymetrów), mało pracochlonną preparację przed wsadem i niską temperaturę topnienia, co było istotne, gdyż w dymarkach trudno osiągnąć temperaturę konieczną do wydajnego wytopu rud wysokogatunkowych. Tak

o górnośląskich rudach darniowych (błotnych) pisał doświadczony hutnik Walenty Roździeński w 1612 r.:

„... na błociech znajdują jej dości;
Leży w wodzie, pod razem zowią ją błotnicą
A mogłyby ją — prze cnotę jej — nazwać złotnicą.
Harzo spieszna na dęcie, nie trzeba jej palić
Tylko wypłókawszy ją z piasku na piec walić;
Przechodzi w swej plenności rud wszystkich rodzaje.
Jeno iże żelazo barzo krewkie daje.”

Istotną wadę stanowiła wspomniana krewkość, czyli kruchosć metalu. Wynika ona z nadmiaru fosforu, cechującego rudy opolskie. Pokładów małopanewskich nie zbadano dotąd szczegółowo, ale przez analogię do pobliskich rud z Przylesia Dln. (por. Muszer 1998) można je uznać za ubogie, zawierające poniżej 30 % Fe.

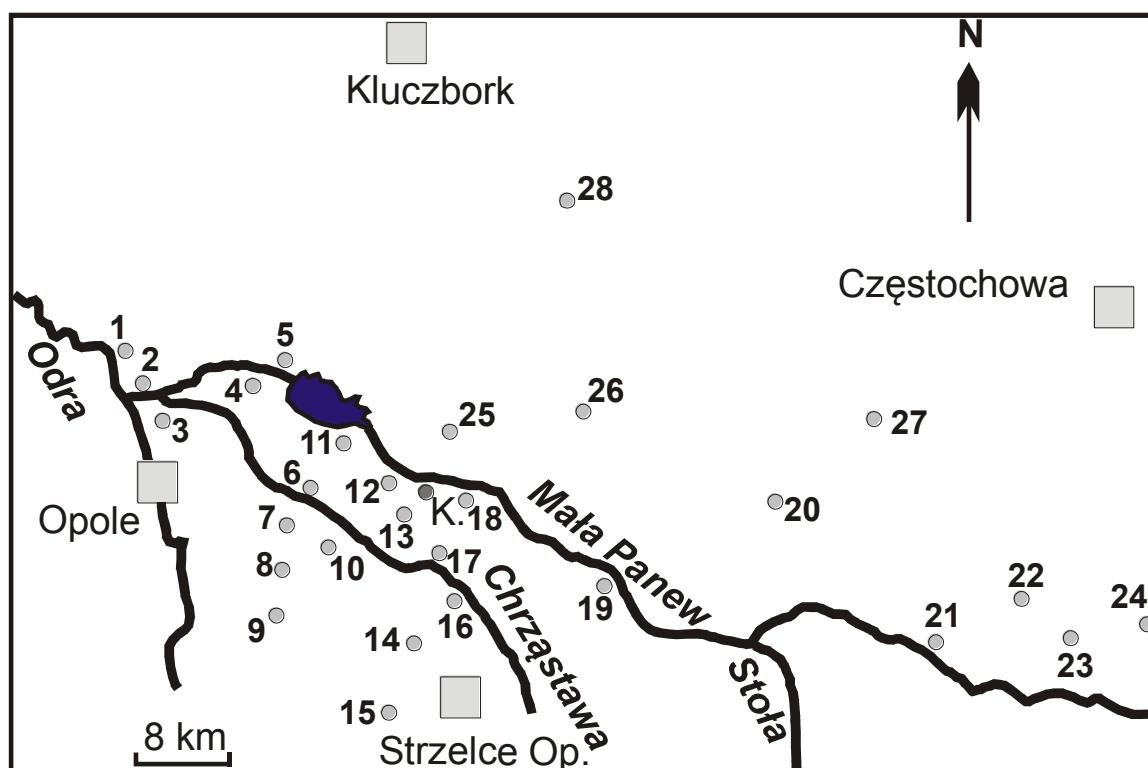


Fig. 1. Mapa lokalizacyjna dorzecza Małej Panwi z miejscowościami opisanymi w tekście. Sketch map of the central part of Opole Silesia, with localities described in the text. K. – Krasiejów; 1 – Dobrzeń Mały; 2 – Czarnowąsy; 3 – Krzanowice; 4 – Kotórz Mały; 5 – Turawa; 6 – Dębska Kuźnia; 7 – Dębie; 8 – Walidrogi; 9 – Tarnów Op.; 10 – Daniec; 11 – Szczedrzyk; 12 – Ozimek; 13 – Krzyżowa D.; 14 – Rozmierz; 15 – Szymiszów; 16 – Osiek; 17 – Kadłub; 18 – Staniszcze Małe; 19 – Zawadzkie; 20 – Lubliniec; 21 – Kalety; 22 – Lubsza; 23 – Woźniki; 24 – Koziegłowy; 25 – Grodziec; 26 – Dobrodzień; 27 – Lisów; 28 – Olesno.

Najstarsze piece dymarskie lub inne dowody hutnictwa żelaza w dolinie Małej Panwi (Fig. 1) udokumentowano archeologicznie w 10 stanowiskach kultury przeworskiej (późny okres rzymski, II-IV w. n.e.). Kolejne znaleziska tego samego wieku leżą w dorzeczu tej rzeki, w tym 15 wzduż dolnej Chrząstawy (Jemielnicy, np. Daniec, Fig. 1 pkt. 10; dane w: Madera 2002) oraz, jak wynika z prac prof. Kostrzewskiego, kilka nad Stołą (Rybnią). W tym czasie eksploatacja i wytop małopanewskich rud darniowych koncentrowały się głównie w strefie dolnego odcinka Małej Panwi (Czarnowąsy, Krzanowice, Kotórz Mały, Turawa, Szczedrzyk, Fig. 1 pkt.: 2-5, 11; zestawienie w: Madera 2002 i inf. ustne). Zdecydowanie największy ośrodek hutniczy (9 szybowych pieców kotlinkowych i jedyny napotkany w Polsce piec stały, kopułowy, służący do wielokrotnego wytopu) znajdował się na północ od ujścia Małej Panwi do Odry w Dobrzeniu Małym (teren obecnej elektrowni Odra; Fig. 1 pkt. 1), pozostałe ośrodki produkowały okresowo i na małą skalę (Tomczak 2002; Madera, inf. ustne). Najbliżej Krasiejowa ślady hutnictwa znajdują się w Szczedrzyku (8 km) i Dańcu (9,5 km).

Wydobycie i wytop prowadzono w niewielkim zakresie i w średniowieczu, choć ten etap jest słabo poznany. Żużel pohutniczy i ceramikę z XIV – XV w. wykryto w trakcie badań powierzchniowych w dolinie Chrząstawy w Dębskiej Kuźni, Dębiu, Osieku i Kadłubie (Fig. 1 pkt. 6, 7, 16, 17; dane uzyskane z zestawień archeologicznych od dr. Madery z Muzeum Archeologicznego we Wrocławiu). Oprócz tego, jak wynika z dzieła Roździeńskiego (1612), przynajmniej dwie kuźnice działały w późnym średniowieczu w górnym biegu Małej Panwi.

Do rozkwitu wydobycia rud darniowych w dorzeczu tej rzeki doszło dopiero w Renesansie. Wiemy o tym z unikatowego, bo pisanego wierszem, traktatu o historii i technice śląskiego hutnictwa i górnictwa rud żelaza „Officina ferraria abo huta i warstat z kuźniami szlachetnego dzieła żelaznego” autorstwa wspomnianego Roździeńskiego (1612). Dużo miejsca poświęca on produkcji żelaza ze złóż doliny Małej Panwi, wymieniając 7 kuźnic (hut) tam działających oraz kolejne dwie nad jej dopływem – Stołą (Fig. 1). Nastąpiło jednak wyraźne przesunięcie centrów eksploatacji – wcześniej rudy darniowe wytapiano w dolnym odcinku Małej Panwi i tamtejszych dopływów, a w XVI/XVII w. wszystkie kuźnice były w dorzeczu górnego biegu omawianej rzeki (rejon Kalet, Fig. 1 pkt. 21). W tych czasach dymarki wznoszono koło złoża, nie przywożono surowca z innych lokalizacji, więc przejawy hutnictwa są jednocześnie dowodami wydobycia rudy w danym miejscu. Bardzo je zresztą mistrz Walenty cenił, skoro pisał:

„Wszakoż w księstwie opolskiem nad te wszytkie szląskie
Kuźnice nasławniejsze już są małpadewskie”

W samym Krasiejowie odkryto niewydatowane ślady wytopu żelaza (Juros, inf. ustna), a ponieważ Roździeński i pozostałe źródła z epoki nie wspominają kuźnic z tej wsi, to zapewne znalezisko pochodzi ze średniowiecza lub okresu rzymskiego.

Małopanewskie hutnictwo upadło podczas wojny trzydziestoletniej i odrodziło się dopiero w połowie XVIII w. W przypadku Krasiejowa przełomem stało się otwarcie w 1754 r. huty w Ozimku (Fig. 1, pkt. 12), od początku bazującej na m.in. krasiejowskich rudach darniowych (Juros 2012) leżących w dnie doliny rzecznej. By zmniejszyć koszty transportu, w 1767 r. wzniesiono w Krasiejowie wysoki piec i dwie fryszerki (Juros 2012), dzięki czemu do Ozimka dostarczano już odtąd półsurowiec. Huta krasiejowska i fabryka karabinów działały do 1851 r., ale miejscowe pokłady wyczerpały się po 2-3 dekadach i od schyłku XVIII w. rudę przywożono z innych rejonów Górnego Śląska (Juros 2012 i inf. ustna).

Z hutnictwem związana jest także inna krasiejowska kopalina – kwarcowe piaski formierskie, służące do wykonywania form odlewniczych. W 1964 r. z myślą o hutach w Ozimku i Zawadzkiem (Fig. 1 pkt. 19) udokumentowano w terasie Małej Panwi w Krasiejowie złożę tych piasków, o zasobach 470 tys. ton i miąższości 8,3 m (Kozłowski 1979; Przeniosło 1997). Pomimo bardzo dobrej jakości surowca (temperatura spiekania 1400 °C; patrz Kozłowski 1979) nie doszło do rozpoczęcia eksploatacji, zapewne z powodu zbyt małej zasobności. Oprócz tego drobne ilości piasków i żwirów rzecznych wydobywano w Krasiejowie na potrzeby gospodarskie oraz w wyrobisku między Krasiejowem a Staniszczami Małymi, bliżej tego drugiego (znane z mapy z 1942 r., fig. 1 pkt. 18). Triasowe ilowce z Krasiejowa przez długi czas nie były eksploatowane i nie stanowiły obiektu zainteresowania uczonych. Na najstarszej geologicznej mapie Opolszczyzny autorstwa Bucha z 1797 r. (wydanie: Buch 1802) całą dolinę Małej Panwi zajmują wapienie, tworząc rozległą, ciągłą pokrywę sięgającą prawie do Kędzierzyna i Koźla. W rzeczywistości w regionie Ozimka – Zawadzkiego żadnych wapieni nie ma na powierzchni czy tuż pod nią. Badania osadów górnego triasu północno-wschodniej Opolszczyzny i leżących na wschód od niej Ziemi Lublinieckiej oraz Zawierciańskiej zainicjował w 1822 r. Oeynhausen monografią poświęconą geognosji Górnego Śląska i krain ościennych. Na mapie geologicznej Grn. Śląska (Fig. 2) zamieszczonej w tej publikacji, odnotowano fabrykę broni w Krasiejowie, ale geologicznie prawie całe dorzecze Małej Panwi jest tam „białą plamą” – jedyne odsłonięcie w pobliżu wykartocono w Dębiu (bazalty), a kolejne dopiero w rejonie Opola, Walidróg, Tarnowa Op., Rozmierza i Olesna (Fig. 1, pkt. 7, 8, 9, 14, 28).

W tym czasie nie stosowano jeszcze nazw systemów (np. trias), toteż Oeynhausen stosuje wydzielenia litologiczne, tylko czasami wprowadza też rozróżnienia chronologiczne, np. starsze/młodsze pokłady gipsu, wapienia. Kolejna mapa geologiczna, Carnalla (1844), choć znacznie dokładniejsza (Fig. 3, m.in. zaznaczył zaliczane dziś do górnego triasu wychodnie wokół Dębia i na wschód od Dobrodzienia, Fig. 1 pkt. 7, 26), w dalszym ciągu nie odnotowuje w strefie dolnej i środkowej Małej Panwi wychodni.

Nie wspomina się też o tamtejszych odsłonięciach w ówczesnych publikacjach - Pusch (1836) i Carnall (1846) dość obszernie omawiają wychodnie górnottriasowe, ale leżące znacznie na wschód względem Krasiejowa – od Lublińca i Lisowa po Woźniki oraz Kozięgły (Fig. 1 pkt. 20, 27, 23, 24). Z kolei Göppert (1844, 1846) opisał florę okolic Kluczborka (Fig. 1).

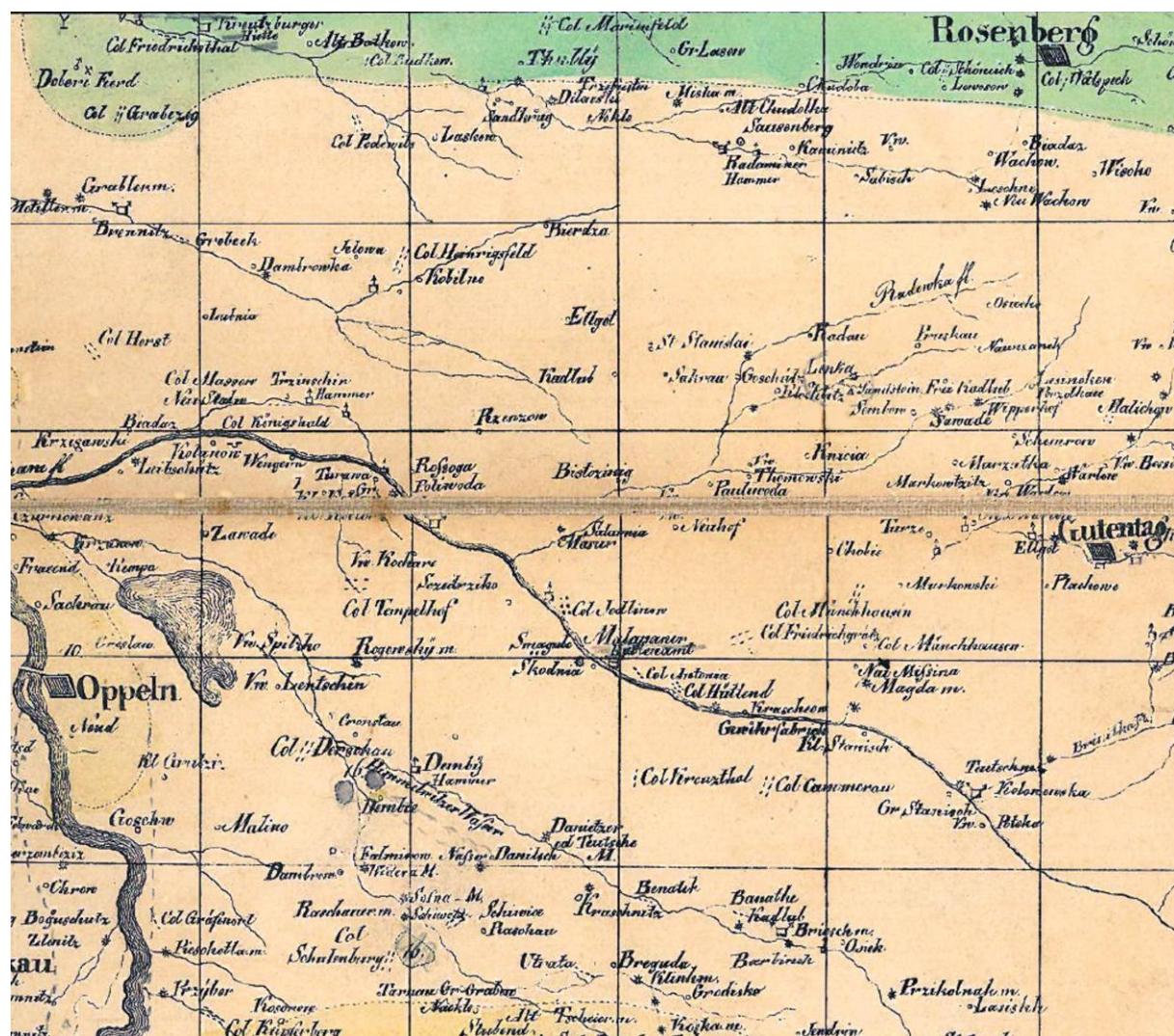


Fig. 2. Wycinek mapy geologicznej Oeynhausena (1822) ukazujący dolinę Małej Panwi. Zieloną barwą oznaczono ilę żelaziste, żółtym (nr 10) – „starszy pokład wapienia”, a siwym (nr 16) bazalty. Fragment of the geological map of Oeynhausen (1822). Green: ferruginous clays; yellow: “older limestone layer”; grey: basalts.

Autorzy ci uznali badane utwory za jurajskie. Prawidłowy, późnotriasowy wiek większości tych skał, udowodnił dopiero Roemer (1862, 1863, 1867, 1870). Rozbudował on też charakterystykę paleontologiczną i litologiczną tych wydzieleń, dzieląc tutejszy trias górny na kajper i retyk. Roemer (1870) jest także autorem pierwszej mapy, na której przedstawiono geologię okolic Krasiejowa.

Oprócz dominujących osadów dyluwium (plejstocenu) i występujących w dolinie Małej Panwi i jej dopływach utworów aluwium (holocenu) wykartał liczne, drobne odsłonięcia ilów triasu (opisanych jako dolny kajper), w tym cztery w granicach samego Krasiejowa (Fig. 4), jedno z nich w obrębie współczesnego wyrobiska pokopalnianego. Jednakże brak wzmianek o krasiejowskich ilowcach w tekście monografii Roemera (1870), w poświęconej kajprowi śląskiemu pracy Ecka (1863) i w późniejszych artykułach niemieckich, sugeruje, iż w tym czasie nie było tam żadnych odkrywek eksploracyjnych. Potwierdza to fakt, iż na mapach topograficznych z 1883 i 1904 r. nie ma w Krasiejowie glinianek czy cegielni.



Fig. 3. Wycinek mapy geologicznej Carnalla (1844, zbiory Bibl. Univ. Wrocławia) ukazujący dolinę Małej Panwi. Zieloną barwą (nr 2) oznaczono wapienie kredy; różową (nr 4b) – jurajskie ilły czerwone, jasnoszarą (4c) jurajskie ilły z żelazem, szaroniebieską (nr 4c) wapienie jurajskie; jasnoniebieską (nr 5) wapień muszlowy, a ciemnoniebieską dolomity wapienia muszlowego; szary kolor k. Dębia (nr 9) oznacza bazalty.

Fragment of the geological map of Carnall (1844). Green: Cretaceous limestones; pink and grey: different types of Jurassic clays and limestones; blue: Muschelkalk; dark grey: basalts.

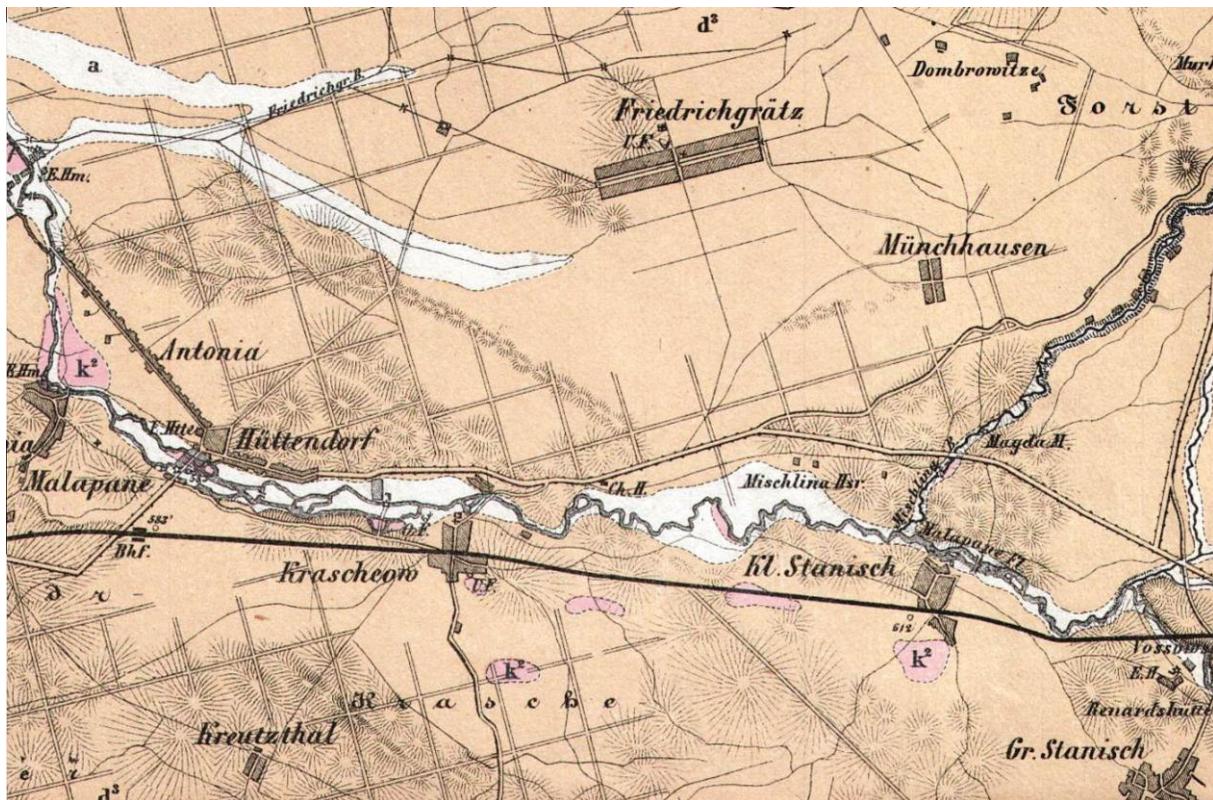


Fig. 4. Wycinek mapy geologicznej Roemera (1870) ukazujący rejon Krasiejowa. Różową barwą opisano ilę dolnego kajpru, łososiową - osady dyluwium, a kremową - utwory aluwium.
Fragment of the geological map of Roemer (1870). Pink: Lower Keuper clays; salmon: diluvium; cream: alluvium.

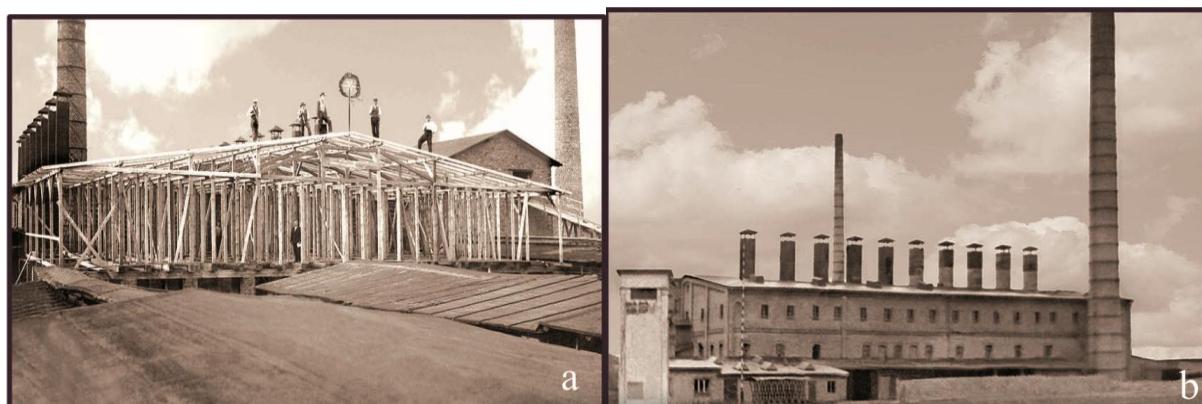


Fig. 5. Cegielnia w Krasiejowie w trakcie budowy w 1910 r. (5a) i po ukończeniu (5b). Autor nieznany, fragment pocztówki wydanej przez Stowarzyszenie Miłośników Krasiejowa.
Brickyard at Krasiejów in the construction in 1910 (5a) and after finishing (5b).

Jak wynika z opracowań Stowarzyszenia Miłośników Krasiejowa cegielnia bazująca na miejscowym złożu powstała w 1910 r. (Fig. 5a,b), lecz już w pierwszej dekadzie XX w. eksploatowano ilę i wypalano cegły w prowizorycznych piecach (S. Widawska, inf. ustna). Zachowane zdjęcia międzywojenne wskazują, że surowiec przewożono do cegielni kolejką wąskotorową konnymi wagonikami (Fig. 6). Relacje mieszkańców, analiza map i pozostałości

terenowych dowodzą, iż kopalinę pozyskiwano z kilku wyrobisk na wschód od wsi, przy czym w różnych odcinkach czasu jedne porzucano, a inne uruchamiano. W 1942 r. główna odkrywka, długości 200 m zaczynała się 800 m na wschód od cegielni, na terenie obecnego zachodniego skraju JuraParku i hałd pokopalnianych (Fig. 7). Sukcesywnie rozbudowywana w latach powojennych, w momencie zamknięcia kopalni w 1967 r. mierzyła 290 x 290 m i do 8 m głębokości, a roczny uzysk ilu sięgał blisko 27 tys. ton (dane z dokumentacji kopalnianej i z Tokarskiego *et al.* 1964). Produkowana cegła była dobrej jakości i choć przeznaczano ją na rynek lokalny, to w czasie II wojny światowej wysyłano na odbudowę Berlina niszczzonego przez alianckie bombardowania, a w latach 50. XX w. do Warszawy, m.in. dla wznoszonego Pałacu Kultury i Nauki (S. Widawska i potomkowie właścicieli zakładu, inf. ustna). Wytwarzania cegieł zaprzestano po pożarze cegielni 25 XI 1967 r. (S. Widawska, inf. ustna, za kroniką OSP; błędne są podawane w literaturze daty 1965 i 1966).

Chociaż zasoby bilansowe ilu były wciąż olbrzymie (11 mln ton wg dokumentacji z 1964 r.) zdecydowano się zamknąć zakład, a złoże przeznaczyć na potrzeby planowanej cementowni w Strzelcach Op. (Fig. 1), gdzie il stanowił surowiec niski w procesie produkcji cementu. Planowano eksploatację w 5 poziomach eksploatacyjnych do głębokości 33 m, gdyż głębiej, zazwyczaj na 34-35 m, zaczynają się niepożądane w cementownictwie wkładki gipsu (dane z dokumentacji kopalnianej). W takim charakterze wznowiono wydobycie w 1974 r. prowadząc je do 2002 r., gdy w związku z likwidacją cementowni ilowiec przestał być potrzebny. W międzyczasie dzięki udokumentowaniu przyległych do wyrobiska obszarów zwiększo wielkość złoża, tak że w momencie wykreślenia z ewidencji (2003 r.) zasoby bilansowe ilu sięgały już prawie 34 mln ton, a wielkość wyrobiska (obecnie znajduje się w nim ekspozycja modeli dinozaurów JuraParku) wyniosła 450x350 m i do 23 m głębokości (3 poziomy eksploatacyjne; dane z dokumentacji kopalnianej). Rocznie pozyskiwano 236 tys. ton ilu w 1996 r. (Przeniosło 1997).

Odkrycie kręgowców triasowych w Krasiejowie

W marcu 2000 r. ukazuje się w Przeglądzie Geologicznym pierwszy artykuł naukowy (Dzik *et al.* 2000) informujący o odkryciu w Krasiejowie bogatego, górnotriasowego cmentarzyska wielkich płazów i gadów. Prezentuje wyniki badań wykonanych przez pracowników Instytutu Paleobiologii PAN i Uniwersytetu Wrocławskiego pod kierunkiem prof. Dzika. Opinia publiczna w Polsce już wie o tym wydarzeniu z Gazety Wyborczej, która 10 II 2000 r. pod frapującym tytułem „Cement z dinozaurów” umieściła obszerny tekst pióra J. Dzika popularyzujący krasiejowskie kręgowce. Od tego momentu mała miejscowości staje się słynna nie tylko w Polsce, ale i na świecie.



Fig. 6. Transport ilu z wyrobiska do cegielni w Krasiejowie, okres międzywojenny, autor nieznany, uzyskane od p. J. Anderwalda i S. Widawskiej.

Transport of clay from the pit to the brickyard in Krasiejów (photograph before 1939).

Historia ta nie zaczyna się jednak w roku 2000, bowiem do odkrycia inicjującego program badawczy zespołu prof. Dzika i ratującego setki szkieletów od zębów koparki doszło w czerwcu 1993 r. W ramach pracy doktorskiej poświęconej morskim utworom triasu penetrowałem rozległy kamieniołom w Strzelcach Op., gdy jeden z robotników rzucił „Pan tu muszelki zbierasz, a w Krasiejowie całe kości leżą!”. Wiadomość ta, wbrew pozorom, nie wzbudziła u mnie szczególnego entuzjazmu. Było to już szóste doniesienie o skamieniałych kościach, które usłyszałem od kogoś, kto widział je na własne oczy w jakiejś odkrywce. Początkowo sprawdzałem je z wielkimi nadziejami, ale zawsze okazywało się, iż informator, nie będąc zawodowym geologiem, uznał za kość wydłużony krzemień, gruzeł wapienny, a w dwóch przypadkach istotnie napotkałem pokaźne żebra czy szczęki, tyle że nie stworzenia sprzed milionów lat, a współczesnej, choć zdechłej krowy. Długo zastanawiałem się więc czy warto weryfikować kolejną informację. W końcu zdecydowałem się pojechać po uzyskaniu zgody kierownictwa kopalni ilu. Obawy w pełni się potwierdziły – ani w dominujących

czerwonych i szarych ilowcach, ani w pojedynczych ławicach piaskowców wapnistych nie było nie tylko szczątków kręgów, ale jakichkolwiek skamieniałości. Bez rezultatu obszedłem południową i zachodnią ścianę, spenetrowałem środek odkrywki, a nawet hałdki materiału spadającego z taśmociągu. I dopiero na samym końcu, zbliżając się do dużej koparki wielonaczyniowej pracującej pod północną krawędzią spostrzegłem, że u podstawy ściany zaczyna się istne osypisko kostne. Na odcinku 200 m dosłownie szło się po kościach, wśród których dominowały trzonki kręgów. Pojawiły się także ośrodkiki małży.



Fig. 7. Fragment mapy Messtischblatt, ark. Malapane, 1942 r. Widoczne: wyrobisko (Schp.) cegielni (Zgl., oba na SE od centrum wsi) i młyn wodny na miejscu dawnej huty (w NW części mapy) w Krasiejowie.

Fragment of the sheet with Krasiejów, map sheet Malapane, 1942. The clay pit (Schp.), brickyard (Zgl.) and watermill (former ironworks) are seen.

Wśród zebranych tego dnia 40 kg materiałów (była to drobna część leżących okazów: trzonów i sporadycznych całych kręgów, fragmentów pokaźnych kości długich, żeber, zębów, z których największy miał 4 cm, elementów pasa barkowego) tylko płyty kostne były na tyle charakterystyczne, że już wówczas wiedziałem, iż trafiłem na labiryntodonty. Jeden kawałek wydłużonego pyska z dość cienkimi zębami ewidentnie nie pasował do labiryntodontów, ale nie mogłem przyporządkować go do innej grupy (dziś wiadomo, iż był to ułamek *Paleorhinus*, podobnie jak dwa kręgi i parę zębów, reszta zbioru należała do *Metoposaurus*). Choć niezwykle liczne, to wszystkie znajdywane w osypisku u podstawy ściany skamieniałości kręgów były fragmentaryczne i brakowało choćby częściowo

kompletnych szkieletów. Zidentyfikowałem w ścianie horyzont z kośćmi stwierdzając, że jest to jedyna taka warstwa (później zespół prof. Dzika odkrył jeszcze jeden, wyższy horyzont kostny), lecz próba pozyskania bardziej kompletnych części szkieletu zakończyła się niepowodzeniem, gdyż odsłaniany element płaza okazał się niezwykle kruchy. Poza tym warstwę z kośćmi przykrywał gruby nadkład ilowca utrudniający pracę.

