

# UNIWERSYTET OPOLSKI

Instytut Biologii

PRACA DOKTORSKA

Jakub Kowalski

# NIEWIELKIE ZAUROPSYDY ZE STANOWISKA DOKUMENTACYJNEGO "TRIAS" (WOJEWÓDZTWO OPOLSKIE)

SMALL SAUROPSIDS FROM THE "TRIAS" DOCUMENTATION SITE (OPOLE VOIVODESHIP)

Praca napisana pod kierunkiem Dr hab. Adam Bodzioch, Prof. UO Dr Mateusz Antczak

**Opole 2024** 

# Podziękowania

Autor pracy pragnie podziękować: Promotorowi, dr. hab. Prof. UO Adamowi Bodziochowi Za wszelką pomoc merytoryczną i edytorską w trakcie badań i pisania pracy Promotorowi pomocniczemu, dr Mateuszowi Antczakowi Za wsparcie, wszelką pomoc edytorską oraz cenne uwagi dotyczące opracowania materiału

# SPIS TREŚCI

1. Wstęp	4
2. Położenie geograficzne i geologia stanowiska	6
3. Materiał badawczy	10
4. Prace terenowe, preparacja, separacja i dokumentacja fotograficzna okazów	11
5. Analiza (sposób opisu i klasyfikacja)	12
5.1. Terminologia opisu mikroskamieniałości	12
5.2. Pomiary wielkości zębów	14
5.3. Budowa koron zębowych	16
5.4. Typy implantacji uzębienia	23
6. Opis paleontologiczny	25
6.1. Lepidosauromorpha	25
6.1.1. Morfotypy Lepidosauromorpha	29
6.1.2. Podsumowanie	50
6.2. Archosauromorpha	
6.2.1. Morfotypy Archosauromorpha	61
6.2.2. Podsumowanie	143
7. Uwagi końcowe	177
8. Spis piśmiennictwa	179

### 1. Wstęp

Zauropsydy (Sauropsida) to jeden z dwóch kladów owodniowców (Amniota), obejmujący całkowicie wymarłe Parareptilia oraz Eureptilia. Jest to klad siostrzany do synapsydów (Synapsida), który obejmuje ssaki oraz wiele wymarłych już grup, czesto nazywanych potocznie "gadami ssakokształtnymi" (co jest jednak błędne ze względu na fakt, że synapsydy stanowia oddzielna linię ewolucyjna; z gadami dziela one jedynie wspólnego przodka, najprawdopodobniej wywodzacego się z wczesnych owodniowców). Obie grupy powstały mniej wiecej w tym samym czasie, w późnym karbonie, a ich wspólną cechą jest występowanie błon owodniowych w jaju, stąd określa się je łącznie owodniowcami. Dlatego też niektórzy badacze (e.g. Benton, 2005) sugerują zastąpienie tradycyjnego podziału na gromady klasyfikacją zawierającą w zamian Sauropsida i Synapsida. Na podstawie PhyloCode, Modesto i Anderson (2004) sugeruja zastapienie terminu Sauropsida zredefiniowanym określeniem Reptilia. W obrebie Sauropsida wyróżnia się kilka bazalnych, późnopaleozoicznych grup o niepewnych pokrewieństwach oraz grupę koronną – Diapsida. Najbardziej charakterystyczną cechą (plezjomorficzną) przedstawicieli tej grupy jest obecność dwóch otworów skroniowych w czaszce. Diapsydy w toku ewolucji dostosowały się do wielu różnorodnych typów środowisk, wykształciły różnorodne formy ekologiczne i morfologiczne, łącznie z redukcją pierwotnych otworów skroniowych w przypadku niektórych grup (np. w przypadku żółwi Testudinata). W niniejszej pracy, wszystkie owodniowce nie będące synapsydami będą określane terminem zauropsydy, a przypuszczalna pozycja systematyczna wyższego rzędu będzie przedstawiana w opisie paleontologicznym (Rozdział X). Nie będzie używany termin Reptilia, jako obecnie kontrowersyjny i ustawicznie redefiniowany.

Stanowisko dokumentacyjne "Trias" w Krasiejowie jest najbogatszym i najlepiej rozpoznanym stanowiskiem fauny lądowej późnego triasu w Polsce i jednym z najważniejszych na świecie. Najwcześniejsze informacje dotyczące występowania tam skamieniałości triasowych kręgowców pojawiły się w latach dziewięćdziesiątych XX w. Od 1999 roku odbywają się w tym miejscu coroczne wykopaliska paleontologiczne, prowadzone przez zespoły badawcze Polskiej Akademii Nauk i Uniwersytetu Opolskiego. Pierwsze przeglądowe opisy fauny i flory późnotriasowej opublikowano w dwóch obszernych pracach (Dzik et al., 2000; Dzik i Sulej, 2007). Od tamtej pory pojawiło się wiele artykułów na temat poszczególnych grup kręgowców (Dipnoi, Temnospondyli, Archosauria). Badania skupiały się przede wszystkim na pozostałościach dużych kręgowców kopalnych, takich jak *Ptychoceratodus* (Skrzycki, 2015), *Metoposaurus* (Sulej, 2002, 2007; Barycka, 2007; Konietzko-Meier i Wawro, 2007; Gądek, 2012; Konietzko-Meier i Klein, 2013; Konietzko-Meier i Sander, 2013; Konietzko-Meier et al., 2013, 2014, 2018; Teschner et al., 2017, 2020, Gruntmejer et al., 2016; 2019a, b; 2021; Antczak i Bodzioch 2018a), *Cyclotosaurus* (Sulej i Majer, 2005), *Parasuchus* (Dzik, 2001), *Stagonolepis* (Sulej, 2010; Antczak, 2016; Dróżdż, 2018), *Polonosuchus* (Sulej, 2005; Brusatte et al., 2009) i *Silesaurus* (Dzik, 2003; Fostowicz-Frelik i Dzik, 2009; Piechowski i Dzik, 2010; Piechowski et

al., 2014; Kubo i Kubo, 2014; Piechowski i Tałanda, 2020), czy nieco mniejszy, enigmatyczny *Ozimek volans* (Dzik i Sulej, 2016). Niewielkie kręgowce nie stanowiły przez długi okres obiektu wnikliwych badań, mimo że ich pozostałości były znajdowane sporadycznie od samego początku wykopalisk i wspomniane w niektórych publikacjach (np. Dzik et al., 2000; Dzik i Sulej, 2007). Stwierdzono obecność przedstawicieli ryb Palaeoniscidae, lepidozauromorfów z grupy Rhynchocephalia oraz możliwych przedstawicieli "Protorosauria", jak również szeregu nierozpoznawalnych i trudnych do zaklasyfikowania szczątków czworonogów. Bardziej systematyczne badania mikroskamieniałości rozpoczęły się dopiero w ostatnich latach i trwają do dziś. Ich dotychczasowymi wynikami było rozpoznanie różnorodności morfologicznej łusek ryb promieniopłetwych (Actinopterygii) i dwudysznych (Dipnoi) – Antczak i Bodzioch (2018b), stwierdzenie występowania zaawansowanego ewolucyjnie cynodonta z rodzaju *Polonodon* (Sulej et al., 2021), opisanego wcześniej ze stanowiska w Woźnikach (Sulej et al., 2018), oraz udokumentowanie bogactwa mikroskamieniałości kręgowców (Kowalski et al., 2019).

Mikroskamieniałości kręgowców definiuje się jako każda pozostałość szkieletu zwierząt kręgowych, najczęściej izolowane elementy (łuski, zęby, fragmenty kości), które są mniejsze niż 12,5 mm (Heckert, 2004). Szczątki makrofauny zazwyczaj są bardziej wytrzymałe i mają większą szansę zachowania się w całości, jakkolwiek w zebranej kolekcji znajdują się także liczne odłamki kości dużych kręgowców. Jednak wśród mikroskamieniałości dominują zarówno pod względem liczby jak i zróżnicowania pozostałości niewielkich, często bardzo małych zwierząt. W zebranej kolekcji najliczniej reprezentowane są łuski oraz zęby ryb promieniopłetwych (Actinopterygii) (łącznie ponad 1000 okazów), wśród których rozpoznano wstępnie kilka morfotypów. Druga najliczniejsza grupa sa izolowane, czesto mocno zabradowane korony zebowe temnospondyli z rodzaju Metoposaurus (ok. 600 okazów). Jednakże ze względu na to, że były to duże zwierzęta (ponad 2 metry długości), ich zęby nie zostały uwzględnione przy badaniu fauny niewielkich kręgowców, a jedynie zabezpieczone do innych projektów badawczych. Kolejne pod względem liczebności szczątków są tutaj zauropsydy należące do dwóch głównych grup systematycznych: Archosauromorpha i Lepidosauromorpha (łacznie około 500 okazów). Na podstawie budowy zębów daje się stwierdzić, że była to najbardziej zróżnicowana grupa niewielkich kręgowców w późnotriasowym zespole fauny lądowej stanowiska dokumentacyjnego w Krasiejowie.

Inne grupy małych kręgowców, mimo dużej różnorodności, nie są tutaj reprezentowane aż tak bogato. Stwierdzono po raz pierwszy obecność rekinów z rodzaju *Lonchidion* (Hybodonta) – ok. 200 okazów – będących częstym i szeroko rozpowszechnionym elementem triasowych i jurajskich faun słodkowodnych z wielu stanowisk na całym świecie. Zaskakująco licznie (ponad 200 okazów) reprezentowane są płyty zębowe ryb dwudysznych (Dipnoi), które dotychczas były znajdowane bardzo rzadko podczas prac wykopaliskowych. Duża zmienność morfologiczna oraz zakres wielkości płyt

zębowych uniemożliwia jednoznaczne określenie, czy były to jedynie młodociane okazy opisanego z Krasiejowa gatunku *Ptychoceratodus roemeri* (Skrzycki, 2015) czy też reprezentują nowe, odmienne taksony. Płazy z grupy temnospondyli są reprezentowane przez 7 morfotypów zębowych (z wykluczeniem zębów bezsprzecznie należących do *Metoposaurus*), ale są stosunkowo nieliczne (ok. 100 okazów). Najrzadszą grupą kręgowców reprezentowaną wśród mikroskamieniałości badanego stanowiska są synapsydy. W ciągu pięciu lat trwania projektu badawczego udało się znaleźć zaledwie kilkanaście koron zębowych należących do zaawansowanych cynodontów (Sulej et al., 2021). Sporadycznie odkrywane są także elementy szczękowe zawierające kilka zębów, które stanowią bardzo ważny element klasyfikacji (zwłaszcza w przypadku lepidozauromorfów z grupy Rhynchocephalia). Znacznie rzadziej znajdowane są elementy szkieletu pozaczaszkowego (kości kończyn, kręgi, czy małe osteodermy). W zebranej kolekcji znajduje się również bardzo duża grupa okazów (ponad 1000) zbyt źle zachowanych, aby mogły zostać na tym etapie badań jednoznacznie rozpoznane. Są to fragmenty kości skórnych ryb, zabradowane ułamki kości i zębów, czy też odłamane fragmenty szkliwa zębowego.

Niniejsze opracowanie jest rozwinięciem wstępnych obserwacji, ograniczonym do dwóch grup zauropsydów: Lepidosauromorpha i Archosauromorpha, których szczątki są najbardziej zróżnicowane taksonomicznie. Zebrane informacje umożliwiają w większym niż dotychczas stopniu zrozumienie paleoekologii i paleobiogeografi późnotriasowych, lądowych zbiorowisk faunistycznych, a także biostratygrafii kajpru.

# 2. Położenie geograficzne i geologia stanowiska

Stanowisko paleontologiczne zlokalizowane jest w wyrobisku nieczynnej aktualnie kopalni iłów kajpru znajdującej się w Krasiejowie (50°039'54''N,18°016'33") (Fig. 1). Obecnie, większość wyrobiska zajmuje obiekt turystyczny JuraPark Krasiejów, wybudowany przez Stowarzyszenie Delta, natomiast teren stanowiska należy do Uniwersytetu Opolskiego. Profil geologiczny występujących tu, kontynentalnych utworów późnego triasu (35 m), został opisany szczegółowo pod kątem litologicznym, stratygraficznym i sedymentologicznym w kilku publikacjach (e.g., Dzik et al., 2000; Szulc, 2005, 2007; Dzik i Sulej, 2007; Gruszka i Zieliński, 2008; Bodzioch i Kowal-Linka, 2012; Szulc et al., 2015a, b; Jewuła et al., 2019). Obejmuje on osady mułowcowe z gipsami, powyżej których występują warstwy marglistych mułowców i piaskowców (Fig. 2). W trakcie badań stanowiska odkryto dwie warstwy kościonośne. Górny pokład kościonośny jest obecnie niemal wyeksploatowany i w wyniku naturalnej sukcesji roślinnej lub erozji praktycznie niedostępny do dalszych badań. Kilkukrotnie pobierano i badano próbki osadu z tego poziomu pod kątem obecności mikroskamieniałości kręgowców, jednakże nie znaleziono żadnych tego typu okazów. Dolny pokład kościonośny nadal jest dostępny do prac wykopaliskowych i corocznie eksploatowany. Warstwa bogata w mikroskamieniałości kręgowców Bezpośrednio poniżej dolnego poziomu kościonośnego występują czerwone mułowce będące glebą kopalną (pozostałość vertisoli - Gruszka i Zieliński, 2008) – Fig. 3. Ponad nią znajduje się miąższa na około 40 cm warstwa iłowców o szarym zabarwieniu, bogata w pozostałości małżów z grupy unionidów (Skawina i Dzik, 2011), które często zachowane są w pozycji przyżyciowej. W bezpośrednim sąsiedztwie pozostałości małżów występują kanaliki wypełnione węglanowymi ziarnami, będącymi ich skamieniałymi odchodami (Bodzioch, 2018, inf. ustna). Oprócz pozostałości małżów stosunkowo liczne są również skamieniałe małżoraczki (Dzik i Sulej, 2007, Kozur i Weems, 2010, Becker, 2015), muszloraczki (Dzik i Sulej, 2007, Olempska, 2011), cykloidy (Dzik i Sulej, 2007, Dzik, 2008), gyrogonity (Dzik i Sulej, 2007, Zatoń i Piechota, 2003, Zatoń et al., 2005), ryzoidy, a sporadycznie także większe fragmenty skamieniałego drewna, głównie skrzypów (Pacyna, 2019). W dolnej części szarej warstwy iłowca występują też szczątki dużych kręgowców, przede wszystkim temnospondyli z rodzaju *Metoposaurus* i aetozaurów z rodzaju *Stagonolepis*, a także liczne zęby fitozaurów z rodzaju *Parasuchus*.



Fig.1. (A). Lokalizacja Krasiejowa oraz mapa geologiczna obszaru (Dadlez et al., 2000). (B). Stanowisko dokumentacyjne podczas eksploatacji (fot. S. Koral). (C). Stanowisko dokumentacyjne z lotu ptaka (fot. F. Ożarowski).

Powyżej szarej warstwy leży iłowiec zabarwiony czerwono, o miąższości 40 cm. Na pograniczu tych warstw występują lokalnie cienkie soczewki szarego iłowca (miąższość 1 – 10 cm i średnica kilku metrów) silnie wzbogaconego w ziarna węglanowe. Wcześniejsze badania (Szulc, 2005; Szulc et al., 2015a,b; Kowalski et al., 2019) sugerują, że soczewki te są wynikiem hydrodynamicznej koncentracji drobnych konkrecji wymywanych z gleb. W soczewkach tych bardzo licznie występują mikroskamieniałości kręgowców, jak również fragmenty skorupek małżów, ślimaków i skorupiaków (Conchostraca), a także szczątki roślinne. Drugi, również bardzo cienki i nieciągły poziom podobnego osadu z mikroskamieniałościami kręgowców występuje w górnej części szarej warstwy iłowcowej.



Fig.2. Schematyczny profil górnego triasu Górnego Śląska i jego sformalizowany podział litostratygraficzny (Szulc i Racki, 2015).

Czerwono zabarwiony iłowiec wykazuje erozyjną powierzchnię dolną i brak struktur wewnętrznych w spągowej partii (ok. 50 cm) gdzie licznie występują skamieniałe szczątki dużych kręgowców wodnych (temnospondyle, fitozaury) oraz pozostałości ryb dwudysznych i

promieniopłetwych. Mniej więcej w środkowej części tej warstwy pojawiają się w osadzie małe, pedogeniczne ziarna węglanowe, tworzące niezbyt wyraźną laminę o miąższości ok. 2 cm, a tuż powyżej osad jest wzbogacony w mikroskamieniałości bezkręgowców (Conchostraca, Ostracoda) i gyrogonity (Zatoń et al., 2005). Ponad tą warstwą znajduje się bardzo wyraźny horyzont małżowy (głównie ośródki Unionidae zachowane kompletnie w typowej pozycji życiowej). Dolny poziom kościonośny kończy się warstwą mułowo-iłową, która miejscami przechodzi obocznie w soczewki bardzo twardego wapienia o wklęsłym spągu i płaskiej powierzchni stropowej (ich maksymalna miąższość dochodzi do ok. 20 cm, a średnica do 10 m). Wapień ten zawiera liczne, drobne onkoidy, pory po pędach roślin, muszle mięczaków (małże i ślimaki) i kości, a przestrzenie porowe są częściowo wypełnione barytem (siarczan wapnia CaSO<sub>4</sub>). Cechy te wskazują na martwicę wapienną powstałą wskutek odparowywania wody z lokalnych zagłębień terenu. Dolna warstwa kostna pokryta jest mułowcem warstwowanym skośnie, dokumentującym początek sedymentacji rzecznej (Gruszka i Zieliński, 2008).



Fig. 3. (A). Profil litologiczny osadów odsłaniających się w Krasiejowie (Bodzioch i Kowal-Linka, 2012); (B). Szczegółowy profil dolnego poziomu kościonośnego (Kowalski et al., 2019).