Następnego dnia wróciłem do kamieniołomu w Strzelcach Op., gdzie przypadkiem spotkałem ówczesnego studenta Uniwersytetu Warszawskiego Andrzeja Kaima i jego promotora prof. Dzika. A. Kaim miał prowadzić tu badania morskiej fauny w ramach pracy magisterskiej. W trakcie spotkania poinformowałem rozmówców o występowaniu „pławów tarczogłowych” w Krasiejowie, co wzbudziło ich wielkie zainteresowanie i w ten sposób jeszcze tego samego dnia powtórnie znalazłem się w odkrywce ilowca. Profesor Dzik wśród szczątków pławów odnalazł w ścianie i zidentyfikował czaszkę gada, okazało się więc, że oprócz pospolicie występujących labiryntodontów są też inne grupy kręgowców. Co więcej, w ciągu paru dni doprowadził w wyniku rozmów z kierownictwem Górażdże Cement S.A. (ówczesnym właścicielem zakładu) i samej kopalni do zaprzestania eksploatacji ściany z warstwą kostną, ratując w ten sposób stanowisko paleontologiczne. Wtedy też rozpoczął, przy finansowym i organizacyjnym wsparciu Górażdże Cement S.A., zdejmowanie nadkładu ilowca przykrywającego horyzont z czworonogami. Umożliwiło to odsłonięcie i zabezpieczenie całych zespołów kostnych w pozycji, w jakiej zostały pogrzebane przed ponad 200 mln lat, a w konsekwencji wydobycie i opracowanie nie tylko systematyczne, ale i tafonomiczne czy biostratonomiczne tego materiału. Było to tym bardziej kluczowe, że szkielety krasiejowskie cechuje silne spękanie i gromadzące się u podnóża ściany kawałki odpadłe z warstwy kościonośnej, choć spektakularne kolekcjonersko, są zbyt fragmentaryczne, by posiadać istotną wartość naukową. Prof. Dzik stworzył też zespół złożony ze specjalistów paleozoologii, paleobotaniki i geologii, niezbędny do wszechstronnej analizy różnorodnego zespołu fauny Krasiejowa i jej geologicznego kontekstu. Od 2002 dużą rolę w badaniach pełnił zespół prof. Bodziocha i prof. Jagt-Yazykowej z Uniwersytetu Opolskiego. Do współpracy włączyli się naukowcy z uniwersytetów: Jagiellońskiego, Śląskiego, Warszawskiego, Wrocławskiego i UAM oraz innych placówek badawczych. Wielkie znaczenie miało także zaangażowanie dziesiątek studentów – wolontariuszy w ramach obozów poszukiwawczych prowadzonych od 2000 r. do dziś. Ich wkład był niezbędny do osiągnięcia sukcesów w eksploracji złoża kostnego, jednocześnie zaś praktyczne zajęcia w Krasiejowie i liczne kursy szkoleniowe organizowane przez Instytut Paleobiologii PAN oraz współpracujące instytuty stanowiły dla tych studentów znakomitą lekcję paleontologii i zachęciły wielu z nich do zawodowego zaangażowania się w tę naukę.

Warto podkreślić, że chociaż odkrycie skamieniałości w Krasiejowie w 1993 r. było początkiem ratowania triasowego cmentarzyska przed dalszą przemysłową eksploatacją, a także doprowadziło do naukowego opracowania tego stanowiska paleontologicznego, to jak się później okazało materiał kostny z miejscowego kamieniołomu znalazł już w 1985 r. ówczesny uczeń, a dziś doktor botaniki, Krzysztof Spałek. Zebraną kolekcję przekazał do Zakładu Paleozoologii Uniwersytetu Wrocławskiego, gdzie została poszerzona. Niestety, z różnych przyczyn nie doszło do jej opublikowania. Jeszcze wcześniej, na początku lat 80., pojedynczy obojczyk metopozaura trafił do kolekcji Instytutu Paleobiologii PAN, ale bez dokładnej lokalizacji, tak więc dopiero obecnie wiemy, że jest to okaz krasiejowski (Dzik & Sulej 2004, 2007). Istotne jest więc pytanie, kiedy doszło do odsłonięcia warstw kościonośnych w Krasiejowie?

Fragmenty kręgówków górnottriasowych z północnego Górnego Śląska po raz pierwszy przedstawił Roemer (1867, 1870), opisując i ilustrując kawałki płyt kostnych płaza *Mastodonsaurus* oraz pojedyncze, niekompletnezęby gadów *Termatosaurus* i *Megalosaurus cloacinus* (są to oznaczenia Roemera, w istocie tak szczątkowego materiału nie da się określić do poziomu rodzaju). Znaleziska te pochodziły z Lubszy, Czarnego Lasu k. Woźnik i Lisowa, a więc z obszarów znacznie oddalonych od Krasiejowa (Fig. 1, pkt. 22, 23, 28). Z tej wsi nie opisano żadnych skamieniałości zwierzęcych w artykułach przedwojennych, podobnie jak i w czasie szczegółowych prac kartograficznych do arkusza mapy geologicznej Strzelce Op. (Kotlicki 1973), obejmującej wyrobisko cegielni krasiejowskiej. Szczątki kostne nie odsłaniały się także w 1978 r., gdy powtórnie penetrowano tamtejszą, powiększoną już kopalnię ilowca (Kotlicki, inf. ustna). Badający paleontologicznie osady triasu z Krasiejowa Bilan (1975) opisał stąd wyłącznie mikroskamieniałości roślinne. Jedynie Witzmann (2009; na problem jego pracy zwróciła mi uwagę dr Konietzko-Meier) podał, że Gross (1934) zamieścił fotografię płytki cienkiej z kości metopozaura z Krasiejowa. Jest to jednak informacja błędna, bowiem Gross nie wymienił Krasiejowa, dyskutowany okaz opisał „*Metopias? Aus Oberschlesien*”, nie wskazując dokładnej lokalizacji, zaś labiryntodonty są znane od 1867 r. z innych miejscowości Górnego Śląska. Ponieważ obie warstwy kościonośne zapadają ku NE to nie występowały one bynajmniej na całym obszarze złożą ilowców, a jedynie w jego NE części. Należy więc uznać, że warstwy te odsłoniła eksploatacja górnicza dopiero między 1979 a pierwszymi latami lat 80. XX w.

Naukowe i gospodarcze rezultaty paleontologicznych prac w Krasiejowie

Efektem naukowym wieloletnich badań, jakie nastąpiły po odkryciu cmentarzyska krasiejowskiego jest: 29 artykułów naukowych, w tym 22 w czołowych światowych

czasopismach (liczby te uwzględniają tylko geologiczne lub paleontologiczne publikacje recenzowane, niekonferencyjne i poświęcone w całości lub znacznej części materiałom z Krasiejowa), 1 monografia, 2 książki popularnonaukowe (jedna z nich także w wersji anglojęzycznej), stała wystawa w Muzeum Ewolucji PAN oraz parę czasowych wystaw w różnych polskich placówkach naukowych. Kolejne artykuły są w druku w prestiżowych pismach. Opublikowano kilkadziesiąt artykułów w materiałach konferencyjnych i drugie tyle popularnonaukowych. Skamieniałości krasiejowskie umożliwiły ustanowienie 14 nieznanych dotąd nauce taksonów: 2 rodzajów, 4 gatunków i 1 podgatunku kręgowców oraz 3 rodzajów i 4 gatunków bezkręgowców (Tab. 1). Znaleziono też kilka innych nowych taksonów, które są w trakcie opracowywania. Na bazie tutejszych materiałów powstały 3 doktoraty i 16 prac magisterskich (nie licząc obecnie realizowanych).

Tab. 1. Lista nowych taksonów ustanowionych na bazie materiałów z Krasiejowa.
List of new taxa established on the basis of fossils from Krasiejów.

	Nowy takson	
Kręgowce		
<i>Silesaurus opolensis</i> Dzik, 2003	Rodzaj i gatunek	Gad, dinozauromorf
<i>Polonosuchus silesiacus</i> Sulej, 2005	Rodzaj i gatunek	Gad, teratozaur
<i>Stagonolepis olenkae</i> Sulej, 2010	Gatunek	Gad, aetozaur
<i>Cyclotosaurus intermedius</i> Sulej & Majer, 2005	Gatunek	Płaz, labyrinthodont
<i>Metoposaurus diagnosticus krasiejowensis</i> Sulej, 2002	Podgatunek	Płaz, labyrinthodont
Bezkręgowce		
<i>Krasiestheria parvula</i> Olempska, 2005	Rodzaj i gatunek	Skorupiak
<i>Menucoestheria bocki</i> Olempska, 2005	Gatunek	Skorupiak
<i>Opolanka decorosa</i> Dzik, 2008	Rodzaj i gatunek	Skorupiak
<i>Silesunio parvus</i> Skawina & Dzik, 2011	Rodzaj i gatunek	Mały słodkowodny

Odkrycia krasiejowskie stały się szansą na turystyczną i medialną promocję Krasiejowa, a w konsekwencji na gospodarczy rozwój wsi i całego regionu. Od chwili ujawnienia przez nas stanowiska paleontologicznego (Dzik *et al.* 2000) corocznie na teren wykopalisk przyjeżdżało kilka tysięcy zwiedzających (do 6 tys., wielkość oszacowana wg danych z: Książkiewicz & Majer 2003 i niepubl. danych Książkiewicza), chcących osobiście ujrzeć miejsce występowania wielkich drapieżnych płazów i gadów (najwięksi krasiejowscy przedstawiciele tych zwierząt mieli odpowiednio 2,5 m i 4 m długości) i nade wszystko silezaura, opisywanego wówczas jako najstarszy na świecie i pierwszy w Polsce dinozaur (obecnie zalicza się go do dinozauromorfów). Znaczący wzrost liczby turystów do kilkunastu tysięcy rocznie (Hanszke 2012) nastąpił po otwarciu dwóch muzeów paleontologicznych: założonego przez Stowarzyszenie Miłośników Krasiejowa i Muzeum Śląska Opolskiego w centrum wioski w 2005 r. oraz o rok późniejszego pawilonu eksponującego oryginalny, pozostawiony w miejscu znalezienia, fragment złoża kostnego w samej odkrywce. Pawilon ten wraz z długim pomostem widokowym (Fig. 8) prowadzącym przez środek wyrobiska zbudowało niebagatelnym nakładem blisko 6 mln zł Stowarzyszenie Dinopark, będące wspólnym przedsięwzięciem samorządów: województwa opolskiego, gmin Ozimek i Kolonowskie. Prawdziwym przełomem w ruchu turystycznym stało się jednak przejęcie terenu byłej kopalni przez Stowarzyszenie Delta i wzniesienie tu JuraParku - wielkiego kompleksu edukacyjno-rozrywkowego, obejmującego m.in. „Tunel Czasu” prezentujący dzieje Ziemi od Wielkiego Wybuchu do końca ery paleozoicznej, ekspozycję naturalnej wielkości modeli mezozoicznych płazów i gadów oraz oceanarium z trójwymiarowymi inscenizacjami morskich kręgowców mezozoiku. Obiekt ten otwarty w VI 2010 r. i sukcesywnie rozbudowywany kosztował dotąd 46 mln zł (stan na jesień 2012 r.), ale też spowodował gwałtowny wzrost liczby zwiedzających (278 tys. turystów w sezonie IV – X 2011 r., a w 2012 r. liczba ta będzie przypuszczalnie znacznie większa; dane o ruchu turystycznym i kosztach – Hanszke 2012). Poważne inwestycje planowane są na następne lata. Jednocześnie cały czas prowadzi się na tym obszarze prace badawcze, pozyskując nowe okazy triasowej fauny i flory, co zwiększa atrakcyjność turystyczną obiektu.

Kolejnym etapom odkrywania miejscowego stanowiska paleontologicznego oraz jego zagospodarowania turystycznego towarzyszyły dziesiątki artykułów w prasie, audycje radiowe i telewizyjne. Sprzyjało to upowszechnieniu wiedzy o Krasiejowie.



Fig. 8. Pawilon z ekspozycją fragmentu złożu kostnego i pomost widokowy w Krasiejowie.
Wooden gangway and palaeontological pavilion in the Jura Park at Krasiejów.

Rolę stanowiska paleontologicznego i jego właściwego zagospodarowania dla promocji Krasiejowa pokazuje analiza najpopularniejszej światowej wyszukiwarki internetowej Google. Chociaż wśród wszystkich odniesień do słowa „Krasiejów” tylko 15% wiąże się w Google z dinoparkiem lub skamieniałościami, to jeśli przeanalizujemy 10 i 100 pierwszych pojawiających się stron (czyli tych najłatwiej dostępnych dla czytelnika), to okaże się, iż odpowiednio 80% i 59% z nich odnosi się do paleontologii i JuraParku. Jeszcze dobrzej trend ów widać w wyszukiwarce grafik Google, gdzie obrazy dinoparku lub skamieniałości to 94% z pierwszych 50 grafik i 84% z pierwszych 200 grafik poświęconych Krasiejowowi. Dodatkowe informacje wnosi porównanie oglądalności w polskojęzycznej Wikipedii hasła Krasiejów względem innych małych miejscowości Opolszczyzny. Hasło o Krasiejowie ma prawie pięciokrotnie większą oglądalność od hasła „Szymiszów” – wioski (Fig. 1 pkt. 15) o podobnej wielkości, atrakcyjniejszych zabytkach i również posiadającej połączenie kolejowe. Względem innych wiosek z tej samej gminy (Krzyżowa D. i Grodziec, Fig. 1 pkt. 13, 25) hasło Krasiejów ma oglądalność większą 6 do 9 razy i mniejszą, ale o podobnym rzędzie wielkości, oglądalność niż znacznie większe miasto Ozimek, będące w dodatku siedzibą sporej huty, szkół średnich oraz władz gminy (Fig. 9).

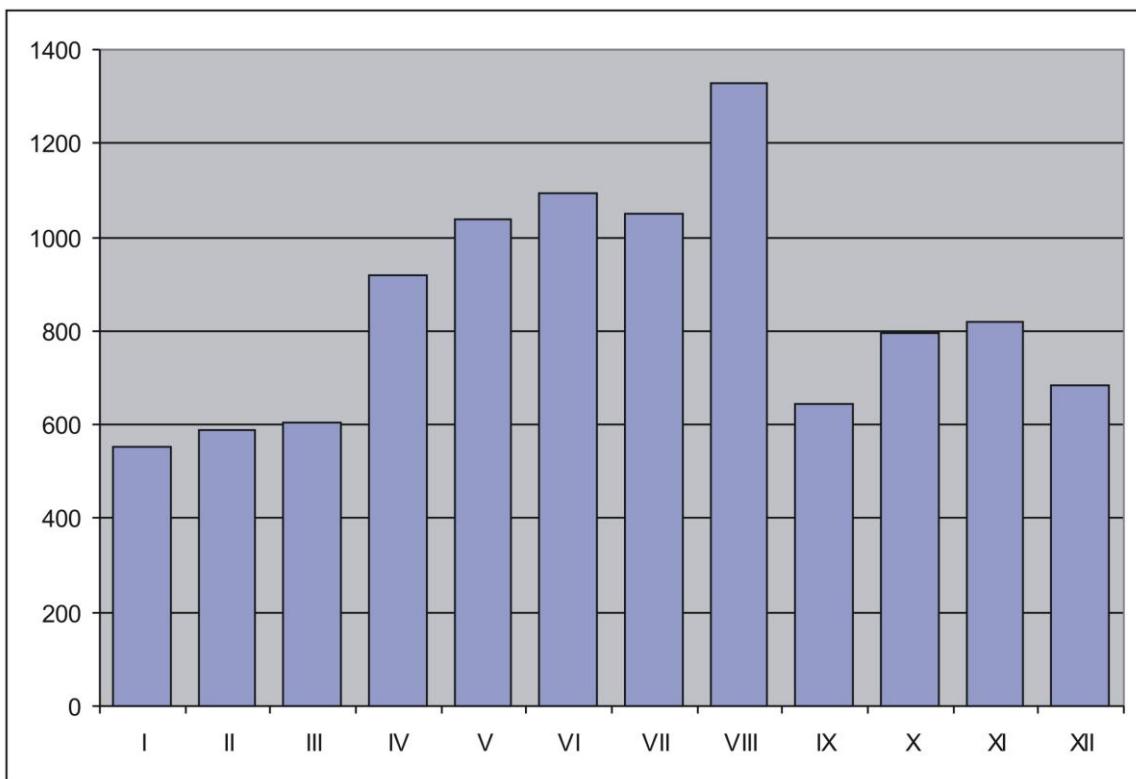


Fig. 9. Wykres oglądalności w polskojęzycznej Wikipedii hasła Krasiejów względem wybranych miejscowości Opolszczyzny (za okres VI – VIII 2012).
Number of hits of the article "Krasiejów" in the Polish Wikipedia *versus* similar localities in Opole Silesia (June-August 2012).

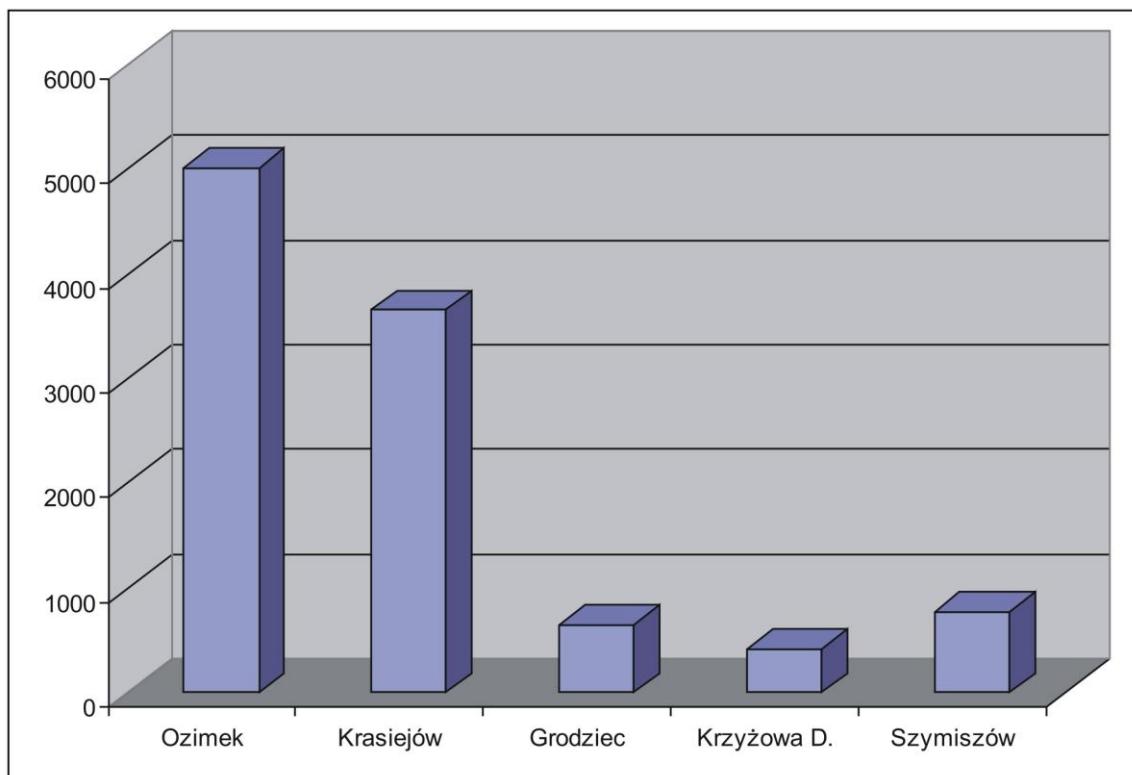


Fig. 10. Wykres oglądalności w polskojęzycznej Wikipedii hasła Krasiejów w poszczególnych miesiącach 2011 r.
Number of hits of the article "Krasiejów" in 2011 (by month) in the Polish Wikipedia.

Podobne wyniki otrzymamy badając trzymiesięczną oglądalność haseł w angielskojęzycznej Wikipedii: Ozimek 876 wejść, Krasiejów 526, Szymiszów 128. Z kolejnej figury (Fig. 10) widać, że radykalny wzrost oglądalności hasła „Krasiejów” ma miejsce od kwietnia do sierpnia, co dokładnie pokrywa się z tendencjami w rocznym rozkładzie liczby zwiedzających JuraPark (dane o ruchu w parku uzyskane od dyrekcji; w kwietniu, a zwłaszcza w maju ma tam miejsce silny przyrost wycieczek szkolnych, latem duży ruch generują turyści indywidualni, raptowny spadek następuje we wrześniu). Zbieżność ta sugeruje, iż oglądalność hasła „Krasiejów” w Wikipedii jest w znacznym stopniu generowana przez osoby zainteresowane edukacją i rozrywką paleontologiczną związaną z odkryciem i zagospodarowaniem stanowiska skamieniałości triasowych.

Podziękowania

Wyrazy wdzięczności za cenne informacje oraz udostępnione dane nt. historii rejonu krasiejowskiego chciałbym przekazać Państwu: Józefowi Jurosowi, Pawłowi Maderze i Sylwii Widawskiej. Dostęp do mapy von Oeynhausena był możliwy dzięki uprzejmości pracowników biblioteki Państwowego Instytutu Geologicznego PIB w Warszawie. Korektę języka angielskiego zawdzięczam dr. Johnowi Jagtowi. Dziękuję też recenzentom za pracę nad ostatecznym kształtem artykułu. Materiały do niniejszej publikacji zgromadziłem w ramach grantu 1017/S/ING/11-IV/rn.

Literatura/References

- Bilan, W. 1975. Profil retyku w Krasiejowie koło Opola. *Zeszyty Akademii Górnictwo-Hutniczej, Geologia* 1: 13-20.
- Buch, von L. 1802. *Geognostische Beobachtungen auf Reisen durch Deutschland und Italien. Entwurf einer geognostischen Beschreibung von Schlesien*, 132 pp. Haude und Spener, Berlin.
- Carnall, R. 1844. *Geognostische Karte von Ober-Schlesien*. Simon Schropp Verlag & Co., Berlin.
- Carnall, R. 1846. Der Kalkstein des Lublinitzer Kreises in Oberschlesien. *Bergmännisches Taschenbuch* 3: 276-322.
- Dzik, J., Sulej, T., Kaim, A. & Niedźwiedzki, R. 2000. Półnotriasyowe cmentarzysko kręgowców lądowych w Krasiejowie na Śląsku Opolskim. *Przegląd Geologiczny* 48: 226-235.
- Dzik, J. & Sulej, T. 2004. Pierwszy polski dinozaur, 80 pp. Wydawnictwo ADAN, Warszawa.

- Dzik, J. & Sulej, T. 2007. A review of the early Late Triassic Krasiejów biota from Silesia, Poland. *Palaeontologia Polonica* 64: 3-27.
- Eck, H. 1863. Vorläufige Notiz über die Auffindung der Lettenkohlenformation in Oberschlesien und über die Stellung des Mikultschützer Kalks (Virgloriakalk) im Muschelkalk. *Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft* 15: 403-410.
- Göppert, H.R. 1844. Über die fossilen Cycadeen überhaupt, mit Rücksicht auf die in Schlesien vorkommenden Arten (ueberarbeitet und verändert). *Schlesische Gesellschaft für Vaterländische Kultur* 21: 114-144.
- Göppert, H. 1846. Über die fossile Flora der mittleren Juraschichten in. Oberschlesien (ueberarbeitet und verändert). *Schlesische Gesellschaft für Vaterländische Kultur* 23: 139-149.
- Gross, W. 1934. Die Typen des mikroskopischen Knochenbaues bei fossilen Stegocephalen und Reptilien. *Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte* 103: 731-764.
- Hanszke, E. 2012. 280 tysięcy turystów odwiedziło Jurapark w Krasiejowie. *Strefa Biznesu* (May 16, 2012; <http://www.strefabiznesu.ntl.pl/artykul/280-tysiecy-turystow-odwiedzilo-jurapark-w-krasiejowie-85816.html>)
- Juros, J.T. 2012. *Historia, zabytki i ślady hutnictwa w dolinie Małej Panwi*, 159 pp. Stowarzyszenie Doliny Małej Panwi, Ozimek/Spórok.
- Kotlicki, S. 1973. Objaśnienia do szczegółowej mapy geologicznej Polski. Arkusz Strzelce Opolskie 1:50000. Wydawnictwa Geologiczne, Warszawa.
- Kozłowski, S. (ed.) 1979. *Surowce mineralne województwa opolskiego*, 299 pp. Wydawnictwa Geologiczne, Warszawa.
- Książkiewicz, K. & Majer, D. 2003. Zainteresowanie turystów odkryciem stanowiska paleontologicznego w Krasiejowie. In: Śmigielska, M. & Słodczyk J. (eds.). *Śląsk Opolski w warunkach integracji europejskiej*: 89-90. Polskie Towarzystwo Geograficzne, Opole.
- Madera, P. 2002. Ślady starożytnego hutnictwa żelaza na Śląsku w ujęciu chronologiczno-przestrzennym. In: Orzechowski, Sz. (ed.). *Hutnictwo świętokrzyskie oraz inne centra i ośrodki starożytnej metalurgii żelaza na ziemiach polskich*: 61-70. Świętokrzyskie Stowarzyszenie Dziedzictwa Przemysłowego, Kielce.
- Muszer, A. 1998. Charakterystyka petrograficzno-mineralogiczna rud Fe i półproduktów metalurgicznych ze stanowiska archeologicznego „Przylesie Dolne”. *Acta Universitatis Wratislaviensis, Prace Geologiczno- Mineralogiczne* 67: 45-60.

- Oeynhausen, K. 1822. Versuch einer geognostischen Beschreibung von Oberschlesien und den nächst angrenzenden Gegenden von Polen, Galizien und Österreichisch Schlesien, 471 pp. Bädeker, Essen.
- Przeniosło, S. (ed.) 1997. Bilans zasobów kopalnianych i wód podziemnych w Polsce, 351 pp. PIG, Warszawa.
- Pusch, G. 1836. Geognostische Beschreibung von Polen, 695 pp. J.G. Cotta Buchhandlung, Stuttgart/Tübingen.
- Ratajczak, T. & Rzepa, G. 2011. Polskie rudy darniowe, 369 pp. Wydawnictwo AGH, Kraków.
- Roemer, F. 1862. Die Nachweisung des Keupers in Oberschlesien und Polen. Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft 14: 638-654.
- Roemer, F. 1863. Weitere Beobachtungen über die Verbreitung und die Gliederung des Keupers in Oberschlesien. Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft 15: 694-707.
- Roemer, F. 1867. Neuere Beobachtungen über die Gliederung des Keupers und der ihn zunächst überlagernden Abtheilung der Juraformation in Oberschlesien und in den angrenzenden Theilen von Polen. Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft 19: 255-269.
- Roemer, F. 1870. Geologie von Oberschlesien, 587 pp. R. Nischkowsky, Breslau.
- Roździeński, W. 1948. Officina ferraria abo huta i warstat z kuźniami szlachetnego dzieła żelaznego, 109 pp. Instytut Śląski, Katowice.
- Tokarski, Z., Kałwa, M., Przybyłek, A., Ropska, H. & Wolfke, S. 1964. Surowce ceramiki budowlanej. Ceramika 1, 201 pp. Wydawnictwa Geologiczne, Warszawa.
- Tomczak, E. 2002. Starożytnie hutnictwo żelaza na Górnym Śląsku. In: Orzechowski, Sz. (ed.). Hutnictwo świętokrzyskie oraz inne centra i ośrodki starożytnej metalurgii żelaza na ziemiach polskich, 71-82. Świętokrzyskie Stowarzyszenie Dziedzictwa Przemysłowego, Kielce.
- Witzmann, F. 2009. Comparative histology of sculptured dermal bones in basal tetrapods, and the implications for the soft tissue dermis. Palaeodiversity 2: 233-270.

Summary

The start of exploitations in the region of the River Mała Panew has been dated as the latter stage of the Przeworsk culture (i.e., Roman period, second to fourth centuries AD), with finds at the villages of e.g. Czarnowąsy, Krzanowice, Kotórz Mały, Turawa and Szczerzyk (see Fig. 1); during that time, layers of bog ore (iron ore) near the surface were excavated (Madera 2002). Open-cast mining of bog ores and smelting in bloomeries reached a peak in development at the turn of the 16th and 17th centuries. The Polish metallurgist Walenty Roździeński described some bloomeries along the M. Panew River in his poem (1612) on the location and technology of Silesian bloomeries. After a period of decline in the 17th and the first half of the 18th centuries, mining activities revived for a short time when new ironworks were built at Ozimek (1754) and Krasiejów (1767); however, merely two to three decades later, mining at Krasiejów ceased due to a lack of bog ore (Juros 2012; J.T. Juros, pers. comm., 2012).

Upper Triassic clays had been excavated at Krasiejów since the first decade of the 20th century. Originally, the clays were used for the production of bricks. A brickyard was built here in 1910 and this operated until it was destroyed in a fire on November 25, 1967 (Figs. 5-7). Bricks made at Krasiejów were used to rebuild buildings in Berlin after bombing raids during World War II and to construct the Palace of Culture and Science at Warsaw (all data regarding brickyards are taken from documents of Stowarzyszenie Miłośników Krasiejowa). From 1974 to 2002, the clay was mined for the cement industry in Strzelce Opolskie. The annual clay production was 27,000 tonnes in 1960s (pit size 290 x 290 m; depth 8 m) and 236,000 tonnes in 1990s (pit size 450 x 350 m). Clay extraction in 2002 took place at three levels with a total depth of 23 m. Clay reserves were estimated at 34 million tonnes in 2003 (all data regarding this period are extracted from geological documentation and Przeniosło 1997). A limited occurrence of high-quality Quaternary moulding sands was discovered in 1964. However, these sands have never been exploited, probably due to its small size (470,000 tonnes, areal extent 4.8 ha, thickness 8.3 m; see Kozłowski 1979; Przeniosło 1997).

Krasiejów ranks amongst the few localities in the world where mass occurrences of articulated skeletons of Late Triassic terrestrial tetrapods can be observed. However, the earliest papers on the geology of Upper Silesia and the oldest geological maps of Silesia did not record any Upper Triassic deposits in the Mała Panew region (Figs. 2, 3). The Triassic clays and geological buildup of Krasiejów were depicted for the first time in a map by

Roemer (1870; see Fig. 4). Both beds with tetrapod skeletons at the Krasiejów claypit probably were exposed only between 1979 and 1985. Extensive palaeontological and geological studies at the pit started after R. Niedźwiedzki discovered the bone-bearing horizon with labyrinthodonts in June 1993. The first scientific paper on tetrapods from Krasiejów was published in 2000 (Dzik *et al.* 2000). The main investigations were conducted by scientists of the Institute of Paleobiology of the Polish Academy of Sciences (since 1993, team of Prof. J. Dzik) and of Opole University (since 2002, team of Prof. A. Bodzioch and Prof. E. Jagt-Yazykova). Results of studies of the palaeontological site at Krasiejów (1993-2012) appeared in print in 29 scientific papers (except for non-peer reviewed papers, conference materials and abstracts), one monograph and two popular science books. Fourteen new taxa (2 genera, 4 species and 1 subspecies of vertebrates; 3 genera and 4 species of invertebrates) have been erected on fossil material from Krasiejów (Table 1). Three doctoral theses and 16 master theses have been based on palaeontological and geological materials from Krasiejów.

Palaeontological excavations at Krasiejów are important not only for their scientific significance; they are also valuable for science popularisation, promotion of the Krasiejów region and stimulation of tourism. Since 2000, when the palaeontological site was first described, two palaeontological museums (founded in 2005 and 2006) and a large dinopark (2010) have been established at Krasiejów. Rehabilitation of a former clay pit is a costly affair; 1.4 million Euro was spent on the construction of a wooden gangway and of a palaeontological pavilion in the northeastern corner of the abandoned pit (Fig. 8). At the pavilion, part of the level with accumulations of labyrinthodont skulls is visible under a glass floor. 12 million Euro was spent to construct the so-called Jura Park, inclusive of a dinopark with life-size models of Triassic, Jurassic and Cretaceous dinosaurs and other Mesozoic tetrapods, a palaeo-oceanarium, a recreational area and a cinema. As a result, the number of tourists visiting the former clay pit at Krasiejów has been growing rapidly during the last few years, from about 6,000 people *per annum* in 2003-2004 to about 15,000 *per annum* after opening of the palaeontological pavilion in 2006 and to 278,000 tourists in 2011 after opening of the Jura Park (all data regarding cost and number of visitors are taken from Książkiewicz & Majer 2003; Hanszke 2012). An analysis of data from Google and Wikipedia (Figs. 9, 10) also confirms the growing popularity of Krasiejów among tourists.

Rozwój i aktualny stan badań nagromadzeń kości z Krasiejowa

Genesis and current state of knowledge of bone accumulations at Krasiejów

Adam Bodzioch

Uniwersytet Opolski, Katedra Biosystematyki, ul. Oleska 22, 45-052 Opole

e-mail: abodzioch@uni.opole.pl

Systematyczne badania triasowych skamieniałości z nagromadzeń w Krasiejowie oraz zawierających je osadów rozpoczęły się w roku 1993 (np. Niedźwiedzki 2012). Początkowo, były one prowadzone w ścisłym gronie odkrywców, pod egidą Instytutu Paleobiologii Polskiej Akademii Nauk, aż do ukazania się pierwszej publikacji na ich temat (Dzik i in., 2000). Od tego momentu badania nabraly większego rozmachu, gdyż – z jednej strony – zaczęły się pojawiać publikacje materiału już opracowanego przez ośrodki warszawskie, a z drugiej – w badania coraz silniej zaczęły się angażować inne ośrodki akademickie, głównie Uniwersytet Warszawski, Opolski, Śląski, Jagielloński, UAM i Uniwersytet Przyrodniczy we Wrocławiu, które również rozpoczęły publikację osiągniętych wyników. Kierunki badań można podzielić w pierwszym rzędzie na paleontologiczne i geologiczne. Wśród pierwszych dominuje rozpoznanie takonomiczne skamieniałości, a wśród drugich – stratygrafia i środowisko depozycji osadów. Rozpoznanie takonomiczne stanowi pierwotny i dotąd nie zakończony nurt badań. Obejmuje on wszystkie grupy skamieniałości znalezionych dotąd w ilach krasiejowskich: kręgowce, bezkręgowce, rośliny i glony.