Pierwsza hipoteza dotycząca genezy dolnego poziomu kościonośnego (np. Dzik et al., 2000; Dzik i Sulej, 2007; 2016), oparta na przesłankach paleobiologicznych (nagromadzenie szczątków dużych zwierząt wodnych), sugeruje obecność rozległego i długo utrzymującego się jeziora. Skamieniałości kręgowców miały być autochtoniczne, czyli gromadzić się wskutek systematycznego opadania padłych zwierząt wodnych na dno jeziora. Przeciwko takiej interpretacji przemawiają obserwacje sedymentologiczne, wskazujące, że poziom ten jest osadem spływu błotnego (Szulc, 2005; 2007). Potwierdzeniem koncepcji J. Szulca (op. cit.) sa wypełnienia mineralne porów w skamieniałych kościach; wskazują one, że kości pochodzą z różnych środowisk diagenetycznych – wodnych, ladowych lub wodno-lądowych, zatem ich współwystępowanie można wytłumaczyć tylko redepozycją przynajmniej części z nich (Bodzioch i Kowal-Linka, 2012). Aktualna interpretacja powstania dolnego poziomu kościonośnego sugeruje, że najniższa, szara warstwa stanowi osad środowiska bagiennego, a występujące w niej skamieniałości są autochtoniczne, podczas gdy warstwa czerwona jest produktem spływu błotnego i jego następstwa w postaci rozlewiska powodziowego (Bodzioch et al., 2018). Soczewki ziarniste na pograniczu szarej i czerwonej warstwy są pozostałością przemytych deszczami paleogleb, zachowanymi w lokalnych zagłebieniach terenu, a występujące w nich szczatki zwierzece były znoszone z dużego obszaru podczas opadów atmosferycznych. Powstawały oczka wodne, które były kolonizowane najpierw przez mikroorganizmy, a następnie przez małże z grupy unionidów. Warunki środowiskowe w tych oczkach wodnych pogarszały się z czasem. Najprawdopodobniej zwiększało się zasolenie, a ostatecznie następowało całkowite wyschnięcie zbiorników, co doprowadziło do masowego obumierania małży oraz innych organizmów wodnych. Badania palinologiczne (Fijałkowska-Mader, 2015), paleośrodowiskowe (Jewuła et al., 2019) oraz komentarze dotyczące zebranych informacji (Szulc et al., 2017) potwierdzają taką interpretację.

Datowanie osadów ze stanowiska krasiejowskiego jest nadal kontrowersyjne. Na podstawie skamieniałości kręgowców wstępnie określono ich wiek na karnik (Dzik et al., 2007, 2016; Lucas, 2015). Jednakże niejasności dotyczące biostratygrafii osadów kontynentalnych (Becker, 2015; Szulc et al., 2017), stratygrafia zdarzeń i analiza facji (Racki i Szulc, 2015; Szulc et al., 2015a, b), palinologia (Fijałkowska-Mader, 2015) oraz analizy chemiczne (Środoń et al., 2014) sugerują wczesny noryk (Fig.2).

# 3. Materiał badawczy

Kolekcja mikroskamieniałości kręgowców ze stanowiska krasiejowskiego obejmuje łącznie nieco ponad 3500 okazów. W obrębie tej kolekcji, szczątki zauropsydów (przede wszystkim zęby, ale też fragmenty kości szczękowych z zębami lub zębodołami oraz elementy pozaczaszkowe) charakteryzują się największym zróżnicowaniem morfologicznym. Jednocześnie, zauropsydy stanowią trzecią z kolei najliczniejszą grupę kręgowców wśród mikroskamieniałości (ok. 500 okazów). Niestety, ogromna większość tych okazów jest niekompletna, często o słabym lub bardzo słabym stanie zachowania (starte elementy diagnostyczne, takie jak powierzchnie, krawędzie, czy wyrostki), co uniemożliwia jednoznaczne ich rozpoznanie. Do analizy wybrano elementy uzębienia najlepiej zachowane, o możliwie jak największym stopniu kompletności i podzielono je na morfotypy. Każdy morfotyp obejmuje okazy wykazujące wspólny i charakterystyczny zestaw cech budowy. Część okazów, mimo stosunkowo słabego stanu zachowania lub dużego stopnia niekompletności, również została wybrana do analizy, ale jedynie w przypadkach, gdy możliwe było bezsprzeczne przypisanie ich do któregoś z morfotypów (na podstawie wspólnych cech z lepiej zachowanymi okazami) lub gdy one same wykazywały unikalną tylko dla siebie budowę. Łączna liczba okazów wybranych do analizy wyniosła 226 (72 okazów Lepidosauromorpha, 154 okazów Archosauromorpha). Na podstawie charakterystycznych zestawów cech budowy zębów wyróżniono 16 morfotypów lepidozauromorfów i 50 morfotypów archozauromorfów.

# 4. Prace terenowe, preparacja, separacja i dokumentacja fotograficzna okazów

Badania paleontologiczne na stanowisku w Krasiejowie trwają corocznie od 1999 roku, jednakże przez wiekszość tego okresu skupiano się wyłacznie na pozostałościach makrofauny, traktując szczatki niewielkich kręgowców bardzo marginalnie. Projekt badania mikroskamieniałości został rozpoczęty w 2015 roku. Przez pięć sezonów wykopaliskowych w okresie letnim, przeprowadzono zabiegi mające na celu zebranie jak największej ilości osadu zawierającego mikroskamieniałości. Aby dostać się do najbardziej interesującej warstwy (soczewki wypełnione osadem ziarnistym) konieczne było usunięcie nadkładu. Obszar wybrany do eksploatacji obejmował pas wynoszący 8 metrów długości i 3 metry szerokości. Dzięki obserwacjom z wcześniejszych sezonów wykopaliskowych można było z dużym prawdopodobieństwem przewidzieć obecność lokalnych soczewek. Przy usuwaniu nadkładu wydobyto również wiele innych skamieniałości (głównie szczątki temnospondyli z rodzaju Metoposaurus) znajdujących się w warstwach powyżej soczewek i zabezpieczono je do dalszych badań wchodzących w skład innych projektów naukowych. Po odsłonięciu warstwy z soczewkami, osad został zebrany manualnie i przetransportowany do bazy terenowej, a następnie został wstępnie przepłukany kilkanaście razy przy użyciu czystej wody. Dzięki temu udało się pozbyć większości zawartego w osadzie iłu i uzyskano substrat do dalszej preparacji. Kolejnym etapem było zalanie osadu wodą z dodatkiem detergentu lub nadtlenku wodoru. Procedura była powtarzana przynajmniej 5 razy, w zależności od objętości próbki preparowanego osadu w pojemnikach oraz jego zwiezłości wynikajacej z obecności zanieczyszczeń "gliniastych". Ostatnim etapem preparacji było wielokrotne przemywanie osadu na zestawie sit o wielkości oczek 2,0, 0,5 i 0,125 mm czystą, bieżącą wodą, dzięki czemu uzyskano trzy frakcje ziarniste (powyżej 2 mm, 2,0 – 0,5 mm i 0,5 – 0,125 mm; osad frakcji poniżej 0,125 mm nie był badany, chociaż próbki zostały zachowane). Przesiany osad był następnie suszony aby przygotować go do mikroskopowej separacji skamieniałości. W trakcie przesiewania osadu, wszelkie widoczne makroskopowo szczątki kręgowców były pobierane i zabezpieczane aby uniknąć ich fragmentacji. Wysuszony, gotowy osad był następnie przeglądany pod mikroskopem stereoskopowym, a okazy były pobierane przy użyciu igieł preparacyjnych lub pęsety entomologicznej. Okazy w trakcie pobierania były wstępnie segregowane na podstawie najbardziej prawdopodobnej pozycji systematycznej i

umieszczane w odpowiednich pojemnikach. Część okazów została nalepiona na igły entomologiczne i zabezpieczona w probówkach plastikowych, aby uniknąć ich zniszczenia podczas transportu. Nieliczne okazy, które podczas zabiegów preparacyjnych uległy połamaniu lub z widocznymi pęknięciami, były sklejane przy użyciu kleju cyjanoakrylowego.

Wybrane okazy zostały sfotografowane przy użyciu kamery zamontowanej do mikroskopu stereoskopowego (Leica M205 z aplikacją Leica V 4.10) w Departamencie Geologii Uniwersytetu w Turynie (Włochy). Część okazów została również sfotografowana przy użyciu skaningowego mikroskopu elektronowego (Hitachi TM 3000 EDS) na Wydziale Nauk Geograficznych i Geologicznych Uniwersytetu Adama Mickiewicza w Poznaniu. Większość okazów została jednak sfotografowana przy użyciu kamery zamontowanej do mikroskopu stereoskopowego Optika MST 132 Lab, z wykorzystaniem programu Optika Vision Pro, w Instytucie Biologii Uniwersytetu Opolskiego. Fotografie zostały ulepszone przy użyciu programów graficznych: Zerene Stacker, Adobe Photoshop CS5 i Inkscape w celu uzyskania figur gotowych do wykorzystania w badaniach i publikacji.

## 5. Analiza (sposób opisu i klasyfikacja)

Podstawowym problemem w badaniu mikroskamieniałości kręgowców jest ich klasyfikacja taksonomiczna na podstawie bardzo małych, fragmentarycznych, czy zabradowanych elementów szkieletowych. Uzębienie zauropsydów jest często bardzo charakterystyczne dla danej grupy systematycznej, co umożliwia w pewnych sytuacjach określenie jego przynależności nawet do poziomu rodzaju. Wymaga to oczywiście bardzo szczegółowej analizy cech morfologicznych, opisywanych terminami, które muszą być objaśnione dla zrozumienia podstaw przedstawionego w dalszej części wyróżnienia morfotypów zębowych.

## 5.1. Terminologia opisu mikroskamieniałości

Zebrane mikroskamieniałości kręgowców są reprezentowane przez zęby, fragmenty szczękowe z zachowanymi zębami (lub zębodołami) oraz elementy szkieletu pozaczaszkowego. Do ich opisu opracowano kilka różnych systemów. Kości (lub ich fragmenty, jeżeli są rozpoznawalne) opisywane są zgodnie z utrwalonym nazewnictwem osteologicznym, natomiast opisy łusek i zębów nadal pozostają dość dowolne. Pewna standaryzacja terminologii opisu zębów i elementów zębonośnych (kości szczękowe i podniebienne) zauropsydów (zwłaszcza archozauromorfów) została zaproponowana w publikacjach: Smith i Dodson (2003), Heckert (2004), Smith et al. (2005) i Hendricks et al. (2014a,b). Opisy anatomiczne przedstawione w kolejnych podrozdziałach są oparte na wyżej wymienionych pracach (uzupełnione przez autora tego opracowania).

Podstawowymi terminami używanymi w takich opisach są:

- Labialny (wargowy, przypoliczkowy, policzkowy) opisuje cechy powierzchni zęba zewnętrznej w stosunku do wnętrza jamy gębowej (Fig. 5A).
- Lingualny (przyjęzykowy, językowy) opisuje cechy powierzchni zęba wewnętrznej w stosunku do wnętrza jamy gębowej (Fig. 5A).
- Bazalny (przypodstawny) opisuje cechy znajdujące się u podstawy korony zęba (Fig. 5A).
- Szczytowy (apikalny) opisuje cechy znajdujące się przy szczytowej części korony zęba (Fig. 5A).

W terminologii opisującej uzębienie kręgowców, termin "szczytowy" jest zwykle zastępowany terminem "okluzalny", kiedy dany okaz zęba wykazuje ślady zużycia na skutek pobierania czy rozdrabniania pokarmu i nie występuje pierwotne zakończenie korony zębowej.



Fig.5: Terminologia opisu uzębienia: (A) główne powierzchnie zęba w rzucie bocznym. (B) główne powierzchnie zęba w rzucie okluzalnym, (C) kontur zęba w rzucie bocznym.

Terminy wykorzystywane do określenia kierunku krawędzi/powierzchni zębów względem osi czaszki to:

- Przednia niekiedy określana również jako prowadzącą (mesialna), krawędź zęba skierowana ku przodowi zgodnie z osią czaszki (Fig. 5A, B).
- **Tylna** niekiedy określana również jako zamykająca (dystalna), krawędź zęba skierowana ku tyłowi zgodnie z osią czaszki (Fig. 5A, B).

Przy opisie kształtu korony zębowej, patrząc od góry na szczyt zęba, używany jest termin "**rzut okluzalny**" (Fig. 5B).

Przy opisie kształtu konturu korony zębowej patrząc na nią z boku, na powierzchnię wargową lub językową, używamy terminu "**rzut boczny**".

Jeśli opisywany jest kształt przedniej lub tylnej powierzchni zęba w rzucie bocznym, używamy terminu "**krzywizna**" (przednia lub tylna; Fig. 5C).

W przypadku opisywania zmian budowy krawędzi lub powierzchni korony, używa się określenia kierunku **doszczytowego** (kiedy opisujemy zmianę budowy od podstawy zęba ku części wierzchołkowej, najczęściej powyżej połowy wysokości korony zębowej) i kierunku **dopodstawnego** (kiedy opisujemy zmianę budowy od części wierzchołkowej zęba ku części podstawnej, najczęściej poniżej połowy wysokości korony zębowej; Fig. 5A).

W niektórych przypadkach, część elementów uzębienia (np. krawędzie, wierzchołek) mogą być zagięte w kierunku labialnym (wargowym) lub lingualnym (językowym). Kierunki te w opisie określamy jako **dowargowy** lub **dojęzykowy** (Fig. 5B).

# 5.2. Pomiary wielkości zębów

Przy opisywaniu okazów zębowych konieczne było zastosowanie metody pomiarowej uogólniającej w pewien sposób parametry wielkości w przypadku danego morfotypu zębowego. Zastosowano metodę pomiarów opracowaną przez Heckerta (2004). Wyróżnione parametry pomiarów wielkości to:

- Wysokość długość korony zęba mierzona od podstawy do szczytu, mierzona prostopadle w stosunku do płaszczyzny podstawy. Jest to tzw. całkowita wysokość korony z angielskiego Total Crown Height (TCH) (Fig. 6 A).
- Długość podstawy długość korony zęba mierzona wzdłuż podstawy od elementu wysuniętego najbardziej do przodu do elementu wysuniętego najbardziej ku tyłowi. Jest to całkowita długość korony - z angielskiego Total Crown Length (TCL) (Fig. 6A).
- **Długość szczytowo-podstawna** (całkowita długość zęba) długość korony zębowej mierzona po stronie językowej, od szczytu korony do środka podstawy (Fig. 6A).

 Szerokość podstawy – długość korony zęba mierzona na podstawie w rzucie językowowargowym (lingualno-labialnym). W przypadku przeliczania proporcji zęba, szerokość określa się jako całkowitą szerokość korony – z angielskiego Total Crown Width (TCW) (Fig. 6A).

Relacja TCH do TCL jest podstawą klasyfikacji względnej wysokości zębów (Heckert, 2004), która zazwyczaj jest cechą diagnostyczną dla danego morfotypu zębowego i jest wykorzystywana przy opisie uzębienia archozauromorfów:

- Morfotyp ekstremalnie wysoki TCH > 4 TCL
- Morfotyp wysoki TCH > 3 TCL
- Morfotyp umiarkowanie wysoki TCH > 2 TCL
- Morfotyp umiarkowanie niski TCH ~ 1,5 2 TCL
- Morfotyp niski TCH ~ 1– 1,5 TCL
- Morfotyp bardzo niski TCH < TCL

Ten sposób opisywania parametrów zębów w danym morfotypie jest bardzo wygodny przy opisywaniu stosunku całkowitej wysokości korony do całkowitej długości korony (co zazwyczaj jest cechą diagnostyczną dla danego morfotypu zębowego zwłaszcza w przypadku archozauromorfów).

Okazy wybrane do opisania zostały poza określeniem typu wysokości zmierzone przy użyciu programu ImageJ Win 64. Dzięki temu możliwe było określenie parametrów wielkości: całkowitą długość i szerokość podstawy, całkowitą wysokość korony oraz całkowitą długość korony mierzoną wzdłuż osi podłużnej zęba z bardzo dużą dokładnością. Część okazów, które zostały wybrane do opisu ze względu na swoje unikalne cechy budowy, jest niestety niekompletna. W takich przypadkach wykonano pomiary tylko części z wymienionych wyżej parametrów wielkości.



Fig. 6: (A) Podstawowe parametry wielkości zęba, (B) typy kształtów koron zębowych.

# 5.3. Budowa koron zębowych

Następną kategorią opisu budowy danego morfotypu zębowego jest kształt korony. Podstawowym parametrem jest kształt korony widziany z boku, w rzucie wargowym. W tym wypadku mamy do czynienia z następującymi grupami:

- Zęby stożkowate zęby mniej więcej w kształcie trójkąta równoramiennego (Fig. 6B).
- Zęby zakrzywione zęby w przypadku których przednia krawędź (lub krzywizna) korony jest wypukła a tylna jest przynajmniej na połowie swojej długości wklęsła w rzucie wargowym (Fig. 6B).
- Zęby wygięte (cofnięte) zęby, które w rzucie bocznym mają w przybliżeniu proste krawędzie (lub krzywizny) przednią i tylną. Przednia krawędź (lub krzywizna) korony jest dłuższa od tylnej (Fig. 6B).
- Zęby szpatułkowate obie krawędzie korony, zarówno przednia jak i tylna są wyraźnie wypukłe, rozpościerają się one ponad dolne granice podstawy korony (Fig. 6B). Pewne morfotypy stanowią modyfikację tego typu. Są to zęby o budowie buławkowatej (gdy brak jest

wyraźnie zaznaczonych krawędzi korony, ale tworzy ona masywną, zaokrągloną strukturę z tępym wierzchołkiem), oraz zęby o kształcie liściastym lub półkolistym.

W przypadku uzębienia archozauromorfów mogą występować pośrednie typy morfologiczne, np. kiedy część przypodstawna jest wyraźnie wygięta (cofnięta), ale przyszczytowy odcinek korony staje się wyraźnie zakrzywiony.

Następną cechą budowy danego morfotypu jest kształt podstawy zębowej w rzucie okluzalnym.

- Podstawa kolista rzadko spotykany, w rzucie okluzalnym podstawa i przypodstawny odcinek korony zębowej jest w przybliżeniu kolistego kształtu. Ten typ podstawy jest najczęściej spotykany w uzębieniu ryb kostnoszkieletowych i temnospondyli. W przypadku zauropsydów typ ten u archozauromorfów jest bardzo rzadki ale stosunkowo częsty u lepidozauromorfów (Fig. 7A)
- Podstawa owalna spłaszczona najczęściej spotykany, w rzucie okluzalnym podstawa i
  przypodstawny odcinek korony zębowej jest w przybliżeniu owalnego kształtu oraz wyraźnie
  spłaszczony. Ten typ podstawy spotykany w przypadku większości archozauromorfów (Fig.
  7A).
- Podstawa owalno-kolista forma pośrednia. Rzadko spotykany u archozauromorfów, stosunkowo częsty u lepidozauromorfów (Fig. 7A).
- Podstawa łzokształtna przednia część podstawy jest wyraźnie masywniejsza i zaokrąglona od przodu, spłaszcza się wyraźnie się ku tyłowi (Fig. 7A).