Badania triasowych kręgów z Krasiejowa skupiały się początkowo na klasycznej osteologii, zmierzającej przede wszystkim do identyfikacji gatunków. Przyniosły one udokumentowanie występowania czterech gatunków gadów (nowy rodzaj i gatunek *Silesaurus opolensis* Dzik, 2003; nowy rodzaj i gatunek *Polonosuchus silesiacus* (Sulej, 2005; Brusatte i inni, 2010); nowy gatunek *Stagonolepis olenkae* Sulej 2010; *Paleorhinus sp.*), dwóch gatunków płazów tarczogłowych (nowy gatunek *Cyclotosaurus intermedius* Sulej i Majer 2005; *Metoposaurus diagnosticus* z nowym podgatunkiem *krasiejowensis* Sulej 2002) oraz nie opracowanych jak dotąd sfenodontów i dwóch grup ryb (dwudyszne i ganoidowe). Ponadto, w zebranych kolekcjach znajduje się wiele kości o wciąż nie ustalonej przynależności systematycznej, których zbadanie z pewnością powiększy ilość rozpoznanych tutaj gatunków. Badania osteologiczne są kontynuowane zarówno na gruncie klasycznej taksonomii (np. Barycka, 2007; Konietzko-Meier i Wawro, 2007; Mazurek i Słowiak, 2009; Piechowski i Dzik, 2010; Antczak, 2012), jak i morfologii funkcjonalnej (np. Lech, 2012). W

ostatnich latach rozpoczęły się także badania osteohistologiczne, obejmujące głównie zagadnienia wieku osobniczego i wzrostu zwierząt, sposobu poruszania się i pobierania pokarmu, biomechaniki, oraz funkcji niektórych elementów szkieletowych. Pierwsze wyniki dotyczą wybranych kości silezaura (Fostowicz-Frelik i Sulej, 2010), fitozaura (Bronowicz, 2009) i metopoaura (Konietzko-Meier i Klein, 2012; Konietzko-Meier i Sander, w druku; Gruntmejer, 2012; Zalecka, 2012; Gądek, 2012).

Bezkręgowce są licznie reprezentowane tylko przez małe (nowy rodzaj i gatunek *Silesunio parvus* Skawina i Dzik, 2011), mażoraczki (2 gatunki; Dzik i Sulej, 2007), i muszloraczki (3 gatunki, w tym 2 nowe; Olempska, 2004, 2011). Ponadto, występują tu także cykloidy (1 gatunek, nowy; Dzik, 2008), sporadyczne ślimaki i fragmenty pokryw chrząszczy (Dzik i Sulej, 2007). Rośliny występują dość obficie (głównie skrzypy, paprocie i nagonasienne), jednak stan ich zachowania nie pozwala na precyzyjne oznaczenia. Możliwa jest identyfikacja co najmniej 6 gatunków (Dzik i Sulej, 2007). Spośród glonów opisane zostały cztery gatunki ramienic szeroko rozprzestrzenione w kajprze Europy Środkowej (Zatoń i inni, 2005).

Badania stratygraficzne to przede wszystkim ustalenie, możliwe jak najbardziej precyzyjne, wieku osadów, i – co za tym idzie – nagromadzeń kostnych. Istnieje tu podstawowa rozbieżność pomiędzy „szkołą” paleontologiczną a sedimentologiczno-facjalną. Według pierwszej, opierającej się na trendach ewolucyjnych, warstwy kościonośne utworzyły się w karniku (np. Lucas i inni, 2007; Dzik, 2001; Dzik i Sulej, 2007; Majer i Lubka 2003), natomiast według drugiej, opierającej się na rozwoju litofacialnym – w noryku (np. Szulc, 2005). Podobna kontrowersja istnieje w przypadku interpretacji środowiska i sposobu powstania nagromadzenia tworzącego dolny poziom kościonośny. „Szkoła” paleontologiczna rekonstruuje jezioro, w którym następowała powolna, sukcesywna akumulacja szczątków martwych zwierząt (np. Dzik i Sulej, 2007). „Szkoła” geologiczna interpretuje natomiast wtórną koncentrację kości, która nastąpiła wskutek katastroficznej redepozycji z dużego obszaru równiny aluwialnej, na przesłankach sedimentologicznych (Szulc, 2005) i diagenetycznych (Bodzioch i Kowal-Linka, 2012). Równocześnie, toczyła się też dyskusja na temat ogólnego rozwoju paleośrodowisk, w której Gruszka i Zieliński (2008) zaliczyli dolny poziom kościonośny do systemu depozycji jeziornej, a górny – do systemu rzeki meandrującej. Istnieniu jeziora podczas depozycji dolnego poziomu kościonośnego przeczą wspomniane badania sedimentologiczne i diagenetyczne (Szulc, 2005; Bodzioch i Kowal-Linka, 2012).

Wszystkie te geologiczne, paleontologiczne i geologiczno-paleontologiczne kontrowersje wskazują, że istnieje nadal potrzeba prowadzenia intensywnych badań, z

naciskiem na podejście interdyscyplinarne, które może pozwolić na pełniejszą weryfikację wszystkich poglądów.

Z pozostałych badań, nie związanych już ściśle z paleontologią, pozostały opracowania mineralogiczne. Jak dotąd, opublikowane zostało w tym zakresie tylko doniesienie o celestynie (Bzowska i inni, 2004), co jest jedynie ułamkiem problematyki wymagającej badań. Przede wszystkim, z powodu licznych kontrowersji wokół paleośrodowiska i zachodzących w nim procesów, konieczne są badania minerałów autogenicznych, które są ich niezależnymi, a nie branymi dotąd pod uwagę świadectwami.

Od samego początku badań, troską wszystkich ich liderów było włączanie w nie jak najszerzej rzeszy studentów, czego skutkiem były (i są nadal) liczne prace magisterskie i doktorskie (Tabela 1). Większość z nich zostało zainspirowanych podczas corocznych studenckich obozów wykopaliskowych organizowanych na stanowisku dokumentacyjnym „Trias” w Krasiejowie przez Instytut Paleobiologii Polskiej Akademii Nauk, Uniwersytet Opolski i Uniwersytet Przyrodniczy we Wrocławiu, a znaczna część znalazła kontynuację w formie dalszych badań prowadzonych przez absolwentów. W ten sposób, „krasiejowskie” badania paleontologiczne i geologiczne odgrywają ogromną rolę nie tylko w zakresie poznawczym, lecz także w zakresie rozwoju młodej kadry naukowej.

Literatura/References

- Antczak, M. 2012. Jaw osteology and palaeoecology of an aetosaur from the ‘Trias’ site at Krasiejów, southwest Poland. In: Jagt-Yazykova, E., Jagt, J., Bodzioch, A., Konietzko-Meier, D. [eds] Krasiejów – palaeontological inspirations. *ZPW Plik*, Bytom, p. 55-67.
- Barycka, E. 2007. Morphology and ontogeny of the humerus of the Triassic temnospondyl amphibian *Metoposaurus diagnosticus*. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie – Abhandlungen*, 243 (3): 351-361.
- Bodzioch, A. & Kowal-Linka, M. 2012. Unraveling the origin of the Late Triassic multitaxic bone accumulation at Krasiejów (S Poland) by diagenetic analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 346-347: 25-36.
- Bronowicz, R. 2009. Osteohistology of the basal phytosaur Paleorhinus from the late Triassic of southern Poland - a preliminary results. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29(3): 70A.
- Brusatte, S.L., Butler, R.J., Sulej, T. & Niedźwiedzki, G. 2010. The taxonomy and anatomy of rauisuchian archosaurs from the Late Triassic of Germany and Poland. *Acta Paleontologica Polonica*, 54: 221–230.
- Bzowska, G., Gałuskina, I., Gałuskin, E. & Szeleg E. 2004. Wstępne dane o niebieskim celestynie z Krasiejowa. *Przegląd Geologiczny*, 52 (3): 214-215.

- Dzik, J. 2001. A new *Paleorhinus* fauna in the early Late Triassic of Poland. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21: 625–627.
- Dzik, J. 2003. A beaked herbivorous archosaur with dinosaur affinities from the early Late Triassic of Poland. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23: 556–574.
- Dzik, J. 2008. Gill structure and relationships of the Triassic cycloid crustaceans. *Journal of Morphology*, 269 (12): 1501–1519.
- Dzik, J. and Sulej, T., 2007. A review of the early Late Triassic Krasiejów biota from Silesia, Poland. *Palaeontologia Polonica*, 64: 3-27.
- Dzik, J., Sulej, T., Kaim, A. & Niedźwiedzki, R. 2000. Późnotriasowe cmentarzysko lądowych czworonogów w Krasiejowie na Śląsku Opolskim. *Przegląd Geologiczny*, 48: 226–235.
- Fostowicz-Frelik, Ł. & Sulej, T. 2009. Bone histology of *Silesaurus opolensis* Dzik, 2003 from the Late Triassic of Poland. *Lethaia*, 43: 137-148.
- Gądek, K. 2012. Palaeohistology of ribs and clavicle of *Metoposaurus diagnosticus* from Krasiejów (Upper Silesia, Poland). *Opole Scientific Society Natural Journal*, 45: 39-42.
- Gruntmejer, K., 2012. Morphology and function of cranial sutures of the Triassic amphibian *Metoposaurus diagnosticus* (Temnospondyli). In: Jagt-Yazykova, E., Jagt, J., Bodzioch, A., Konietzko-Meier, D. [eds] Krasiejów – palaeontological inspirations. *ZPW Plik*, Bytom, p. 34-54.
- Gruszka, B. & Zieliński, T. 2008. Evidence for a very low-energy fluvial system: a case study from the dinosaur-bearing Upper Triassic rocks of Southern Poland. *Geological Quarterly*, 52: 239-252.
- Konietzko-Meier, D. & Wawro, K. 2007. Mandibular dentition in the Late Triassic temnospondyl amphibian *Metoposaurus*. *Acta Paleontologica Polonica* 52(1): 213- 215.
- Konietzko-Meier, D. & Klein, N. 2012. Unique growth pattern of *Metoposaurus diagnosticus krasiejowensis* (Amphibia, Temnospondyli) from the Upper Triassic of Krasiejów, Poland. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* <http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2012.12.003>.
- Konietzko-Meier, D. & Sander, P.M. (in press). Histology of long bones of *Metoposaurus diagnosticus* (Temnospondyli) from the Late Triassic of Krasiejów (Poland) and its paleobiological implications. *Journal of Vertebrate Paleontology*.
- Książkiewicz, K. & Lech, K. 2006. A new assamblage of Late Triassic vertebrates from Krasiejów near Opole. In: Nowak A., Hebda G. [eds] Biodiversity of quarries and pits. *Opole Scientific Society*, Górażdże, str.169-173.

- Lech, K.A. 2012. Rekonstrukcja obręczy barkowej *Cyclotosaurus intermedius* (Sulej i Majer, 2005) z Krasiejowa koło Opola. W: Konferencja Naukowa „Stowarzyszenie Dinopark, podsumowanie działalności w latach 2003-2012”. Opole, str. 39-40.
- Lucas, S. G. , Spielmann, J. A. & Hunt, A.P. 2007. Biochronological significance of Late Triassic tetrapods from Krasiejów Poland. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 41: 248–258.
- Majer, D. & Lubka, M. 2003. An accumulation of bones of large Late Triassic reptiles at Krasiejów, Opolean Silesia, Poland. *Nature Journal, Opole Scientific Society*, 36: 69-76.
- Mazurek, D. & Słowiak, J. 2009. Silezaur dinozaurem? *Przegląd Geologiczny*, 57 (7): 569-571.
- Niedźwiedzki, R., 2012. Od żelaza do silezaura. Historia górnictwa i odkrycia kręgowców triasowych w Krasiejowie. In: Jagt-Yazykova, E., Jagt, J., Konietzko-Meier, D., Bodzionek, A. [eds] Krasiejów – inspiracje paleontologiczne. *ZPW Plik*, Bytom, p. 6-25.
- Olempska, E. 2004. Late Triassic spinicaudata crustaceans from southwestern Poland. *Acta Paleontologica Polonica*, 49: 429–442.
- Olempska, E. 2011. Fresh-water ostracods from the Late Triassic of Poland. *Joannea Geologie und Paläontologie*, 11: 154-155.
- Piechowski, R. & Dzik, J. 2010. The axial skeleton of *Silesaurus opolensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30, 1127-1141.
- Skawina, A. & Dzik., J. 2011. Umbonal musculature and relationships of the Late Triassic filibranch unionoid bivalves. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 163: 863–883.
- Sulej T. 2002. Species discrimination of the Late Triassic temnospondyl amphibian *Metoposaurus diagnosticus*. *Acta Paleontologia Polonica*, 47 (3): 535-546.
- Sulej, T. 2005. A new rauisuchian reptile (Diapsida: Archosauria) from the Late Triassic of Poland. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25(1): 78–86.
- Sulej T. 2007. Osteology, variability, and evolution of *Metoposaurus*, a temnospondyl from the Late Triassic of Poland. *Paleontologia Polonica*, 64, 29-139.
- Sulej, T. 2010. The skull of an early Late Triassic aetosaur and the evolution of the stagonolepidid archosaurian reptiles. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 158: 860–881.
- Sulej, T. & Majer, D. 2005. The temnospondyl amphibian *Cyclotosaurus* from the Upper Triassic of Poland. *Palaeontology*, 48(1): 157-170.
- Szulc, J. 2005. Sedimentary environments of the vertebrate-bearing Norian deposits from Krasiejów, Upper Silesia (Poland). *Hallesches Jahrbuch für Geowissenschaften, Reihe B*, 19: 161–170.

- Zalecka, K. 2012. Wzajemne relacje unaczynienia i urzeźbienia w międzyobojczyku *Metoposaurus diagnosticus krasiejowensis* (Amphibia, Temnospondyli). W: Konferencja Naukowa „Stowarzyszenie Dinopark, podsumowanie działalności w latach 2003-2012”. Opole, str. 41-43.
- Zatoń, M., Piechota, A. and Sienkiewicz, E. 2005. Late Triassic charophytes around the bone-bearing bed at Krasiejów (SW Poland) – palaeoecological and environmental remarks. *Acta Geologica Polonica*, 55: 283-293.

Summary

Systematic studies of Keuper (Late Triassic) bone beds near Krasiejów were initiated in 1993 by Professor Jerzy Dzik (Institute of Paleobiology, Polish Academy of Sciences, Warsaw) and continued by this team until the first publication in 2000. Later, other scientific institutions joined in, mainly the universities of Kraków (Jagiellonian), Silesia (Sosnowiec), Opole, Warsaw, Wrocław and Poznań, which has resulted in a broad spectrum of both palaeontological and geological issues. Current palaeontological studies home in on the systematics, osteology, palaeoecology and osteohistology of vertebrate faunas, and also consider many aspects of invertebrate, plant and algal assemblages. To date, most of the species represented have been recognised; however, lots of unidentified remains are in collections, numerous problems remain unresolved, and quite a lot of interpretations are controversial, e.g., on the mode of life, feeding and locomotion, intraspecific variability, functions of some skeletal parts, individual age, ontogeny and taphonomy. Studies of a geological nature mainly revolve around interpretations of the exact age of the bone-bearing deposits, of the sedimentary environment, of diagenesis and of the origin of bone accumulations. Similar to strictly palaeontological issues, different opinions have been expressed, depending of the methodology used, e.g. sedimentological *versus* diagenetic or palaeontological data and inference. Contradictory views indicate that more interdisciplinary studies are called for. Not only are the Krasiejów bone beds studied scientifically, they are also used for education at any particular level. Research camps at Krasiejów, organised annually by IP PAN, UO and Wrocław UP, as well as student conferences and other activities, serve to promote MSc and PhD theses. In actual fact, a new generation of palaeontologists is trained here.

Tabela 1. Chronologiczny wykaz prac magisterskich i doktorskich wykonanych na podstawie badań stanowiska dokumentacyjnego „Trias” w Krasiejowie. Użyte skróty: IPPAN: Instytut Paleobiologii Polskiej Akademii Nauk; UJ: Uniwersytet Jagielloński; UO: Uniwersytet Opolski; US: Uniwersytet Śląski; UW: Uniwersytet Warszawski; UAM: Uniwersytet im. A. Mickiewicza w Poznaniu.

Table 1. Chronological list of MSc. and PhD theses completed on the ground of investigations of the site “Trias” in Krasiejów.

Abbreviations. IPPAN: Institute of Palaeobiology of the Polish Academy of Science; UJ: Jagiellonian University; UO: Opole University; US: Silesian University; UW: Warsaw University; UAM: A. Mickiewicz University in Poznań.

Lp. No.	Rok (Stopień) Year (Degree)	Autor Author	Tytuł Title	Ośrodek Institution	Promotor (ośrodek) Promoter (institution)
1	1998 (Mgr/MSc)	Tomasz Sulej	Geneza typu przystosowanego wielkich jeziornych czworonogów późnego triasu.	UW	Jerzy Dzik (IPPAN) Michał Kozakiewicz (UW)
2	1999 (Mgr/MSc)	Elwira Stankiewicz (Gryglas)	Ramienice a środowisko życia fytozaurow i metopozaurów z późnego triasu Śląska Opolskiego	UW	Jerzy Dzik (IPPAN) Maria Ziembńska-Tworzydło (UW)
3	2002 (Mgr/MSc)	Krzysztof Ksiazkiewicz	Pokrewieństwo płazów tarczoglowych (Labirynthodontia) z płazzami współczesnymi na przykładzie metopozaura (<i>Metoposaurus diagnosticus</i>) z Krasiejowa na Śląsku Opolskim	UO	Jerzy Lis (UO)
4	2003 (Mgr/MSc)	Ewa Barycka	Morfologia i zmienność kości ramiennej <i>Metoposaurus diagnosticus</i> (Temnospondyli, Amphibia) z górnego triasu Krasiejowa (Śląsk Opolski).	UO	Andrzej Elżanowski (UO)
5	2003 (Mgr/MSc)	Małgorzata Bednarz	Miejscze labiryntodontów z rodzaju <i>Metoposaurus</i> we wczesnej ewolucji płazów.	UJ	Jerzy Dzik (IPPAN) Adam Gaśiński (UJ)
6	2006 (Dr/PhD)	Tomasz Sulej	Osteology, variability, and evolution of <i>Metoposaurus</i> , a temnospondyl from the Late Triassic of Poland.	IPPAN	Jerzy Dzik (IPPAN)
7	2008 (Dr/PhD)	Dorota Konietzko-Meier	Znaczenie taksonomiczne cech uzębienia i specyfika mechanizmu wymiany żebowej u <i>Metoposaurus diagnosticus</i> (Amphibia, Temnospondyli) z triasu Krasiejowa	UO	Michał Ginter (UW)

8	2008 (Mgr/MSc)	Katarzyna Anna Lech	Rekonstrukcja obręczy barkowej <i>Cyclotosaurus intermedius</i> (Sulej i Majer, 2005) z Krasiejowa kolo Opola.	UO	Elena Jagt-Yazykova (UO); Tomasz Sulej (IPPAN)
9	2009 (Mgr/MSc)	Małgorzata Ociepa	Charakterystyka uzębienia kopalonego płaza <i>Cyclotosaurus intermedius</i> z Krasiejowa.	UO	Adam Bodzioch (UO)
10	2009 (Mgr/MSc)	Daniel Dróżdzel	Zmienność międzyobojczyka <i>Metoposaurus diagnosticus</i> (Temnospondyli, Amphibia) z Krasiejowa kolo Opola	UO	Adam Bodzioch (UO)
11	2010 (Mgr/MSc)	Małgorzata Pęcka	Paleohistologia trzonów kregowych <i>Metoposaurus diagnosticus</i> z Krasiejowa	UO	Adam Bodzioch (UO)
12	2011 (Mgr/MSc)	Edward Złotkowski	Paleohistologia żeber i osteoderm archozaura <i>Stagonolepis ze stanowiska dokumentacyjnego „Trias” w Krasiejowie.</i>	UO	Adam Bodzioch (UO)
13	2011 (Mgr/MSc)	Kamil Gądek	Paleohistologia żeber i obojczyka <i>Metoposaurus diagnosticus ze stanowiska dokumentacyjnego „Trias” w Krasiejowie.</i>	UO	Adam Bodzioch (UO)
14	2011 (Dr/PhD)	Aleksandra Skawińska	Pochodzenie i wczesna ewolucja skórek.	UW	Jerzy Dzik (IPPAN)
15	2012 (Mgr/MSc)	Katarzyna Zalecka	Miedzyobojczyk <i>Metoposaurus diagnosticus krasiejowensis</i> (Amphibia, Temnospondyli) ze stanowiska dokumentacyjnego „Trias” w Krasiejowie	US	Adam Bodzioch (UO)
16	2012 (Mgr/MSc)	Kamil Gruntmejer	Histologia kości czaszki triasowego płaza <i>Metoposaurus diagnosticus</i> z Krasiejowa	UAM	Adam Bodzioch (UO)
17	2012 (Mgr/MSc)	Justyna Sitko	Paleohistologia międzyobojczyka <i>Metoposaurus diagnosticus ze stanowiska dokumentacyjnego „Trias” w Krasiejowie.</i>	UO	Adam Bodzioch (UO)
18	2012 (Mgr/MSc)	Marta Adamik	Paleohistologia zuchwy <i>Metoposaurus diagnosticus ze stanowiska dokumentacyjnego „Trias” w Krasiejowie.</i>	UO	Adam Bodzioch (UO)
19	2012 (Mgr/MSc)	Urszula Klapatuk	Paleohistologia kości udowej fitoaura ze stanowiska dokumentacyjnego „Trias” w Krasiejowie.	UO	Adam Bodzioch (UO)

Morphology and function of cranial sutures of the Late Triassic amphibian *Metoposaurus diagnosticus* (Temnospondyli) from southwest Poland

Morfologia i funkcja szwów czaszkowych późnotriasowego płaza *Metoposaurus diagnosticus* (Temnospondyli) z południowo-zachodniej Polski

Kamil Gruntmejer

Adam Mickiewicz University, Department of Geographical and Geological Sciences, Institute of Geology, ul. Maków Polnych 16, PL-61-606 Poznań, Poland, e-mail: jango_fett@interia.pl

Abstract

Selected sutures in the dermal skull roof and palate of the Late Triassic temnospondyl amphibian *Metoposaurus diagnosticus* have been examined; suture morphology and their functional role in skull biomechanics are here described along similar previous assumptions of such a relationship. To date, our understanding of the forces generated during prey capture and mastication in fossil amphibians is poor; however, the morphology of sutures and collagen fibres arrangements may help to deduce the type of loading strains. In sutures of *Metoposaurus* skull examined for the present paper, the following types of suture morphology have been found: complexly interdigitated, shallowly interdigitated and overlapping. These types have different functional manifestations. Complex interdigitated sutures are associated with compressive strain, whereas a shallow interdigitated ones are adapted to resist tension forces. The overlapping sutures can absorb and counteract loading of variable strains. This shows the importance of suture morphology; its properties have a significant impact on the biomechanics of a *Metoposaurus* skull. In the present study, suture morphology is correlated with previous works on the morphology and functional implications of fossil and extant animals.

Abstrakt

W pracy zbadano wybrane szwy występujące pomiędzy kościemi skórnymi dachu czaszki oraz podniebienia. Szwu przeanalizowano pod kątem morfologii i ich roli w biomechanice czaszki przy założeniu istnienia powiązania pomiędzy morfologią a funkcją. Obecnie wiedza na temat naprężeń powstających w czaszce podczas łapania i rozdrabniania zdobyczy wciąż

jest niewielka. Poznanie zróżnicowania morfologii szwów może pomóc w zrozumieniu typu napięć powstających między kośćmi czaszki. Wśród szwów czaszkowych *Metoposaurus* opisywanych w obecnej pracy wyodrębniono następujące typy morfologiczne: całkowicie splecione, płytka splecione i nakładające. Wyróżnione trzy typy szwów cechują różne właściwości mechaniczne. Całkowicie splecione szwy przeciwdziałają siłom ściskającym, płytka splecione są odporne na działanie sił rozciągających. Szwы nakładające mogą absorbować i przeciwdziałać zróżnicowanym obciążeniom. Przedstawione wyniki pokazują ważność budowy szwów i ich znaczenie dla interpretacji biomechaniki czaszki *Metoposaurus*. W pracy opisaną morfologię szwów odniesiono również do wcześniejszych wyników znanych dla innych grup kopalnych oraz współczesnych zwierząt.

Introduction

Metoposaurids were large (lengths of around 3 meters), Late Triassic amphibians (Temnospondyli) with a strongly dorso-ventrally flattened body that were adapted to aquatic life (Schoch & Milner 2000). A specific feature of the skull anatomy of *Metoposaurus* is the location of the orbits; these lie in front of its part. It helped this aquatic predator in search of prey in the murky waters (Sulej 2007). The roof of the skull shows a distinct sculpture which consists of isometrically arranged pits in the central part of the skull and longitudinal grooves near the edges.

New histological studies on skull bones of *Metoposaurus* (Gruntmejer 2012) have resulted not only in a comprehensive description of their structure, but have also yielded new data on cranial sutures, i.e., the fibrous joints between adjoining bones. This is important, because cranial sutures are poorly known in fossil amphibians; to date, merely two papers have appeared in print on temnospondyls (Kathe 1995, 1997), and their role in cranial biomechanics amongst fossil and extant vertebrates has been at the centre of attention for many researches for decades (e.g. Moazen *et al.* 2008). Palaeontological studies of cranial sutures rely mainly on a comparison of their morphology and function with skulls of modern animals. Experimental skull analysis of miniature pigs (*Sus scrofa*) provides many important data on the relationship between suture morphology and function, on collagen fibre arrangements and stress distribution during mastication (Rafferty & Herring 1999). Complex sutures with a high degree of interdigitation are characteristic of skull regions undergoing strong compression, while sutures with shallow interdigitation and butt-ended sutures (or abutting) are associated with tension (Jasinoski *et al.* 2010a). Similar conclusions have been obtained in studies of morphology and collagen fibre arrangements of cranial sutures in the

extant fish *Polypterus endlicherii* (Markey & Marshall 2007b). In addition, Markey & Marshall (2006) focused also on the relationship between feeding mode and function of cranial sutures in the Devonian tetrapod *Acanthostega*, in the osteolepiform fish *Eusthenopteron* and in the terrestrial Triassic tetrapod *Phonerpeton*. Here, particular attention is paid to *Acanthostega*, because this amphibian lived in water, similar to *Metoposaurus*. The morphology of cranial sutures in *Acanthostega* suggests that that amphibian captured prey by biting, rather than by suction; the latter occurred in *Eusthenopteron*.

Material and methods

The main goal of the present study is to specify the types of cranial sutures in the fossil amphibian *Metoposaurus diagnosticus*, to describe their morphology and that of collagen fibre arrangements and to interpret their functions.

The near-complete, well-preserved skull of *Metoposaurus* (catalogue number UOPB 01029) used here is housed in the collections of the Laboratory of Paleobiology, University of Opole (Poland); it is about 400 mm in length (Fig. 1). Cranial sutures were not visible on the skull surface; they could only be observed after grinding off the external sculpture. The disappearance of all traces of sutures on the skull surface during ontogeny is a phenomenon often encountered in adult individuals. This reinforces the internal structure of the skull, but also led to (near-) immobility between adjacent bones (Moazen *et al.* 2008).

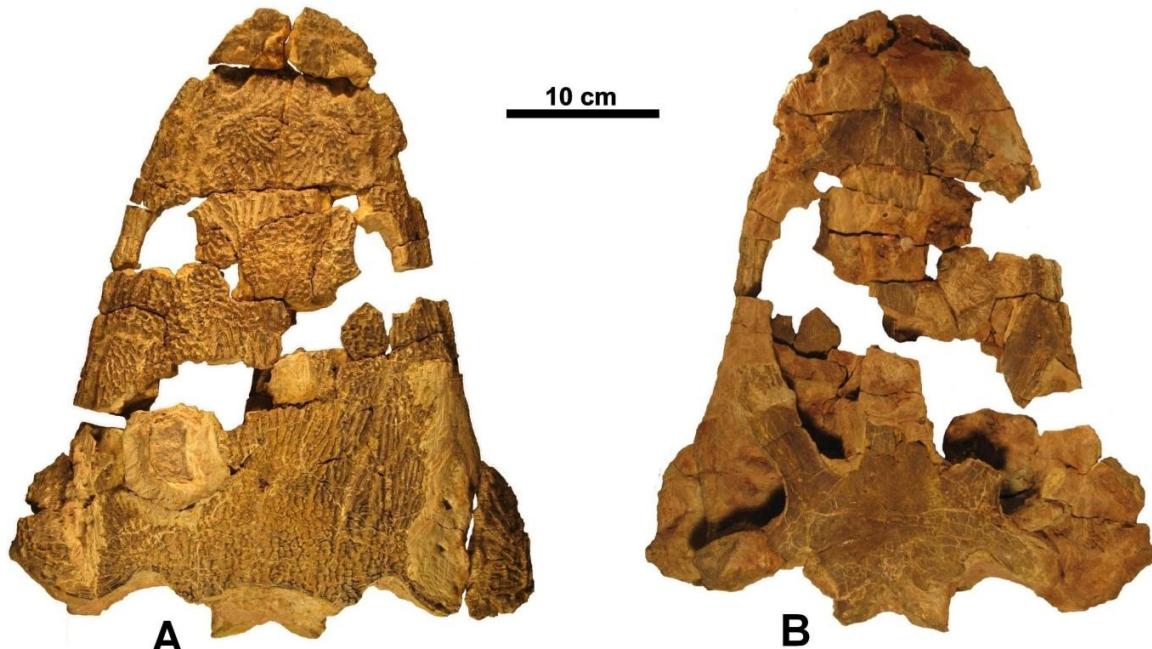


Fig. 1. Skull roof of *Metoposaurus diagnosticus* skull (UOPB 01029), in dorsal (A) and ventral (B) views.

In the present study, I have relied on observations done in histological thin sections, using a standard petrographic microscope and scanning electron microscope (SEM). Measurements were made using the computer program Axio Vision Rel.4.8. The cutting of the *Metoposaurus* skull and the preparation of histological thin sections was conducted at the Paleontological Laboratory of the Institute of Geology (Adam Mickiewicz University, Poznań, Poland). The histological analysis was performed with the use of a microscope in normal (plane polarised) and cross polarised light, and was supplemented by SEM observations. Results of skull mechanics are compared with test results of Rafferty & Herring (1999) and Markey & Marshall (2006, 2007b). Similar to these papers, it was assumed that sutures with a high degree of interdigitations resist compression forces, whereas shallow interdigitated sutures and butt-ended sutures are associated with tension. Sharpey's fibre arrangements acted in stress distribution in the skull of *Metoposaurus*; results obtained were compared with *Acanthostega* in terms of prey capture method.

The following sutures are described in the present note: maxilla-nasal (MN), two samples of maxilla-lacrimal (ML), maxilla-vomer (MV), maxilla-palatine (MPL), two samples of palatine-vomer (PLV), prefrontal-lacrimal (PRFL), frontal-postfrontal (FPF), two samples of jugal-postorbital (JPO) and two samples of interpostparietal (IPP). Bone cutting along the course of these sutures was done perpendicular to the long axis of the skull. The location of these slices is shown in schematic drawings of the skull of *Metoposaurus* (Fig. 2). In addition, histological samples of cranial sutures from the external surface of the skull have also been taken. These samples comprised the following: jugal-postorbital (JPO), parietal-supratemporal (PST) and interpostparietal (IPP). Unfortunately, the serpentine shape of sutures on the external surface of the skull called „sinuosity” (in contrast to cross sections called „interdigitation”) and its trace do not allow to determine its function (Markey & Marshall 2007a, b). The cross sectional shape of suture does not reflect its ectocranial trace, and sutures with the same shape on the skull surface may actually demonstrate a different morphology in cross section, adapted to resist different types of strains. This suggests that suture morphology in cross section is a more reliable indicator of function, rather than ectocranial traces (Markey & Marshall 2007a).

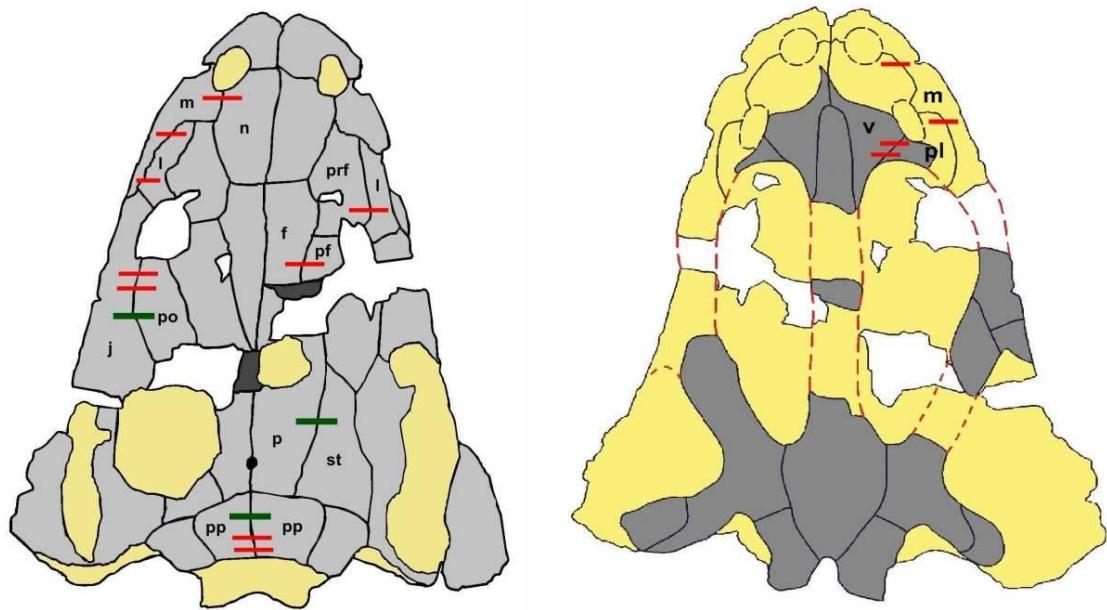


Fig. 2. Schematic drawings of a skull of *Metoposaurus diagnosticus*, based on UOPB 01029. Red lines indicate areas of cross section, while green lines relate to samples from the skull surface. The grey color indicates bones and the claystone matrix is shown in yellow. Discontinuous red lines indicate the hypothetical course of the missing bones.

Description of cranial sutures

Cranial sutures are deformable joints between adjacent bones in the skull, bridged by collagen fibres (Jasinoski *et al.* 2010a). Their main purpose is to absorb or disperse strain forces (compression or tension) which act inside the skull or directly on its surface. These strains occurs most frequently during activities related with feeding – biting, mastication, holding fighting prey in the jaw, and suction. Moreover, cranial sutures resist stress rise during birth (mainly in mammals) and during expansion of skull and soft tissues. In some species, cranial sutures play a role in absorbing impact forces such as head-butting in goats (Jasinoski *et al.* 2010a).

Markey *et al.* (2006) distinguished three types of suture: interdigitated, overlapping (or scarf) and butt-ended (or abutting) (Fig. 3). Interdigitated sutures occur mainly in areas that experience compressive forces, while butt-ended sutures are associated with tensile strain (Jasinoski *et al.* 2010a,b).

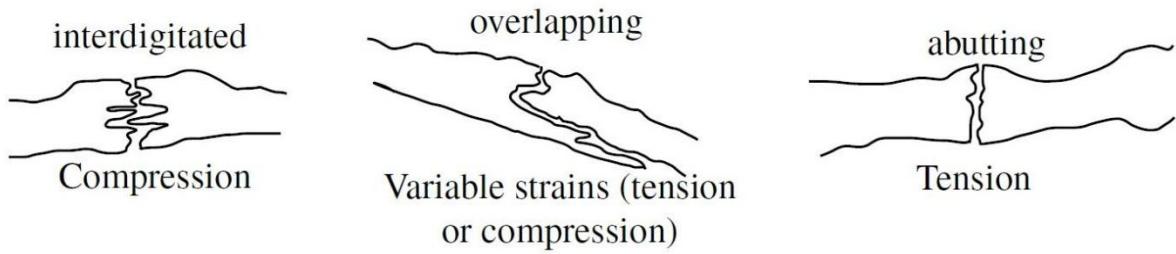


Fig. 3. Schematic drawing of three types of suture morphology (Markey *et al.* 2006).

However, complex interdigitated sutures (with deep interdigitating processes) function to resist compression strains, whereas suture with shallow interdigitating processes handle tensile strains (Rafferty & Herring 1999). The number and arrangement of collagen fibres also plays a very important role in dissipation of stress (Fig. 4). In sutures with a compression-resistant role (complex interdigitated), the collagen fibres are oriented obliquely in the direction of the apex of the interdigitation. In shallowly interdigitated sutures, the fibres radiate outwards at the apex of the interdigitation, and some fibres have an oblique arrangement along the straight limbs of the sutural interdigitation (Jasinowski *et al.* 2010a). In tense butt-ended (abutting) sutures, the fibres span the suture in a straight or crossed arrangements. In overlapping sutures, where bone surfaces greatly overlap, the sutural contact area is evenly stressed by compression or tension.

Kathe (1995, 1997) used a different subdivision, by describing three sutural types (Fig. 5): (1) simple sutures with moderate obliquity - „lamella”, „basal lamella”, „shelf” and „basal shelf”, (2) simple sutures with extreme obliquity - „steep bevel” and „vertical wall”, and (3) complex sutures - „groove” and „plug-contact” (Kathe 1997).

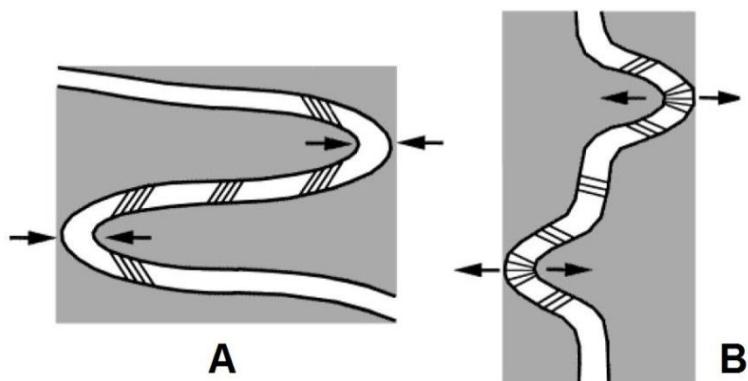


Fig. 4. Schematic drawing of collagen fibre arrangements in compressed and tensed sutures. **A:** A compressed suture with deep interdigitating processes and compression-resistant collagen fibre arrangement. **B:** A tensed suture with shallowly interdigitating processes and tension-resistant collagen fibre arrangement (Rafferty & Herring 1999).

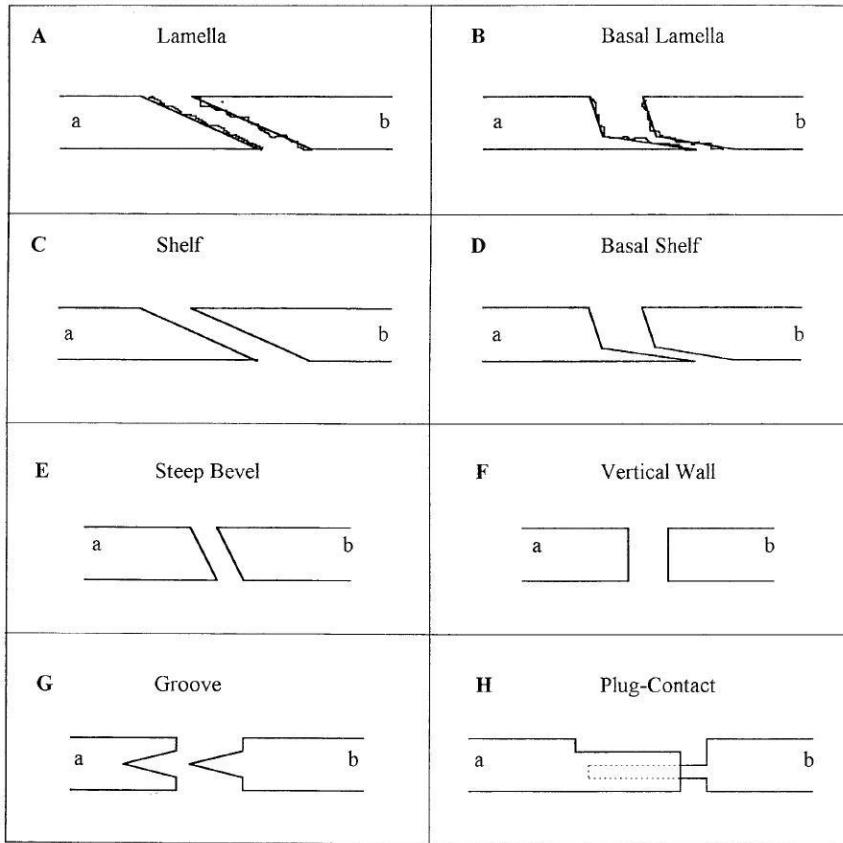


Fig. 5. Schematic illustration of different sutural types occur in the skull roof of Amphibia, cross-section (Kathe 1995).

Morphological description of sutures studied

Maxilla-nasal suture (MN).

The histological thin section with the maxilla-nasal suture (m,n-l-1) was prepared from the left part of the skull. The slice was made perpendicular, behind the lower edge of the nostrils in the anterior portions of the maxilla and nasal. The maxilla-nasal suture was well preserved. Its upper part was shallowly interdigitated, whereas its medial part became overlapping (Fig. 6), where the nasal overlaps ventrally on the maxilla. An isolated, short patch of Sharpey's fibres was noted at the bone margins.

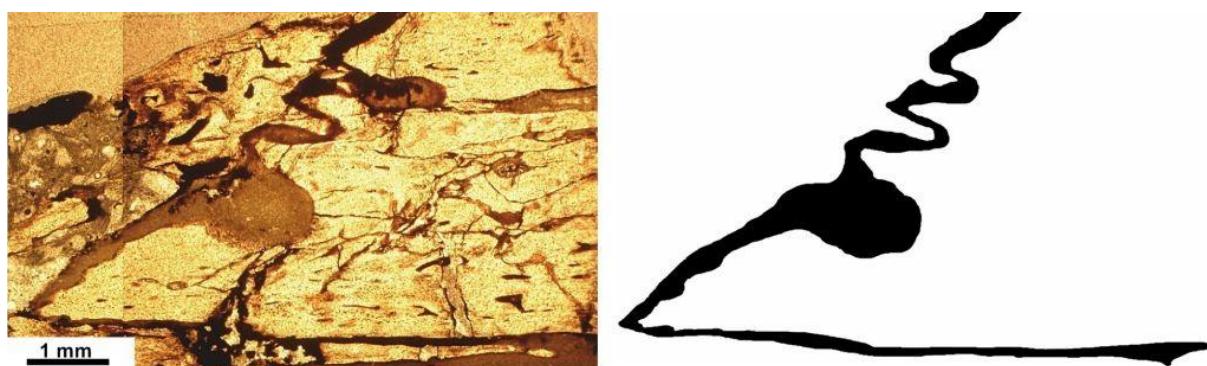


Fig. 6. Photograph and interpretative line-drawing of the maxilla-nasal suture (MN).

Maxilla-lacrimal suture (ML).

Two samples of the maxilla-lacrimal suture were analysed histologically. Both thin sections (m,l-l-1 and m,l-l-2) were prepared in a 2-cm distance from each other in the left part of the skull. Both sutures are partially incomplete; this first (m,l-l-1) is characterised by complex interdigitations (Fig. 7), whereas the second (m,l-l-2) reveals shallow interdigitations in its upper part and becomes more complex in its medial area (Fig. 8). In both samples, distinct Sharpey's fibres were found along of the bone margins.



Fig. 7. Photograph and interpretative line-drawing of the maxilla-lacrimal suture (ML) – thin section (m,l-l-1).



Fig. 8. Photograph and interpretative line-drawing of the maxilla-lacrimal suture (ML) – thin section (m,l-l-2).

Maxilla-vomer suture (MV).

A histological thin section (m,v-p-1) was prepared from the right part of the present skull, the cut being set transversely into maxilla and vomer, behind the lower edge of the anterior palatal vacuity. Only the lower part of the maxilla-vomer suture is well preserved (Fig. 9).

The morphology of this suture shows complex interdigitations with long interfingerings of bone. On the bony edges, isolated clumps of Sharpey's fibres can be observed (Fig. 10A, B).

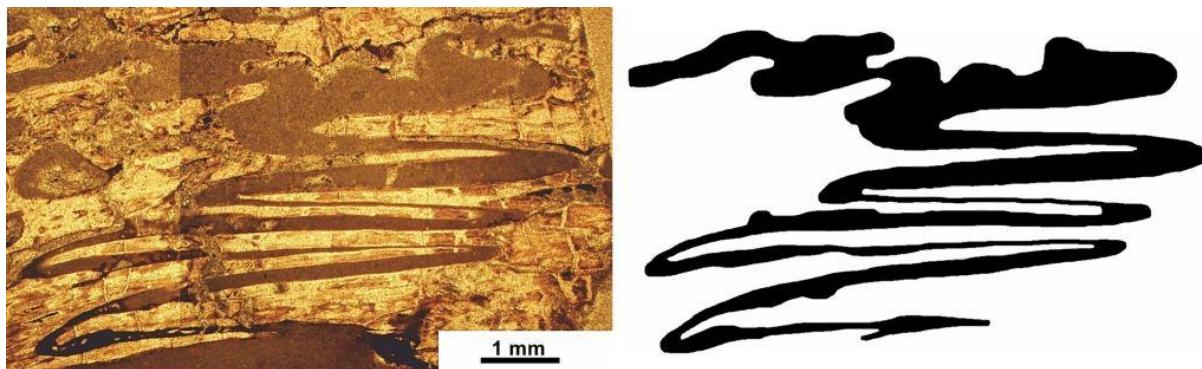


Fig. 9. Photograph and interpretative line-drawing of the maxilla-vomer suture (MV).

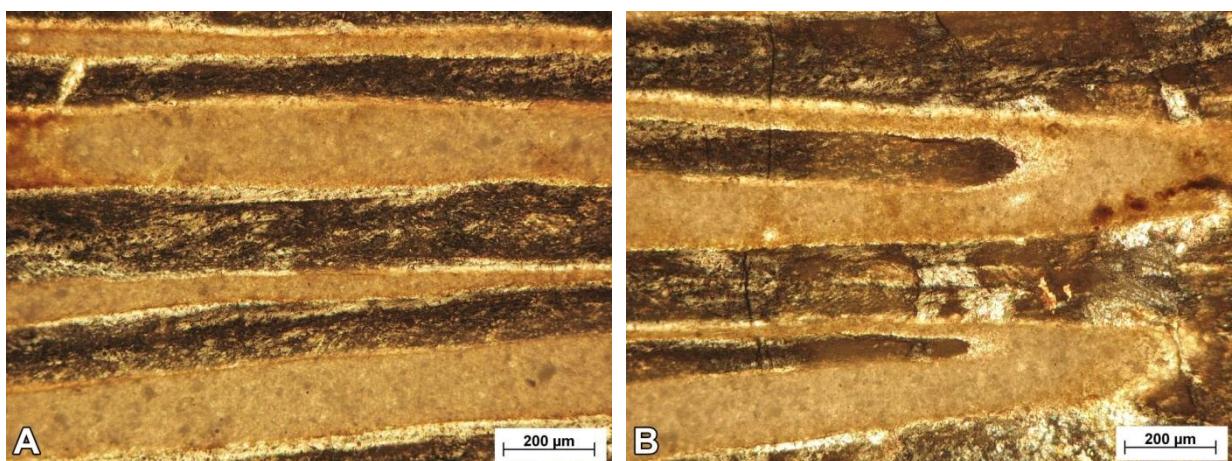


Fig. 10A, B. Sharpey's fibres in polarised light (lower part of maxilla-vomer suture).

Maxilla-palatine suture (MPL).

The sample with the maxilla-palatine suture (m,pl-p-1) was prepared from the right-hand side of the skull, where the contact between the maxilla and palatine begins. The examined suture is well preserved. In cross section, it is characterised by complex interdigitations (Fig. 11). The mineralized Sharpey's fibres can be observed in some parts along the bony edges.

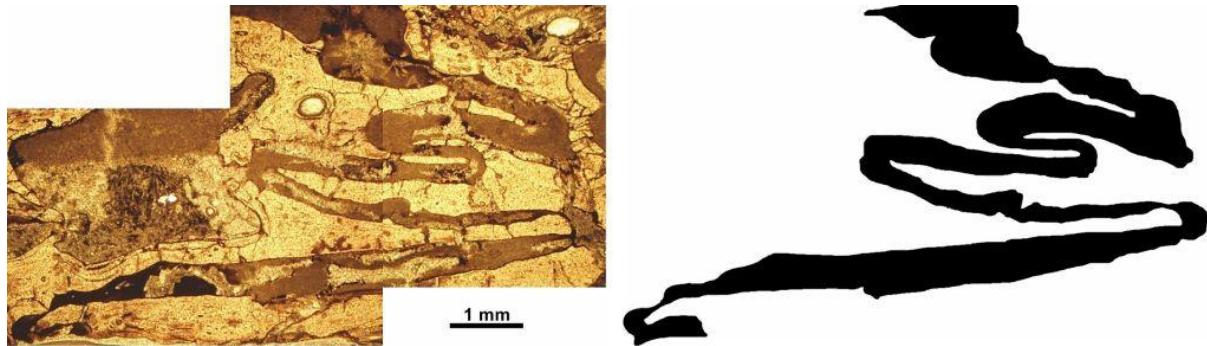


Fig. 11. Photograph and interpretative line-drawing of the maxilla-palatine suture (MPL).

Palatine-vomer suture (PLV).

Two samples of palatine-vomer sutures were analysed histologically. Both thin sections (pl,v-p-1 and pl,v-p-2) were prepared in a 1-cm distance from each other in the right part of palate (Figs 12, 13). The examined sutures are relatively well preserved. Sample (pl,v-p-2) is only partially complete. The upper parts of both sutures are characterised by shallow interdigitations; in deeper parts its morphology becomes more complex. Distinct Sharpey's fibres are present along the lateral edges in both palatine-vomer sutures (Fig. 14A, B).

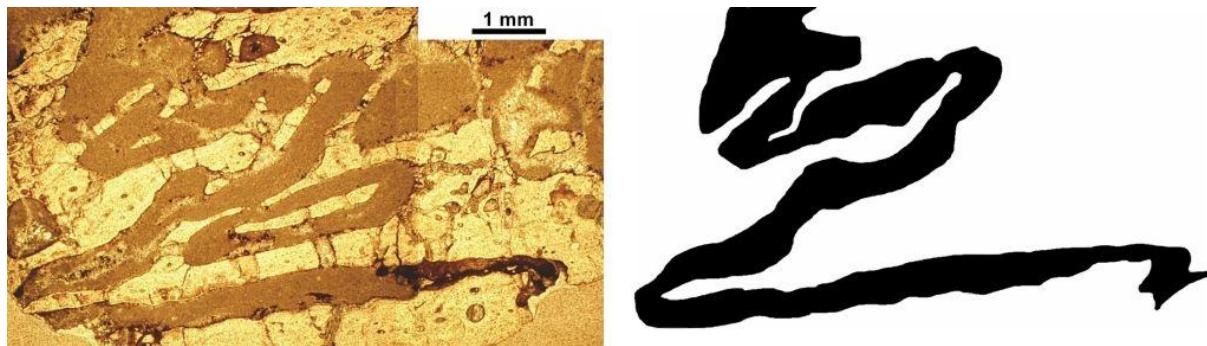


Fig. 12. Photograph and interpretative line-drawing of the palatine-vomer suture (PLV) – thin section (pl,v-p-1).



Fig. 13. Photograph and interpretative line-drawing of the palatine-vomer suture (PLV) – thin section (pl,v-p-2).

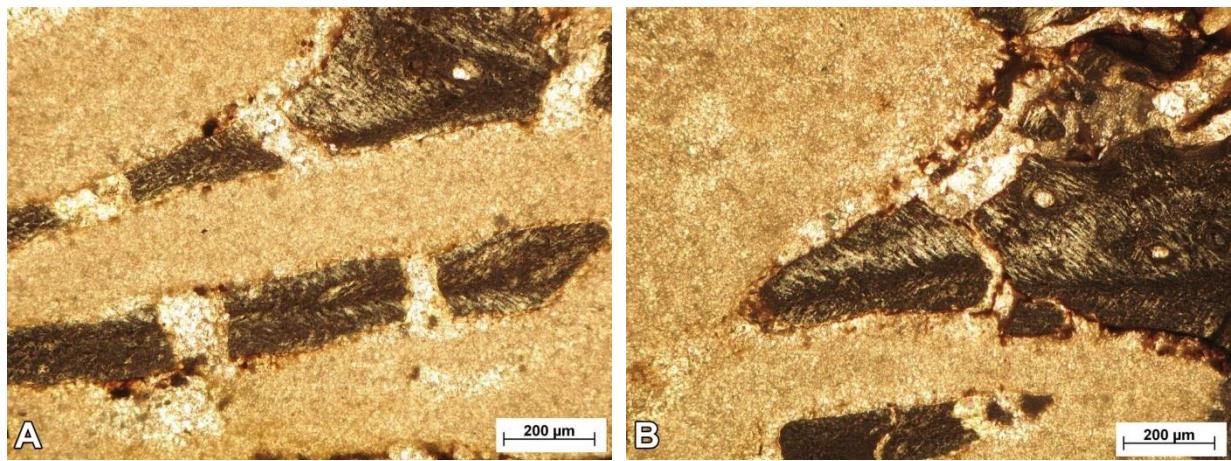


Fig. 14. The palatine-vomer suture in polarised light. **A:** Thin section (pl,v-p-1) with distinct Sharpey's fibres on the bony edges. **B:** Sharpey's fibres in upper part of sample (pl,v-p-2).

Prefrontal-lacrimal suture (PRFL).

The histological thin section (prf,l-p-1) was prepared from the posterior part of the prefrontal and lacrimal, the cut being located above the edge of the orbit. The very well-preserved prefrontal-lacrimal suture is characterised by shallow interdigitations (Fig. 15). In polarised light, dense clumps of Sharpey's fibres occur along the lateral edges of adjoining bones.

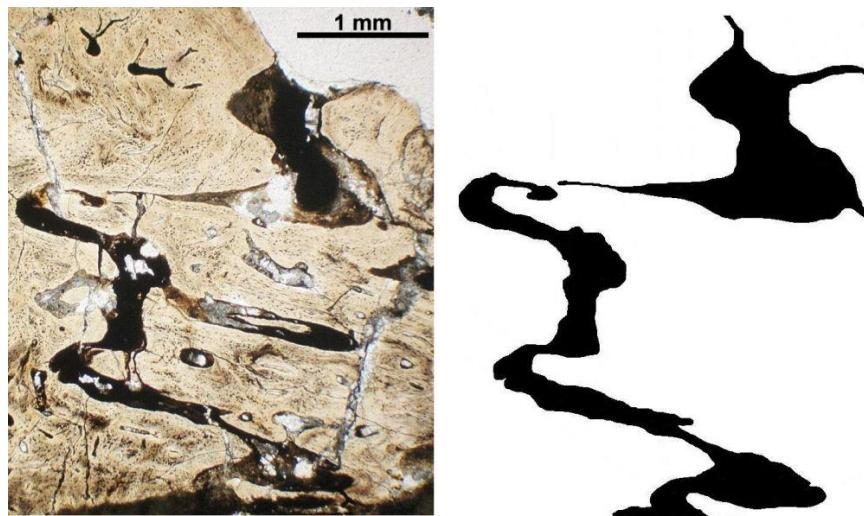


Fig. 15. Photograph and interpretative line-drawing of the prefrontal-lacrimal suture (PRFL).

Frontal-postfrontal suture (FPF).

The histological sample (f,pf-p-1) was prepared from the posterior part of the right frontal and postfrontal. The well-preserved frontal-postfrontal suture is an overlapping one (Fig. 16), in which the frontal overlaps ventrally onto the postfrontal. In addition, the latter has a ventral

hook-like structure that limited reciprocal movement of the bones. Sharpey's fibres occur on this ventral hook.



Fig. 16. Photograph and interpretative line-drawing of the frontal-postfrontal suture (FPP).

Jugal-postorbital suture (JPO).

Two samples of jugal-postorbital sutures were analysed histologically. Both thin sections (j.po-l-1 and j.po-l-2) were prepared in a 1-cm distance from each other in the left part of the skull examined. In both samples, the jugal-postorbital sutures are characterised by complex interdigitations (Figs 17, 18, 19C, 19D), with long interfingerings of bone (Fig. 19A). It is interesting that the morphology of these sutures (and that of the maxilla-lacrimal and palatine-vomer as well) changes along the length of the skull. Distinct Sharpey's fibres of 10 µm in diameter (Fig. 19B) occur along the lateral edges of the jugal and postorbital, arranged under an acute angle in the direction of the apex of the interdigitation. This feature is characteristic of sutures with a compression-resistant role.



Fig. 17. Photograph and interpretative line-drawing of the jugal-postorbital suture (JPO) – thin section (j.po-l-1).

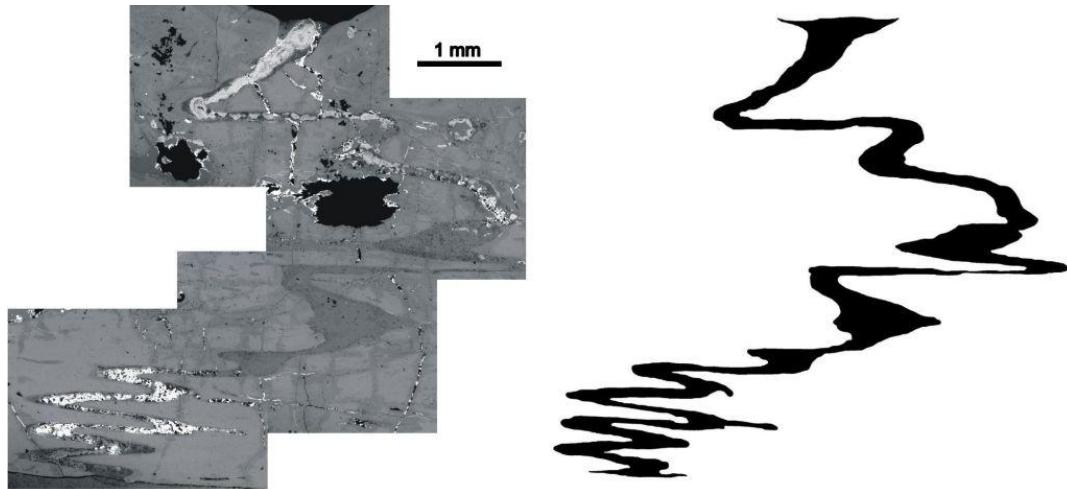


Fig. 18. Photograph (SEM) and line drawing of the jugal-postorbital suture (JPO) – thin section (j.po-l-2).

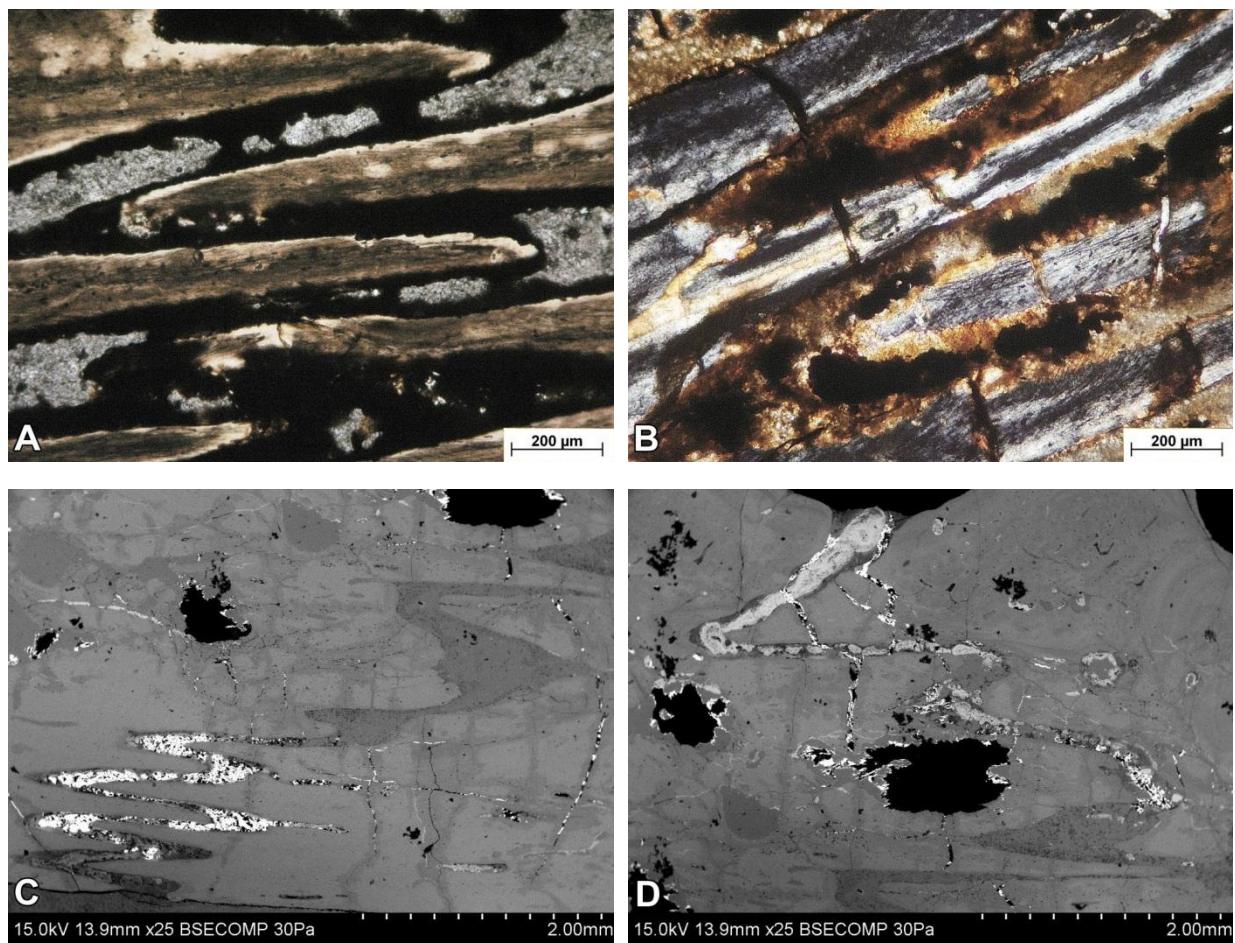


Fig. 19. The jugal-postorbital suture (j.po-l-2); **A.** Complex interdigitation process; **B.** Distinct Sharpey's fibres in polarised light; **C-D.** photomicrographs (SEM).

Jugal-postorbital suture (JPO) (ectocranial trace).

The histological sample (j.po-l-3) was prepared from a rectangular piece of skull, including the left jugal and postorbital. The ectocranial trace of the jugal-postorbital suture has a sinuous shape (Fig. 20).



Fig. 20. Photograph and interpretative line-drawing of the jugal-postorbital suture (JOP) – ectocranial trace.

Parietal-supratemporal suture (PST) (ectocranial trace).

Only a small fragment of the parietal-supratemporal suture was analysed histologically. The thin section (p,st-p-1) was prepared from the right part of the skull, with the cut located in the middle of the parietal and supratemporal. The course of the suture on the skull surface is a sinuous one (Fig. 21). Unfortunately, it was not possible to prepare a cross-sectional sample of the parietal-supratemporal suture.

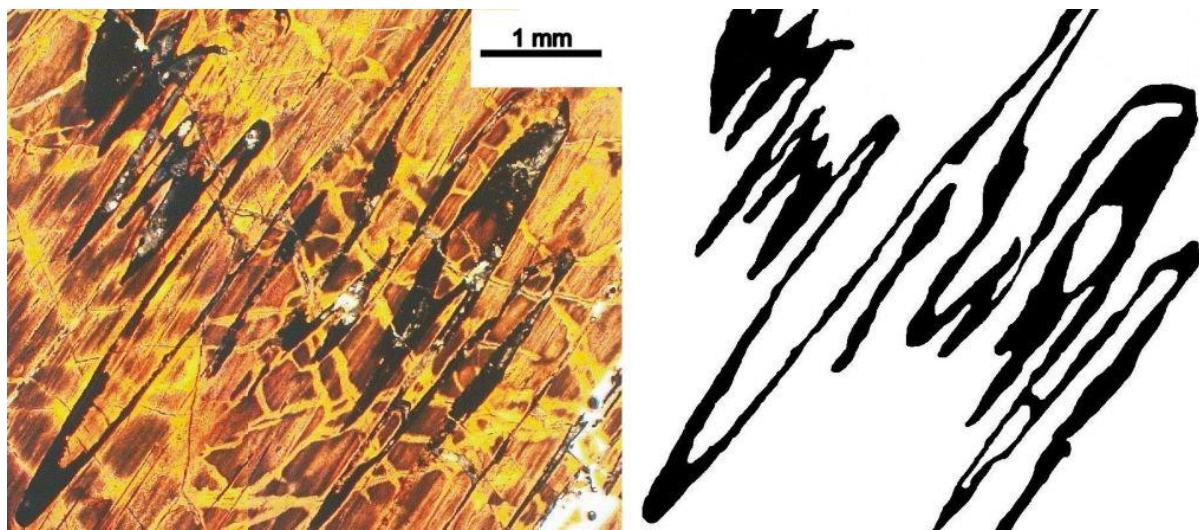


Fig. 21. Photograph and interpretative line-drawing of the parietal-supratemporal suture (PST) – ectocranial trace.

Interpostparietal suture (IPP).

Two samples of interpostparietal suture were used in the histological analysis. Both thin sections (ipp-1 and ipp-2) were prepared in a 1-cm distance from each other in the medial part of these bones. In both samples, sutural morphology is characterised by shallow interdigitations in its upper parts, becoming more complex in the medial area (Figs 22, 23). Distinct Sharpey's fibres of 10 µm in diameter occur along the lateral edges of the bones (Fig. 24A, B), arranged under an acute angle in the direction of the apex of the interdigitation. This suggests that the interpostparietal suture played a compression-resistant role.

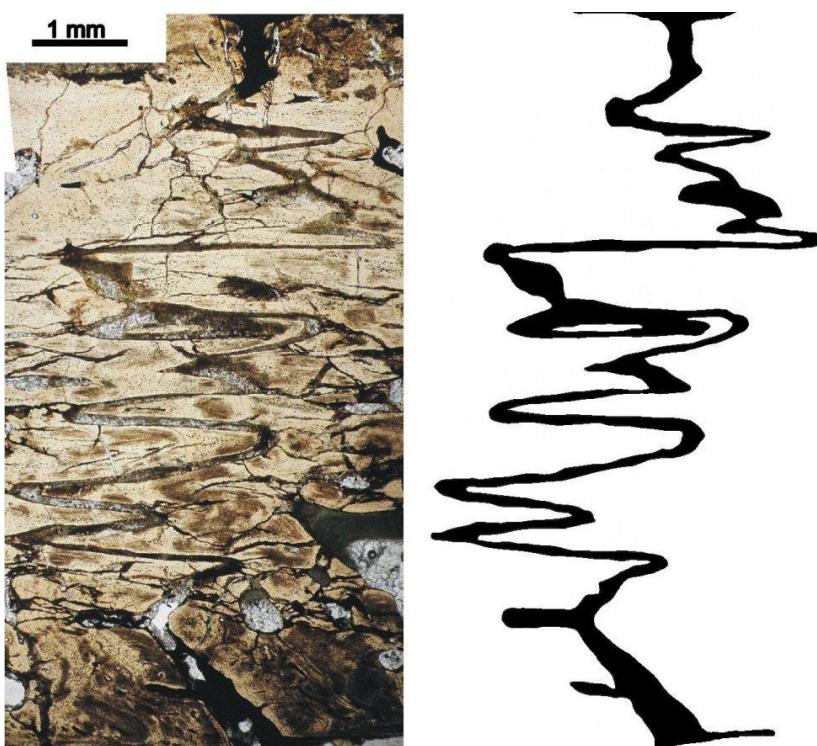


Fig. 22. Photograph and interpretative line-drawing of the interpostparietal suture (IPP) – thin section (ipp-1).