W klasyfikacji Heckerta (2004) wyróżniony jest jeszcze typ zęba o poprzecznie rozszerzonej koronie (TCL < TCW), występujący bardzo rzadko w faunach triasowych i nie stwierdzony w badanym materiale.

Ku szczytowi, korona z reguły początkowo zachowuje w rzucie okluzalnym kształt podstawy, ale najczęściej w wyższych partiach następuje jej modyfikacja.



Fig. 7: (A) kształt podstawy zębowej w rzucie okluzalnym, (B) orientacja krawędzi zębowych, (C) struktury ułożenia krawędzi zębowych, (D) części rdzeniowa i przykrawędziowe korony zębowej.

W przypadku uzębienia zauropsydów, bardzo ważnymi pod względem klasyfikacji elementami budowy są krawędzie. O krawędziach mówimy wtedy, kiedy występuje wyraźne i silne przewężenie przedniej i/lub tylnej powierzchni korony na pewnym (dłuższym) odcinku, najczęściej biegnącym równolegle do osi zęba. Powstała struktura ma bardzo niewielką szerokość w stosunku do szerokości części rdzeniowej korony i dzięki zwiększeniu ostrości powierzchni kontaktu zęba z pokarmem, ułatwia jego chwytanie i rozdrabnianie. Krawędź może leżeć na całej długości korony, od podstawy do szczytu lub tylko na jej fragmencie. Jeżeli nie występuje wyraźne i silne zwężenie przedniej lub tylnej powierzchni korony zębowej, nie możemy mówić o obecności krawędzi. Zęby większości przedstawicieli archozauromorfów charakteryzują się obecnością jakiejś formy krawędzi na koronach. W przypadku morfotypów, w których nie ma wykształconej krawędzi, podczas opisu budowy mówimy o przedniej lub tylnej powierzchni zęba. Krawędzie na zębach utworzone są najczęściej przez podłużny, bardzo wąski grzbiecik szkliwa. Ten podstawowy model ułożenia może u niektórych wyspecjalizowanych form ulegać modyfikacjom. Krawędzie zębów mogą wykazywać różną orientację:

- Dojęzykowa jeżeli krawędź jest wygięta i skierowana w stronę językową (tzn. do wnętrza paszczy), na odcinku powyżej 50% swojej długości (Fig. 7B).
- Dowargowa jeżeli krawędź jest wygięta i skierowana w stronę wargową (tzn. na zewnątrz paszczy) na odcinku powyżej 50% swojej długości (Fig. 7B).
- Zgodna z osią podstawy zęba jeżeli krawędź nie ulega zagięciu (Fig. 7B).
- Krawędź boczna w rzadkich przypadkach krawędź zęba może być całkowicie przesunięta na jedną z powierzchni korony (wargową lub językową), w niewielkim stopniu lub wcale nie jest zgodna z osią podłużną podstawy zęba (Fig. 7B).

Najprostszą i najprymitywniejszą strukturą, na której może być umiejscowiona krawędź zębowa, jest powiększony grzbiecik szkliwa (Fig. 7C). Jest to podłużne, niskie i masywne wybrzuszenie szkliwa ponad powierzchnię korony zębowej, biegnące od podstawy ku szczytowi. U niektórych triasowych archozauromorfów korona zębowa może mieć bardziej wyspecjalizowane modyfikacje, na tyle odmienne i charakterystyczne, że mogą być pomocne w identyfikacji taksonu. Najbardziej charakterystycznymi tego typu strukturami są: kil krawędziowy i kołnierzyk zębowy (flange):

- Kil to najczęściej spotykana modyfikacja budowy krawędzi zębów u archozauromorfów. Występuje wtedy, gdy następuje mocne i nagłe ściśnięcie korony widoczne w rzucie okluzalnym (najczęściej na obu krawędziach zęba, rzadziej tylko na jednej), tuż za rdzeniową częścią korony. Powstaje struktura przypominająca kil łodzi, na końcu której znajduje się właściwa krawędź zęba (Fig. 7C).
- Kołnierzyk zębowy wytworzony jest przez mocne i nagłe ściśnięcie korony (na przedniej lub tylnej krawędzi zęba, rzadziej na obu), tuż za rdzeniową, centralną częścią korony zębowej, występujące najczęściej po stronie językowej. Po stronie wargowej korony zębowej brak jest jej nagłego ściśnięcia. Dodatkowo, struktura ta jest wyraźnie zagięta w kierunku językowym, tworząc wklęsłe zagłębienie na powierzchni zęba, co wytwarza charakterystyczną asymetryczność korony, widoczną najlepiej w rzucie okluzalnym (Fig. 7C).

Centralna część korony, od podstawy do wierzchołka, określana jest częścią rdzeniową. Jest to najmasywniejsza część korony zębowej, zawierająca większość masy zęba i biegnąca od podstawy ku szczytowi zgodnie z osią podłużną zęba. Fragmenty korony odchodzące od części rdzeniowej do krawędzi zwężają się w rzucie okluzalnym i nazywane są częściami lub odcinkami przykrawędziowymi (Fig. 7D).

Bardzo istotnymi do identyfikacji zębów cechami są wszelkiego rodzaju twory występujące na powierzchni korony, zarówno na ich krawędziach, jak i na powierzchniach bocznych. Wyróżnia się kilka typów tych struktur, które są bardzo charakterystyczne dla zauropsydów, często również są wyznacznikiem diagnostycznym umożliwiającym rozpoznanie "właściciela" danego morfotypu zębowego do poziomu rodziny lub rodzaju. Wyróżnia się następujące rodzaje struktur występujące na krawędziach korony:

- Krawędzie gładkie bez jakichkolwiek wypustek czy wyrostków. Forma najprymitywniejsza, wyjściowa dla zauropsydów (Fig. 8A).
- Dentikle (ząbkowanie) stosunkowo wydatne wypustki krawędzi korony zębowej, delikatnie poprzecznie poszerzone, skierowane pod kątem mniejszym niż 90° w stosunku do osi podłużnej zęba. Ząbkowanie może być tej samej wielkości na całej długości krawędzi zębowej lub zmieniać swoją wielkość w zależności od położenia, zazwyczaj te bliżej podstawy korony są większe i masywniejsze. Dentikle w różnych morfotypach mogą mieć różnorodne kształty i wielkości. Dolną krawędź wyrostka ząbkowania określa się jako odpodstawną, górną krawędź jako doszczytową. Krawędzie dentikli nigdy nie są tej samej długości krawędź odpodstawna jest zawsze wyraźnie dłuższa od doszczytowej. Pomiędzy poszczególnymi dentiklami znajduje się zagłębienie, niekiedy przechodzące w szczelinkę w szkliwie, biegnącą już poza krawędzią zęba (Fig. 8A).
- Serracja (karbowanie) z reguły drobne i bardzo gęsto ułożone (ok. 10 lub więcej na 1 mm długości krawędzi zęba) wypustki, o zaokrąglonych szczytach, skierowanych pod kątem zbliżonym do 90° lub mniejszym w stosunku do osi podłużnej zęba. Wyrostki serracji w rzucie bocznym mają kształt prostokątny lub kwadratowy, z zaokrąglonymi kantami. Pomiędzy poszczególnymi wyrostkami znajduje się szczelina. Z reguły karbowanie nie wykazuje zmian wielkości w zależności od miejsca usytuowania na krawędzi korony zębowej lub jest ona bardzo nieznaczna. Odpodstawne i doszczytowe krawędzie wyrostków serracyjnych są zbliżonej długości. Karbowanie wydaje się zmodyfikowaną, bardziej zaawansowaną formą ząbkowania. Zęby tego typu określa się jako zifodontyczne (Fig.8 A).
- Guzki struktury większe i masywniejsze od ząbkowania, o poszerzonej podstawie i zazwyczaj masywnym, zaokrąglonym szczycie. Guzki często tworzą boczne wyrostki zmieniające w sposób charakterystyczny dla danej grupy widok korony od strony okluzalnej. Guzki zębowe są najbardziej typowe dla uzębienia synapsydów, u zauropsydów są raczej rzadko spotykane ("Protorosauria").
- Kuspule to termin nie do przetłumaczenia na język polski, brak jakiejkolwiek analogii występująca u niektórych zauropsydów forma urzeźbienia krawędzi zęba pośrednia w budowie pomiędzy ząbkowaniem a guzkami. Termin stworzony specjalnie do klasyfikacji morfotypów zębowych przez Heckerta (2004). W kolekcji będącej podstawą niniejszego opracowania brak jest okazów zębowych posiadających ten typ modyfikacji.

Powierzchnia szkliwa zębów u zauropsydów może posiadać dodatkowo różne formy ornamentacji, charakterystyczne dla różnych taksonów i nie homologiczne ze strukturami obecnymi na krawędziach korony. Wyróżnia się następujące struktury tego typu:

- Prążkowanie występowanie podłużnych prążków/zmarszczek, biegnących wzdłuż osi zęba, utworzonych przez mocno ściśnięte rowki w szkliwie zębowym. Ta struktura jest analogiczna do szkliwa labiryntowego występującego u wielu ryb i płazów z grupy Temnospondyli. Prążkowanie może być gęste lub rzadkie, a także może obejmować całą powierzchnię korony zębowej lub tylko jej część co jest cechą diagnostyczną dla wielu morfotypów zębowych. Niekiedy poszczególne zmarszczki prążkowania mogę się zlewać lub rozgałęziać na powierzchni korony (Fig. 8B).
- Żłobkowanie występowanie podłużnych, nie ściśniętych rowków w szkliwie zębów, biegnących wzdłuż osi zęba, niekiedy rozgałęzionych. Podobnie jak w przypadku prążkowania, może występować na całej powierzchni korony zębowej lub tylko na jej części. W przypadku żłobkowania, granice zagłębień są stosunkowo wyraźnie zaznaczone (Fig. 8B).
- Rynienki podłużne, płytkie rowki w szkliwie, o stosunkowo dużej szerokości i bez wyraźnie zaznaczonych granic, biegnące wzdłuż osi zęba. Występują zazwyczaj nielicznie (jedna lub dwie rynienki) w danym morfotypie zębowym (Fig. 8B).
- Grzbieciki wybrzuszenia w szkliwie zębowym biegnące wzdłuż osi zęba. Szczyt grzbiecików może być zaokrąglony lub kanciasty. Zazwyczaj występują nielicznie (od jednego do trzech) w danym morfotypie zębowym (Fig. 8B).
- Pory powiększone zagłębienia w powierzchni szkliwa, zlokalizowane najczęściej w pobliżu podstawy korony. Niekiedy struktury te występują w asocjacji z rynienkami. Prawdopodobnie stanowią miejsce ujścia gruczołów (ślinowych, jadowych) za życia zwierzęcia. W kolekcji będącej podstawą niniejszego opracowania brak jest okazów zębowych posiadających ten typ modyfikacji.



Fig. 8: (A) rodzaje struktur krawędziowych zębów, (B) rodzaje struktur na powierzchni szkliwa, (C) typy implantacji uzębienia.

# 5.4. Typy implantacji uzębienia

Bardzo ważnym elementem przy oznaczaniu uzębienia jest sposób ich implantacji na kościach szczękowych. Wyróżnia się trzy podstawowe formy umocowania zębów u czworonogów owodniowych (Amniotes): tekodontyczny, pleurodontyczny i akrodontyczny (e.g. Carroll, 1988): Fig. 8C:

- Tekodontyczność każdy ząb posiada wydatny korzeń wnikający w oddzielną pochewkę dziąsła. W większości wypadków korzeń przewyższa swoją długością długość korony zębowej. Ten typ implantacji jest charakterystyczny dla przedstawicieli Archosauromorpha oraz kilku innych wymarłych grup mezozoicznych zauropsydów. Zęby tekodontyczne ulegają systematycznej, stałej wymianie w trakcie życia zwierzęcia. Stare zęby wypadają i są zastępowane przez nowe, wyrastające od spodu w każdej pochewce. U podstawy starych, odrzuconych zębów, występuje często zagłębienie resorpcyjne, będące śladem po odzyskiwaniu materiału mineralnego ze starego zęba w celu wykorzystania go przy tworzeniu nowego.
- Pleurodontyczność zęby są usytuowane w specjalnym rowku w kości zębonośnej. Od strony wargowej są osłonięte w znacznym stopniu przez wysoką ściankę kości zębonośnej, natomiast od strony językowej podstawa zębów jest odsłonięta lub występuje bardzo niska ścianka kostna. Zęby nie są umiejscowione w pochewkach, z reguły są umocowane podstawą do kości zębonośnej za pomocą tkanek łącznych. Ten typ implantacji jest charakterystyczny dla większości dzisiejszych i wymarłych lepidozauromorfów.
- Akrodontyczność zęby są zespolone swoją podstawą z powierzchnią kości, z reguły nie widać wyraźnej granicy pomiędzy tymi elementami. Niekiedy występuje pierścieniowata wypukłość kostna wzdłuż linii podstawy zębów. Kości szczękowe tworzą wraz z zębami jedną, odporną strukturę. U bazalnych form występuje niekiedy bardzo słabo zaznaczone zagłębienie/rynienka lub pozostałości pochewki, z której wyrastał ząb. Ten typ implantacji jest charakterystyczny dla rynchocefali z grupy Sphenodontia oraz dzisiejszych jaszczurek z rodzin: *Agamidae* i *Chamaeleonidae*.

Niekiedy wyróżnia się też kolejny typ implantacji, o cechach pośrednich pomiędzy akrodontycznością i pleurodontycznością:

 Subpleurodontyczność – kiedy zęby są przyrośnięte powierzchnią wargową do kości oraz silnie przymocowane podstawą w rowku do kości zębonośnej. Ten termin jest synonimizowany z subakrodontycznością (Fig. 8C).

W przypadku zachowania się całych fragmentów szczękowych wraz z uzębieniem, cechą diagnostyczną jest sposób ułożenia rzędów zębów na kościach. Wyróżnia się dwa podstawowe typy:

- Uzębienie o ułożeniu równoległym do osi elementu zębonośnego kiedy w rzucie okluzalnym rząd zębów ułożony jest zgodnie z osią elementu, na którym zęby są umiejscowione.
- Uzębienie o ułożeniu skośnym kiedy w rzucie okluzalnym korony zębowe są ułożone pod pewnym kątem do osi elementu, na którym zęby są umiejscowione.

W wiekszości przypadków, uzebienie dzisiejszych zauropsydów jest typu homodontycznego (nie wykazuje znaczącego zróżnicowania morfologicznego w obrębie całego ciągu zębowego w szczękach). Uzębienie homodontyczne charakteryzuje się tym, że poszczególne zęby u danego gatunku zachowują zbliżony kształt oraz pozostałe cechy, mogą różnić się nieznacznie wielkością lub stopniem zakrzywienia. W przypadku synapsydów (cynodonty i ssaki) oraz niektórych zauropsydów triasowych (Rhynchocephalia, nieliczne Pseudosuchia, wczesne Pterosauria i "Protorosauria") występuje zjawisko heterodontyczności. Uzębienie znacząco różni się morfologicznie, co wynika z odmiennej funkcji zębów w poszczególnych odcinkach ciągu zębowego w szczękach. U dzisiejszych ssaków wyróżnia się podział na siekacze, znajdujące się na początku ciągu zębowego, kły oraz zęby trzonowe (przedtrzonowce i trzonowce), znajdujące się w tylnej części szczęk. W przypadku triasowych gadów wykazujących heterodontyczność uzębienia, nazwom morfologicznie odmiennych zębów dodaje się przyrostek "kształtny", np. siekaczokształtny – zęby o morfologii, położeniu oraz funkcji odpowiadających siekaczom ssaków. Tego typu nomenklatura spowodowana jest tym, że heterodontyczność u zauropsydów pojawiła się niezależnie kilkukrotnie u różnych grup systematycznych na drodze konwergencji i nie jest ona homologiczna z heterodontycznością synapsydów.

W niniejszej pracy zastosowano ujednolicony sposób opisu zębów, polegający na określeniu ich kształtu w widoku bocznym i okluzalnym, wysokości (zakresu wysokości dla morfotypów), oraz cech powierzchni (występowanie wszelkich struktur zewnętrznych na szkliwie korony, jak np. serracja czy obecność dentikli na krawędzi, żłobkowanie czy prążkowanie, guzki, wybrzuszenia itp.).

W przypadku przedstawicieli Lepidosauromorpha, opisywane są zazwyczaj zarówno fragmenty kostne zawierające zęby (elementy zębonośne), jak i pojedyncze korony zębowe. Ze względu na występującą u większości przedstawicieli tej grupy akrodontyczność (zespolenie kości zębowych z podstawą zębów), opisywane cechy dotyczą zarówno uzębienia, jak i połączonych z nim elementów kostnych. W tym wypadku, jeżeli było to możliwe, została podana w opisie nazwa kości, na której znajdują się zęby, oraz opis cech morfologicznych samego uzębienia.

## 6. Opis paleontologiczny

Dotychczas, na stanowisku w Krasiejowie odkryto szczątki dwóch największych grup zauropsydów: Lepidosauromorpha i Archosauromorpha. Obie te grupy są kladami siostrzanymi w obrębie większego kladu Sauria MacArtney, 1802, a rozdzielenie ich zostało potwierdzone w wielu analizach kladystycznych (np. Benton, 1985; Gauthier et al., 1988). Zarówno lepidozauromorfy jak i archozauromorfy powstały prawdopodobnie w drugiej połowie permu (Benton, 2005). W wyniku wielkiego wymierania permskiego, przeszły one gwałtowną radiację adaptacyjną, stając się w okresie triasowym dominującymi i najbardziej zróżnicowanymi czworonogami lądowymi, co między innymi dokumentuje niniejsze opracowanie.