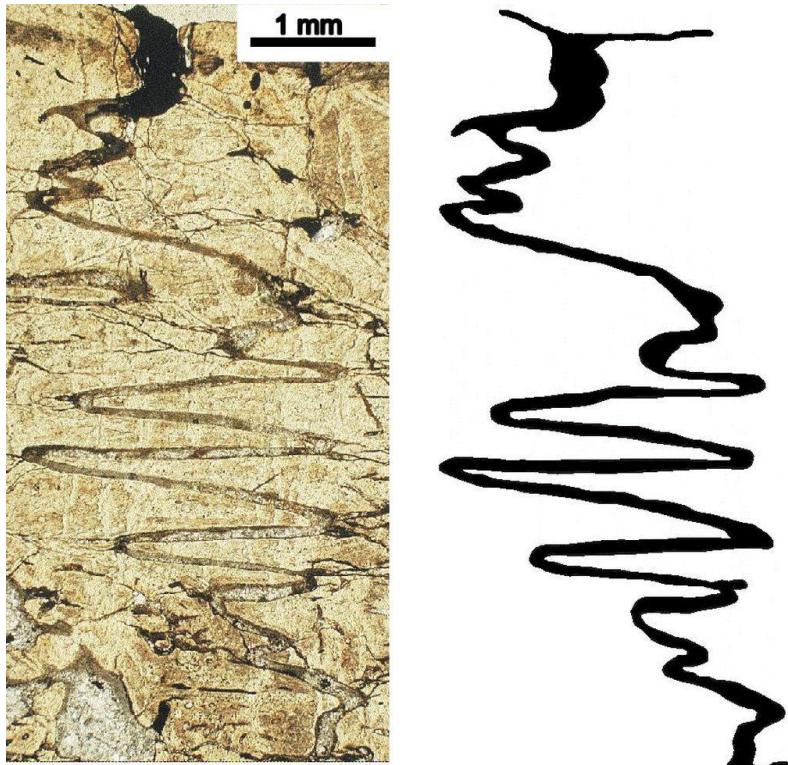


Fig. 23. Photograph and interpretative line-drawing of the interpostparietal suture (IPP) – thin section (ipp-2).

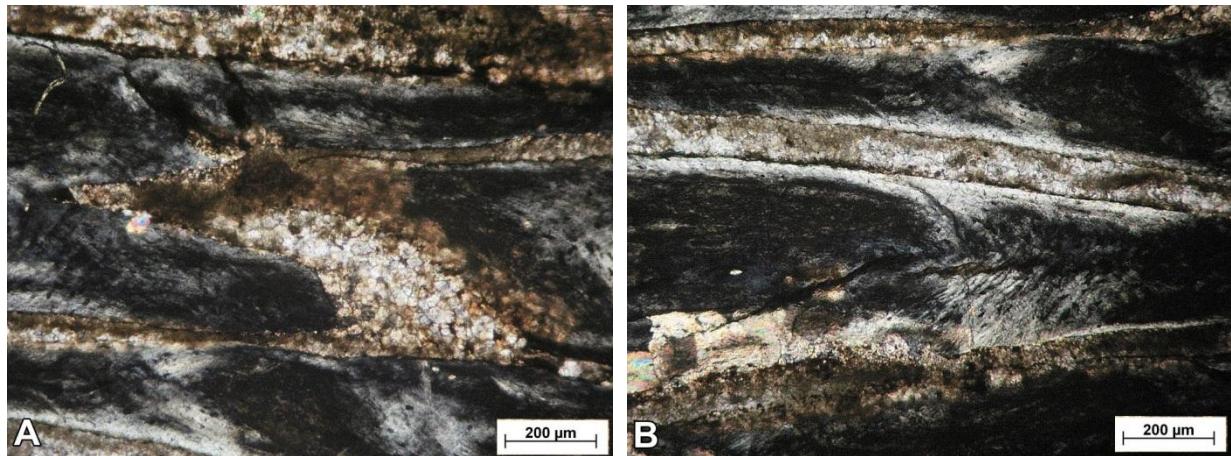


Fig. 24A, B. Distinct Sharpey's fibres in polarised light along the edges of the bone.

Interpostparietal suture (IPP) (ectocranial trace).

Only a small fragment of the interpostparietal suture was subjected to a histological analysis. The thin section (ipp-3) was prepared from the area where the contact between both postparietals is situated. The interpostparietal suture on the external surface of the skull has a strongly sinuous shape (Fig. 25).

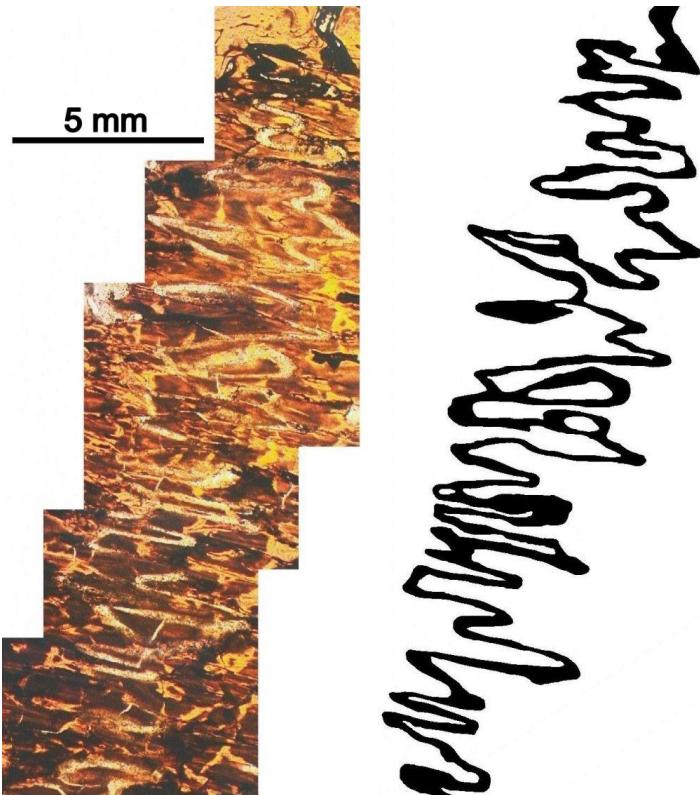


Fig. 25. Photograph and interpretative line-drawing of the interpostparietal suture (IPP) – ectocranial trace.

Discussion

Most of the sutures examined are characterised by complex interdigitation, and thus served a compressive-resistant purpose. Sharpey's fibre arrangements on the bony edges also provide evidence of this. Complexly interdigitated sutures were observed in both the anterior (maxilla-vomer suture) and posterior (interpostparietal suture) part of the skull studied. In one case, a shallowly interdigitated suture (prefrontal-lacrimal suture) occurred; this probably served a tension-resistant purpose. The maxilla-nasal suture and frontal-postfrontal sutures are defined as overlapping sutures, where the surfaces of the adjacent bones greatly overlap. This type of suture is adapted to loading resistant of variable strains (compression and tension). A schematic representation of hypothetical stress distribution along the sutures studied is shown in Fig. 26. The presence of sutures in the anterior part of the skull of *Metoposaurus* that counteract a variety of strains; these provide the basis for a preliminary conclusion on the mode of feeding of *Metoposaurus*. Sutures associated with tension are characteristic of suction feeding, whereas sutures linked to compression occur in predators that specialise in biting their prey items. The presence of overlapping sutures in the anterior part of the present skull may suggest that *Metoposaurus* could catch prey by suction and subsequent biting. The frontal-postfrontal suture (overlapping suture) could notably play a tension-resistant role.

Markey & Marshall (2007a) showed that the posterior part of the skulls of *Acanthostega* and *Phonerpeton* (i.e., interparietal and interpostparietal sutures) counteracted compression forces. These sutures were described as complex interdigitation. The same relationship has been observed in the skull of *Metoposaurus* studied.

Previous studies by Rafferty & Herring (1999) have shown that the morphology of cranial sutures and collagen fibre arrangements are dependent of loading types of strains (Jasinoski *et al.* 2010a). Examples are butt-ended (abutting) sutures. Their morphology may be indicative of their ability to counteract compression forces. However, collagen fibre in a cross-like arrangement suggest a tension-resistant role (Jasinoski *et al.* 2010a). Unfortunately, in fossil vertebrates soft tissues are not usually preserved. The occurrence of Sharpey's fibres along the periphery of sutural bones may be used to deduce the orientation of such fibres in life (Jasionoski *et al.* 2010b). In all sutures of the present skull of *Metoposaurus*, Sharpey's fibres occurs along the edges of the bones. Only in jugal-postorbital and interpostparietal sutures has it proved possible to reconstruct the arrangement of Sharpey's fibres. In both samples, these fibres occur in dense clumps, in an oblique arrangement at the apex of the interdigitation. In living *Metoposaurus*, the collagen fibres were probably arrangements in the same manner, i.e., playing a compression-resistant role.

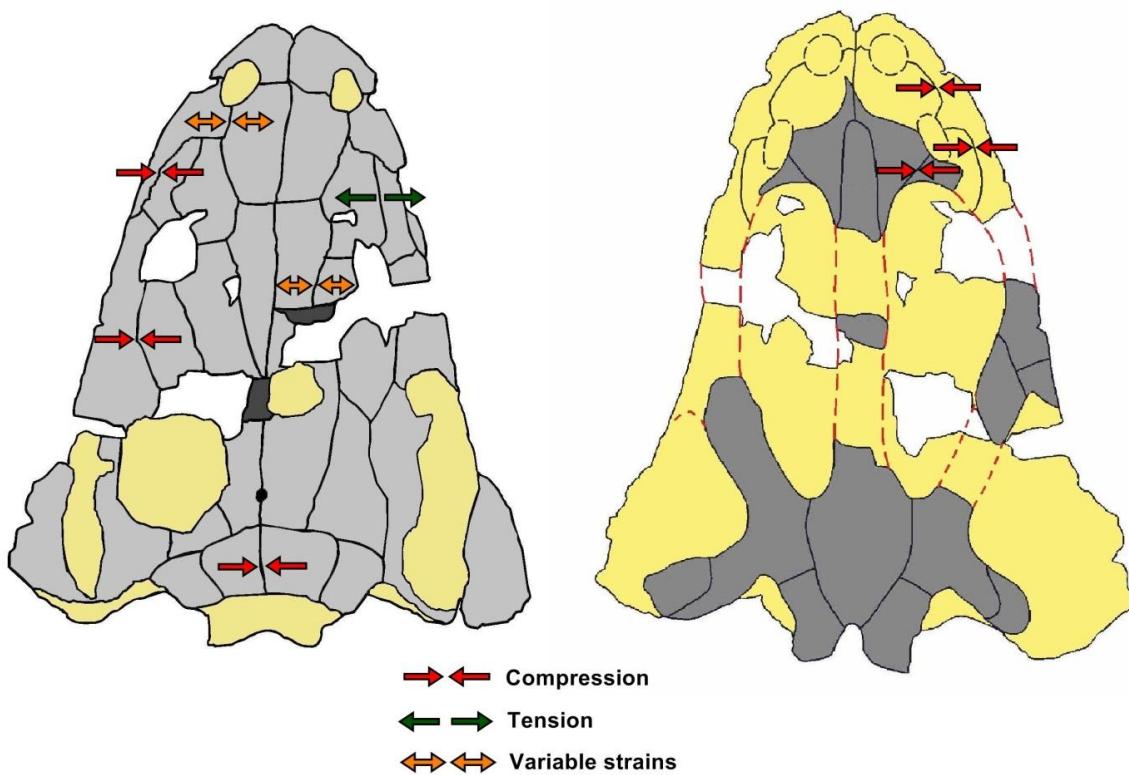


Fig. 26. Schematic illustration of the skull of *Metoposaurus diagnosticus* (UOPB 01029) with hypothetical demonstration of stress distribution.

Markey & Marshall (2007a) discussed the mode of feeding in the early Devonian tetrapod *Acanthostega*. Despite the fact that *Acanthostega* and the evolutionarily more advanced *Metoposaurus* are widely separated in geological time, their anatomy (i.e., small, weak limbs) and aquatic habit were identical. A greater number of sutures examined in *Acanthostega* have been described as interdigitated with a compression-resistant role. In addition, these sutures occur in the posterior (interpostparietal suture) and anterior parts of the skull (Markey & Marshall 2007a). This is interesting, because aquatic animals usually capture their prey by suction, which means that tension-resistant (butt-ended) sutures should be located in the anterior part of the skull. However, the anterior part of the skull of *Acanthostega* revealed the presence of an interfrontal suture (overlapping suture) that could counteract variable strains forces. These studies suggest that *Acanthostega* captured its prey mainly by biting rather than by suction, meaning that it was adapted to a terrestrial style of feeding (Markey & Marshall 2007a). In the skull of *Metoposaurus* interdigitated sutures predominate; as in *Acanthostega* these occur both in the posterior and anterior parts of the skull. In addition, in anterior portions of the skull of *Metoposaurus*, overlapping sutures occur that counteract variable strains forces. In the skull examined, tension-resistant sutures (butt-ended), characteristic of aquatic animals, could not be found. Based on this observation, a preliminary conclusion on the style of feeding in *Metoposaurus diagnosicus* can be drawn. Previously it has been assumed that metoposaurids were ambush predators, lying in wait for their prey at the bottom of bodies of water. Their broad snout was not adapted to rapid capture of prey items in the water column (Dzik *et al.* 2000); the presence of overlapping sutures (resistant to variable strains) in the anterior part of the skull of *Metoposaurus* confirms this hypothesis. However, the predominance of interdigitated sutures along the entire skull might indicate that *Metoposaurus*, like *Acanthostega*, was adapted to prey capture by biting. It is possible that *Metoposaurus* could catch prey in ambush or even lurked in shallow waters and preyed on terrestrial animals approaching the water's edge.

Conclusions

In the present paper, the morphology of selected cranial sutures in an adult skull of *Metoposaurus* are described, and a hypothesis on their function is put forward. Most of the sutures studied are defined as complex interdigitations that served a compression-resistant purpose. This suture type occurs along the whole length and breadth of the skull, e.g. maxilla-lacrimal, maxilla-vomer, maxilla-palatine, palatine-vomer, jugal-postorbital and

interpostparietal. In addition, Sharpey's fibres occur and their arrangement along the edges of the bones seem to confirm their compression-resistant role. Moreover, in the skull examined also a shallowly interdigitated suture (prefrontal-lacrimal) was observed, which resisted tensile strains, and two samples of overlapping sutures (maxilla-nasal and frontal-postfrontal), which counter variable strains forces. Based on data presented by Markey & Marshall (2007a), who focused on the feeding mode of the early amphibian *Acanthostega*, it can be assumed that *Metoposaurus* specialised in a terrestrial style of feeding by biting prey items, even though it was completely adapted to an aquatic life habit. The presence of overlapping sutures in the anterior part of the skull does not rule out previous assumptions about the capture of prey by suction. In order to substantiate this hypothesis, it would be advisable to carry out detailed analyses and statistical modelling of the sutures examined here and to supplement these data by the outcome of additional histological analyses of other sutures. This would provide an opportunity for a full reconstruction of the mode of feeding in metoposaurids.

References

- Dzik, J., Sulej, T., Kaim, A. & Niedźwiedzki, R. 2000. Późnotriasowe cmentarzysko kręgowców lądowych w Krasiejowie na Śląsku Opolskim. *Przegląd Geologiczny* 48: 226-235.
- Gruntmejer, K. 2012. Cranial bone histology of the Triassic amphibian *Metoposaurus diagnosticus* from Krasiejów, 1-116. Unpubl. MSc thesis, Uniwersytet Adam Mickiewicz, Poznań.
- Jasinoski, S.C., Reddy, B.D., Louw, K.K. & Chinsamy, A. 2010a. Mechanics of cranial sutures using the finite element method. *Journal of Biomechanics* 43: 3104-3111.
- Jasinoski, S.C., Rayfield, E.J. & Chinsamy, A. 2010b. Functional implications of dicynodont cranial suture morphology. *Journal of Morphology* 271: 705-728.
- Kathe, W. 1995. Morphology and function of the sutures in the dermal skull roof of *Discosauriscus austriacus* Makowsky 1876 (Seymouriamorpha; Lower Permian of Moravia) and *Onchiodon labyrinthicus* Geinitz 1861 (Temnospondyli; Lower Permian of Germany). *Geobios, Mémoire Spéciale* 19: 255-261.
- Kathe, W. 1997. Comparative morphology and functional interpretations of the sutures in the dermal skull roof of temnospondyl amphibians. *Zoological Journal of the Linnean Society* 126: 1-39.

- Markey, M.J., Main, R.P. & Marshall, C.R. 2006. *In vivo* cranial suture function and suture morphology in the extant fish *Polypterus*: implications for inferring skull function in living and fossil fish. *Journal of Experimental Biology* 209: 2085-2102.
- Markey, M.J. & Marshall, C.R. 2007a. Terrestrial-style feeding in a very early aquatic tetrapod is supported by evidence from experimental analysis of suture morphology. *Department of Earth and Planetary Sciences and Department of Organismic and Evolutionary Biology and Museum of comparative Zoology* 104: 7134-7138.
- Markey, M.J. & Marshall, C.R. 2007b. Linking form and function of the fibrous joints in the skull: a new quantification scheme for cranial sutures using the extant fish *Polypterus endlicherii*. *Journal of Morphology* 268: 89-102.
- Moazen, M., Curtis, N., O'Higgins, P., Jones, M.E.H., Evans, S.E. & Fagan, M.J. 2008. Assessment of the role of sutures in a lizard skull: a computer modelling study. *Proceedings of the Royal Society London B* 279: 39–46.
- Rafferty, K. L. & Herring, S. W. 1999. Craniofacial sutures: morphology, growth, and *in vivo* masticatory strains. *Journal of Morphology* 242, 167-179.
- Schoch, R.R., and A.R. Milner. 2000. Stereospondyli, stem-Stereospondyli, Rhinesuchidae, Rhytidostea, Trematosauroidea, Capitosauroidea; pp. 1–203 in P., Wellnhofer (ed.), Handbuch der Paläoherpetologie, 3B, München (Pfeil).
- Sulej, T. 2007: Osteology, variability, and evolution of *Metoposaurus*, a temnospondyl from the Late Triassic of Poland. *Paleontologica Polonica* 64: 29-139.

Jaw osteology and palaeoecology of an aetosaur from the ‘Trias’ site at Krasiejów, southwest Poland

Budowa osteologiczna czaszki aetozaura ze stanowiska dokumentacyjnego “Trias” w Krasiejowie

Mateusz Antczak

Adam Mickiewicz University, Institute of Geology, Maków polnych 16, PL-61-606 Poznań, Poland;
email: ma81060@st.amu.edu.pl

Abstract

Twenty fragments of aetosaur skulls from Krasiejów have been studied in detail. Previously, such remains have been referred to either as the type species of the genus *Stagonolepis*, *S. robertsoni* (based on postcranial skeletal elements) or to a new species, *S. olenkae*, on the basis of cranial material. The main purpose of the present note is to provide an osteological description of these aetosaur skull fragments and to compare them both with skull material described by Tomasz Sulej in 2010 as *S. olenkae* and with specimens of *S. robertsoni*. In addition, selected anatomical features are interpreted in terms of palaeoecology, taxonomy and evolution. The most instructive bones in this respect are the dentaries with tooth rows and teeth, the premaxilla with a tooth row and an expanded anterior portion, typical of aetosaurs, the braincase and the frontal and prefrontal with a distinctly ornamented dorsal surface.

Starting from Sulej’s observation in 2010 that at Krasiejów a new aetosaur species occurred, the discussion on the number of aetosaur species represented at that locality, and their intraspecific range of variation, may be resumed. Features of these fossils also permit the assessment of some palaeobiological aspects and, based on comparisons with other taxa such as *Neoaetosauroides engaeus*, *Desmatosuchus haplocerus* and *Longosuchus meadei*, some conclusions on aetosaur evolution can be drawn.

Abstrakt

Przedmiotem badań było 20 fragmentów czaszek aetozaura pochodzącego ze stanowiska dokumentacyjnego “Trias” w Krasiejowie. Aetozaur z Krasiejowa na podstawie szkieletu pozaczaszkowego został zakwalifikowany do gatunku typowego dla rodzaju *Stagonolepis robertsoni*, natomiast na podstawie analizy kości czaszki wyróżniono nowy gatunek

Stagonolepis olenkae. Głównym celem obecnej pracy jest dokładny opis osteologiczny fragmentów czaszki aetozaura oraz porównanie tych fragmentów z *S. olenkae* i *S. robertsoni*. Celem pośrednim jest interpretacja wybranych cech anatomicznych pod kątem ekologii, taksonomii i ewolucji grupy. Wśród analizowanego materiału najwięcej informacji dostarczają: kość zębowa z szeregiem zębów oraz zachowane zęby, kość przedszczękowa z szeregiem zębów oraz charakterystycznie wydłużoną częścią przednią, kości mózgoczaszki, kości czołowa i przedczołowa. Analiza porównawcza badanego materiału z *S. olenkae* i *S. robertsoni* może przy zaobserwowaniu istotnych różnic dać początek dyskusji o zakresie wewnętrzgatunkowej zmienności cech lub ilości gatunków aetozaura występujących w Krasiejowie. Na podstawie cech morfologicznych kości można również wnioskować o paleobiologii gatunku, a porównanie z innymi gatunkami takimi jak *Neoatosauroides engaeus*, *Desmatosuchus haplocerus*, *Longosuchus meadei* rozszerzy wiedzę o ewolucji grupy.

Introduction

Amongst other large-sized terrestrial vertebrates of Late Triassic age, the aetosaur genus *Stagonolepis* Agassiz, 1844 has been discovered at Krasiejów (southeast Poland) in recent years (Dzik, 2003). Together with skeletal remains of *Metoposaurus diagnosticus krasiejowiensis* Sulej, 2002, aetosaur remains rank amongst the most abundant vertebrate fossils there. Bone material of recently collected aetosaurs from the ‘Trias’ site at Krasiejów comprise skull fragments and portions of post-cranial skeletons, including articulated elements, e.g. a foot (Bodzioch A., pers. comm., September 2011). Most numerous are osteoderms which covered the animals’ bodies.

The present paper discusses some aspects of aetosaur palaeoecology, notably its feeding habits. Conclusions are based on an osteological description of jaw bones, as well as on a dental analysis and on literature data on other features of the Aetosauria. Such palaeoecological issues are amongst the objectives of my master’s thesis; the bone material analysed here forms a small portion of that work. Other particulars, e.g. an osteological analysis of other, non-tooth-bearing skull bones and skeletal features indicative of taxonomic affiliation, will be reported upon at a later date.

The Aetosauria

Aetosaurs were quadrupedal, armoured reptiles, typical of Late Triassic faunas, that looked more or less similar to Cretaceous ankylosaurid dinosaurs. Dependent of the species, aetosaurs reached overall body lengths of c. 1 meter (e.g., *Coahomasuchus kahleorum* (Heckert & Lucas, 1999) to

over 4 meters, e.g., *Desmatosuchus haplocerus* (Small, 2002). Their remains have been recorded from across the world, i.e., from North and South America, Africa, Asia and Europe (Lucas & Heckert, 1996). The name of the group (Greek for ‘eagle lizards’) reflects the fact that aetosaur skulls are lightweight and have a number of holes, similar to bird skulls.

In the literature the names Aetosauria and Stagonolepididae are often used interchangeably. However, new cladistic analyses have shown that the genera *Aetosauroides*, *Coachomasuchus* and *Neoaetosauroides* may actually lie outside the family Stagonolepididae (Desojo *et al.* 2012).

Referred cranial material

The general morphology of aetosaur skulls corresponds to that of other archosaurs, the main feature distinguishing it from other Triassic reptile skulls being its upturned and laterally expanded premaxilla. In addition, this bone has either few teeth or is entirely edentate.

Four aetosaur skull bones from the ‘Trias’ site at Krasiejów form the subject of the present note; all of these originate from the lower (lacustrine) bone-bearing horizon. Aetosaur fossils from Krasiejów have previously been referred to as *Stagonolepis robertsoni* by Lucas *et al.* (2007), on the basis of post-cranial bones, and as a new species, *Stagonolepis olenkae*, by Sulej (2010), on the basis of cranial material.

Although most bones are incomplete, the material is well preserved, revealing numerous details such as grooves, ridges and ornament. Due to the fragmentary nature of the material referred here, some structures cannot be assessed being unpreserved or invisible. All skull bones analysed here are disarticulated (Fig. 1); they include three dentaries (*os dentalis*), a premaxilla (*os premaxillare*) and a single dentary tooth. No maxilla (*os maxillare*) is present in this referred material. These bones belong to at least two individuals (i.e., two right dentaries); mandibles were collected during exploratory excavations in quadrants 59/32, 63/28 and 59/31 in the summer of 2010.

Methods of preparation

To isolate fossils from the matrix, manual preparatory techniques were used, employing mainly a set of sharp-edged chisels of various shapes to remove larger chunks of less consolidated rock and to scrape away more strongly indurated matrix in close proximity to the bones. Tooth and paint brushes were used to clean bone material during preparation. Some bones were already partially prepared during the summer digging camps at Krasiejów.

No chemicals, except for cyanoacrylate glues (Chemistik system; also used during excavatory work at Krasiejów), such as ‘Cyjanopan ME’ and ‘Cyjanopan ZTB’, were used for gluing together bone fragments of bones.

Osteological description

Premaxilla

In the referred material, the right premaxilla is represented (Fig. 1). Being situated at the frontal part of the skull, the premaxilla composes the distinctive snout that is such a typical feature of the Aetosauria. The anterior tip of this bone is upturned and laterally expanded into a triangular structure the shape of which is often compare to a shovel (Walker 1961; Desojo & Báez 2007; Sulej, 2010). It is assumed that the upturned premaxilla and the lateral expansion was used to root in soils (Heckert & Lucas, 2000). The ventral surface of this structure is striated; the dorsal surface is similarly striated and has a shallow depression. At this point, the premaxilla was probably overlapped by the nasal (*os nasale*). Just behind the extension, near the central (inner) edge of the premaxilla, there is a conical projection which is directed upwards and towards the inside of the skull. On the dorsal surface of the bone, over the alveoli, there is a small protuberance. Although it is not preserved in its entirety (or has suffered damage during preparation), the present fragment allows to document its former position over the second tooth. The anterior upturned part of the bone lacks teeth; this portion is relatively long in material from Krasiejów, as already noted by Sulej (2010).

Premaxillae of *Stagonolepis* from Krasiejów have five teeth, contrary to e.g.

Desmatosuchus haplocerus which has an entirely edentulate premaxilla (Small, 2002). Alveoli slightly decrease in size towards the front of the skull. At the position of the fourth tooth, the premaxilla is subdivided into two branches. The lower, inner branch (palatal branch) contacts the central part of the maxilla and the lower surface of the vomer, but is not fused to these (Walker, 1961). The upper, outer branch contacts the lateral surface of the maxilla. The premaxilla slopes strongly inwards and is separated from the other premaxilla posterior to the first premaxillary tooth. They either do not contact again (Sulej, 2010) or meet posterior to the last premaxillary tooth (Walker, 1961). The narrow vacuity between the premaxillae is called the foramen incisivum (Small, 2002); it is similar to the one described in crocodiles (Iordansky, 1993) and in some plesiosaurs (Chatterjee & Small, 1989). The premaxilla in the present material is isolated, showing no contact with nasal, maxilla, vomer or the other premaxilla.

Dentaries

The aetosaur mandible from the ‘Trias’ site at Krasiejów has the slipper-like shape that is so typical of this group (Small 2002; Desojo & Báez 2007). It terminates in a toothless beak, which during life was probably covered by a horny sheath. All three dentaries (two right: MA15 and MA 18; one left: MA 16) present in the referred material have similar features (Fig. 1) and overall lengths (Table 1); all three have nine teeth. The posterior portions of these bones are incomplete,

ending at the height of the last alveolus. The connections with the angular (*os angulare*) and surangular (*os surangulare*) are missing. Specimen MA18 lacks the anterior tip of the edentate part of the bone, with approximately 2.5 cm missing(*), although all alveoli are present. These dentaries are dorsally concave and slope strongly inwards, as in all other aetosaurs. Posteriorly, the dentary is divided into two branches. One of them extends over the mandibular fenestra, the other under it; however, in the present material these are not preserved.

Table 1. Dentary length, from anterior tip to position of ninth alveolus

Preliminary registration number	Length
MA16	130 mm
MA18	142 mm (estimated*)
MA15	147 mm

The dorsal surface of the toothless part of the bone is slightly concave and ends in a small transverse ridge which bounds the first alveolus. In the median part of the dorsal surface of the edentulous part there is a shallow groove, where premaxillary teeth probably fitted in. The toothless tip is triangular in section; this can be seen in specimen MA18 in which the tip is missing. In the anterior part, the dentary becomes narrower and rises slightly to form a sharp rim, similar to the beak. The lateral and medial surface are covered by many small foramina. On the lateral surface, in front of the first tooth, just under the dorsal edge of the bone, three foramina are situated; together, they form a shallow groove. These are the foramina of the mandibular branch (V3) of the trigeminal nerve (*nervus trigeminus*) (Desojo & Báez, 2007). The fibres of this nerve are sensory-motor ones (Kardong, 1998). Anterior to these foramina a deep groove can be seen; this extends from the pointed end of the bone and ends in the centre of the distance to the first tooth.

Among the numerous foramina on the lateral surface of the dentary, two stand apart. The first is below the sixth tooth (e.g., in specimens MA16 and MA18) and constitutes a relatively large elliptical recess. More anteriorly (under the fifth tooth), another, smaller foramen is visible. Slightly different is specimen MA15. In this the larger foramen is more elongate, and extends below the sixth and seventh teeth. The other, smaller foramen is situated slightly more anteriorly than in the other specimens, i.e., below the fourth tooth. Below the second and third tooth, the edge of the beak is seen; anterior to this, the bone surface is rough, but posterior to it, it becomes smoother. The rugose nature, both on the lateral and medial surfaces in specimen MA15, is much less distinct than in specimens MA16 and MA18. On the dorsal surface of the bones there is a groove along the tooth row; it is clearly visible, especially in specimens MA15 and MA16.

According to Sulej (2010), the position of the anterior tooth relative to the end of the dentary symphysis varies. The symphysis can terminate far anterior to the first tooth or, alternatively, the distance between the symphysis and the first tooth can be much smaller. In specimens MA16 and MA18, the dentary symphysis is located about 10 mm from the first tooth, while in MA15 this distance is much smaller. The differences in the structure of particular dentaries and features indicative of taxonomic affiliation in the present material will be illustrated in detail in my MSc thesis.



Fig. 1. Aetosaur jaw bones from Krasiejów; A-C. Premaxilla; D-I. Dentaries (E, F. Left dentary, MA16; D, I. Right dentary, MA15; G, H. Right dentary, MA18). A, D, E and H represent lateral views; B, F, G and I represent medial views and C is a ventral view.

Dentition

Most pseudosuchian archosaurs were carnivores, with conical or serrated teeth ideal for piercing the flesh of their prey. However, aetosaurs are an exception, in that their teeth – with typical thecodont implantation (Small, 1985) – show adaptations to a herbivorous diet.

Tooth count

In the referred material there are two kinds of tooth-bearing bones, i.e. the premaxilla and the dentaries (Fig. 1). The premaxilla of *Stagonolepis* has four to five (as in the present material) teeth, which slightly decrease in size anteriorly. Premaxillary alveoli (and thus teeth) are smaller than those of the dentaries. The dentaries described here have nine alveoli, all of nearly the same size; only the first alveolus is smaller than the others.

The maxilla bears eleven or twelve teeth (Walker 1961; Sulej 2010). According to Walker (1961), *Stagonolepis* and *Desmatosuchus* might have had a different tooth count on the left and right in the same individual.

Alveoli

All aetosaur teeth are of the same shape. Each has long, cylindrical basal portion, which is deeply embedded in the tooth socket (Walker, 1961). This can be seen in specimen MA18, in which the fourth tooth is preserved *in situ* and a section of the first alveolus is visible. This alveolus is 12 mm in depth, while the part of the fourth tooth above the socket is 10 mm in height. Other alveoli are of similar depth; in view of the fact that the bone was broken (probably during extraction from the quarry), the depth of the third alveolus could be measured (13 mm). Although deep, the alveoli are separated from each other by thin ridges, of about 1 mm in width.

Tooth morphology

Tooth shape in tetrapods is closely related to diet. The tooth preserved in the present material (in specimen MA18) has a typically aetosaur habitus, with a long root and a constricted base of the bulbous crown. The tooth crown is slightly laterally compressed and striated towards the tip. The original leaf-shaped habitus is not preserved; only the general bulbous shape is retained. Its upper part is rounded, but in view of the faint slope of the tooth and the striation, it might have been slightly recurved, which is common in Aetosauria (Walker 1961; Murry & Long 1996; Small 2002). Another typical feature of aetosaur dentition is the finely denticulate anterior edge (Walker, 1961); in the present material this feature is visible only in a small fragment of the edge.