# 6.1. Lepidosauromorpha

Lepidosauromorpha to grupa zdefiniowana jako wszystkie zauropsydy dzielące ostatniego wspólnego przodka bliżej spokrewnionego z tuatarą (Sphenodon) i gadami łuskonośnymi (Squamata) niż z krokodylami i ptakami (Gauthier, 1988a) – oraz wszystkich jego potomków (Fig. 9). Zalicza się do niej kilka enigmatycznych, permskich form o niejasnej do końca pozycji systematycznej (np. Palaeagama) oraz bardziej zaawansowane grupy: Kuehneosauria, Rhynchocephalia i Squamata (Benton, 1985). Wszystkie one wykazują kombinację synapomorfii anatomicznych. Wczesna historia ewolucyjna lepidozauromorfów jest słabo poznana. Jest to spowodowane niewielkimi rozmiarami oraz delikatnościa elementów szkieletu, co przekłada się na duża niekompletność i najczęściej słaby stan zachowania szczatków kopalnych o możliwej przynależności systematycznej do tej grupy. W ostatnich latach zrewidowano problematyczne szczątki przypisywane potencjalnym lepidozauromorfom z późnego permu i wczesnego triasu. Większość z tych domniemanych lepidozauromorfów została przeniesiona do odrębnych grup systematycznych. Geologicznie najstarszym, niezaprzeczalnym przedstawicielem lepidozauromorfów jest rodzaj Paliguana odkryty na terenie południowej Afryki w osadach wczesnego triasu (Ezcurra et al., 2014). Kilka grup mezozoicznych zauropsydów często jest uznawanych za blisko spokrewnione z koronną grupą Lepidosauria, jednakże ich pozycja filogenetyczna nie jest pewna. Jedną z tych grup jest rodzina Kuehneosauridae, obejmująca triasowe, silnie wyspecjalizowane formy o przystosowaniach do szybowania (niewielkie rozmiary, lekki szkielet, zmodyfikowane i silnie wydłużone żebra). Początkowo, kuehneozaurydy były interpretowane jako bazalne właściwe Squamata (Robinson, 1962; Colbert, 1970). Późniejsze analizy umieściły tę rodzinę na pozycji bazalnej w obrębie Lepidosauria lub jako grupę do nich siostrzaną (Gauthier et al., 1988a; Evans,2009). Najnowsze badania mogą wskazywać na przynależność kuehneozaurydów do archozauromorfów (Pritchard i Nesbitt, 2017). Za takson siostrzany do Lepidosauria uznaje się rodzaj Sophineta (Evans i Borsuk-Białynicka, 2009), odnaleziony w osadach wczesnego triasu (olenek) Polski.

Jedną z cech wskazujących na to powinowactwo jest budowa uzębienia oraz pleurodontyczny typ implantacji.



Fig. 9. Uproszczony kladogram Lepidosauromorpha na podstawie DeMar et al. (2022) oraz Zheng i Wiens (2016).

Lepidozaury (Lepidosauria) są najbardziej zaawansowaną grupą w obrębie lepidozauromorfów, obejmującą ostatniego wspólnego przodka (*Sphenodon*) oraz wszystkich jego potomków i obejmują dwie główne linie: Rhynchocephalia i Squamata. Obie linie powstały nie później niż w środkowym triasie (być może wcześniej) (Jones et al, 2013; Querioz i Gauthier, 2020; Ford et al., 2021) i odniosły ogromny sukces ewolucyjny w mezozoiku (a w przypadku Squamata także kenozoiku), stając się bardzo ważnym elementem lądowych faun czworonogów w skali globalnej. Lepidozaury obejmują przede wszystkim formy małych i średnich rozmiarów, przystosowały się do najróżniejszych środowisk i wykształciły różnorodne typy ekologiczne (formy naziemne, nadrzewne, ryjące, szybujące, wodne). W późnym triasie dominującą grupą lepidozaurów były Rynchocephalia, w obecnej faunie reprezentowane jedynie przez rodzaj *Sphenodon*, z jednym lub dwoma reliktowymi i endemicznymi dla Nowej Zelandii gatunkami. Pewni przedstawiciele Squamata (najliczniejszej i najbardziej zróżnicowanej obecnie grupy zauropsydów) znani są z wczesnej jury, jednakże ostatnie znaleziska (*Megachirella*) sugerują ich obecność już w środkowym triasie (Renesto i Bernardi, 2013; Simoes et al., 2018).

Rhynchocephalia definiuje się jako grupę obejmującą ostatniego wspólnego przodka *Gephyrosaurus* i *Sphenodon*, oraz wszystkich jego potomków (Gauthier et al., 1988c). Jako grupa, rynchocefale zostały zdiagnozowane szeregiem cech synapomorficznych: kość podniebienna (palatine) posiada szereg powiększonych zębów, ułożony równolegle do rzędu zębów w kości szczękowej (maxillary) i oddzielony od niego głębokim rowkiem; kość zaczołowa nachodząca na kość ciemieniową; kość zębowa posiadająca wydatny wyrostek po stronie wewnętrznej, kończący się przed wyrostkiem koronoidalnym; brak kości okładkowej (splenial).

Triasowe Rhynchocephalia obejmowały niewielkie, przeważnie naziemne czworonogi zajmujące ekologiczną niszę dzisiejszych jaszczurek. Cechy uzębienia wskazują, że początkowo były

to zwierzęta głównie owadożerne, które z czasem przystosowały się do spożywania innych rodzajów pokarmu. Niektóre rynchocefale (Pleurosauridae) przystosowały się nawet do środowiska wodnego silnie modyfikując swoją budowę i zaczęły odżywiać się rybami i wodnymi bezkręgowcami. Inne wykształciły masywne uzębienie zdolne rozdrabniać twardy pokarm i przystosowały się do wszystkożerności lub roślinożerności, tak jak np. przedstawiciele Opisthodontia (Apesteguia i Novas, 2003; Martinez et al., 2013).

U lepidozaurów wyróżnia się dwie główne formy implantacji uzębienia, które są podstawą ich klasyfikacji. Bazalne Rhynchocephalia (np. Gephyrosaurus) posiadały, podobnie jak większość Squamata, uzebienie pleurodontyczne. Zeby osadzone sa w rynience na kościach zebonośnych. Od strony wargowej osłonięte są wysoką ścianką, od strony językowej większość zęba jest odsłonięta, a listewka kostna pokrywa jedynie najbardziej podstawną część zębów. Bardziej zaawansowane uzębienie akrodontyczne jest cechą charakterystyczną dla Sphenodontia, najbardziej wyspecjalizowanej grupy w obrebie Rhynchocephalia. Zeby u sfenodontów sa zlane podstawami z powierzchnia kości zebonośnych, zazwyczaj brak jest widocznej linii granicznej pomiędzy koroną zebową a powierzchnią kości. U form najprymitywniejszych, uzębienie akrodontyczne może występować w szczątkowej rynience biegnącej wzdłuż kości szczękowych, u bardziej zaawansowanych Rhynchocephalia kości szczękowe wraz z zębami tworzą jednolitą, masywną i bardzo wytrzymałą strukturę. Fragmenty kości zębonośnych wraz z zebami są najczęściej znajdowanymi w Krasiejowie (a także w innych stanowiskach paleontologicznych) pozostałościami rynchocefali i często stanowią duży odsetek pozostałości zauropsydów w materiale mikroskamieniałości. Często, również na pojedynczym stanowisku paleontologicznym występuje duża różnorodność rynchocefali, oznaczana na podstawie uzebienia (Klein, 2015; Evans et al., 2001; Whiteside i Duffin., 2017). Najcześciej, materiał jest na tyle diagnostyczny, że możliwe jest udowodnienie iż różnorodność morfotypów pokrywa się z różnorodnością taksonomiczną. Niekiedy jednak materiał jest słabiej zachowany lub trudny do interpretacji i może stanowić pozostałości osobników należacych do znanych już taksonów, ale na różnym etapie ontogenezy. Na podstawie badań nad dzisiejszym przedstawicielem tej grupy – tuatarą (Sphenodon) stwierdzono występowanie w trakcie rozwoju osobniczego trzech rzutów zębów (Robinson, 1976). Pierwszy zestaw to zęby młodociane (z ang. hatchling teeth), charakteryzujące się małymi rozmiarami i prostą, spiczastą sylwetką koron zębowych. W trakcie życia zwierzęcia, część z nich jest zastępowane przez drugi rzut zębów, tzw. zębów zastępczych (z ang. replacement teeth), które są większe i masywniejsze od zębów młodocianych. W ostatnim stadium rozwojowym, z tyłu kości zębonośnych pojawia się trzeci rzut zębów, tzw. zęby dodatkowe (z ang. additional teeth), które są największe i zazwyczaj bardzo masywne. Tak więc, przynajmniej u części taksonów mogą w różnych etapach rozwojowych dominować trzy odmienne morfotypy uzębienia, co również musi być uwzględnione w analizie fragmentarycznego materiału rynchocefali. Część zębów z każdego rzutu zachowuje się w kościach szczękowych u osobników w pełni dorosłych, co powoduje występowanie pewnego rodzaju heterodontyczności. U niektórych taksonów, takich jak Planocephalosaurus, uzębienie zlokalizowane na jednej kości szczękowej (maxilla), ale w różnych jej odcinkach, ma odmienną budowę i reprezentuje dwa odrębne morfotypy. Dodatkowo, u niektórych przedstawicieli Sphenodontia, zeby zlokalizowane w przedniej cześci pyska na kości przedszczekowej (premaxilla) powiększają się wraz z rozwojem i tworzą wydatną, hakowatą strukturę przypominającą i pełniącą podobna funkcję do siekaczy ssaków. Cechą charakterystyczną sfenodontów jest fakt, że rząd zębów zlokalizowany na kości zebowej (dentary) wpasowuje się pomiedzy rzad zebów zlokalizowanych na kości szczękowej (maxilla) i równoległy do niego rząd zębów podniebiennych. Innymi cechami synapomorficznymi sfenodontów jest występowanie silnie powiększonych zebów na przedniej części kości podniebiennej (palatine) oraz wydatny wyrostek koronoidalny w żuchwie (Gauthier et. al., 2012). U niektórych przedstawicieli Rhynchocephalia występują krawędzie zębowe utworzone przez powiększone grzbieciki szkliwa biegnące od podstawy do szczytu korony lub przynajmniej na części tego odcinka. Jednakże niektóre taksony posiadają uzębienie pozbawione wykształconych krawędzi i w rzucie okluzalnym zarówno przednia jak i tylna powierzchnia korony jest łagodnie zaokraglona. Powierzchnia korony zebów leżących na kości szczękowej i zebowej może być gładka lub pokryta podłużnymi grzbiecikami szkliwa rozchodzącymi się radialnie od wierzchołka zęba. Grzbieciki te mogą pokrywać zarówno językową jak i wargową stronę zębów, mogą również znajdować się wyłącznie na jednej ze stron, a także moga pokrywać jedynie przyszczytowa lub przypodstawna cześć korony. Cechy te stanowia ważny element diagnostyczny, umożliwiający przybliżoną klasyfikacje. W przypadku niektórych okazów widoczne są silne ślady starcia (abrazji) lub przypuszczalnego strawienia, co powoduje, że struktury pierwotnie występujące na powierzchni zębów (krawędzie, zmarszczki szkliwa) sa niewidoczne. Uzębienie niektórych przedstawicieli Sphenodontia (np. Clevosaurus) (Hsiou et al., 2015; Sues i Reisz, 1995; Bonaparte i Sues, 2006) czesto ulegało bardzo silnemu starciu za życia zwierzęcia spowodowanemu spożywaniem twardego i silnie abrazywnego pokarmu. U osobników starszych, zeby sa niekiedy starte niemal do powierzchni kości zebonośnych, co często utrudnia dokładne określenie pozycji systematycznej. W opracowywaniu okazów ze stanowiska krasiejowskiego opierano się głównie na pracach dotyczących mezozoicznych skamieniałości mikrokręgowców, w tym lepidozauromorfów, Frasera (1982, 1986a, 1988b, 1993), Frasera i Bentona (1989), Frasera i Sheltona (1988), Duffina (1995) i Heckerta (2004). W badanym materiale znajdują się zarówno morfotypy o cechach prymitywnych, typowych dla niewyspecjalizowanych lepidozaurów (subpleurodontyczne), jak i zaawansowanych, typowych dla Sphenodontia (całkowicie akrodontyczne uzębienie). W przypadku rozpatrywania form uzębienia triasowych lepidozauromorfów, należy pamiętać o często bardzo dużej heterodontyczności uzębienia w obrębie poszczególnych taksonów. Dany takson może posiadać kilka odrębnych morfotypów zębowych, co wynika z ich umiejscowienia na różnych kościach, a nawet na odrębnych odcinkach pojedynczej kości. Dodatkowo, sprawę komplikuje występowanie u przedstawicieli Rhynchocephalia trzech zestawów zębów pojawiających się w różnych etapach rozwoju osobniczego. Jednakże, poszczególne taksony posiadają także pewne cechy charakterystyczne, unikalne dla siebie (np. kształt i ułożenie ornamentacji radialnej na zebach, występowanie lub brak powierzchni

okluzyjnych, kształt zębów ostatniego zestawu), co umożliwia ich rozpoznanie. W niniejszej pracy skupiłem się na opisie i porównaniu głównie uzębienia, ze względu na dużą fragmentaryczność i często zły stan zachowania elementów kości zębonośnych. Przy opisie izolowanych fragmentów kostnych z zębami o różnych cechach anatomicznych mówimy o morfotypach uzębienia, co nie może być rozumiane równoznacznie z odrębnością taksonomiczną. Jedynie w przypadku stwierdzenia bardzo charakterystycznych cech morfologicznych uzębienia występujących u opisanych wcześniej taksonów, zaklasyfikowano morfotyp do rodzaju lub określono jako bardzo zbliżony do danego rodzaju. Do wyróżnienia poszczególnych morfotypów zębowych zaliczonych do Lepidosauromorpha wykorzystano następujące cechy charakterystyczne:

- Sposób implantacji uzębienia (pleurodontyczny, subpleurodontcyzny, akrodontyczny).
- Kształt podstawy w przekroju lub w rzucie okluzalnym (owalny, okrągły)
- Obecność lub brak przestrzeni międzyzębowych.
- Orientację szczytu korony (określa czy szczyt korony jest prostopadły do osi elementu kościonośnego, zakrzywiony, cofnięty, wygięty dojęzykowo).
- Obecność krawędzi i ich budowa.
- Obecność i forma ornamentacji radialnej.
- Typ ułożenia zębów na elemencie zębonośnym (równoległe lub ukośne, jeżeli jest to możliwe).

# 6.1.1. Morfotypy Lepidosauromorpha

## Morfotyp L1 (Fig. 10; Appendix: Fig. 1-2)

Obejmuje fragmenty kości zębonośnych z uzębieniem subpleurodontycznym, pośrednim pomiędzy bazalnym uzębieniem typu pleurodontycznego (Whiteside i Duffin, 2017) a typowym dla zaawansowanych Rhynchocephalia uzębieniem w pełni akrodontycznym. Korony zębowe leżą w wyraźnej rynience w kości zębonośnej i ułożone są w jednej linii. Ścianka kości po stronie wargowej jest nieco wyższa od ścianki po stronie językowej. Uzębienie to charakteryzuje się stosunkowo prostą budową. Zęby są masywne, stożkowate, nie wykazujące wygięcia dojęzykowego. Osie koron zębowych są skierowane prostopadle do osi podłużnej kości zębonośnej. W rzucie okluzalnym podstawy zębów są owalno-koliste i masywne; w kierunku doszczytowym nie występuje spłaszczenie labialno-lingualne koron. Brak jest wyodrębnionych krawędzi zębowych. Powierzchnia wargowa kości jest silnie zrośnięta z podstawą koron zębowych. Od strony językowej rynienka, w której ulokowane są poszczególne zęby, jest wyraźnie widoczna. Obecne są niewielkie ale wyraźne przestrzenie międzyzębowe. Nie występuje ornamentacja radialna na powierzchni zębów. Granica pomiędzy podstawą zębów a ścianką kości zębonośnej jest słabo widoczna.



Fig.10. Schematyczna ilustracja morfotypu L1 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Subpleurodontyczny sposób implantacji oraz nieskomplikowana budowa zebów wykazuje duże podobieństwo do uzebienia prymitywnych rynchocefali z rodziny Gephyrosauridae (Evans, 1980). Rodzina ta tradycyjnie lokowana była poza koronnym kladem Sphenodontia, jednakże najnowsze analizy sugerują możliwą pozycję bazalną w obrębie właściwych sfenodontów (Simoes et al., 2020). Uzębienie Gephyrosaurus składa się z licznych, drobnych zębów o prostej budowie (Evans, 1980). Są one stosunkowo wysokie, stożkowate. W rzucie okluzalnym są koliste lub owalne i nie posiadają wykształconych krawędzi oraz ornamentacji radialnej. W rzucie bocznym przednie zęby są stosunkowo smukłe, ku tyłowi stają się masywniejsze i zyskują lekko trójkątny pokrój. Zęby są ciasno ułożone, przestrzenie międzyzebowe nie występuja lub są bardzo niewielkie. Zeby zlokalizowane w tylnych odcinkach kości szczękowej i zębowej są największe i najbardziej masywne. W przypadku zachowanych kompletnie zębów, osie koron są skierowane prostopadle do osi podłużnej ich podstawy. Zeby morfotypu L1 sa podobnie spiczaste, koliste lub owalne w rzucie okluzalnym, nie wykazujące silnego cofniecia lub zakrzywienia wierzchołków. Przestrzenie międzyzębowe sa niewielkie, choć wyraźnie widoczne. U nielicznych, innych wczesnych rynchocephali również występuje uzębienie o implantacji pleurodontycznej/subpleurodontycznej. W przypadku Diphydontosaurus (Whiteside, 1986) i Deltadectes (Whiteside et al., 2017), zęby tego typu zlokalizowane są w przedniej części kości zębowej, szczękowej oraz na kości przedszczękowej, a w tylnych odcinkach kości zębonośnych uzębienie było już w pełni akrodontyczne. Morfotyp L1 wykazuje najwięcej cech wspólnych z uzębieniem *Gephyrosaurus* i prawdopodobnie reprezentuje takson z nim spokrewniony lub tożsamy.

#### Morfotyp L2 (Fig.11; Appendix: Fig. 3)

Reprezentowany jest tylko przez jeden słabo zachowany fragment kości zębonośnej z dwoma zębami. Zęby charakteryzują się subpleurodontycznym typem implantacji, są bardzo masywne, stożkowate i stosunkowo wysokie. Korony są lekko cofnięte i posiadają delikatnie zgięte dojęzykowo odcinki przyszczytowe. Zęby ułożone są w wydatnej rynience na kości zębonośnej w jednym rzędzie. Ścianka kości od strony wargowej jest wyższa niż od strony językowej. W rzucie okluzalnym zęby są w przybliżeniu koliste. Brak jest wykształconych krawędzi oraz ornamentacji radialnej. Korony zębów u podstawy są delikatnie pękate i zwężają się ku szczytowi. Występuje bardzo niewielka przestrzeń międzyzębowa. Wyraźnie widoczna jest granica pomiędzy podstawą zębów a kością zębonośną na stronie wargowej.