In a paper on the diet of the dinosaur *Troodon*, Holtz *et al.* (1998) demonstrated that tooth width and coarseness of the serration were correlated; the distance encompassing five consecutive serrations/denticles measured along the central portion of the carina (tooth width and coarseness of

the serration (the distance encompassing five consecutive serrations/denticles measured along the central portion of the carina) were correlated?. The study by Holtz *et al.* (1998) shows that teeth of herbivorous animals have larger denticles than comparably sized teeth of carnivorous species. Such serrated edges are better suited for piercing and cutting plant material (Barrett, 2002). Animals that prefer meat (i.e., all theropod dinosaurs, except for Troodontidae and Therizinosauroidae) have smaller-sized denticles.

Teeth of *Stagonolepis* display features typical of both plant and meat eaters. The bulbous shape and the constriction at the base of the crown are representative of herbivores, as in many ornithischian dinosaurs (Galton 1985; Holtz *et al.* 1998). The recurvature and small denticles, visible also in material described by Sulej (2010), are characteristic features of carnivorous animals. However, they are not the typical teeth of a terrestrial predator (i.e., with a strong recurvature and slight coarseness of serrations), used for cutting meat. This kind of teeth is found in Komodo dragons (*Varanus*; see Barrett 2002), but not in *Stagonolepis*. In addition, aetosaurs have denticles on both the anterior and posterior edges (Small, 2002) or only on the anterior ones (Walker, 1961), which is a character more often found in herbivorous animals. Carnivores have denticles on the posterior tooth edges.

The strongest posterior curvature in teeth is seen in a taxon described from Howard County, Texas; its sharp, recurved teeth are indicative of a carnivorous diet (Murry & Long, 1996).

Wear facets

Grooves (which are deeper than striae) are visible on the external tooth surface; such structures may constitute signs of wear, i.e., the result of rubbing against a tooth in the opposing upper jaw. This arrangement proves that maxillary teeth were situated directly above the corresponding dentary counterparts; otherwise, wear facets would be found at the front or near the back of the tooth, as seen in e.g. prosauropods (Galton, 1985).

Teeth replacement

Small projections occur near the teeth, on the central part of the dorsal surface of the dentaries. They are separated from the edge of the bone by a distinct groove which runs along the tooth row. They are best seen in specimen MA18. These structures in a way resemble replacement teeth, but they probably functioned as support for the tooth bases, which have a deeper exposure on the medial side (Walker, 1961). It is thought that in aetosaurs tooth replacement was rapid, rather than infrequent, similar to e.g. edaphosaurs (Romer & Price 1940).

Palaeoecology

The general view is that aetosaurs were predominantly herbivorous (Walker 1961; Parrish 1994) and used their specialised snouts and forelimbs for digging in soil, in search of roots and bulbs. Dzik (2003), in early studies devoted to material from Krasiejów, wrote about aetosaurs feeding on leaves and rhizoids, by suggesting that the abundance of *Stagonolepis* remains was coupled to its herbivorous diet, reflecting the fact that the biological production of herbivores was ten times larger than that of predators. However, a great abundance of terrestrial reptiles in lacustrine deposits can also be explained by redeposition during a catastrophic event. Bodzioch & Kowal-Linka (2012) proposed floods, on the basis of the sedimentary infill of fossils and geochemical evidence of early diagenesis at different times and in different microenvironments.

A new dental analysis suggests that aetosaurs were well adapted to feed on different kinds of food. As shown above, a compilation of features typical of herbivores and carnivores enables the conclusion that the aetosaur diet was diverse. Small (2002) noted a similarity of conical teeth of *Desmatosuchus* to those of extant armadillos (family Dasypodidae). The armadillo diet is varied, but comprises mostly insects. On the basis of this comparison, Small suggested that aetosaurs were either insectivores or omnivores. Both groups (except for the teeth) have developed other parallel features which suggest that they led similar lifestyles and had similar feeding habits.

A well-developed sense of smell

On the basis of an endocast, Sulej (2010) demonstrated that the sense of smell was essential to *Stagonolepis*. The animal had large olfactory tracts and bulbs and extremely large nares situated in front of the skull. Modern omnivorous animals, such as badgers, opossums, wild boar or armadillos (Nicolle, 1999a-d) also rely on smell when searching for food. Therefore, the aetosaur snout could well have been used for digging out insects, rather than plant roots.

Shovel-shape snout

Aetosaurs and dasypodids both have elongated snouts, and the structure of the anterior skull enables them to dig deep into the ground in search of food. Adaptations for this kind of feeding which are present in the present material from Krasiejów (Fig. 1) are: shovel-shaped premaxillae, dentaries and premaxillae which taper anteriorly, an edentulate anterior portion of the dentaries and premaxillae (teeth positioned deeply in the mouth), homodontism (neither in aetosaurs, nor in armadillos can incisors, canines and molars be differentiated), and a low tooth count (armadillos have eight teeth in half of the jaw, referred *Stagonolepis* material has nine teeth) (Small, 2002).

Limbs

Both aetosaurs and dasypodids have strong, squat limbs with hypertrophied processes for muscle attachment and fingers ending in claws (Desojo *et al.* 2012). These features are adaptations for digging (Hildebrand, 1995). Armadillos use this digging skill not only in search of food, but also to construct burrows in which they are protected from frost, heat and predators (Nicolle, 1999a) Big claws are also present in the material from Krasiejów (Opole University collections) (Bodzioch A., pers. comm., wrzesień 2011).

Armour

Although armour is not directly related to feeding habits, it is worth noting that aetosaurs adopted the same defence strategy as modern-day armadillos. The dasypodid armour differs in details from that of aetosaurs, but in both groups it consists of osteoderms, i.e. bony plates covered by a horny epidermal layer. At no point does the skeleton connect with the armour, since osteoderms are located in the dermal layers. Armour covered the aetosaur back, belly and tail. Dasypodids have an additional plate at the top of the head. Armadillo osteoderms are fused into two large plates, i.e., the posterior plate, which protects the pelvic section, and the anterior plate, which protects the shoulders, with eight or nine transverse bands between these. These bands are separated by soft skin. This structure allows all armadillos, with the exception of the long-nosed armadillo (*Dasypus novemcinctus*) to roll themselves into a ball (Nicolle, 1999a).

In view of their overall body size, aetosaurs were unable to use similar tactics. Their armour consisted of a series of multiple, small, rectangular plates, variable morphologically depending of the location along the body. *Stagonolepis* from Krasiejów probably used its armour plates as a means of defence against the co-occurring rauisuchid *Polonosuchus silesiacus* (see Dzik & Sulej 2007; Brusatte *et al.* 2009). However, it appears that *Polonosuchus* was highly adapted to hunt on *Stagonolepis* in that it had a strengthened and laterally elastic skull which allowed its teeth to slide from hard armour plates and pierce into the flesh between them. If its teeth were placed into a rigid skull, they would break off (Dzik 2003).

Conclusions

The structure of the aetosaur tooth-bearing bones, its dentition and the similarities to extant armadillos, in addition to other features such as a well-developed sense of smell, permit the assumption that the diet of *Stagonolepis* was diversified, as in armadillos. The diet of these animals depends of species and environment inhabited, ranging from jungle to savannah and semi-desert. The main component is formed of beetles and earthworms. Armadillos often prey on ants and their nymphs, grubs, termites, locusts and fly larvae. In addition to insects, dasypodids feed on arachnids and gastropods (Kalmbach 1943; Nicolle 1999a). During winter, when there are

no insects, armadillos attack lizards, snakes, salamanders, frogs and toads that are numbed from the cold. They can also supplement their diet with plant material such as fruits of Magnoliaceae and citrus trees, berries and conifer seeds, or mushrooms. Some armadillos are able to feed on worms that scavenge on carcasses (Kalmbach 1943; Nicolle 1999a).

In view of the fact that fossil material is incompletely preserved, which holds true especially for terrestrial animals, precludes any firm determination of the diet of *Stagonolepis*. However, during the Triassic, the Krasiejów area witnessed a wide array of small animals and plants, on which the allegedly omnivorous aetosaurs could feed. In the lacustrine deposits at Krasiejów remains of conifers were found (*Stagonolepis* might have eaten their seeds) and horsetails (genus *Equisetites*) which aetosaurs might well have dug from the ground using their extended snouts (Dzik 2003; Zdebska 2001). Numerous insects occurred during the Triassic Period, but because of their delicate structure little is known of insects at Krasiejów. Around the lake it is more than likely that beetles similar to modern-day Cupedidae lived; their wing covers with complex ornament are rare finds in these sediments (Dzik 2003; Dzik & Sulej 2004). The woods around the lake were inhabited by small reptiles and amphibians; frogs similar to *Czatkobatrachus* (Evans & Borsuk-Białyńska, 1998), discovered near Kraków, were probably amongst them. Omnivorous animals could also diversify their diets with eggs of small vertebrates, including maybe even those of ancestral mammals.

Acknowledgments

I am grateful to dr John Jagt for detail review and linguistic corrections of manuscript. I also would like to thank prof. Adam Bodzioch for constructive suggestions during planning and development of my research work and prof. Elena Jagt-Yazykova for support and advices on the article, conference and excavations.

References

- Agassiz, L. 1844. *Monographie des poissons fossiles du Vieux Grès Rouge ou Système Dévonien (Old Red Sandstone) des Iles Britanniques et de Russie*, 171 pp. Jent et Gassman, Neuchâtel.
- Barrett, P. 2002. *Dinozaury*, 192 pp. Fiercest Books Ltd/Tryo Digital S. L. National Geographic Society, New York.
- Bodzioch, A. & Kowal-Linka, M. 2012. Unraveling the origin of the Late Triassic multitaxic bone accumulation at Krasiejów (S Poland) by diagenetic analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 346/347: 25-36.
- Brusatte, S.L., Butler, R.J., Sulej, T. & Niedźwiedzki, G. 2009. *The taxonomy and anatomy of rauisuchian archosaurs from the Late Triassic of Germany and Poland*. *Acta Palaeontologica Polonica* 54: 221-230.

- Chatterjee, S. & Small, B.J. 1989. New plesiosaurs from the Upper Cretaceous of Antarctica. *Geological Society London, Special Publication* 47: 197-215.
- Desojo, J.B. & Báez, A.M. 2007. Cranial morphology of the Late Triassic South American archosaur *Neoaetosauroides engaeus*: evidence for aetosaurian diversity. *Palaeontology* 50: 267-276.
- Desojo, J.B., Ezcurra, M.D. & Kischlat, E.E. 2012. A new aetosaur genus (Archosauria: Pseudosuchia) from the early Late Triassic of southern Brazil. *Zootaxa* 3166: 1-33.
- Dzik, J. 2003. Krasiejów – u zarania ery dinozaurów. *Ewolucja* 1: 2-13.
- Dzik, J. & Sulej, T. 2004. *Pierwszy Polski dinozaur*, 80pp. Śląskie Wydawnictwo Adans, Opole
- Dzik, J. & Sulej, T. 2007. A review of the early Late Triassic Krasiejów biota from Silesia, Poland. *Palaeontologia Polonica* 64: 3-27.
- Evans, S.E. & Borsuk-Białynicka, M. 1998. A stem-group frog from the Early Triassic of Poland. *Acta Palaeontologica Polonica* 43: 573-580.
- Galton, P.M. 1985. Diet of prosauropod dinosaurs from the late Triassic and early Jurassic. *Lethaia* 18: 105-123.
- Heckert, A.B. & Lucas, S.G. 1999. A new aetosaur (Reptilia: Archosauria) from the Upper Triassic of Texas and the phylogeny of aetosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19: 50-68.
- Heckert, A.B. & Lucas, S.G. 2000. Taphonomy, phylogeny, biostratigraphy, biochronology, paleobiogeography, and evolution of the Late Triassic Aetosauria (Archosauria: Crurotarsi). *Zentralblatt für Geologie und Paläontologie* 11-12: 1539-1587.
- Hildebrand, M. 1995. *Analysis of vertebrate structure* (fourth edition), 672 pp. John Wiley and Sons Inc., New York.
- Holtz, T.R. Jr, Brinkman, D.L. & Chandler, C.L. 1998. Denticle morphometrics and a possibly omnivorous feeding habit for the theropod dinosaur *Troodon*. *Gaia* 15: 159-166.
- Iordansky, N.N. 1973. The skull of the Crocodilia. In: Gans, C. & Parsons, T. (eds.). *Biology of the Reptilia* 4: 201-262. Academic Press, New York.
- Kalmbach, E.R. 1943. *The armadillo: its relation to agriculture and game*, 61 pp. Game, Fish and Oyster Commission, Austin, Texas.
- Kardong, K.V. 1998. *Vertebrates: comparative anatomy, function, evolution* (Second edition), 747 pp. McGraw-Hill, Boston.
- Lucas, S.G. & Heckert, A.B. 1996. Late Triassic aetosaur biochronology. *Albertiana* 17: 57-64.

- Lucas, S.G., Speilmann, J.A. & Hunt A.P. 2007. Biochronological significance of Late Triassic tetrapods from Krasiejów, Poland. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* 41: 248-258.
- Murry, P.A. & Long, R.A. 1996. A diminutive carnivorous aetosaur from the Upper Triassic of Howard County, Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16 (Supplement to No. 3): 55A.
- Nicolle, C. (ed.) 1999a. Pancernik. *Świat Dzikich Zwierząt Larousse* 30: 20 pp.
- Nicolle, C. (ed.) 1999b. Borsuk. *Świat Dzikich Zwierząt Larousse* 45: 20 pp.
- Nicolle, C. (ed.) 1999c. Dydelf. *Świat Dzikich Zwierząt Larousse* 49: 20 pp.
- Nicolle, C. (ed.) 1999d. Dzik. *Świat Dzikich Zwierząt Larousse* 74: 20 pp.
- Parrish, M.J. 1994. Cranial osteology of *Longosuchus meadei* and the phylogeny and distribution of the Aetosauria. *Journal of Vertebrate Paleontology* 14: 196-209.
- Romer, A.S. & Price, A.L. 1940. Review of the Pelycosauria. *Geological Society of America Special Paper* 28: 1-538.
- Small, B.J. 1985. *The Triassic thecodontian reptile Desmatosuchus: osteology and relationships*, 83 pp. Unpubl. MA thesis, Texas Tech University, Lubbock.
- Small, B.J. 2002. Cranial anatomy of *Desmatosuchus haplocerus* (Reptilia: Archosauria: Stagonolepididae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 136: 97-111.
- Sulej, T., 2002. Species discrimination of the Late Triassic temnospondyl amphibian *Metoposaurus diagnosticus*. *Acta Paleontologia Polonica* 47 (3): 535-546.
- Sulej, T. 2010. *The skull of an early Late Triassic aetosaur and the evolution of the stagonolepidid archosaurian reptiles*. *Zoological Journal of the Linnean Society* 158: 860-881.
- Walker, A.D. 1961. Triassic reptiles from the Elgin area: *Stagonolepis*, *Dasygnathus* and their allies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B. Biological Sciences* 244: 103-204.
- Zdebska, D. 2001. Flora Kajpru. *Paleontologiczne opróbkowanie profili geologicznych – kurs terenowy. Nowa ruda 18-20.05.2001*. [<http://www.paleo.pan.pl/krasiejow/skrypt2.html>; accessed 7 October 2012].

New finds of vertebrate remains from the Röt (Lower Triassic, Olenekian) in the vicinity of Gogolin (Opole Silesia, southern Poland)

Nowe znaleziska szczątków kręgowców z retu (dolny trias, olenek) z okolicy Gogolina (Śląsk Opolski, S Polska)

Monika Kowal-Linka¹ & Adam Bodzioch²

¹ Uniwersytet im. Adama Mickiewicza w Poznaniu, Instytut Geologii, ul. Maków Polnych 16, 61-606 Poznań, Poland; email: mokowal@amu.edu.pl

² Uniwersytet Opolski, Katedra Biosystematyki, ul. Oleska 22, 45-052 Opole, Poland; email: abodzioch@uni.opole.pl

Abstract

Abundant remains of reptiles and ganoid fish have been found in the uppermost Röt (Lower Triassic, Olenekian, ~247 Ma) in the vicinity of Gogolin (Opole Silesia, southern Poland). These remains occur in two previously undocumented bonebeds. The lower of them is up to 5 cm thick (micritic limestone with bioclastic laminae) and contains larger bones, such as long and flat bones of up to 3 cm. The upper bonebed is 1-2 cm thick (more marly micritic limestone with bioclastic laminae) and in it vertebrae, plus smaller long and flat bones prevail. Initial analyses point to mass occurrences of *Dactylosaurus* skeletal remains (Reptilia, Sauropterygia, Eosaurophterygia, Pachypleurosauria, Pachypleurosauridae). *Dactylosaurus* was an approximately 30 cm-long animal that was secondarily adapted to shallow-marine environments. To date, *Dactylosaurus* remains are known only from a few Röt sites. Gogolin is the third or possibly even the second Röt outcrop within the Germanic Basin, and also the richest one, in which the remains of *Dactylosaurus* have been found. Palaeohistological analysis of the material found will enable future verification of the position of *Dactylosaurus* in a phylogenetic tree.

Abstrakt

Bardzo liczne szczątki gadów i ryb ganoidowych zostały znalezione w najwyższej części retu (dolny trias, olenek, ~247 mln lat) w okolicy Gogolina (Śląsk Opolski, Polska). Szczątki występują w dwóch nieudokumentowanych wcześniej warstwach kościonośnych. Dolna warstwa o grubości do 5 cm (wapień pelitowy z detrytycznymi laminami) zawiera większe

kości, m.in. kości długie i płaskie o wielkości do 3 cm. W górnej warstwie kościonośnej (marglisty wapień pelitowy z detrytycznymi laminami) o grubości 1-2 cm, przeważają kręgi i kości o mniejszych wymiarach. Wstępne analizy wskazują na masowe występowanie szczątków gadów z rodzaju *Dactylosaurus* (Reptilia, Sauropterygia, Eosauropterygia, Pachypleurosauria, Pachypleurosauridae). *Dactylosaurus* był gadem o długości około 30 cm, wtórnie przystosowanym do życia w środowisku morskim. Stanowisko w Gogolinie jest trzecim lub nawet drugim odsłonięciem retu w obrębie basenu germańskiego, w którym zostały znalezione szczątki *Dactylosaurus* i najbardziej w nie zasobnym.

Introduction

Remains of fish, amphibians and reptiles (as more or less articulated skeletons, bones, teeth and scales) have been documented from Opole Silesia (southern Poland) since the nineteenth century (see von Meyer 1847-1855; Eck 1865; Roemer 1870), being chiefly found in Muschelkalk deposits (Middle Triassic; late Olenekian-Ladinian), as well as in the Röt (Lower Triassic, uppermost Buntsandstein; Olenekian; chronostratigraphy after Nawrocki & Szulc 2000).

Assmann (1933, p. 754) noted the occurrence of remains of several fish taxa, such as *Hybodus*, *Strophodus*, *Ceratodus*, *Saurichthys*, *Gyrolepis* and *Nephrotus* (mostly small scales and teeth, rarely imprints of their bodies), bones and teeth of small ‘nothosaurid’ reptiles, and possibly also a bone of the reptile *Cymatosaurus*, in the uppermost Röt. Assmann noted that such remains were collected “quite often”, although he did not describe any bonebed. More diversified vertebrate assemblages are known from younger Muschelkalk limestones (von Meyer 1847-1855; Gürich 1884; Kunisch 1888; Schmidt 1928, 1938; Assmann 1944).

Gogolin, Zakrzów and Krapkowice were the most important localities that yielded such vertebrates. In the nineteenth and early twentieth centuries, large quarries (up to 40 ha in total) were active at these places. The Muschelkalk limestone was exploited to produce lime, which also led to the exposure of the uppermost Röt marly limestones (chiefly dedolomites). Since the 1940s, Röt vertebrates have not been collected from these sites.

In 2012, the upper and lower bonebeds discussed here were discovered by one of us (MK-L) in one of the disused quarries in southeastern Gogolin (Fig. 1). The bonebeds must have been exposed by chance during the last few years. The bonebeds, together with the intercalating deposits, form the 40-50 cm thick uppermost portion of the Röt sequence (Fig.

2). The boundary between the Röt and the Lower Muschelkalk (Gogolin Formation; Kowal-Linka 2008, 2009) is not exposed here.

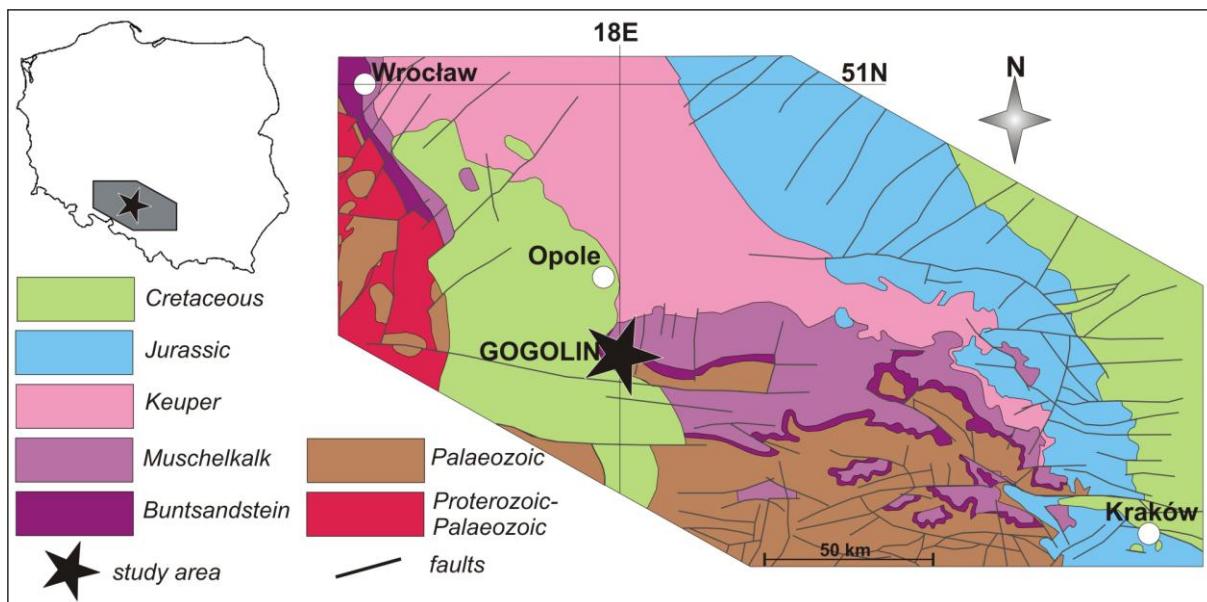


Fig. 1. Geological map of the study area (simplified fragment of a map after Dadlez *et al.* 2000).

Petrology and depositional environment of the uppermost Röt at Gogolin

The uppermost Röt in the vicinity of Gogolin is composed of micritic limestones, marly micritic limestones (also dedolomites) and bioclastic limestones, intercalated with marl laminae. The micritic limestones and marly micritic limestones are commonly beige, dark yellow and orange in colour. The dedolomites are orange to red in colour and they often show a porous texture, as well as pseudomorphs after evaporates, remnants of microbial mats, tepee structures and other phenomena. Ostracod shells and bivalve and gastropod shells are the main constituents of the bioclastic limestones, along abundant pellets (commonly coprolites). The limestones are thin- to medium-bedded and usually show horizontal bedding (Bodzioch & Szulc 1991; Bodzioch & Kwiatkowski 1992; Szulc 2000).

These various types of limestones and their intercalations were deposited mainly in shallow-marine environment, as well as in supralittoral ponds characterised by increased salinity. The seawater periodically affected these ponds, leading to erosion of superficial sediments and the deposition of allochthonous grains (Bodzioch & Kwiatkowski 1992).

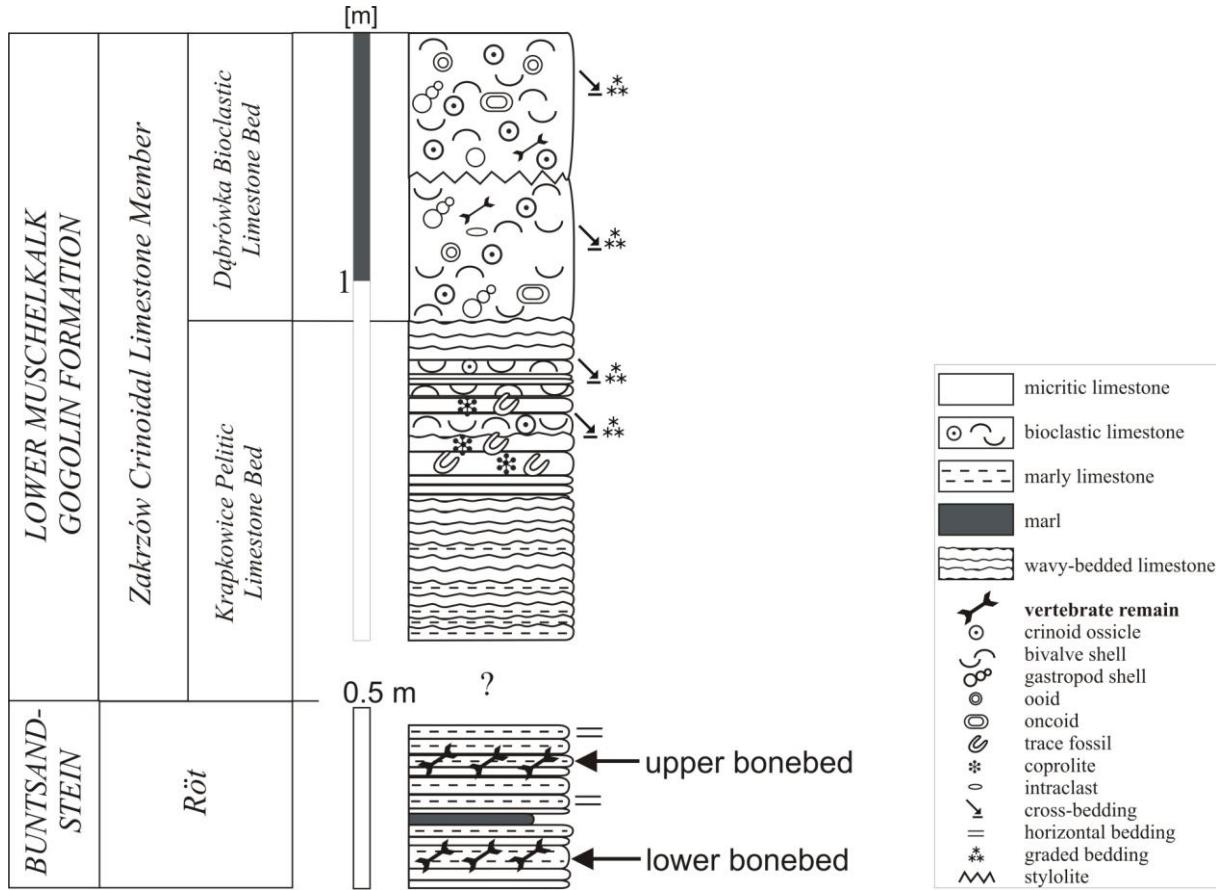


Fig. 2. Schematic lithostratigraphic log of the uppermost part of the Röt and the lowermost part of the Gogolin Formation in the vicinity of Gogolin (modified after Kowal-Linka 2008; Kowal-Linka & Bodzioch 2012). The position of the two bonebeds is indicated with arrows.

The bonebeds and their constituents

The lower bonebed is up to 5 cm thick and consists of several micritic laminae intercalated with wavy-bedded laminae of bioclastic marly limestone (Figs. 3-5). The latter laminae contain a non-continuous rusty film of micrite mixed with iron oxides and hydroxides, which are probably the only sign of the earlier presence of microbial mats (Fig. 6). The bioclastic laminae contain ostracod shells, gastropod and bivalve shell fragments, as well as micritic casts of shells (Fig. 6). The upper bonebed is only up to 2 cm thick and of a build which is similar to the lower (Figs. 7, 8).



Fig. 3. The lower bonebed exposed in a disused quarry in the vicinity of Gogolin. Photograph by M. Kowal-Linka.

All the vertebrate remains found are disarticulated. Remains from the lower bonebed are larger than those from the upper. Numerous vertebrae (ranging from several millimetres to 1.5 cm in width), long and flat bones up to 2 cm long, a few humeri up to 3 cm long and two bones up to 4.5 cm (a fragment of fish skull and an unidentified bone) have been collected from the lower bonebed to date. Abundant fish scales and teeth occur with the bones. Smaller vertebrae (up to 5 mm wide), fish scales and teeth, and also long bones (ribs and limb bones usually up to 1.5 cm long) have all been excavated from the upper bonebed (Fig. 9A-F).

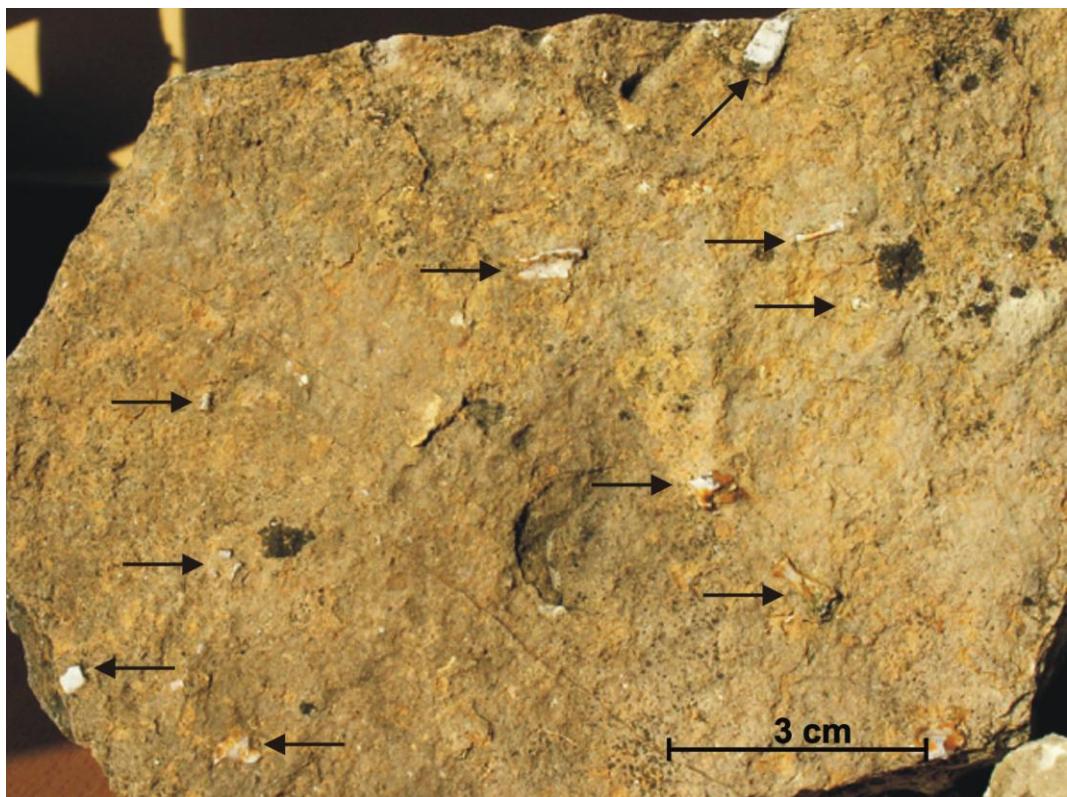


Fig. 4. Close-up of the top surface of the lower bonebed with numerous bones (indicated by arrows) and scales. Photograph by M. Kowal-Linka.

Marine reptiles of the Early Triassic

Although at least ten groups of marine reptiles (i.e., taxa feeding in the marine environment; their food including fish, other vertebrates and hard-shelled invertebrates) lived during the Mesozoic, only Ichthyopterygia and Sauropterygia are known from the Lower Triassic (Motani 2009). Ichthyopterygians preferred open-marine settings, while sauropterygians favoured shallow-marine environments. With regard to the coastal to shallow-marine character of the Röt sedimentary environment near Gogolin, sauropterygian remains are more likely to be found there. Within the Sauropterygia, only two Early Triassic genera are known from the Germanic Basin: *Dactylosaurus* (small animals with skulls up to 2-3 cm long) and *Cymatosaurus* (larger animals with skulls about 10 cm long; Rieppel 1997, 1999).

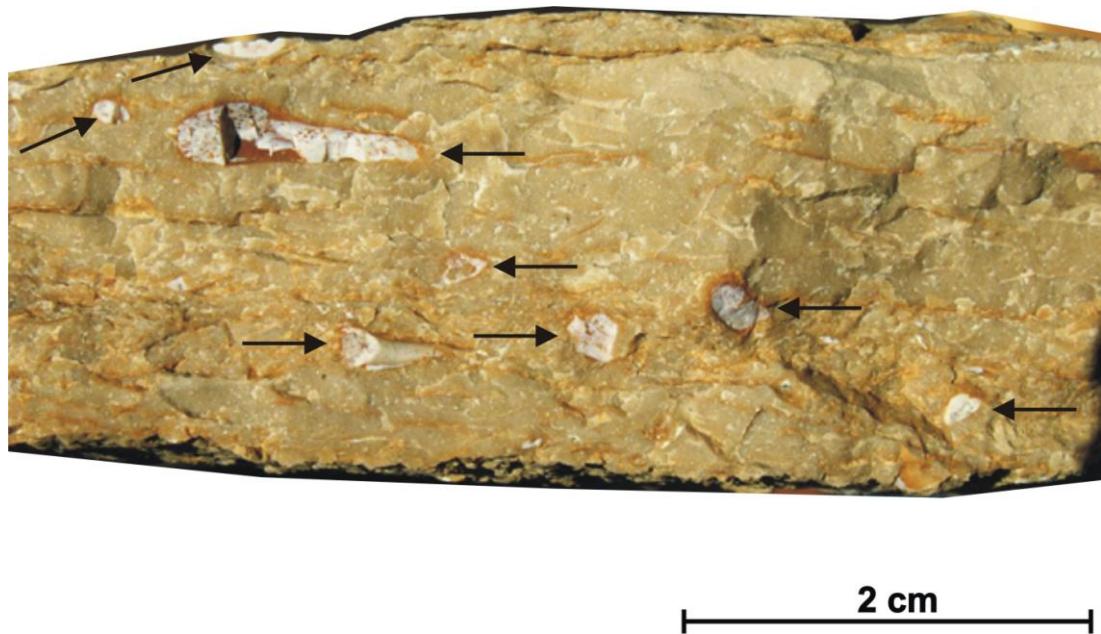


Fig. 5. The lower bonebed visible in cross section (arrows indicate vertebrate remains). Photograph by M. Kowal-Linka.

Dactylosaurus and its diagnostic features

The first analyses of the new finds point to a mass occurrence of *Dactylosaurus* remains (Pachypleurosauria, Pachypleurosauridae; taxonomy after Rieppel 1999, 2000) and probably also of other, larger reptiles, which is demonstrated by a 1.5 cm-wide vertebra occurring in the lower bonebed. The only species known in the genus is *Dactylosaurus gracilis* Gürich, 1884 (see Rieppel & Kebang 1995). *Dactylosaurus* was a small animal up to 30 cm long (including the tail), which was secondarily adapted to live in shallow-marine environments.

The humerus of *Dactylosaurus gracilis*, the most commonly found bone of this animal, shows several diagnostic features. It has a well-developed deltopectoral crest which distinctly stands off the diaphysis. The plesiomorphic humeri show a clear entepicondyle, an entepicondylar foramen and an ectepicondylar ridge. Differences in the forms of humeri indicate sexual dimorphism (Rieppel & Kebang 1995).

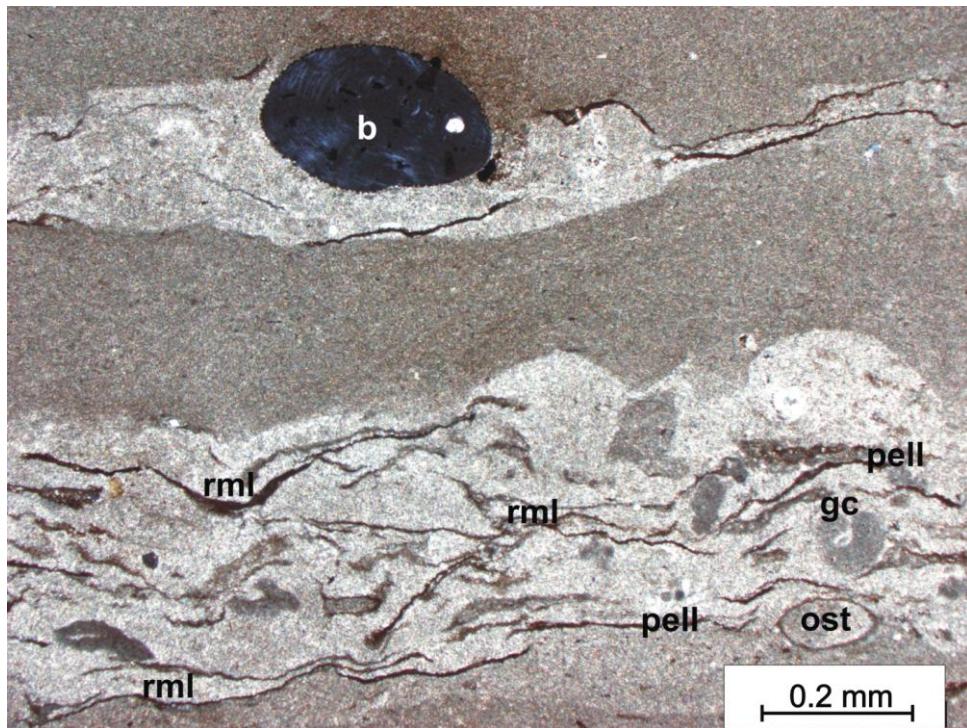


Fig. 6. Microphotograph of the upper bonebed showing intercalating micritic and bioclastic laminae: b – bone fragment; rml – rusty lamina consisting of micrite and mixture of iron oxides and hydroxides; ost – ostracod test; gc – micritic cast of gastropod shell; pell – pellets. Photograph by M. Kowal-Linka.



Fig. 7. The upper bonebed exposed in a disused quarry (indicated by an arrow) in the vicinity of Gogolin. Photograph by M. Kowal-Linka.

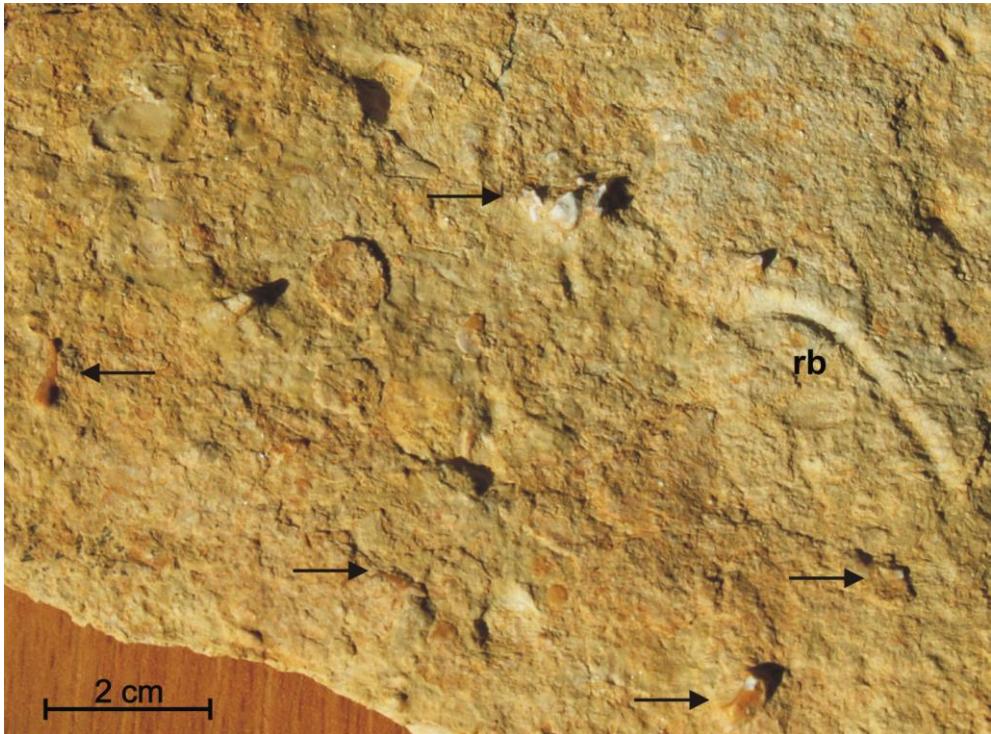


Fig. 8. Fragment of the upper bonebed with numerous bones (indicated by arrows) and the imprint of a rib (rb). Photograph by M. Kowal-Linka.

Stratigraphic and geographic ranges of *Dactylosaurus*

Dactylosaurus is known from the upper Olenekian and the lower Anisian of the Germanic Basin. Prior to the present find, *Dactylosaurus* remains were known only from the Upper Silesia region at Michałkowice, Kamień Śląski and Gogolin (all found during the nineteenth and early twenties centuries). The remains from Michałkowice and Kamień Śląski were assigned to Röt (Rieppel & Kebang 1995), although the age of the specimen from the second locality is not certain, because Röt is in fact not present there. The bones from Gogolin were found in Lower Muschelkalk strata (Rieppel & Kebang 1995). Gogolin is thus probably the third or even the second Röt site within the Germanic Basin, and the richest one so far, where *Dactylosaurus* remains have been found.

Significance of the new finds

Apart from extending the geographic range of *Dactylosaurus*, the recent finds will enable new research in palaeohistology, as well as in other disciplines. The material collected prior to the new find was insufficient to carry out such studies (e.g., Klein 2010). Additionally, bones kept in museums are commonly not available for invasive methods of

research. Palaeohistological analysis will enable the position of *Dactylosaurus* in the phylogenetic tree to be verified.

This new find also confirms the need to keep old outcrops accessible. We can expect that many outcrops still contain valuable scientific material.

Acknowledgments

We are grateful to Krzysztof Długosz, Deputy Mayor of Gogolin, for helping us to get the fieldwork started, as well as for his interest in the development of geological investigations in the vicinity of Gogolin. We thank also Artur Linka, Ph.D. student Kamil Gądek (Opole University), and students from Opole University for their help during excavations. Dr. John Jagt (Natuurhistorisch Museum Maastricht, Netherlands) is thanked for language editing.

References

- Assmann, P. 1933. Die Stratigraphie der oberschlesischen Trias. Teil 1: Der Bundsandstein. *Jahrbuch der Königlich Preußischen Geologischen Landesanstalt* 34(1): 269-340.
- Assmann, P. 1944. Die Stratigraphie der oberschlesischen Trias. Teil 2: Der Muschelkalk. *Abhandlungen des Reichsamtes für Bodenforschung*, neue Folge 208: 1-124.
- Bodzionek, A. & Kwiatkowski, S. 1992. Sedimentation and early diagenesis of the cavernous limestone (Röt) of Gogolin, Silesian-Kraków region, Poland. *Annales Societatis Geologorum Poloniae*, 62: 223-242.
- Bodzionek, A. & Szulc, J. 1991. Stop B12 Gogolin. The Röth/Muschelkalk boundary. In: Hagdorn, H. (ed.). *Muschelkalk. A Field Guide*, 62-64. Goldschneck-Verlag, Korb.
- Dadlez, R., Marek, S. & Pokorski, J. (eds) 2000. *Mapa geologiczna Polski bez utworów kenozoiku w skali 1:1,000 000*. PIG, Warszawa.
- Eck, H. 1865. *Über die Formationen des bunten Sandstein und des Muschelkalks in Oberschlesien und ihre Versteinerungen*, 148 pp. Friedländer und Sohn, Berlin.
- Gürich, G. 1884. Über einige Saurier des Oberschlesischen Muschelkalkes. *Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft* 36(1): 125-144.
- Klein, N. 2010. Long bone histology of Sauropterygia from the Lower Muschelkalk of the Germanic Basin provides unexpected implications for phylogeny. *PLoS ONE* 5(7): e11613. doi:10.1371/journal.pone.0011613
- Kowal-Linka, M. 2008. Formalizacja litostratigrafii formacji gogolińskiej (rias środkowy) na Śląsku Opolskim. *Geologos* 14: 125-161.

- Kowal-Linka, M. 2009. Nowe jednostki litostratygraficzne w randze warstw w obrębie formacji gogolińskiej (trias środkowy) na Śląsku Opolskim. *Geologia* 35: 153-174.
- Kowal-Linka, M. & Bodzioch, A. 2012. Warstwy kościonośne z *Dactylosaurus* (Reptilia, Sauropterygia) z retu (trias dolny, olenek) Opolszczyzny. *Przegląd Geologiczny* 60(12): 646-649.
- Kunisch, H. 1888. Über eine Saurierplatte aus dem oberschlesischen Muschelkalke. *Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft* 40: 671-693.
- Meyer, H. von. 1847-1855. Zur Fauna der Vorwelt. II. Die Saurier des Muschelkalks mit Rücksicht auf die Saurier aus Buntem Sandstein und Keuper, 167 pp. H. Keller, Frankfurt am Main.
- Motani, R. 2009. The evolution of marine reptiles. *Evo Edu Outreach* 2: 224-235.
- Nawrocki, J. & Szulc, J. 2000. The Middle Triassic magnetostratigraphy from the Peri-Tethys basin in Poland. *Earth and Planetary Science Letters* 182: 77-92.
- Rieppel, O. 1997. Revision of the sauropterygian reptile genus *Cymatosaurus* v. Fritsch, 1894, and the relationships of *Germanosaurus* Nopcsa, 1928, from the Middle Triassic of Europe. *Fieldiana (Geology)*, new series 36: 1-38.
- Rieppel, O. 1999. Phylogeny and paleobiogeography of Triassic Sauropterygia: problems solved and unresolved. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 153: 1-15.
- Rieppel, O. 2000. *Encyclopedia of Paleoherpetology. Part 12A: Sauropterygia*, 134 pp. F. Pfeil Verlag, München.
- Rieppel, O. & Kebang, L. 1995. Pachypleurosauers (Reptilia: Sauropterygia) from the Lower Muschelkalk, and a review of the Pachypleurosauroida. *Fieldiana (Geology)*, new series 32: 1-44.
- Roemer, F. 1870. Geologie von Oberschlesien. *Jahresbericht der Schlesischen Gesellschaft für Vaterländische Cultur* 48: 1-587, Breslau.
- Schmidt, M. 1928. *Die Lebewelt unserer Trias*, 461 pp. Ferdinand Rau, Öhringen.
- Schmidt, M. 1938. *Die Lebewelt unserer Trias. Nachtrag 1938*, 144 pp. Ferdinand Rau, Öhringen.
- Szulc, J. 2000. Middle Triassic evolution of the northern Peri-Tethys area as influenced by early opening of the Tethys Ocean. *Annales Societatis Geologorum Poloniae* 70: 1-48.

The Maastrichtian type area in the southeast Netherlands and northeast Belgium – a latest Cretaceous ‘mosasaur park’

Typowy obszar mastrychtu w rejonie południowo-wschodnich Niderlandach i północno-wschodniej Belgii – ostatni kredowy “park mozozaurów”.

John W.M. Jagt¹, Eric W.A. Mulder² & Anne S. Schulp¹

¹Natuurhistorisch Museum Maastricht, de Bosquetplein 6-7, 6211 KJ Maastricht, the Netherlands;
emails: john.jagt@maastricht.nl; anne.schulp@maastricht.nl

²Museum Natura Docet-Wonderryck Twente, Oldenzaalsestraat 39, 7591 GL Denekamp, the Netherlands; email: ewamulder@naturadocet.nl

Abstract

Marine deposits of late Maastrichtian age (67.8–65.5 Ma) in the study area have yielded rich vertebrate faunas in recent decades. First in line are mosasaurs, or marine lizards, of which some seven species are on record. Some of these, e.g. *Carinodens belgicus*, preferred shells and crustaceans, while others were voracious top predators, such as *Mosasaurus hoffmanni*, *Plioplatecarpus marshi*, *Prognathodon sectorius* and *Prognathodon saturator*. Of large-sized turtles, *Allopleuron hoffmanni* is the commonest, while of other taxa (*Glyptochelone suyckerbuycki*, *Platychelone emarginata*) we have only limited material. Small, isolated marginal carapace plates suggest the presence of another form. Not primarily inhabiting the shallow, subtropical waters of the study area, were elasmosaurid plesiosaurs – they occupied oceanic niches and drifted into shallower waters as floating carcasses. Only isolated vertebrae and a few tooth crowns are known. The same goes for land-living reptiles such as hadrosaurid dinosaurs, the ‘cows of the Cretaceous’, of which merely fragmentary limb bones, some teeth and a partial lower jaw have been recovered. An isolated limb bone of a carnivorous species is the sole example of that group. Avian dinosaurs (i.e., birds) comprise both toothed forms, which probably fed on fish, and others. Diversity is low, but this most likely is a taphonomic issue, bird skeletons being fragile and prone to destruction. Of small-sized mammals, a single form is known to date; this shows affinities to North American opossum-like taxa and is thus

indicative of the existence of a land bridge between that continent and northern Europe during the latest Cretaceous.

Abstrakt

Osady morskie późnego mastrychtu (67,8-65,5 milionów lat temu), pochodzące z badanego terenu, są w ostatnich latach źródłem bogatego materiału fauny kręgowców. Najważniejszą grupę, liczącą siedem gatunków, stanowią mozozaury, inaczej zwane morskimi jaszczurkami. Niektóre z nich, np. *Carinodens belgicus*, preferowały jako źródło pokarmu małże i skorupiaki, podczas gdy inne były czołowymi drapieżnikami w ekosystemie, jak np. *Mosasaurus hoffmanni*, *Plioplatecarpus marshi*, *Prognathodon sectorius* czy *Prognathodon saturator*. Spośród dużych żółwi najczęstszy jest *Allopleuron hofmanni*, podczas gdy inne taksony (*Glyptochelone suyckerbuycki*, *Platychelone emarginata*) znane są tylko fragmentarycznie. Małe, pojedyncze, krańcowe płytki z karapaksu sugerują obecność również innych form. Wtórnym elementem płytowych, subtropikalnych wód badanego rejonu są zamieszkujące oceaniczne głębie plezjozaury, które do strefy szelfu przydryfowały jako padlina. Zachowały się one w postaci pojedynczych kręgów i zębów. To samo dotyczy gadów lądowych, takich jak hadrozaury (“kredowe krowy”), z których odkryto zaledwie fragmenty kości kończyn, kilka zębów i część żuchwy. Sporadycznie występują też pojedyncze kości kończyn dinozaurów drapieżnych. Dinozaury pierzaste (np. ptaki) reprezentowane są zarówno przez formy uzębione, które prawdopodobnie żywiły się rybami i innymi gatunkami zwierząt morskich, jak i przez inne. Ich różnorodność jest niewielka, ale wynika to prawdopodobnie z przyczyn tafonomicznych – szkielety ptasie są kruche i łatwo ulegają zniszczeniu. Spośród małych ssaków znane są pojedyncze kości form podobnych do północnoamerykańskich oposów, co wskazuje na występowanie lądowego mostu łączącego w kredzie kontynent amerykański z europejskim.

Introduction

Ever since the first records of mosasaur and turtle remains in the second half of the eighteenth century, the fully marine, shallow-water deposits of late Maastrichtian age (67.8-65.5 Ma) in the study area (Fig. 1) have been yielding relatively rich vertebrate faunas,

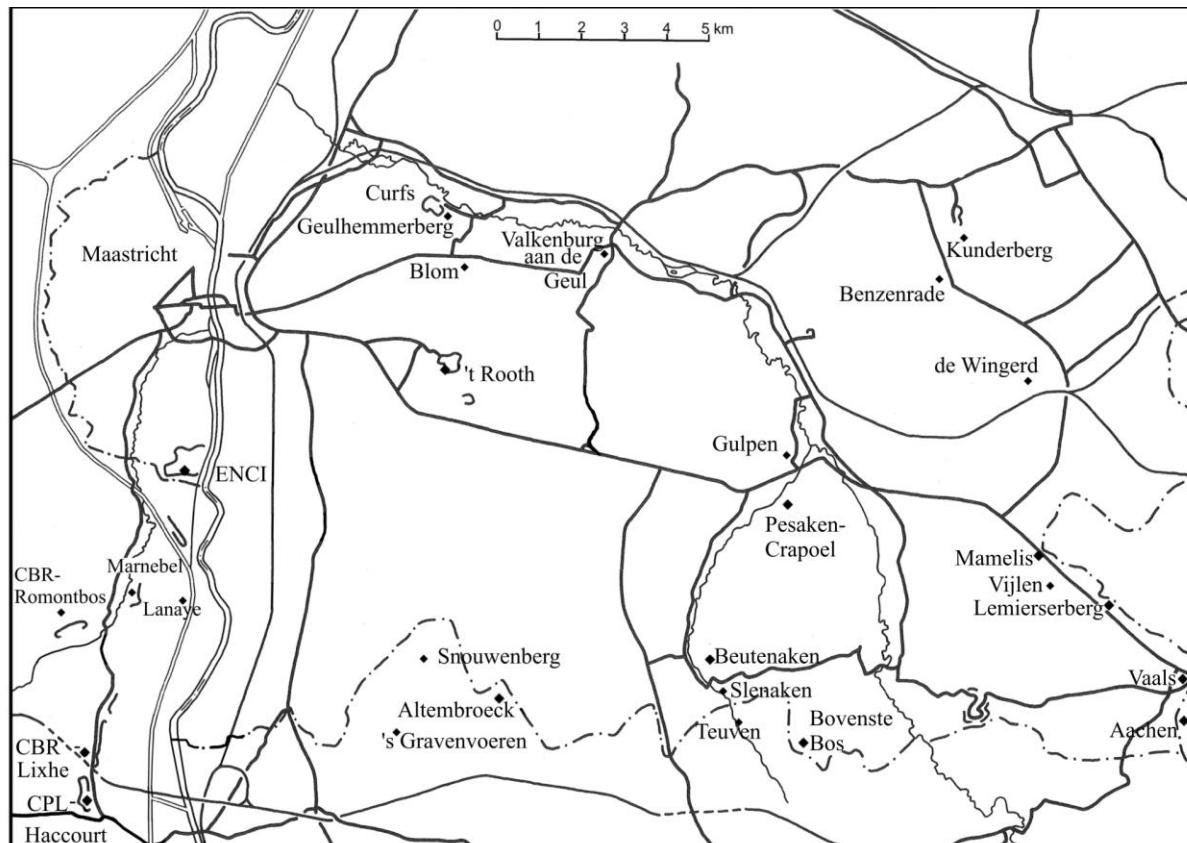


Fig. 1. Map of the study area in southern Limburg (the Netherlands) and contiguous areas in Belgium and Germany, with the most important localities noted, inclusive of the stratotype of the Maastrichtian Stage at the ENCI-HeidelbergCement Group quarry, south of Maastricht (after Jagt & Jagt-Yazykova 2012).

inclusive of avian and non-avian dinosaurs and mammals. In recent years the list of taxa on record has grown steadily, which in particular demonstrates the keen interest that amateur palaeontologists take in vertebrate fossils from the Maastrichtian type area. A team of a dozen collectors, all well versed in local stratigraphy (Fig. 2) and with a good eye to detail, are in close co-operation with museum staff and allow their finds to be assessed properly, described scientifically and placed in public collections. This brief paper is a tribute to them.

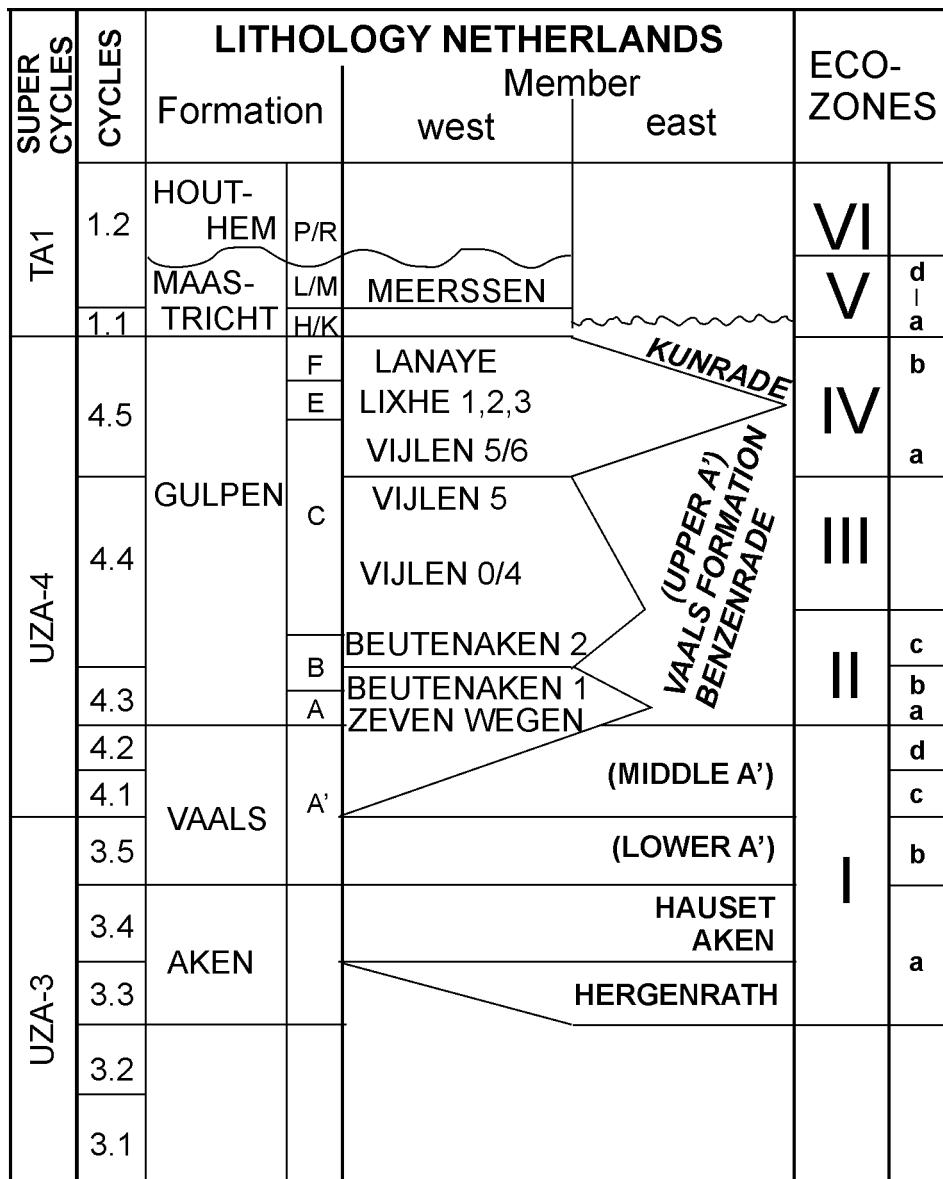


Fig. 2. Local lithostratigraphy, bioclast ecozones (I-VI) and cycles and supercycles for the Upper Cretaceous (Santonian-Maastrichtian) (after Jagt & Jagt-Yazykova 2012). The Maastricht Formation comprises, from bottom to top, the Valkenburg, Gronsveld, Schiepersberg, Emael, Nekum and Meerssen members – only the latter is shown here, because the Cretaceous-Paleogene (K/Pg) boundary is situated in its uppermost metres.

Institutional abbreviations. MND, Museum Natura Docet-Wonderryck Twente, Denekamp; NHMM, Natuurhistorisch Museum Maastricht, Maastricht; NHMUK, The Natural History Museum, Department of Palaeontology, London.

Mosasaurid squamates

The first finds of mosasaur skeletal remains from the underground galleries at the St. Pietersberg, south of Maastricht, were documented in the second half of the eighteenth

century, with at least two partial skulls and numerous post-cranial elements on record. Although not the first to have been discovered, the skull which ultimately found its way to local clergyman Canon Godding, and which was subsequently seized by the French revolutionary army in 1794 and put on transport to Paris the following year, became the type specimen of *Mosasaurus hoffmanni* Mantell, 1829. For details of this act of looting, reference is made to Bardet & Jagt (1996) and Pieters *et al.* (2012). In later years, this species of marine lizard turned out to be both the largest (up to 14 metres or more) and commonest voracious top predator in the area. Most material referred to *M. hoffmanni* is from the middle and upper part of the Maastricht Formation (Emael and Nekum members). However, its range has recently been extended downwards, into the middle part of the Lanaye Member (Gulpen Formation), on the basis of individuals collected in the Eben Emael area (northeast Belgium) (Cornelissen *et al.* 2011). The most recent find, made in September 2012, is of a partial skeleton, with most of the skull associated (Fig. 3), from the upper Lixhe 3 Member (Gulpen Formation). If conspecific with *M. hoffmanni*, this specimen (nicknamed ‘Carlo’) would represent the earliest record of this species in the area, dated at *c.* 67.8 Ma. Of comparable overall length is a ‘heavy-build’ mosasaur, *Prognathodon saturator* Dortangs, Schulp, Mulder, Jagt, Peeters & de Graaf, 2002 (Fig. 4), the holotype of which was collected from the upper Lanaye Member (Gulpen Formation) by Rudi W. Dortangs. Only last year was it realised that a jaw element (PMU, post mandibular unit) contained in the collections of the Institut royal des Sciences naturelles de Belgique (Brussels) actually represented an even larger individual of the same species. This would indicate a more extended stratigraphical range of that species in the area and possible competition with co-occurring *M. hoffmanni*, although massive jaw bones and crushing-type dentition suggest a preferred prey of turtles, similar to *Prognathodon overtoni* (Williston, 1897) from the upper Campanian of Alberta, western Canada (Konishi *et al.* 2011). Smaller-sized and more gracile species, which probably fed on fish and squid, include *Prognathodon sectorius* (Cope, 1871), of which a fragmentary jaw from the Lanaye Member (Gulpen Formation) at the Marnebel quarry complex (Eben Emael) is known (Jagt *et al.* 2002; Schulp *et al.* 2008), collected by Louis Verding, and *Plioplatecarpus marshi* Dollo, 1882. The latter ranges from the Lanaye Member to the uppermost Meerssen Member, to within a few metres of the Cretaceous-Paleogene (K/Pg) boundary.



Fig. 3. The most recent addition to the mosasaur faunas from the Maastrichtian type area: 'Carlo' (NHMM 2012 072; photograph courtesy of Roger Slieten, ENCI-HeidelbergCement Group, Maastricht); total jaw length (as preserved) is 58 cm.

Recently, a partial skull with a handful of post-cranial elements (NHMM 2012 173), nicknamed 'Kristine', has been collected from the uppermost Emael Member at the ENCI-HeidelbergCement Group quarry by Kristine Mariën. Although not yet documented in detail, the general belief, until recently, was that these two species were deeper divers and thus did not directly compete for food with the larger-sized *M. hoffmanni* and *P. saturator* which cruised the upper water levels. Recent isotope (^{13}C) data, as well as additional insights from avascular necrosis and sclerotic eye rings, indicate that the picture is less clear cut than previously thought. The sole 'bottom-dwelling' mosasaur species, and the smallest at that, was *Carinodens belgicus* (Woodward, 1891) (= *Globidens fraasi* Dollo, 1913), which was fully durophagous and preferred hard-shelled food such as bivalve and gastropod molluscs and crustaceans (Schulp 2006, 2012). In the study area, this species ranges from the Lanaye Member to just below to the K/Pg boundary, but is comparatively rare, which is surprising given the common occurrence of hard-shelled prey, especially in the upper Maastricht Formation (Emael, Nekum and Meerssen members).



Fig. 4. The holotype (NHMM 1998 141) of *Prognathodon saturator* Dortangs, Schulp, Mulder, Jagt, Peeters & de Graaf, 2002, discovered by Rudi W. Dortangs in August 1998, shown here in its special glass house ('Mosaleum') on the inner square of the Natuurhistorisch Museum Maastricht, de Bosquetplein, Maastricht.

Current research focuses on traces of microwear on mosasaur tooth enamel, stable carbon and oxygen isotope composition of such and a re-evaluation of the systematics of species of *Plioplatecarpus*.

Cheloniid turtles

First recognised in the second half of the eighteenth century, but then – in part – misinterpreted as antlers of deer, plastron and carapace remains of medium- to large-sized marine turtles belonged to the prized objects on display in diverse cabinets in the city of Maastricht. At least three species have so far been described, although the status of one of these, *Platychelone emarginata* Dollo, 1902, is still in doubt. The commonest turtle is *Allopleuron hofmanni* (Gray, 1831) (see Mulder 2003; Janssen *et al.* 2011); this shows a lot of paedomorphic traits (Fig. 5). It has usually been associated with sea grass ‘meadows’ in the lower and middle portions of the Maastricht Formation (which would have been its primary

food source), but recent isotope data (Renée Janssen, Remy van Baal and co-workers) indicate that its menu would have included a meaty component as well. The third species, *Glyptochelone suyckerbuycki* (Ubaghs, 1879), is very rare; in addition to the holotype, we know of the remains (NHMM collections) of at least one other individual. Small, isolated marginal carapace plates from various levels within the Maastricht Formation suggest the presence of yet another, diminutive (?juvenile) form, the affinities of which are still unclear. Current research focuses on refinement of the stratigraphic ranges of the various species, on analyses of scratch/radular marks (and other traces, possibly gastropod homing scars) and on CT scans of braincases of *A. hofmanni*.