Fig. 11. Schematyczna ilustracja morfotypu L2 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Morfotyp L2 wykazuje pewne podobieństwa do zębów zaliczonych do morfotypu L1. Przede wszystkim, zeby są stosunkowo wysokie, proste i stożkowate, bez wyodrębnionych krawędzi i wykształconej ornamentacji radialnej. Delikatnie pękata część przypodstawna koron oraz lekkie cofnięcie wierzchołków w przypadku morfotypu L2 przypomina niektóre okazy zębów Gephyrosaurus (Evans, 1980) zlokalizowanych w tylnej części kości szczękowej (maxilla). Kolejna wspólna cecha jest silne ściśniecie zębów w rzędzie i występowanie bardzo niewielkich przestrzeni międzyzebowych. Morfotypy L1 i L2 ze swoja stosunkowo nieskomplikowana budowa uzebienia wyraźnie odróżniaja się od większości pozostałych morfotypów rynchocefali. Podobny pokrój do morfotypu L2 mają zęby Planocephalosaurus (Fraser, 1982) zlokalizowane w przednich rejonach kości szczękowej i zębowej, jednakże w przypadku tego taksonu uzębienie jest już w pełni akrodontyczne. Morfotyp L2 posiada wyraźnie subpleurodontyczny typ implantacji, na powierzchni wargowej elementu zębonośnego obecna jest niska listewka kostna zlewająca się z przypodstawną częścią koron zębowych. Morfotypy L1 i L2, mimo pewnych różnic, są bardziej zbliżone do siebie niż do pozostałych morfotypów rynchocefali ze stanowiska krasiejowskiego, co może świadczyć o tym, że stanowią pozostałości tego samego taksonu (reprezentując uzębienie z różnych odcinków rzędów zębowych). Mogą również reprezentować pozostałości dwóch oddzielnych, ale spokrewnionych ze sobą taksonów.

#### Morfotyp L3 (Fig. 12; Appendix: Fig. 4-5)

Obejmuje dwa okazy kości zębonośnych z częściowo zachowanym uzębieniem o w pełni akrodontycznym typie implantacji. Fragmenty te najprawdopodobniej reprezentują odłamki kości zębowej (dentary). Zachowane kompletne zęby są stożkowate, stosunkowo niskie i masywne oraz wyraźnie cofnięte. Nie posiadają wykształconych krawędzi ani widocznej ornamentacji radialnej. W rzucie okluzalnym zęby są delikatnie spłaszczone lingualno-labialne. Kość zębonośna po stronie wargowej sięga nieco wyżej do podstawy zęba niż po stronie językowej. Widoczna jest granica pomiędzy podstawą korony a kością zębonośną na stronie wargowej. Pomiędzy podstawami zębów występują wyraźne przestrzenie międzyzębowe.



Fig. 12. Schematyczna ilustracja morfotypu L3 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Morfotyp L3 reprezentowany jest przez słabo zachowane i fragmentaryczne okazy kości zębonośnych wraz z częściowo zachowanym uzębieniem. Niestety, w obu przypadkach zachowały się jedynie pojedyncze, kompletne korony zębowe oraz ułamane podstawy dodatkowych zębów. Budowa koron jest stosunkowo prosta i pokrojem są one zbliżone nieco do uzębienia opisanego jako morfotyp L1. Zęby nie posiadają wykształconych krawędzi ani ornamentacji radialnej, są stożkowate i cylindryczne, o niewielkim stopniu spłaszczenia. Występują jednak również wyraźnie widoczne różnice. Korony zębowe są wyraźnie cofnięte, a ich części wierzchołkowe wykazują delikatne zagięcie dojęzykowe. Jednak najważniejszą różnicą jest w pełni akrodontyczny typ implantacji zębów. Mimo, że widoczna jest lekko zaznaczona granica pomiędzy kością zębonośną a podstawą zębów, są one wyraźnie zlane ze sobą i tworzą jedną solidną strukturę. Ścianka kości zębonośnej na powierzchni wargowej sięga nieco wyżej niż na powierzchni językowej. Brak krawędzi i struktur ornamentacyjnych nie jest wynikiem fragmentaryczności okazów, gdyż powierzchnia kompletnych koron zębowych poza startą powierzchnią okluzalną posiada dobrze zachowane szkliwo. Taki typ budowy sugeruje, że morfotyp L3 reprezentuje najprawdopodobniej uzębienie przedstawiciela właściwych Sphenodontia.

#### Morfotyp L4 (Fig. 13; Appendix: Fig. 6)

Reprezentowany jest przez jeden fragment kości zębonośnej z jednym kompletnie zachowanym zębem o całkowicie akrodontycznym typie implantacji. Ząb charakteryzuje się unikalną kombinacją cech budowy, co umożliwiło wydzielenie go jako odrębnego morfotypu. Jego podstawa w rzucie okluzalnym jest owalna i dość mocno wydłużona. Korona jest stosunkowo wysoka, o wyraźnie spłaszczonej lingualno-labialnie części przyszczytowej. Szczyt jest ostry i spiczasty, bardzo delikatnie zagięty dojęzykowo i cofnięty. Krawędzie zębowe są słabo wykształcone i obecne jedynie w części

przyszczytowej korony. Ornamentacja radialna jest bardzo słabo widoczna, występuje tylko w części przypodstawnej i sięga do <sup>1</sup>/<sub>3</sub> wysokości zęba.



Fig. 13. Schematyczna ilustracja morfotypu L4 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Morfotyp L4 wykazuje szereg cech budowy występujących w unikalnej kombinacji, niespotykanej u innych morfotypów zębowych rynchocefali znalezionych na stanowisku krasiejowskim. Pewne podobieństwo łączy go z niektórymi okazami zaliczonymi do morfotypu L7, szczególnie z okazem UOPB SPH 2020-45 (App., fig. 29). Są to: owalny kształt podstawy w rzucie okluzalnym, obecność zaostrzonego, lekko cofniętego i zagiętego dojęzykowo wierzchołka, ogólny pokrój korony zębowej. Jednakże oba morfotypy wykazują również szereg znaczących różnic. Przede wszystkim, w przypadku morfotypu L7 korony zębowe nie wykazują tak znaczącego spłaszczenia lingualno-labialnego w części szczytowej i są znacznie masywniejsze oraz proporcjonalnie niższe. Dodatkowo, morfotyp L7 charakteryzuje się obecnością lepiej rozwiniętej ornamentacji radialnej. Okaz UOPB SPH 2020-106 nie wykazuje również większego podobieństwa do taksonów rynchocefali opisanych z innych stanowisk paleontologicznych. Na podstawie zestawu cech charakterystycznych tylko dla tego morfotypu można stwierdzić, że należy on do odrębnego taksonu Sphenodontia (obecność w pełni akrodontycznego uzębienia) o niejasnych pokrewieństwach.

### Morfotyp L5 (Fig. 14; Appendix: Fig. 7-10)

Obejmuje fragmenty kości zębonośnych z uzębieniem o w pełni akrodontycznym typie implantacji. Charakterystyczne cechy uzębienia tego morfotypu to: specyficzna ornamentacja radialna, zarówno na powierzchni językowej jak i wargowej zębów, występowanie obu krawędzi, ukośne ułożenie zębów na kościach zębonośnych. Ornamentacja zębów jest charakterystyczna, gdyż zmarszczki szkliwa na językowej powierzchni zębów mają tendencję do zlewania się lub rozgałęziania, a także nie zbiegają się w części wierzchołkowej zębów, tylko są skierowane pionowo i łączą się z krawędziami. Z kolei, zmarszczki tworzące ornamentację na stronie wargowej zaginają się i biegną ku punktowi szczytowemu korony. Zęby są stosunkowo wysokie, wyraźnie spłaszczone lingualno-labialnie w części przyszczytowej i posiadają lekko cofnięte ku tyłowi wierzchołki. W rzucie okluzalnym

podstawy zębów są owalne. Wierzchołki koron często są zgięte dojęzykowo. Przestrzenie międzyzębowe są niewielkie lub nie występują.



Fig. 14. Schematyczna ilustracja morfotypu L5 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Charakterystyczne cechy budowy uzębienia zaliczonego do morfotypu L5 wskazują na jego przynależność do rodzaju Planocephalosaurus (Fraser, 1982). Takson ten został opisany na podstawie doskonale zachowanego materiału szczękowego pochodzącego ze stanowiska Cromhall Quarry w Anglii. Zęby zlokalizowane na przedniej części kości szczękowej (maxilla) Planocephalosaurus są umiarkowanie masywne, stosunkowo wysokie i lekko zakrzywione ku tyłowi. Mają one wyraźnie spiczaste wierzchołki koron, które sa zgięte lekko dojęzykowo. Korony zebowe w przedniej części kości szczekowej sa mniej masywne i bardziej wysmukłe od zebów zlokalizowanych w tylnej cześci tego elementu kostnego. Najbardziej charakterystyczną cechą uzębienia kości szczękowej Planocephalosaurus jest ornamentacja radialna: na powierzchni językowej zmarszczki szkliwa biegną ku górze i zlewaja się z krawedzia zeba, a na powierzchni wargowej zbiegaja się w punkcie szczytowym. Występuje też tendencja do zlewania się i rozgałęziania poszczególnych zmarszczek ornamentacji. Zęby są ułożone ukośnie na kościach zębonośnych, niekiedy występuje zachodzenie na siebie poszczególnych zębów.

# Morfotyp L6 (Fig. 15; Appendix: Fig. 11)

Obejmuje fragment kości zębonośnej z uzębieniem o w pełni akrodontycznym typie implantacji. Uzębienie to wykazuje następujące cechy charakterystyczne: zęby są stosunkowo prostej budowy, o w przybliżeniu trójkątnym kształcie w rzucie bocznym, korony posiadają spiczaste, wyraźnie ostre i lekko cofnięte szczyty. Tylna krzywizna zębów w rzucie bocznym jest wyraźnie silniej wypukła od przedniej; przednia krzywizna zębów jest bardzo delikatnie wypukła. Podstawy zębów są w rzucie okluzalnym owalnego kształtu. Przestrzenie międzyzębowe są niewidoczne. Brak jest jakiejkolwiek ornamentacji radialnej na powierzchni koron oraz widocznych krawędzi. Na powierzchni językowej zębów znajduje się płytkie, podłużne zagłębienie. Wielkość zębów wzrasta ku tyłowi.



Fig. 15. Schematyczna ilustracja morfotypu L6 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Charakterystyczna budowa uzebienia okazu zaliczonego do morfotypu L6 odróżnia go wyraźnie od większości innych późnotriasowych przedstawicieli Rhynchocephalia. W pełni akrodontyczny typ implantacji sugeruje jego przynależność do właściwych Sphenodontia. Zęby o nieco zbliżonej budowie zostały znalezione na stanowisku Charles Moore (Howlett, Somerset, Anglia) (Whiteside, 2017), jednakże okazy te sa znacznie słabiej zachowane. Cechami wspólnymi sa: ogólny pokrój koron zębowych, w przybliżeniu trójkatny kształt w rzucie bocznym, wyraźnie mocniej wypukła w rzucie bocznym tylna krzywizna zebów, cofnięty szczyt, brak ornamentacji radialnej oraz wykształconych wyraźnie krawędzi. Podstawowe różnice to: obecność zdecydowanie mniej spiczastych i wysmukłych szczytów koron, a także typ implantacji określony jako pleuroakrodontyczny, charakteryzujący okazy pochodzące z Charles Moore. Znacznie większe podobieństwo do morfotypu L6 wykazują zęby oznaczone jako przypuszczalnie należące do rodzaju Deltadectes (Whiteside, 2017). Uzębienie kości zębowej u Deltadectes wykazuje szereg wspólnych cech z morfotypem L6. Korony zębowe są takiego samego kształtu w rzucie bocznym, spiczaste, o zaostrzonym, lekko cofniętych szczytach korony, mają owalną w rzucie okluzalnym podstawę i silnie spłaszczają się ku szczytowi lingualno-labialnie, tylna krzywizna zębów w rzucie bocznym jest wyraźnie bardziej wypukła od przedniej, która z kolei jest prosta lub bardzo delikatnie wypukła. Zeby zlokalizowane w tylnych odcinkach rzędów zebowych u tego taksonu wykazują również w pełni akrodontyczny typ implantacji. Podstawową różnicą pomiędzy morfotypem L6 i przypuszczalnym *Deltadectes* jest obecność u tego drugiego bardzo słabo zaznaczonej, ale widocznej ornamentacji radialnej w części przyszczytowej korony. Okaz zaliczony do morfotypu L6 ma również unikalna cechę, jaka jest obecność podłużnego płytkiego zagłębienia biegnacego od podstawy ku szczytowi na powierzchni językowej wszystkich zachowanych zębów. W związku z tym, można uznać, że morfotyp L6 reprezentuje pozostałości taksonu bardzo bliskiego lub tożsamego z Deltadectes.

## Morfotyp L7 (Fig. 16; Appendix: Fig. 12-34)

Obejmuje fragmenty kości zębonośnych z uzębieniem o w pełni akrodontycznym typie implantacji oraz izolowane korony zębowe. Zęby zaliczone do tego morfotypu w rzucie bocznym mają trójkątny kształt, są stosunkowo wysokie i posiadają spiczaste, stosunkowo ostre szczyty. Tylne krzywizny zębów w rzucie bocznym najczęściej są dłuższe od przednich krzywizn. Na okazach nie zabradowanych widoczna jest ornamentacja radialna utworzona przez kilka wydatnych zmarszczek w szkliwie, zbiegających się ku szczytowi na obu powierzchniach bocznych zęba. Krawędzie są najczęściej dobrze wykształcone i widoczne, zwłaszcza na odcinkach przyszczytowych koron. Granice pomiędzy podstawami koron a kością zębonośną na stronie wargowej są niemal niewidoczne, na stronie językowej słabo zaznaczone. Przestrzenie międzyzębowe u większości okazów są nieobecne. Niektóre okazy zaliczone do opisywanego morfotypu obejmują fragmenty kości zębonośnych, na których naprzemiennie ułożone są duże i bardzo drobne zęby.



Fig. 16. Schematyczna ilustracja morfotypu L7 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Charakterystyczne cechy budowy uzebienia zaliczonego do morfotypu L7 wykazuja bardzo duże podobieństwo do uzębienia Planocephalosaurus (Fraser, 1982). Takson ten został opisany na podstawie doskonale zachowanego materiału szczekowego pochodzacego ze stanowiska Cromhall Quarry w Anglii. Cechami wspólnymi są: ogólny pokrój zębów, trójkątny w rzucie bocznym kształt, stosunkowo ostre szczyty koron, owalny lub kolisty kształt podstawy w rzucie okluzalnym, wyraźne spłaszczenie lingualno-labialne korony w kierunku doszczytowym, obecność ornamentacji radialnej utworzonej przez nieliczne, luźno ułożone zmarszczki szkliwa zbiegające się ku szczytowi, brak lub bardzo niewielkie przestrzenie międzyzębowe, bardzo słabo zaznaczona lub niewidoczna granica pomiędzy elementem zębonośnym a podstawą koron. Oczywiście, część z tych cech jest możliwa do zdiagnozowania jedynie w przypadku okazów zachowanych w dobrym stanie i niezabradowanych. Jednakże, występowanie kombinacji przynajmniej części z nich umożliwia zaklasyfikowanie słabiej zachowanych okazów krasiejowskich do tego morfotypu. Ostatni ząb leżący na kości zębowej u Planocephalosaurus jest największy w rzędzie zębowym i ma bardzo charakterystyczna budowe. Jego podstawa jest silnie wydłużona, tylna krzywizna w rzucie bocznym jest wyraźnie dłuższa od przedniej, mocno wyciągnięta ku tyłowi, wierzchołek korony jest wyraźnie skierowany ku przodowi. Często również pozostałe zęby w rzędzie mają wierzchołki skierowane delikatnie do przodu. Cechy te potwierdzili inni badacze opisujący szczątki zaliczone do *Planocephalosaurus* z innych stanowisk (Whiteside et al., 2017, Foffa et al., 2014). W przypadku okazu UOPB SPH 7M1(App., fig.12) zachował się również ostatni ząb w rzędzie na kości zębowej wykazujący wszystkie wymienione wyżej cechy. Jedyną znaczącą różnicą zaobserwowaną w budowie omawianego zęba jest brak szczątkowej przedniowargowej flangi (anterolabial flange), opisanej u Planocephalosaurus ze stanowiska Cromhall Quarry.
Kształt i budowa koron pozostałych zebów w okazach ze stanowiska w Krasiejowie jest również niemal nieodróżnialny od analogicznych elementów przypisanych do Planocephalosaurus. Pod pewnymi wzgledami, zbliżona budowe uzebienia wykazuje również Godavarisaurus opisany z wczesnojurajskich osadów formacji Kota w Indiach (Evans et al., 2001). Takson ten jest określany jako przedstawiciel Sphenodontia, blisko spokrewniony z Planocephalosaurus, ale jednocześnie nieco bardziej od niego zaawansowany. Podobnie jak u Planocephalosaurs oraz okazów zaliczonych do morfotypu L7 z Krasiejowa, uzębienie Godavarisaurus wykazuje wiele wspólnych cech morfologicznych: trójkątny w rzucie bocznym kształt koron, obecność charakterystycznie ukształtowanego ostatniego zeba na kości zebowej z silnie wydłużona podstawa, tylna krzywizna zebów zazwyczaj dłuższa od przedniej, skierowane ku przodowi szczytu korony ostatniego zęba oraz radialna ornamentacja złożoną z nielicznych, luźno ułożonych zmarszczek w szkliwie, zbiegających się ku szczytowi. Jednakże widoczne są także wyraźne różnice pomiędzy morfotypem L7 z Godavarisaurus. Są to: silnie skrócona, niemal pionowa przednia krzywizna ostatniego zęba na kości zębowej, której długość stanowi zaledwie ok 50% długości tylnej krzywizny, wyraźnie wykształcona przednio-wargowa flanga, większość zebów w rzędzie zębowym posiada wierzchołki skierowane wyraźnie ku przodowi. Na podstawie tego porównania skłaniam się do wniosku, że opisywane okazy zaliczone do morfotypu L7 reprezentują fragmenty kości szczekowej (dentary) Planocephalosaurus lub bardzo blisko spokrewnionego z nim taksonu.

## Morfotyp L8 (Fig. 17; Appendix: Fig. 35)

Jest on reprezentowany przez jeden fragment kości zębonośnej (dystalny fragment lewej kości zębowej – dentary) z dwoma zębami o w pełni akrodontycznym typie implantacji. Charakterystycznymi cechami morfotypu są: obecność wyraźnie wykształconych krawędzi zębowych tworzących flangi, silnie wydłużone podstawy koron, podstawa ostatniego zęba jest łzokształtna w rzucie okluzalnym. Podstawa zęba przedostatniego zęba jest w przybliżeniu owalna. Korony zębowe są stosunkowo niskie ale o silnie wydłużonych podstawach. Szczyty zębów są skierowane ku przodowi. delikatnie wypukły Przypodstawny odcinek tylnych krzywizn zębów w rzucie bocznym są delikatnie wypukłe. Granice pomiędzy elementem kościonośnym a podstawami koron zębów są słabo widoczne lub niewidoczne w ogóle. Powierzchnie językowe zębów są wyraźnie mocniej wypukłe od powierzchni wargowych. Brak wykształconych przestrzeni międzyzębowych.



Fig.17. Schematyczna ilustracja morfotypu L8 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Morfotyp ten wykazuje unikalny zestaw charakterystycznych cech morfologicznych nie spotykan u innych okazów rynchocefali ze stanowiska w Krasiejowie. Ogólny pokrój opisywanego fragmentu kości szczękowej przypomina odpowiadający odcinek dentary zaliczony do Planocephalosaurus (okaz UOPB SPH 7M1). Korony zębowe są w przybliżeniu trójkątnego kształtu w rzucie bocznym, o wierzchołkach skierowanych wyraźnie ku przodowi. Ostatni zab na kości zebowej jest w obu przypadkach również wyraźnie większy od zębów poprzedzających. Porównując morfotyp L8 z Planocephalosaurus (oraz zaliczonym do tego rodzaju morfotypem L7) rzucają się w oczy jednak również wyraźne różnice w budowie. Przede wszystkim, w przypadku morfotypu L8 zęby są proporcjonalnie większe w stosunku do elementu zebonośnego. Okazy reprezentujące morfotyp L7 mają korony zębowe bardziej masywne i mniej spłaszczone lingualno-labialne w przyszczytowych odcinkach. Kolejną ważną różnicą jest kształt krzywizn koron zębowych widocznych w rzucie bocznym. W przypadku morfotypu L8 przypodstawne odcinki krawędzi w rzucie bocznym są wyraźnie wypukłe (tylne krzywizny) lub bardzo delikatnie wypukłe (przednie krzywizny). Przyszczytowe odcinki (od mniej więcej ½ wysokości koron) są lekko (przednia krzywizna zęba b) lub wyraźnie (przednia krzywizna zęba a) wklęsłe. Wyraźne jest również przesunięcie przypodstawnych odcinków krawędzi koron (w przypadku zęba b obie krawędzie dojęzykowo, w przypadku zęba a tylna krawędź wygięta dowargowo, przednia lekko dojęzykowo). W przypadku morfotypu L7 krawędzie, jeśli są zachowane, niemal zawsze skierowane są zgodnie z osią podłużną kości zębowej. Przestrzenie międzyzębowe w przypadku morfotypu L8 nie występują, a w morfotypie L7 są obecne przynajmniej u części okazów. Unikalny zestaw cech morfotypu L8 jest bardzo charakterystyczny dla okazów rozpoznanych jako młodociane osobniki Clevosaurus (Fraser, 1988; Whiteside et al., 2008). O młodocianym wieku okazu świadczy również stosunkowo delikatna budowa kości zębowej oraz bardzo wydatny kanał Meckela. Wraz z rozwojem osobniczym, uzębienie Clevosaurus ulegało bardzo drastycznemu przebudowaniu. Korony zębowe stawały się bardzo masywne, wierzchołki ulegały silnemu starciu i stępieniu, obecne są na nich wyraźne ślady abrazji, świadczące o twardym pokarmie dorosłych osobników. U dorosłych osobników niektórych gatunków Clevosaurus, korony zębowe są bardzo niskie, silnie zlewają się ze sobą i tworzą zwartą, wydłużoną powierzchnię tnacą (Sues i Reisz., 1995; Hsiou et al., 2015; Whiteside et al., 2016; Martinez i Soarez, 2015). Młodociane osobniki Clevosaurus (np. okaz AUP 11371 -

Fraser,1988 ) mają ostre tylne krawędzie zębowe o przynajmniej częściowo wypukłej krzywiźnie, zaostrzone, spiczaste wierzchołki koron oraz wyraźne wybrzuszenie na wargowej powierzchni zębów, biegnące od podstawy ku szczytowi. Na podstawie obecności wymienionych cech charakterystycznych, skłaniam się do zaliczenia morfotypu L8 do rodzaju *Clevosaurus*, wskazując na szczególne podobieństwo do *Clevosaurus hudsoni* (Fraser, 1988).

## Morfotyp L9 (Fig. 18; Appendix: Fig. 36-37)

Jest reprezentowany przez dwa, silnie uszkodzone fragmenty kości zębonośnych (najprawdopodobniej elementy kości zębowej) wraz z uzębieniem o w pełni akrodontycznym typie implantacji. Uzębienie charakteryzuje się bardzo niewielkimi rozmiarami, wysokość koron nie przekracza ¼ wysokości elementów zębonośnych. Podstawy koron mają owalny kształt w rzucie okluzalnym. W rzucie bocznym mają szpatułkowaty kształt o zaokrąglonej części szczytowej i bez wyraźnie zaznaczonego pojedynczego punktu szczytowego. Powierzchnie wargowe zębów w rzucie okluzalnym są wyraźnie wypukłe, z kolei powierzchnie językowe są znacznie bardziej spłaszczone, niemal proste. Występuje słabo wykształcona ornamentacja radialna, przynajmniej na powierzchni językowej, utworzona przez pionowe zmarszczki w szkliwie. Przestrzenie międzyzębowe nie występują lub są bardzo niewielkie.



Fig.18. Schematyczna ilustracja morfotypu L9 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Morfotyp ten wykazuje szereg unikalnych, bardzo charakterystycznych cech morfologicznych, nie spotykanych u innych okazów rynchocefali ze stanowiska w Krasiejowie. Obecność bardzo drobnych, szpatułkowatych zębów została stwierdzona jedynie u Indyjskiego taksonu *Rebbanosaurus* (Evans et al., 2001). W materiale pochodzącym z wczesno jurajskich osadów Formacji Kota zidentyfikowano elementy kości zębowych (dentary) zdiagnozowane jako należące zarówno do osobników młodocianych jak i w pełni dojrzałych, o unikalnych cechach morfologicznych uzębienia. Cechy te to: bardzo niewielki w stosunku do kości zębowej rozmiar koron, w pełni akrodontyczny typ implantacji, szpatułkowaty kształt zębów, brak wyraźnie wykształconego pojedynczego szczytu, wyraźnie wypukła powierzchnia wargowa zębów w rzucie okluzalnym, powierzchnia językowa prosta lub wklęsła, krawędzie zębowe zagięte dojęzykowo, widoczna ornamentacja radialna utworzona przez

nieliczne, pionowo biegnące zmarszczki w szkliwie, obecne przynajmniej na powierzchni językowej zębów. U *Rebbanosaurus* widoczne są niewielkie przestrzenie międzyzębowe, jednakże może być to wynikiem bardzo słabego stanu zachowania i fragmentaryczności przypisanych okazów. Cechy wspólne opisywanego odcinka uzębienia na kości zębowej u *Rebbanosaurus* i morfotypu L9 są unikalne, nie występujące w takiej formie u innych przedstawicieli Rhynchocephalia. Na ich podstawie, skłaniam się do wniosku, że morfotyp L9 jest bardzo bliski lub tożsamy z rodzajem *Rebbanosaurus*.

## Morfotyp L10 (Fig. 19; Appendix: Fig. 38)

Reprezentowany przez jeden, silnie uszkodzony fragment kości zębonośnej (środkowy odcinek prawej kości zębowej) z uzębieniem o w pełni akrodontycznym typie implantacji. Ze względu na bardzo słaby stan okazu oraz brak kompletnych koron zębowych, okaz ten jest trudny do identyfikacji. Jednakże zestaw cech charakterystycznych odróżnia go wyraźnie od innych morfotypów rozpoznanych na stanowisku krasiejowskim. Podstawową cechą charakterystyczną morfotypu L10 jest jego wielkość, przewyższająca znacznie wszystkie inne okazy rynchocefali znajdujące się w kolekcji. Zachowane podstawy koron zębowych są bardzo masywne, owalne w rzucie okluzalnym. Przestrzenie międzyzębowe są obecne, ale niewielkie. Granice pomiędzy elementem zębonośnym a podstawami koron są słabo zaznaczone.



Fig.19. Schematyczna ilustracja morfotypu L10 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Mimo dużej niekompletności okazu, część charakterystycznych cech anatomicznych tego morfotypu wykazuje pewne podobieństwo do niektórych przedstawicieli rodzaju *Clevosaurus*. U większość gatunków zaliczonych do rodzaju *Clevosaurus*, uzębienie na kości zębowej jest silnie zmodyfikowane i wyspecjalizowane. Korony zębowe dorosłych okazów *Clevosaurus* są bardzo niskie, wydłużone i występują silnie wykształcone przodo-boczne (antero-lateral) flangi krawędziowe. Cechy te nie występują na okazie UOPB SPH 2018.1. Wyjątkiem pod tym względem jest *Clevosaurus convallis* ((Säilä, 2005) u którego – podobnie jak w przypadku morfotypu L10 – podstawy zębów na kości zębowej w rzucie okluzalnym są masywne, koliste lub lekko owalne i brak jest wykształconych flang krawędziowych. Jednakże gatunek ten odróżnia się od morfotypu L10 brakiem widocznych przestrzeni międzyzębowych, podstawy zębów w rzędzie ściśle do siebie przylegają. W przypadku *C*.

hudsoni (O'brien et al., 2017), u okazów dorosłych zęby są bardzo masywne i niskie, ze słabo wykształconymi lub niewidocznymi flangami krawędziowymi. Również w przypadku tego taksonu brak jest przestrzeni międzyzębowych. *Clevosaurus sectumsemper* (Klein et al., 2015) posiada masywne, koliste lub lekko owalne w rzucie okluzalnym podstawy koron oraz występują u niego wyraźnie wykształcone przestrzenie międzyzębowe. Ze względu na fakt, że okaz UOPB SPH 2018.1 jest bardzo niekompletny i słabo zachowany, nie można jednoznacznie określić przynależności systematycznej. Niewątpliwie jest to przedstawiciel właściwych Sphenodontia (o czym świadczy w pełni akrodontyczny typ implantacji uzębienia), o cechach odmiennych od innych opisanych ze stanowiska morfotypów rynchocefali. Wymienione powyżej podobieństwa anatomiczne plasują go jako możliwą formę zbliżoną do niektórych gatunków z rodzaju *Clevosaurus* jednak charakteryzującą się mniej skomplikowaną budową uzębienia. Morfotyp L10 może również reprezentować całkowicie odmienny i nie spokrewniony blisko z *Clevosaurus* takson właściwych Sphenodontia, który niezależnie wykształcił stosunkowo duże rozmiary ciała oraz zwiększoną masywność uzębienia.

### Morfotyp L11 (Fig. 20; Appendix: Fig. 39-41)

Jest reprezentowany przez trzy fragmenty kości zębowych (dentary), każdy z pojedynczym zębem o w pełni akrodontycznym typie implantacji. Okazy charakteryzują się dużymi rozmiarami i ustępują pod względem wielkości jedynie okazowi reprezentującemu morfotyp L10. Zęby są duże, stosunkowo wysokie, z wyraźnie widocznym spiczastym szczytem skierowanym do przodu. W rzucie okluzalnym podstawy zębów są w przybliżeniu owalnego kształtu, z masywniejszą częścią skierowaną dystalnie. Korona w rzucie okluzalnym jest asymetryczna. Jej wargowa powierzchnia jest wyraźnie wypukła a strona językowa lekko wklęsła. Obecna jest jedynie przednia krawędź zębowa, zlokalizowana przynajmniej w przyszczytowym odcinku korony i skierowana dojęzykowo.



Fig. 20. Schematyczna ilustracja morfotypu L11 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Morfotyp ten pod pewnymi względami przypomina rozpoznane na stanowisku krasiejowskim morfotypy L7 i L8, jednakże występują również wyraźne różnice. Ogólny pokrój fragmentu kości zębowej opisanej jako okaz UOPB SPH 2022-72 (App., fig. 40) przypomina fragmenty kości zębowej zaliczone do morfotypu L7, przynależące najprawdopodobniej do rodzaju *Planocephalosaurus*. W przypadku morfotypów L7 i L11, tylny odcinek kości zebowej jest stosunkowo smukły, szczupły i wydłużony, z zachowanym przynajmniej częściowo kanałem Meckela na językowej powierzchni kości. Ostatni zab w zachowanym rzedzie ma w przybliżeniu bardzo zbliżona forme (trójkatny kształt w rzucie bocznym, stosunkowo wysoka korona zębowa, skierowana ku przodowi część wierzchołkową korony). Jednakże, przy bliższym porównaniu, uzębienie w morfotypach L7 i L11 wykazuje również znaczące różnice. Uzebienie zlokalizowane w dystalnym odcinku kości zebowej w morfotypie L7 (oraz u Planocephalosaurus) jest wyraźnie bardziej masywne i w części wierzchołkowej mniej spłaszczone lingualno-labialnie, podstawy koron w rzucie okluzalnym są owalne lub owalno-koliste i symetryczne, obecne sa wykształcone obie krawedzie zebowe (przynajmniej w przyszczytowym odcinku), występuje słabo zaznaczona, ale jednak widoczna ornamentacja radialna oraz brak jest przestrzeni międzyzębowych w tylnej części ciągu zębowego. U żadnego z okazów zaliczonych do morfotypu L7 nie stwierdzono również obecności powierzchni starcia na językowej stronie elementu kostnego u podstawy zębów. Porównując z kolei morfotyp L11 z morfotypem L8 (reprezentującym najprawdopodobniej pozostałości młodocianego osobnika należącego do *Clevosaurus*) rzuca się w oczy unikalna jedynie dla tych morfotypów budowa podstawy koron zębowych. W obu przypadkach w rzucie okluzalnym korony zębowe mają asymetryczny, lekko łzokształtny, owalny kształt. Podstawy koron są również w podobny sposób silnie wydłużone. Zęby ulegają bardzo wyraźnemu spłaszczeniu lingualnolabialnemu w kierunku doszczytowym. Jednakże, uzebienie okazów z morfotypu L11 wykazuje odmienne proporcje, ma wyraźnie wyższe, wydłużone oraz bardziej spiczaste odcinki przyszczytowe koron, zęby posiadają jedynie słabo wykształconą przednią krawędź, a w rzucie bocznym obie krzywizny zeba są wyraźnie wklesłe. Zeby na wszystkich okazach zaliczonych do morfotypu L11 różnią sie również w pewnym stopniu miedzy soba, ale wynika to najprawdopodobniej jedynie z innej lokalizacji w rzędzie zębowym. Niższa i mniej spiczasta korona zębowa oraz mniejsze rozmiary w przypadku UOPB SPH 2022-25 (App., fig. 39) świadczy, że ząb ten był umiejscowiony bardziej z przodu w rzędzie na kości zębowej. U wielu przedstawicieli Sphenodontia (w tym u Planocephalosaurus i niektórych gatunków Clevosaurus) ostatni ząb w rzędzie na kości zębowej zawsze był największy i najmasywniejszy. Może to również być ząb pochodzący od starszego osobnika, u którego nastąpiło starcie spiczastego szczytu korony. Jednakże unikalny zestaw cech budowy, wspólny dla okazów z morfotypu L11, nie występuje w takiej formie w żadnym innym morfotypie ze stanowiska krasiejowskiego i wskazuje, że okazy te reprezentują pozostałości tego samego taksonu. Pozycja systematyczna morfotypu L11 jest niepewna, gdyż posiada on cechy wspólne z morfotypami L7 i L8, które reprezentują najprawdopodobniej dwa odrębne taksony. Występowanie bardziej skomplikowanej budowy podstawy zębowej zbliża morfotyp L11 bardziej do morfotypu L8. Również obecność na powierzchni językowej elementów zębonośnych charakterystycznego starcia łączy go z rodzajem Clevosaurus, u którego bardzo często występuje ta cecha (Fraser, 1988; Säilä, 2005). Stosunkowo duże rozmiary okazów (długość podstaw zębowych powyżej 2 mm) również mogą sugerować przynależność do rodzaju Clevosaurus. Obecnie można stwierdzić, że morfotyp L11 reprezentuje fragmenty kości

zębowej wraz z uzębieniem zaawansowanego przedstawiciela Sphenodontia, o cechach zbliżonych do *Clevosaurus* i w mniejszym stopniu do *Planocephalosaurus*.

### Morfotyp L12 (Fig. 21; Appendix: Fig. 42-50)

Reprezentowany w kolekcji przez nieliczne i często słabo zachowane okazy. Sa wśród nich zarówno fragmenty kości zębonośnych wraz z uzębieniem, jak i izolowane korony zębowe. Mimo pewnych podobieństw z niektórymi innymi morfotypami ze stanowiska krasiejowskiego morfotyp L12 charakteryzuje się zestawem cech na tyle charakterystycznym, że zasadne było wydzielenie go jako odrębnej grupy. Uzębienie tutaj zaliczone charakteryzuje się w pełni akrodontycznym typem implantacji. Korony są bardzo masywne, stosunkowo niskie, o trójkątnym kształcie w rzucie bocznym. Podstawy zebów w rzucie okluzalnym są owalno-koliste lub niemal koliste. Szczyt koron jest skierowany prostopadle do osi podłużnej podstawy lub bardzo nieznacznie cofniety lub zagięty ku tyłowi. W rzucie okluzalnym powierzchnia wargowa zębów jest wyraźnie mocniej wypukła od powierzchni językowej. Ornamentacja radialna jest obecna i tworzą ją niezbyt liczne, wydatne grzbieciki w szkliwie. Zmarszczki ornamentacji znajduja się na obu powierzchniach zęba i na obu zbiegają się ku wierzchołkowi korony. Poszczególne grzbieciki nie rozwidlają się ani nie zlewają ze sobą, łączą się dopiero na szczycie zęba. Część okazów posiada bardzo lekko zaznaczoną tylną krawędź utworzoną przez powiększony grzbiecik w szkliwie, większy od grzbiecików wchodzących w skład ornamentacji radialnej. Niektóre okazy posiadają również poprzeczne zagłębienie w szkliwie, przecinające grzbieciki ornamentacji radialnej.