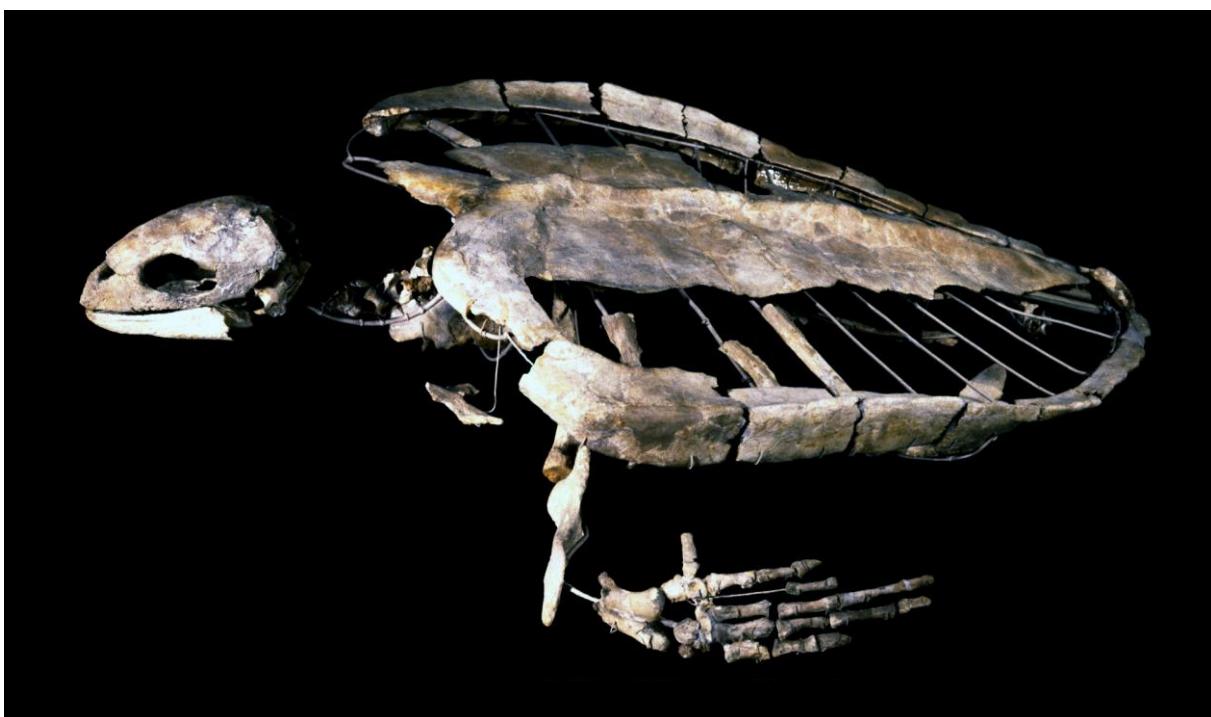


Fig. 5. A fully-grown male individual of *Allopleuron hofmanni* (Gray, 1831) (NHMM 000001) from the Cannerberg, southwest of Maastricht. Total carapace length is 143 cm.

Elasmosaurid plesiosaurs

To date, only a handful of isolated teeth and cervical and pectoral/sacral vertebrae (Fig. 6) of long-necked elasmosaurids are known from the study area (Mulder *et al.* 2000), all from the lower/middle Maastricht Formation but apparently not extending upwards into the Meerssen Member. In fact, plesiosaur remains are even rarer than those of non-avian dinosaurs, despite the fact that the type Maastrichtian strata are fully marine. Preservation of individual specimens varies widely; from near-completely abraded (see e.g., Mulder *et al.* 2002, fig. 2), to more or less pristine. The main reason for the paucity of plesiosaurs would appear to be

their preferred colder-water, oceanic habitat (upwelling areas). The isolated bones and dissociated teeth from the shallow, subtropical waters of the study area, might represent remains of floating carcasses, although it cannot be excluded entirely that animals did at times venture into such settings from the southern Tethys (North Africa) where plesiosaurs occurred in abundance. In view of the poor material and the general absence of diagnostic skeletal remains, identification at the generic or specific levels is spurious. We know of no recently collected material, except for an isolated vertebra from the middle portion of the Maastricht Formation at Sibbe near Valkenburg aan de Geul.

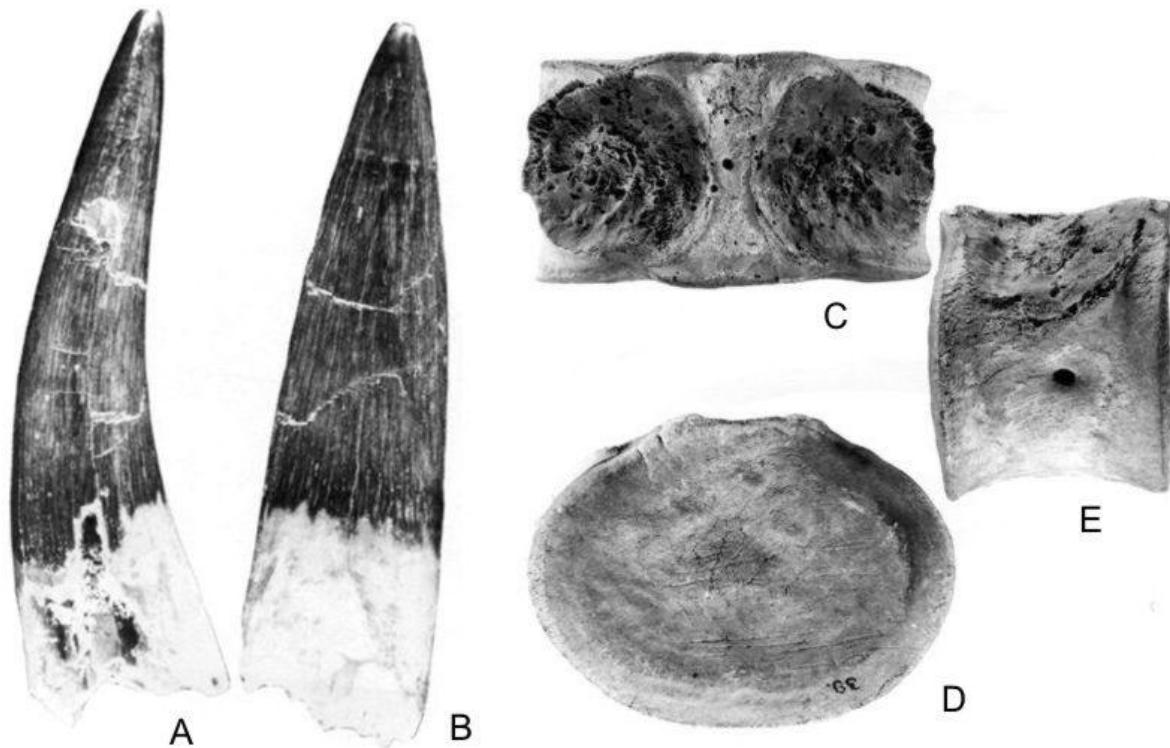


Fig. 6. Isolated tooth (A, B - MND K 20.01.082; original length 32 mm) and pectoral/sacral vertebra (C-E - NHMM 1985 141; original width 77 mm) of elasmosaurid plesiosaurs (modified after Mulder *et al.* 2000).

Eusuchian crocodiles

Even rarer than plesiosaurs and avian and non-avian dinosaurs are remains of marine crocodiles; to date, a single cervical (MND K 20.01.882; see Fig. 7) and two lumbar vertebrae (MND K 20.01.883 and 885) are on record. These specimens, collected in 1960 and 1969, respectively, originate from the higher portion of the Maastricht Formation (Nekum or

Meerssen members) at the 't Rooth-Ankerpoort quarry (Bemelen). Mulder (1998) compared these specimens to *Thoracosaurus neocesariensis* (DeKay, 1842), the sole late Maastrichtian eusuchian crocodile currently known from North America. In view of the close relationships between North American and Dutch/Belgian mosasaur taxa, such attribution would not come as a surprise.



Fig. 7. Isolated cervical thoracosaurine vertebra (MND K 20.01.882), in various aspects, from the upper Maastricht Formation at Bemelen, southern Limburg (after Mulder 1998). Scale bar equals 20 mm.

The same species, or closely allied forms, became commoner after the demise of mosasaurs at the K/Pg boundary. From the Geulhem area, a few kilometres east of Maastricht, thoracosaurine tooth crowns (collected by Math van Es) are known from the lower-middle Danian (lower Paleocene) Geulhem Member (Houthem Formation), but no articulated material is currently available. Thoracosaurines appear to have occupied the higher (?top) positions in the food chain during the early Paleocene, with records from the study area, eastern Denmark, southern Sweden and eastern Poland.

Non-avian dinosaurs

Having been inhabitants of terrestrial settings, non-avian dinosaur remains in fully marine strata can only be considered to have either been introduced by rivers or by temporary inundation of lower-lying land masses during transgressive phases (Weishampel *et al.* 1999). Naturally, remains of herbivorous taxa are commoner than those of meat-eating forms, reflecting natural populations at any one time. Hadrosaurids, the ‘cows of the Cretaceous’, are documented merely in the form of fragmentary limb bones (Fig. 8), a few dissociated teeth and a partial lower jaw, all from the Maastricht Formation (Weishampel *et al.* 1999; Jagt *et al.* 2003; Mulder *et al.* 2005). An isolated, incomplete femur (NHMUK R42997), the type of ‘*Betasuchus*’ *bredai* (Seeley, 1883), is the sole example known to date of a carnivorous species from the study area. Unfortunately, the exact level of provenance within the Maastricht Formation is unknown; to make matters worse, affiliation of this specimen has varied widely, ranging from ornithomimid, to ceratosauroid (?abelisaurid) or closely comparable to *Dryptosaurus* (see Carpenter *et al.* 1997). Weishampel *et al.* (2004) listed it as ‘basal tetanuran’. The four isolated (a fifth, from the K/Pg boundary interval at Vroenhoven, northeast Belgium, has just been noted in the E. Nieuwenhuis Collection) maxillary and dentary teeth are all typically hadrosaurid, but relationships within this large clade remain unresolved. Two dentary teeth (NHMM RD 214, NHMM RN 28; see Jagt *et al.* 2003) appear assignable to the Euhadrosauria, but cannot be identified in more detail. Of note is that preservation of teeth varies widely, from fragmentary and abraded to near-pristine (Fig. 9). Precisely from where these non-avian dinosaur remains originated is unknown, but it is highly likely that they stem from populations that inhabited the central European landmass (i.e., to the southeast). Some post-cranial elements remained on the seafloor for a considerable length of time, judging from radular scratches, adnate bryozoans and bivalve borings of *Gastrochaenolites* morphology (see Jagt *et al.* 2003).

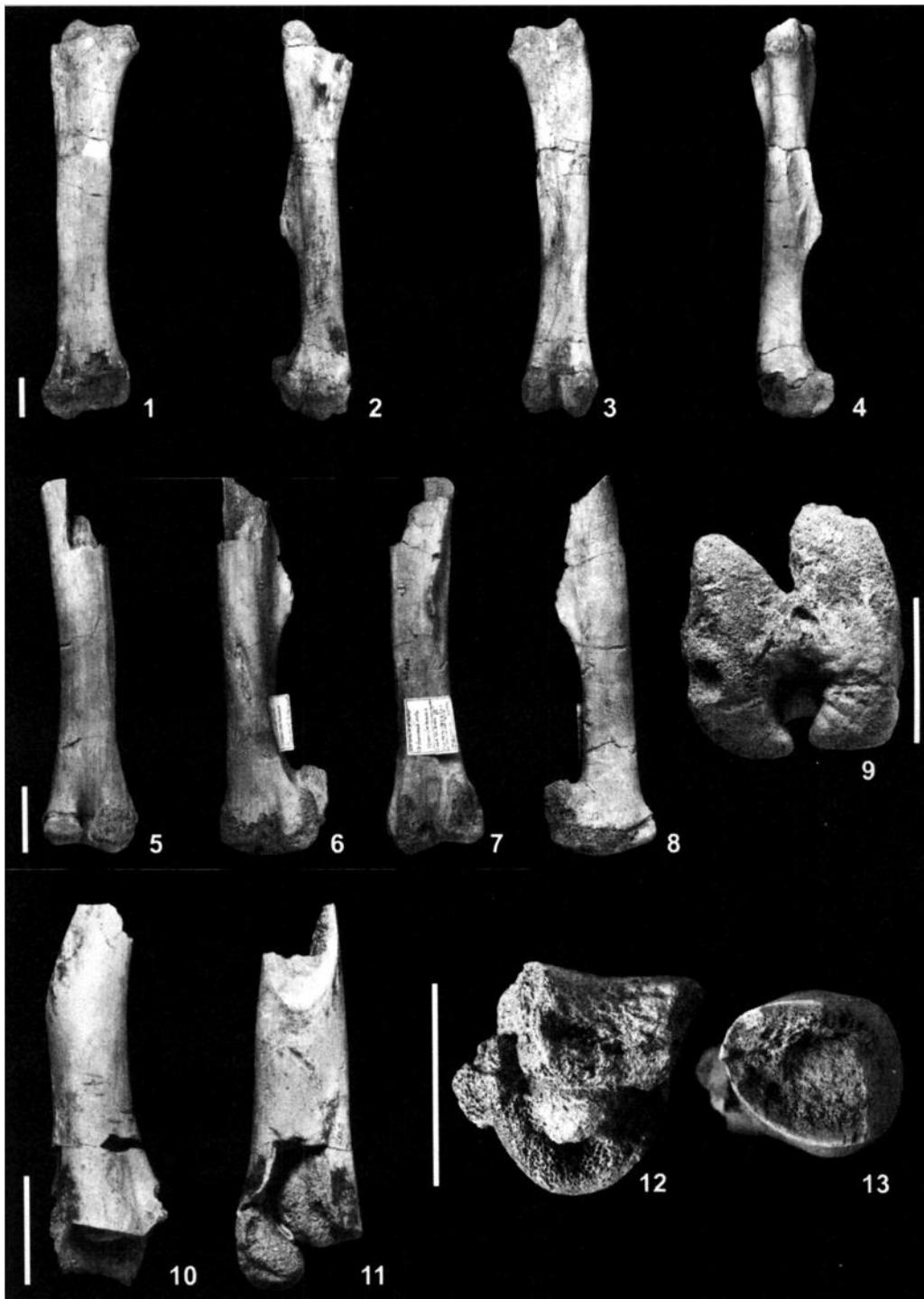


Fig. 8. A selection of hadrosaurid dinosaur appendicular skeletal elements, all from the Maastricht Formation (after Mulder *et al.* 2005) and from various institutional collections. Scale bar equals 50 mm.

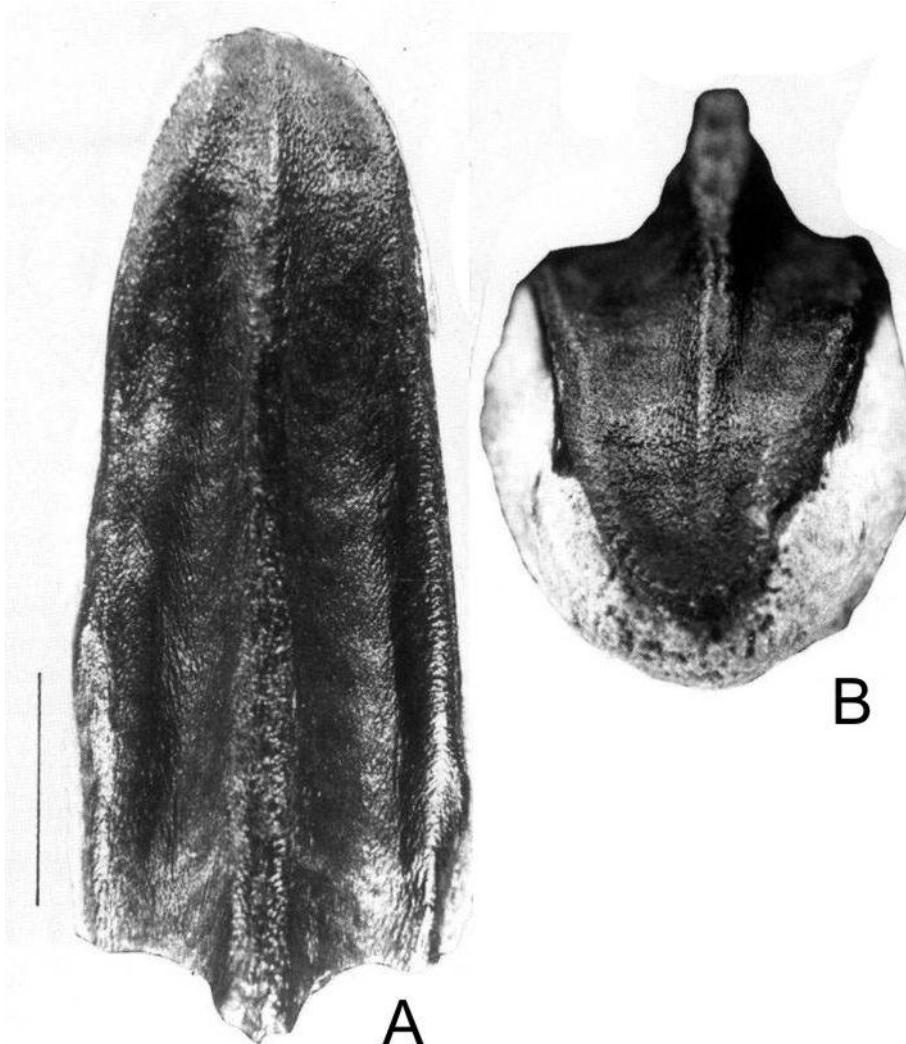


Fig. 9. Isolated maxillary tooth (NHMM 1997 274) of a hadrosaurid dinosaur, from the ?Emael Member (Maastricht Formation) of Valkenburg aan de Geul, southern Limburg (the Netherlands) (modified after Weishampel *et al.* 1999). Scale bar equals 5 mm.

Avian dinosaurs

Only in recent years have avian dinosaurs (i.e., birds) been noted from the Maastrichtian type area. The sparse material available includes the associated remains (NHMM RD 271) of an ornithurine bird, collected by Rudi W. Dortangs at *c.* 40 metres below the K/Pg boundary, at the CBR-Romontbos quarry (Eben Emael; see Fig. 10). This is the youngest non-modern (non-neornithine) bird to date; the individual preserves a right humerus, a right ulna, a scapular blade, a proximal tarsometatarsus, portions of mandible, two jugals(?) and a ?quadrate, as well as a right coracoid, three thoracic vertebrae, a proximal tarsal and a single tooth.

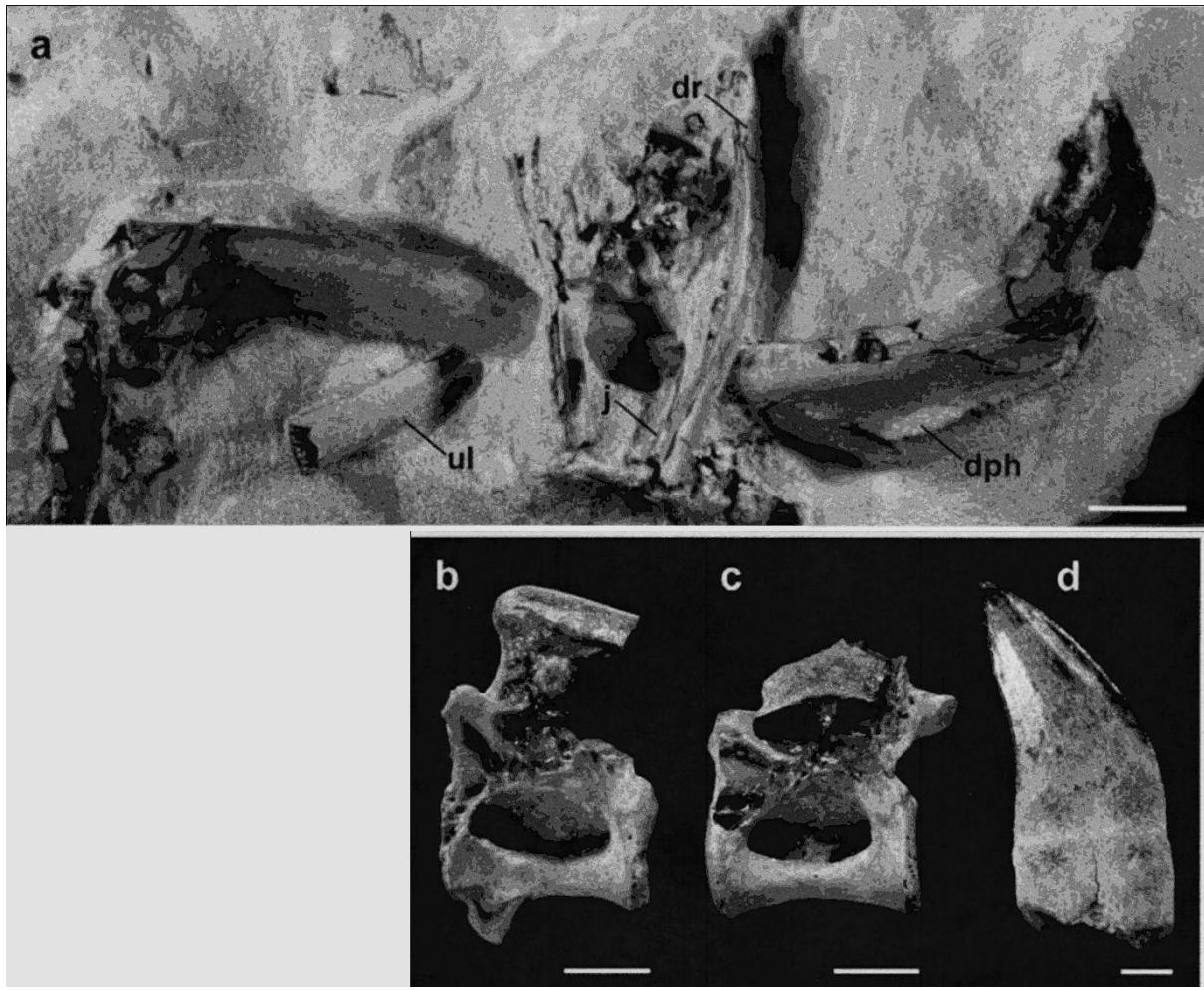


Fig. 10. Ornithurine bird remains of a single individual (NHMM RD 271), from the basal Maastricht Formation (late Maastrichtian) of Eben Emael (CBR quarry) (modified after Dyke *et al.* 2002). Scale bars equal 5 mm.

Most elements are fragmentary, which is not surprising in view of the hollow nature of the bones and the presence of pneumatic fossae in the lateral surfaces of the vertebrae (Dyke *et al.* 2002). This type of bird, the phylogenetic links of which are difficult to determine on the basis of what is currently exposed (prior to further preparation), probably was piscivorous and tied to land masses nearby. Another ornithurine of unresolved relationship is represented by a single, fragmentary left tarsometatarsus (NHMM K 4925), and a proximal left radius (NHMM K 4101) constitutes a possible enantiornithine (Dyke *et al.* 2008). Although diversity is low, various avian clades are represented in this lot; all material stems from the lower and middle portion of the Maastricht Formation in the Eben Emael area. No recently collected material is known, but detailed screening of private collections of vertebrate skeletal elements (teeth, post-cranial elements) that are demonstrably of a non-fish (teleost, shark, ray) nature, is planned for the near future. In addition, concentrations of bony material in burrows and other

bioerosional structures which has been more or less routinely identified as ‘fish’, mostly in the field, is in need of closer perusal.

Mammals

As a byproduct of wet sieving of large quantities of sediment (in search of shark, ray, teleost and mosasaur teeth and tooth crowns), a single right upper molar (M2) of a herpetotheriid marsupial, *Maastrichtidelphys meurismeti* Martin, Case, Jagt, Schulp & Mulder, 2005 is known to date from the very base of the Maastricht Formation (Fig. 11). This diminutive

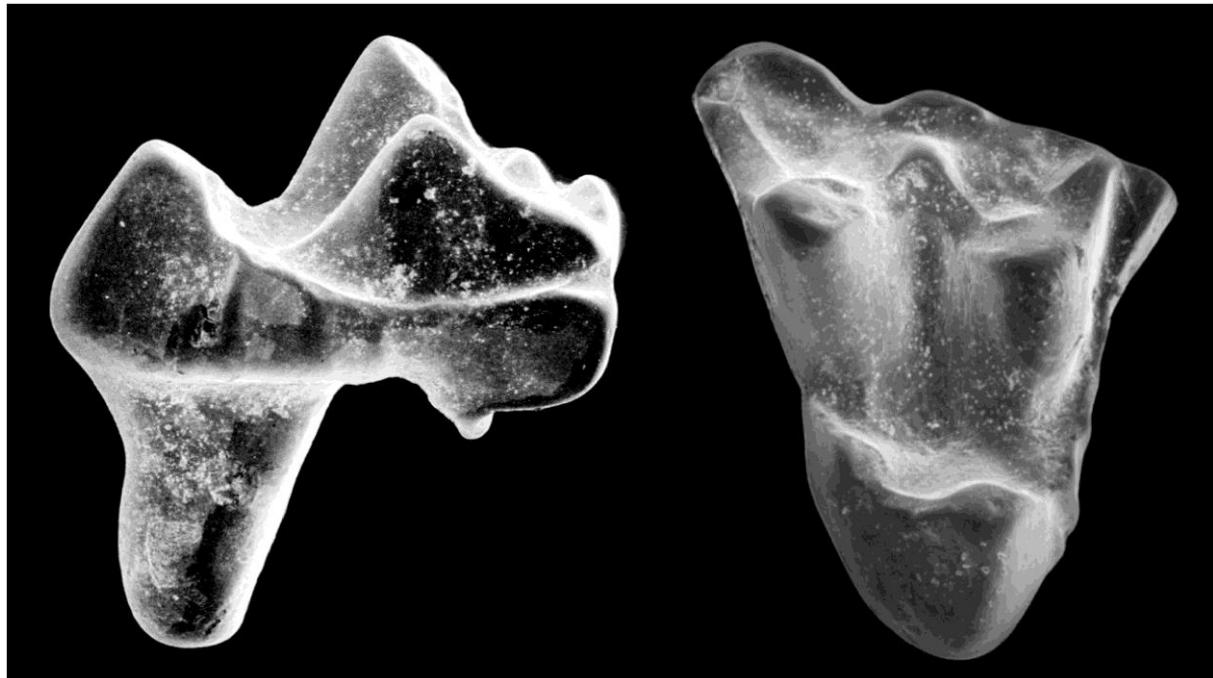


Fig. 11. Isolated right upper molar (M2), in anterior and oblique-occlusal view, respectively (NHMM 2002 063), the holotype of *Maastrichtidelphys meurismeti* Martin, Case, Jagt, Schulp & Mulder, 2005. Original size (greatest length) is 1.36 mm.

tooth (NHMM 2002 063) shows clear affinities to North American opossum-like taxa and is thus indicative of the existence of a land bridge between that continent and northern Europe during the latest Cretaceous (Martin *et al.* 2005). Such a dispersal route had previously been assumed on the basis of close ties between North American and northwest European hadrosaurid and theropod dinosaurs as well as boid snakes. More mammal material may lie unrecognised in sets of small vertebrate remains in numerous private collections. A thorough screen of these is called for, as noted above for possible avian remains.

Conclusion

From the overview presented above, it is clear that assemblages of marine reptiles in the type area of the Maastrichtian Stage are predominated by mosasaurs, of which five taxa have now been identified. These top predators characterise the late to latest Maastrichtian shallow-water setting in the study area as a genuine ‘mosasaur park’, which has subordinate numbers of other marine reptiles (cheloniid turtles, thoracosaurine crocodylians and elasmosaurid plesiosaurs) associated. Terrestrial vertebrates, washed in via rivers into this shallow-marine setting during regressive phases, or resulting from inundations of lower-lying land masses during transgressive episodes, are rare. With the planned stop to quarrying activities at the ENCI-HeidelbergCement Group quarry by the summer of 2018, the input of amateur palaeontologists becomes even more important and urgent. Thorough screening of ‘left-over’ vertebrate remains (i.e., other than shark, ray and teleost teeth) in private collections is also called for, in search of additional material of avian and mammalian skeletal material.

Acknowledgements

For supply of material, discussions and close co-operation in any other way, we thank (in alphabetical order): Remy van Baal, Carlo Brauer, Dirk Cornelissen, Mart Deckers, Rudi Dortangs, Gareth Dyke, staff members of the ENCI-HeidelbergCement Group quarry (Maastricht), Math van Es, Dirk Eysermans, Elena A. Jagt-Yazykova, Renée Janssen, Marcel Kuypers, Kris Mariën, Roland Meuris, Eric Nieuwenhuis, Jacques Philippens, Erik van Rijsselt, Willy van Rijsselt, Jacques Severijns, Frans Smet and Louis Verding.

References

- Bardet, N. & Jagt, J.W.M. 1996. *Mosasaurus hoffmanni*, le “Grand Animal fossile des Carrières de Maestricht”: deux siècles d’histoire. *Bulletin du Muséum national d’Histoire naturelle de Paris* (4)18(C4): 569-593.
- Carpenter, K., Russell, D., Baird, D. & Denton, R. 1997. Redescription of the holotype of *Dryptosaurus aquilunguis* (Dinosauria: Theropoda) from the Upper Cretaceous of New Jersey. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17: 561-573.
- Cornelissen, D., Verding, L., Schulp, A.S. & Jagt, J.W.M. 2011. The mosasaurs (Squamata, Mosasauridae) of the Garcet Collection. *Bulletin de la Société géologique de France* 182: 67-71.

- Dyke, G.J., Dortangs, R.W., Jagt, J.W.M., Mulder, E.W.A., Schulp, A.S. & Chiappe, L.M. 2002. Europe's last Mesozoic bird. *Naturwissenschaften* 89: 408-411.
- Dyke, G.J., Schulp, A.S. & Jagt, J.W.M. 2008. Bird remains from the Maastrichtian type area (Late Cretaceous). *Netherlands Journal of Geosciences* 87: 353-358.
- Jagt, J.W.M., Mulder, E.W.A., Dortangs, R.W., Kuypers, M.M.M., Peeters, H.H.G. & Verding, L. 2002. Recent additions to the late Maastrichtian mosasaur faunas of Liège-Limburg (the Netherlands, Belgium). *Sargetia (Acta Musei Devensis, Series Scientia Natura)* 19: 13-26.
- Jagt, J.W.M., Mulder, E.W.A., Schulp, A.S., Dortangs, R.W. & Fraaije, R.H.B. 2003. Dinosaurs from the Maastrichtian type area (southeastern Netherlands, northeastern Belgium). *Comptes Rendus Palevol* 2: 67-76.
- Jagt, J.W.M. & Jagt-Yazykova, E.A. 2012. Stratigraphy of the type Maastrichtian – a synthesis. In: Jagt, J.W.M., Donovan, S.K. & Jagt-Yazykova, E.A. (eds). Fossils of the type Maastrichtian (Part 1). *Scripta Geologica Special Issue* 8: 5-32.
- Janssen, R., Van Baal, R.R. & Schulp, A.S. 2011. On the taphonomy of the late Maastrichtian (Late Cretaceous) marine turtle *Allopleuron hofmanni*. In: Jagt, J.W.M., Jagt-Yazykova, E.A. & Schins, W.J.H. (eds). A tribute to the late Felder brothers – pioneers of Limburg geology and prehistoric archaeology. *Netherlands Journal of Geosciences* 90: 187-196.
- Konishi, T., Brinkman, D., Massare, J.A. & Caldwell, M.W. 2011. New exceptional specimens of *Prognathodon overtoni* (Squamata, Mosasauridae) from the upper Campanian of Alberta, Canada, and the systematics and ecology of the genus. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31: 1026-1046.
- Martin, J.E., Case, J.A., Jagt, J.W.M., Schulp, A.S. & Mulder, E.W.A. 2005. A new European marsupial indicates a Late Cretaceous high-latitude transatlantic dispersal route. *Journal of Mammalian Evolution* 12: 495-511.
- Mulder, E.W.A. 1998. Thoracosaurine vertebrae (Crocodylia; Crocodylidae) from the Maastrichtian type area. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Academie van Wetenschappen* 100 (1997): 161-170.
- Mulder, E.W.A. 2003. On latest Cretaceous tetrapods from the Maastrichtian type area. *Publicaties van het Natuurhistorisch Genootschap in Limburg* 44: 1-188.
- Mulder, E.W.A., Bardet, N., Godefroit, P. & Jagt, J.W.M. 2000. Elasmosaur remains from the Maastrichtian type area, and a review of latest Cretaceous elasmosaurs (Reptilia, Plesiosauroidea). *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Sciences de la Terre* 70: 161-178.

- Mulder, E.W.A., Jagt, J.W.M. & Schulp, A.S. 2005. Another record of a hadrosaurid dinosaur from the Maastrichtian type area (The Netherlands, Belgium): Seeley (1883) revisited. *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Sciences de la Terre* 75: 201-206.
- Pieters, F.F.J.M., Rompen, P.G.W., Jagt, J.W.M. & Bardet, N. 2012. A new look at Faujas de Saint-Fond's fantastic story on the provenance and acquisition of the type specimen of *Mosasaurus hoffmanni* Mantell, 1829. *Bulletin de la Société géologique de France* 183: 55-65.
- Schulp, A.S. 2006. On Maastricht mosasaurs. *Publicaties van het Natuurhistorisch Genootschap in Limburg* 45: 1-140.
- Schulp, A.S. 2012. Opmerkelijke Luiks-Limburgse Krijtfossielen. Deel 17. De eerste voortand van *Carinodens*. *Natuurhistorisch Maandblad* 101: 238-240.
- Schulp, A.S., Polcyn, M.J., Mateus, O., Jacobs, L.L. & Morais, M.L. 2008. A new species of *Prognathodon* (Squamata, Mosasauridae) from the Maastrichtian of Angola, and the affinities of the mosasaur genus *Liodon*. In: Everhart, M.J. (ed.). Proceedings of the Second Mosasaur Meeting, Hays, Kansas, 3-6 May 2007. *Fort Hays Studies Special Issue* 3: 1-12.
- Weishampel, D.B., Dodson, P. & Osmólska, H. (eds) 2004. *The Dinosauria*, 833 pp. University of California Press, Berkeley.
- Weishampel, D., Mulder, E.W.A., Dortangs, R.W., Jagt, J.W.M., Jianu, C.-M., Kuypers, M.M.M., Peeters, H.H.G. & Schulp, A.S. 1999. Dinosaur remains from the type Maastrichtian: an update. In: Jagt, J.W.M., Lambers, P.H., Mulder, E.W.A. & Schulp, A.S. (eds). Proceedings of the Third European Workshop on Vertebrate Paleontology (Maastricht, May 6-9, 1998). *Geologie en Mijnbouw* 78: 357-365.