Fig. 21. Schematyczna ilustracja morfotypu L12 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Morfotyp L12 wykazuje podobieństwa do niektórych okazów/taksonów opisanych z innych stanowisk paleontologicznych późnego triasu. *Whitakerosaurus* pochodzący ze słynnego stanowiska Ghost Ranch w Nowym Meksyku (Heckert et al., 2008) charakteryzuje się silnie heterodontycznym uzębieniem o w pełni akrodontycznym typie implantacji. Zęby zlokalizowane w tylnej części kości zębowej (dentary) posiadają podobnie owalny lub kolisty kształt podstawy korony w rzucie okluzalnym i dobrze wykształconą ornamentację radialną utworzoną przez nierozgałęzione zmarszczki w szkliwie

zbiegające się ku szczytowi. Podstawowymi różnicami pomiędzy tym taksonem a morfotypem L12 jest fakt, że u Whitakerosaurus korony zębowe w rzucie bocznym mają kształt bardziej deltoidalny, wierzchołki zebów sa zgiete wyraźnie dojezykowo oraz – przynajmniej w przypadku niektórych koron zębowych – występują dwie wyraźnie wyodrębnione krawędzie. Morfotyp L12 wykazuje też bardzo duże podobieństwo do zebów zaliczonych do rodzaju *Micromenodon* (Sues i Schoch, 2020) z karniku formacji Vinita (Basen Richmond, Supergrupa Newark) i okazów oznaczonych jako "takson B" pochodzących ze stanowiska Hallau zlokalizowanego w północnej Szwajcarii i datowanego na późny karnik-wczesny noryk (Whiteside et al., 2017). Micromenodon został opisany na podstawie fragmentarycznych kości zebowych (maxilla) z uzebieniem o w pełni akrodontycznym typie implantacji. Zęby tego taksonu są podobnie jak w przypadku morfotypu L12 masywne, w przybliżeniu trójkątnego kształtu w rzucie bocznym, posiadają kolistą lub owalną w rzucie okluzalnym podstawę i pokryte są dobrze wykształconą ornamentacją radialną utworzoną przez liczne, gęsto ułożone zmarszczki w szkliwie, zbiegające się ku szczytowi. Wiele z zębów Micromenodon posiada również wyraźne, koliste lub owalne powierzchnie abrazyjne na szczytach koron, powstałe za życia zwierzęcia i sugerujące przystosowanie do pobierania twardego pokarmu. Niektóre okazy uzębienia Micromenodon, zwłaszcza te pochodzące z tylnej części rzędu zębowego, posiadają słabo zaznaczoną tylna krawędź utworzona przez grzbiecik szkliwa wydajniejszy od elementów ornamentacji radialnej. Jednakże w przypadku uzębienia Micromenodon nie obserwujemy zagięcia ani cofnięcia szczytów koron. Wszystkie znane okazy zaliczone do tego taksonu posiadają wierzchołki koron skierowane prostopadle do osi podłużnej podstawy. Jednakże, fakt ten może być spowodowany niekompletnością oraz niewielką liczbą opisanych okazów, reprezentujących jedynie mały odcinek rzędu zebowego zlokalizowanego w górnej szczece. Najwieksze podobieństwo łaczy morfotyp L12 z enigmatycznym, nienazwanym dotychczas "taksonem B" ze stanowiska Hallau. W obu przypadkach bardzo zbliżony jest ogólny pokrój koron zębowych oraz trójkątny w rzucie bocznym kształt, z lekko spiczastymi wierzchołkami, najczęściej skierowanymi prostopadle względem osi podłużnej podstawy, rzadziej delikatnie zagiętymi lub cofniętymi. Podobna jest także struktura ornamentacji radialnej i oraz obecność na niektórych zębach lekko zaznaczonej tylnej krawędzi. Jedyną zauważalną różnicą pomiędzy oboma typami jest występowanie u niektórych okazów zaliczonych jako "takson B" obecność zlewających się w przypodstawnej części korony zębowej zmarszczek ornamentacji radialnej. Cecha ta jednak jest stosunkowo rzadka i została zdiagnozowana jedynie na części okazów. "Takson B" określony został jako nienazwany przedstawiciel Sphenodontia o cechach na tyle odmiennych, że został wyróżniony jako forma oddzielna od innych przedstawicieli Rhynchocephalia pochodzących ze stanowiska Hallau. Budowa zębów "taksonu B" przypomina niektóre zęby zaliczone do Planocephalosaurus, zlokalizowane w tylnej części kości szczękowej (maxilla) oraz należące do Clevosaurus, z zaznaczeniem, że uzębienie tego drugiego wykazuje znacznie bardziej skomplikowaną budowę (Whiteside et al., 2017). Okazy zaliczone do morfotypu L12 są bardzo bliskie "taksonowi B" i najprawdopodobniej tożsame z nim.

### Morfotyp L13 (Fig. 22; Appendix: Fig. 51-62)

Obejmuje liczne okazy, wśród których znajdują się zarówno izolowane korony zębowe, jak i większe elementy kości zębonośnych wraz z uzębieniem o w pełni akrodontycznym typie implantacji. Najbardziej charakterystyczną cechą tego morfotypu jest obrócenie koron zębowych o ok. 90<sup>0</sup> względem osi podłużnej elementu zębonośnego. Powoduje to, że krawędź przednia staje się funkcjonalnie krawędzią językową, krawędź tylna staje się krawędzią wargową, powierzchnia wargowa zęba staje się funkcjonalnie powierzchnią przednią a powierzchnia językowa staje się powierzchnią tylną. Wynikiem tego typu przebudowy zęby w rzucie okluzalnym charakteryzują się dużą asymetrycznością. Korony zębowe są bardzo masywne i niskie, często wyraźnie zagięte ku tyłowi i dojęzykowo. Podstawy zębów w rzucie okluzalnym mają kształt owalno-kolisty lub w niektórych przypadkach niemal kwadratowy lub romboidalny. Występują dobrze wykształcone krawędzie, które są zorientowane językowo i wargowo. Obecna jest bardzo wydatna ornamentacja radialna utworzona przez grzbieciki w szkliwie. Poszczególne grzbieciki ornamentacji na powierzchni przedniej (anatomicznie wargowej) skierowane są ku szczytowi korony, na powierzchni tylnej (anatomicznie językowej) skierowane ku górze i biegnące od podstawy do krawędzi zęba. Przestrzenie międzyzębowe są bardzo niewielkie lub nie występują.



Fig. 22. Schematyczna ilustracja morfotypu L13 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Najbardziej charakterystyczną cechą morfotypu L13, niespotykaną u pozostałych morfotypów krasiejowskich rynchocefali jest orientacja krawędzi zębowych, które są skierowane silnie dojęzykowo i dowargowo. Takie poprzeczne poszerzenie koron zębowych stwierdzono u innych przedstawicieli Sphenodontia, zaliczonych do grupy Ophistodontia (Martinez et al., 2013), takich jak *Sphenotitan*, a także u *Clevosaurus latidens* (Herrera-Flores et al., 2018). U taksonów tych, na kościach szczękowej, podniebiennej i zębowej wytworzył się skomplikowany aparat zębowy utworzony przez bardzo liczne i silnie poszerzone zęby, o szerokości znacznie większej od długości. Struktura ta interpretowana jest jako przystosowanie do roślinożerności i bardziej efektywnego rozdrabniania twardej materii roślinnej. Jednakże, wyżej wymienione taksony mają zęby wyraźnie odmienne od okazów zaliczonych do morfotypu L13. Przede wszystkim brak jest u nich jakichkolwiek śladów ornamentacji radialnej, zęby pokryte są grubą warstwą szkliwa i całkowicie gładkie. Krawędzie mają tendencję do redukcji lub

całkowitego zaniku. W rzucie okluzalnym uzębienie Ophistodontia ma pokrój półksiężycowaty, a szerokość koron przekracza kilkukrotnie ich długość. Morfotyp L13 wykazuje podobieństwa w budowie ornamentacji radialnej do morfotypu L5. W obu przypadkach zmarszczki szkliwa na powierzchni wargowej korony zębowej zbiegają się ku centralnemu punktowi części wierzchołkowej zęba. Zmarszczki szkliwa na powierzchni językowej są skierowane pionowo ku górze i łączą się z krawędziami bez zbiegania się w jednym punkcie. Poszczególne zmarszczki mają tendencję do zlewania się u obu morfotypów. Na podstawie porównania i analizy skłaniam się do wniosku, że morfotyp 13 reprezentuje zęby najprawdopodobniej zlokalizowane na kości szczękowej (maxilla) przedstawiciela Sphenodontia zbliżonego do *Planocephalosaurus* lub tożsamego z tym taksonem (na podstawie podobieństwa do morfotypu L5), u którego niezależnie na drodze konwergencji do Ophistodonita nastąpiła modyfikacja uzębienia polegająca na poprzecznym wydłużeniu koron i przesunięciu krawędzi ku orientacji wargowo językowej. Na podstawie porównania z materiałem *Planocephalosaurus* pochodzącym z innych stanowisk paleontologicznych (Fraser, 1982) można stwierdzić, że masywne, poszerzone zęby o zmodyfikowanym ułożeniu krawędzi odpowiadające budową morfotypowi L13 zlokalizowane są w tylnej części kości szczękowej.

#### Morfotyp L14 (Fig. 23; Appendix: Fig. 63-65)

Obejmuje elementy kości zębonośnych z zębami o charakterystycznych cechach budowy. Zęby zaliczone do tego morfotypu posiadają w pełni akrodontyczny typ implantacji, są bardzo niskie, sylwetka koron zębowych w rzucie bocznym jest niemal półkolista, krawędzie zębowe są obecne przynajmniej w przyszczytowej części zębów, występuje ornamentacja radialna przynajmniej na powierzchni językowej, brak jest przestrzeni międzyzębowych. Brak jest wyraźnie zaznaczonego pojedynczego punktu szczytowego. Powierzchnia wargowa zębów jest znacznie bardziej wypukła, co nadaje zębom kształt szpatułkowaty lub upodabnia je wizualnie do siekaczy ssaków.



Fig. 23. Schematyczna ilustracja morfotypu L14 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Uzębienie zaliczone do morfotypu L14 wykazuje wysoki stopień podobieństwa do uzębienia *Rebbanosaurus* i *Godavarisaurus* (Evans et al., 2001) z wczesnojurajskiej Formacji Kota w Indiach.

Zeby na kości przedszczękowej (premaxilla) oraz w najbardziej proksymalnym odcinku kości zebowej (dentary) sa szpatułkowate, korony sa niskie, części szczytowe zębów sa zaokraglone w rzucie bocznym i delikatnie zagiete dojezykowo, powierzchnie wargowe sa wyraźnie bardziej wypukłe od powierzchni językowych, brak jest zazwyczaj pojedynczego punktu szczytowego, za to występują wydatne i podłużne powierzchnie abrazyjne. Zęby sa bardzo mocno ściśniete w rzędzie, a przestrzenie miedzyzebowe nie występuja lub sa bardzo niewielkie. Ornamentacja radialna jest obecna i tworza ja nieliczne grzbieciki w szkliwie. Na powierzchni wargowej zębów ornamentacja jest słabo wykształcona i często niewidoczna z powodu abrazji. Uzebienie innych triasowych i jurajskich przedstawicieli Sphenodontia zlokalizowane na kości przedszczekowej i przedniej cześci kości zebowej (Apesteguia et al., 2012) wyraźnie różni się budową od uzębienia Rebbanosaurus i Godavarisaurus. Zęby zlokalizowane na omawianych elementach zębonośnych u innych taksonów charakteryzują się spiczastym, stożkowatym kształtem, silnie wydłużoną tylną powierzchnią koron znacznie dłuższą od przedniej powierzchni i owalno-kolista w rzucie okluzalnym podstawa. Przeważnie brak jest również ornamentacji radialnej na zebach zlokalizowanych w przedniej części rzędu zebowego. Wyjatkiem jest Sphenocondor, u którego najbardziej przednie zęby z kości zębowej posiadają słabo zaznaczoną ornamentację utworzoną przez drobne, gęsto ułożone zmarszczki w szkliwie. Zęby w przedniej części kości zebowej u młodocianych okazów Clevosaurus sa bardzo niskie, silnie spłaszczone z widocznym pojedynczym szczytem. U okazów dorosłych przednie zeby zanikają całkowicie. W przypadku taksonów indyjskich, uzębienie młodocianych osobników Rebbanosaurus wykazuje duże podobieństwo do okazów zaliczonych do morfotypu L14, jednakże obecne są również pewne różnice w budowie. Przede wszystkim, zeby *Rebbanosaurus* posiadają wyraźnie zaznaczony pojedynczy punkt szczytowy. Okazy dorosłe mają silnie starte korony zębowe i w trakcie wzrostu wykształcają się wyraźnie przestrzenie międzyzębowe. Uzębienie dorosłych okazów Rebbanosaurus zlokalizowane na kości przedszczękowej jest bardzo zbliżone do morfotypu L14, jednakże korony zebowe nie sa tak silnie ściśnięte i występują wyraźnie widoczne przestrzenie pomiędzy poszczególnymi zębami powyżej podstawy. Uzębienie zlokalizowane na przedniej części kości zębowej u młodocianych osobników Godavarisaurus ma silnie szpatułkowaty kształt, jednakże jest jeszcze stosunkowo wysokie i posiada pojedynczy wyraźny punkt szczytowy. Uzębienie okazów dorosłych jest już niemal identyczne z okazami zaliczonymi do morfotypu L14 wykazując wspólny zestaw cech charakterystycznych. Na tej podstawie wnioskuję, że morfotyp L14 reprezentuje fragmentaryczne elementy spojeniowego obszaru kości zębowej (dentary) taksonu bardzo zbliżonego do Godavarisaurus lub tożsamego z nim (Evans et al., 2001, Apesteguia et al., 2012).

## Morfotyp L15 (Fig. 24; Appendix: Fig. 65-68)

Obejmuje nieliczne i trudne do identyfikacji fragmenty kości zębonośnych z zębami o w pełni akrodontycznym typie implantacji. Zęby zaliczone do tego morfotypu posiadają bardzo masywną

podstawę, która w rzucie okluzalnym ma owalny lub kolisty kształt. Są stożkowate i bardzo delikatnie, ale zauważalnie zagięte ku tyłowi i dojęzykowo. Krawędzie są słabo wykształcone i tylko w przyszczytowej części zęba. Powierzchnie językowa i wargowa w rzucie okluzalnym często są silnie wypukłe. Nie występuje w ogóle ornamentacja radialna, szkliwo na powierzchni koron jest gładkie. Brak jest widocznej granicy pomiędzy kością zębonośną a podstawą zęba. Wszystkie okazy z tego morfotypu mają w części szczytowej bardzo wydatne powierzchnie abrazyjne.



Fig. 24. Schematyczna ilustracja morfotypu L15 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Morfotyp L15 jest trudny do interpretacji ze względu na mieszaninę cech stosunkowo prymitywnych (kształt koron zębowych, proporcje zębów, brak ornamentacji radialnej) oraz zaawansowanych (w pełni akrodontyczny typ implantacji, brak widocznej granicy pomiędzy podstawą zębów i kością zębonośną, obecność przynajmniej częściowo wykształconych krawędzi). Fragmentaryczność materiału uniemożliwia jednoznaczne rozpoznanie elementu zębonośnego, co dodatkowo utrudnia identyfikację morfotypu. Budowa i proporcje samych zębów wykazują pewne podobieństwa do uzębienia Penegephyrosaurus curtiscoppi z osadów stanowiska Howell (Somerset, Wielka Brytania) datowanych na retyk (Whiteside, 2017). Penegephyrosaurus jest uznawany za przedstawiciela Rhynchocephalia, bliskiego taksonom takim jak Gephyrosaurus i Deltadectes. Zarówno w przypadku morfotypu L15, jak i uzębienia Pengephyrosaurus, mamy do czynienia z bardzo masywnymi zębami o stosunkowo prostej budowie. Posiadają one owalną lub kolistą podstawę w rzucie okluzalnym, spłaszczaja się nieznacznie ku szczytowi i sa lekko zakrzywione ku tyłowi. Brak jest również u nich wyraźnie wykształconej ornamentacji radialnej, a powierzchnia zębów pokryta jest grubym i gładkim szkliwem. Podstawową różnicą jest fakt, że uzębienie Penegephyrosaurus ma prymitywniejszy, subpleurodontyczny typ implantacji, a w przypadku morfotypu L15 mamy do czynienia z pełnym akrodontyzmem. Dodatkowo, w przypadku uzębienia Penegephyrosaurus od razu rzuca się w oczy wyraźna granica pomiędzy podstawa koron zebowych a elementem zebonośnym oraz delikatniejsza budowa samych zębów, nadająca im lekko kołkowaty i stożkowaty pokrój. Pewne podobieństwa wiążą morfotyp L15 z uzębieniem Clevosaurus hadroprodon ze stanowiska Linca Bernardino (Rio Grande del Sul, Formacja Santa Maria, Brazylia), datowanego na karnik (Hsiou et al., 2019). Gatunek ten wykazuje cechy nietypowe dla późniejszych przedstawicieli rodzaju Clevosaurus,

mianowicie zęby są stosunkowo wysokie, lekko stożkowate, delikatnie zakrzywione ku tyłowi i nie występuje u nich flanga zębowa. Zęby są ściśle zrośnięte z kośćmi zębonośnymi i nie ma widocznych granic pomiędzy nimi. Na zębach *C. hadroprodon* obecna się wyraźnie wykształcona tylna krawędź. W przypadku morfotypu L15 widoczne są słabo wykształcone obie krawędzie zębowe, zlokalizowane w przyszczytowych odcinkach koron. Największe podobieństwo jednak występuje pomiędzy morfotypem L15 a zębami zlokalizowanymi na kości podniebiennej (palatine) u *Clevosaurus convallis* pochodzącego ze stanowiska St. Bride Island (Walia, Wielka Brytania), datowanego na wczesną jurę (Säilä, 2005). W obu przypadkach zęby mają bardzo zbliżony kształt oraz proporcje, wykazują delikatne zakrzywienie ku tyłowi szczytowej części korony, nie posiadają ornamentacji radialnej, a wierzchołek wykazuje często silne ślady starcia. Na tej podstawie skłaniam się do wniosku, że morfotyp L15 może reprezentować uzębienie podniebienne przedstawiciela rodzaju *Clevosaurus* lub taksonu zbliżonego. Prawdopodobieństwo takiej właśnie pozycji morfotypu L15 zwiększa również obecność innych morfotypów wykazujących powinowactwo do *Clevosaurus* na stanowisku krasiejowskim.

### Morfotyp L16 (Fig. 25; Appendix: Fig. 69-72)

Rreprezentowany jest przez nieliczne fragmenty kości zębonośnych z uzębieniem o w pełni akrodontycznym typie implantacji. Charakterystyczny zestaw cech tego morfotypu to: obecność stosunkowo wysokich i wysmukłych koron, szpatułkowaty pokrój zębów, silnie poszerzona podstawa koron zębowych, obecność krawędzi przynajmniej w przyszczytowym odcinku zębów oraz występowanie ornamentacji radialnej przynajmniej na przypodstawnym odcinku powierzchni językowej.



Fig. 25. Schematyczna ilustracja morfotypu L16 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Obecność uzębienia akrodontycznego sugeruje przynależność morfotypu L16 do właściwych Sphenodontia (Whiteside, 1986). Największe podobieństwo pod względem budowy wykazuje on z morfotypem L14 oraz indyjskim taksonem *Godavarisaurus* (Evans et al., 2001). Zęby zaliczone do morfotypu L16 posiadają wyraźnie spłaszczone lingualno-labialne na odcinkach przyszczytowych koron o szpatułkowatym pokroju, czym upodabniają się do morfotypu L14. Zbliżona jest również budowa krawędzi zębowych, które występują w przyszczytowych odcinkach zębów oraz struktura

ornamentacji radialnej. Jedna z podstawowych różnic jest fakt, że w przypadku morfotypu L16 korony zębowe są znacznie wyższe i stożkowate. Część z zaliczonych tutaj okazów posiada słabo zaznaczony, lekko spiczasty szczyt, ale ogólnie wierzchołek koron zebowych jest wyraźnie zaokraglony, co jest wynikiem abrazji. Niewatpliwie, mimo różnic w proporcjach, morfotypy L14 i L16 są bardziej zbliżone do siebie pod względem budowy anatomicznej niż do pozostałych rozpoznanych ze stanowiska krasiejowskiego morfotypów rynchocefali. Różnice pomiedzy nimi moga wynikać z różnego wieku osobników, od których pochodzą okazy. W przypadku indyjskich sfenodontów z rodzaju Godavarisaurus stwierdzono zróżnicowanie budowy uzebienia zmieniające się w obrębie ciągu ontogenetycznego. Okazy zdiagnozowane jako należace do w pełni dorosłych osobników charakteryzują się niskimi lub bardzo niskimi koronami, silnie startą częścią wierzchołkową z wydatnymi powierzchniami abrazyjnymi oraz posiadają niemal półkolisty kształt w rzucie bocznym. Cechy te doskonale pasują do okazów zaliczonych do morfotypu L14. Zęby okazów młodocianych Godavarisaurus są wyraźnie wyższe, bardziej cylindryczne i posiadają zwężającą się mocniej część przyszczytowa, niekiedy ze słabo zaznaczonym punktem szczytowym. Ten zestaw cech budowy z kolei doskonale pasuje do okazów wyróżnionych tutaj jako morfotyp L16. Najprawdopodobniej, oba te morfotypy reprezentują odmienne etapy rozwoju osobniczego tego samego taksonu, który jest tożsamy lub bardzo bliski indyjskiemu Godavarisaurus. Dodatkowym argumentem za taka interpretacja jest budowa koron zebowych u okazu UOPB SPH 2022-12 (App., fig. 72), który posiada wysokie i cylindryczne korony, ale jednocześnie ma silnie startą i zaokrągloną część szczytową, zbliżoną do okazów z morfotypu L14. Alternatywną jest możliwość, że morfotypy L14 i L16 reprezentują uzębienie odrebnych, ale spokrewnionych ze sobą taksonów, u których różnica w budowie uzebienia wynika z zajmowania nieco odmiennych nisz ekologicznych i przystosowania do innego rodzaju pokarmu.

# 6.1.2. Podsumowanie

Dotychczasowe doniesienia o zauropsydach z grupy Lepidosauromorpha z kajpru Krasiejowa ograniczały się jedynie do wzmianek we wczesnych publikacjach z początku eksploracji stanowiska (Dzik et al., 2000; Dzik i Sulej, 2007). Pomimo że szczątki niewielkich gadów wstępnie zaliczanych do Rhynchocephalia były odnajdywane już od samego początku prac badawczych, nie opisano ich dokładniej, ani nie ustalono pozycji systematycznej. Na podstawie analizy nowego materiału zebranego w ciągu ostatnich lat można stwierdzić, że zróżnicowanie lepidozauromorfów jest bardzo duże, porównywalne do niektórych innych stanowisk późnego triasu i wczesnej jury, wskazanych powyżej w opisach poszczególnych morfotypów. Zostały one wyróżnione na podstawie charakterystycznych cech budowy, ale nie muszą odzwierciedlać faktycznego zróżnicowania taksonomicznego. W przypadku przedstawicieli Rhynchocephalia często występował wyraźny heterodontyzm. Zęby zlokalizowane w różnych odcinkach kości zębonośnych, a także na poszczególnych kościach, cechowały się często odmienną budową korony, a także, w niektórych przypadkach, również typem implantacji. Pomimo

tego, można z całą pewnością stwierdzić występowanie dwóch większych grup rynchocefali, co wskazuje na ich zróżnicowanie taksonomiczne, powszechnie notowane na stanowiskach późnego triasu i wczesnej jury (Whiteside et al., 2016, 2017; Whiteside i Marshall, 2008; Keeble et al., 2018; Heckert, 2004; Foffa et al., 2014; Klein et al., 2015). Pierwszą grupę stanowią morfotypy o stosunkowo nieskomplikowanej budowie uzębienia (zęby są stożkowate, proste, pozbawione krawędzi i o gładkiej powierzchni szkliwa), co powiązane jest najczęściej z subpleurodontycznym typem implantacji. Drugą, liczniejszą i bardziej zróżnicowaną grupą są morfotypy charakteryzujące się bardziej skomplikowaną budową uzębienia (wydłużenie podstaw koron, spłaszczenie lingualno-labialne części przyszczytowej, silna asymetryczność zębów w rzucie okluzalnym, obecność wykształconych krawędzi i dobrze rozwiniętej ornamentacji radialnej na powierzchni szkliwa) oraz w pełni akrodontycznym typem implantacji. U form zaawansowanych, niekiedy część cech mogła ulec redukcji lub zanikowi, jak np. częściowa lub całkowita utrata ornamentacji radialnej lub redukcja krawędzi. Brak widocznych wyspecjalizowanych elementów budowy powierzchni zębów u niektórych okazów może być również wynikiem ich starcia za życia zwierzęcia wskutek pobierania i rozdrabniania twardego, silnie abrazywnego pokarmu.

Wyróżnione morfotypy zębowe reprezentują taksony ustanowione wcześniej na bazie materiału pochodzącego z różnych zakątków świata, inne, o dużym prawdopodobieństwie pokrewieństwa z nimi, oraz niepodobne do żadnych z dotychczas opisanych form. Pierwszy (i zapewne drugi) przypadek, zwiększa ich znany dotychczas zasięg paleogeograficzny lub stratygraficzny, ponieważ taksony te zostały udokumentowane po raz pierwszy na terenie Polski lub w osadach noryku (szczegóły poniżej). Morfotypy o nie stwierdzonym dotychczas nigdzie zestawie unikalnych cech mogą być podstawą do ustanowienia nowych taksonów. Niestety, podobnie jak w przypadku innych pozostałości niewielkich kręgowców, szczątki rynchocefali są niemal zawsze mocno fragmentaryczne i często silnie uszkodzone, co ogranicza pewność zdefiniowania ich nowych gatunków czy rodzajów.

Morfotypy L1 i L2 posiadają stosunkowo proste uzębienie o subpleurodontycznym typie implantacji. W obu przypadkach zęby są wyraźnie przyrośnięte swoją wargową powierzchnią do ścianki kości zębonośnej. Po stronie językowej są w większym stopniu odsłonięte i umieszczone w płytkim rowku. Tylko najbardziej przypodstawna część koron zębowych po stronie językowej jest zakryta niską listewką kostną. W przypadku okazu oznaczonego jako morfotyp L2 (UOPB 2020-48) występuje zagłębienie poniżej podstawy jednego z zębów, mogące być zagłębienem resorpcyjnymi. Świadczy to o typowym dla prymitywnych lepidozaurów typie wymiany. Zęby zaliczone do morfotypów L1 i L2 są stożkowate, cylindryczne, stosunkowo wysokie, owalne lub koliste w rzucie okluzalnym, nie ulegają silnemu spłaszczeniu w kierunku doszczytowym i nie posiadają ornamentacji na szkliwie oraz wyróżnialnych krawędzi. Korony zębowe wykazują jedynie bardzo lekkie cofnięcie a część przyszczytowa jest skierowana prostopadle w stosunku do osi podstawy (morfotyp L1) lub bardzo nieznacznie (morfotyp L2) skierowane dojęzykowo. Oba morfotypy wykazują największe podobieństwo do uzebienia Gephyrosaurus (oraz do siebie nawzajem) i prawdopodobnie reprezentuja ten rodzaj lub takson pokrewny. Różnice w budowie pomiedzy morfotypami wynikaja zapewne z różnego umiejscowienia opisywanych okazów na kościach zębonośnych. Gephyrosaurus jest taksonem stosunkowo powszechnym i licznie znajdowanym na kilku stanowiskach paleontologicznych datowanych na późny trias i wczesna jure z Wielkiej Brytanii. Prymitywna budowa jego uzebienia sugeruje, że linia prowadząca do tego taksonu musiała oddzielić się od głównego pnia Rhynchocephalia dużo wcześniej. Gephyrosaurus został opisany dotychczas ze stanowisk wyraźnie młodszych od stanowiska krasiejowskiego: Microlestes Quarry, Holwell, Wielka Brytania datowane na retyk (Whiteside i Duffin, 2017; Whiteside et al., 2016) i z kilku stanowisk zlokalizowanych na St. Bride's Island (Walia, Wielka Brytania) datowanych na hetang (wczesna jura) (Evans, 1980; Evans i Kermack, 1994). Tak duża różnica wiekowa może sugerować długowieczność taksonu Gephyrosaurus, co zostało udokumentowane w przypadku innego wczesnego przedstawiciela rhynchocephalia - Clevosaurus, którego szczątki zaklasyfikowane jako odrębne gatunki opisane zostały ze stanowisk o datowaniu od późnego triasu do wczesnej jury (Säilä, 2005; Sues i Reisz., 1995; Hsiou et al., 2015; Chambi-Trowell et al., 2021; Klein et al., 2015; Jones, 2006). W tym wypadku zakładając, że okazy z Krasiejowa reprezentuja Gephyrosaurus, byłoby to najstarsze wystapienie tego taksonu oraz pierwsze udokumentowane poza Wielka Brytania. Alternatywnie, okazy zaliczone do morfotypów L1 i L2 moga reprezentować inny, ale pokrewny takson/taksony bazalnych rynchocefali lub wręcz jeszcze prymitywniejszego przedstawiciela lepidozauromorfów. Z powodu niewielkiej ilości materiału oraz słabego stanu jego zachowania, położenie systematyczne taksonów reprezentowanych przez morfotypy L1 i L2 może się zmienić, a cechy opisane jako upodabniające do *Gephyrosaurus* moga okazać się z czasem niewystarczające, aby zostały one nadal z nim powiązane. W tym przypadku konieczne jest przeanalizowanie większej ilości lepiej zachowanego i bardziej kompletnego materiału pasującego szczegółami budowy do morfotypów L1 i L2. Słaby stan zachowania, z silnymi śladami abrazji najprawdopodobniej wynikającej z procesów tafonomicznych (starte na całej powierzchni zęby, silnie uszkodzone szkliwo, starta powierzchnia kości zębonośnych) może również wskazywać na transport tych szczątków przez wodę z większej odległości. Może to także tłumaczyć niewielką liczebność okazów tych morfotypów w opisywanej kolekcji. Takson lub taksony, do którego należały zęby zaliczone do morfotypów L1 i L2 mogły żyć w zupełnie innym środowisku, w dużej odległości i jedynie na drodze rzadkiego przypadku ich nieliczne szczątki zostały przetransportowane i zdeponowane na stanowisku krasiejowskim ulegając podczas tego transportu starciu i innym uszkodzeniom.

Morfotyp L6 zdiagnozowany został jako zbliżony do taksonu *Deltadectes*, opisanego jak dotąd z jednego stanowiska Hallau (Formacja Klettgau, Szwajcaria) datowanego na późny noryk lub wczesny retyk (Whiteside i Duffin, 2017). *Deltadectes* podobnie jak wspomniany powyżej *Gephyrosaurus* określany jest jako niesfenodontowy rynchocefal bliski właściwym Sphenodontia (Simoes et al., 2020).

Być może oba te taksony są ze sobą blisko spokrewnione. Niestety morfotyp L6 reprezentowany jest zaledwie przez jeden fragment kości zebonośnej z trzema dobrze zachowanymi zebami. Mimo dużego podobieństwa pomiedzy okazem zaliczonym do morfotypu L6 a niektórymi okazami przypisanymi typowemu Deltadectes (np. okaz PIMUZ A/III 4415; Whiteside i Duffin, 2017), materiał krasiejowski jest zbyt skapy aby jednoznacznie połączyć oba te taksony. Dodatkowo, morfotyp L6 wykazuje także pewne podobieństwo do niektórych okazów z Pontalun (Walia, Wielka Brytania) (Whiteside i Duffin, 2017) zaliczonych do Gephyrosaurus. Morfotypy L1, L2 i L6 z Krasiejowa mogą reprezentować uzębienie jednego i tego samego taksonu o cechach zbliżonych do *Gephyrosaurus* (i/lub *Deltadectes*), a różnice w budowie pomiedzy tymi morfotypami moga wynikać z odmiennej pozycji uzebienia w różnych częściach kości zębonośnych. W tym wypadku morfotyp L6, który wydaje się charakteryzować przypuszczalnie w pełni akrodontycznym typem implantacji, obejmowałby uzębienie zlokalizowane w tylnym odcinku rzędu zębowego. Tego typu stan został stwierdzony u innego bazalnego przedstawiciela właściwych Sphenodontia - Diphydontosaurus, u którego również przednie zęby charakteryzowały się prymitywnym pleurodontycznym lub subpleurodontycznym typem implantacji, a tylne zeby stawały się niemal w pełni akrodontyczne (Whiteside, 1986). Przypuszczenia odnośnie wzajemnych powiązań pomiędzy morfotypami L1, L2 i L6 ze stanowiska krasiejowskiego mogą zostać jednoznacznie potwierdzone jedynie w przypadku przebadania większej ilości bardziej kompletnego materiału. W obecnym stanie wiedzy określane sa jako cf. Gephyrosaurus (morfotypy L1, L2) i cf. Deltadectes (morfotyp L6). Niezależnie od tego, czy morfotypy te są tożsame z wymienionymi taksonami czy też reprezentują odmienne formy im pokrewne, udowadniają one obecność przynajmniej jednego (a prawdopodobnie dwóch) taksonów wczesnych rynchocefali o nieakrodontycznym uzębieniu na stanowisku Krasiejowskim.

Wszystkie pozostałe morfotypy uzębienia Rhynchocephalia ze stanowiska krasiejowskiego reprezentują najprawdopodobniej bardziej zaawansowane, właściwe Sphenodontia, o w pełni akrodontycznym typie implantacji uzębienia. Morfotyp L3 reprezentowany przez dwa słabo zachowane okazy wykazuje pewne podobieństwo do morfotypu L1 pod względem ogólnego kształtu i proporcji koron zębowych. Jednakże wykazuje również w pełni akrodontyczny typ implantacji i podstawy koron zębowych są silnie zlane z kością zębonośną oraz nie występują ścianki kostne odgraniczające zęby. Brak wykształconych krawędzi i ornamentacji radialnej wskazuje, że morfotyp L3 może zajmować bazalną pozycję w obrębie właściwych Sphenodontia. Niewielka ilość okazów oraz kiepski stan ich zachowania uniemożliwiają określenie dokładniejszej pozycji tego morfotypu. Morfotyp L4 jest również bardzo trudny do interpretacji ze względu na fakt, że jest reprezentowany przez pojedynczy okaz. Wykazuje zestaw cech odróżniający go wyraźnie od innych morfotypów rynchocefali ze stanowiska krasiejowskiego. Jednakże na ich podstawie trudno jest jednoznacznie określić jego pozycję systematyczną. Okaz UOPB SPH 2020-106 wykazuje powierzchowne podobieństwo do okazów zaliczonych do morfotypu L7. Jednakże przy dokładniejszym porównaniu widoczne są pewne unikalne

cechy budowy nieobecne w takiej formie w uzębieniu innych przedstawicieli sfenodontów ze stanowiska krasiejowskiego. Obecność w pełni akrodontycznego typu implantacji korony zębowej, struktura części wierzchołkowej zęba oraz obecność krawędzi udowadnia, że mamy do czynienia z zaawansowanym przedstawicielem Sphenodontia, najprawdopodobniej usytuowanym w obrębie Eusphenodontia (Chambi-Trowell et al., 2021).

Morfotypy L5 i L13 reprezentuja fragmenty kości zebonośnych wraz z zebami oraz izolowane zęby pochodzące z kości szczękowej (maxilla) należące najprawdopodobniej do rodzaju Planocephalosaurus. Do tego samego taksonu zaklasyfikowano także morfotyp L7 obejmujący fragmenty kości zębowej (dentary). Morfotypy L11 i L12 wykazują pod pewnymi względami podobieństwo do uzębienia tego taksonu, ale posiadają też zestaw cech charakterystycznych i wyraźnie odmiennych wskazujących najprawdopodobniej na ich odrębność taksonomiczna. Alternatywnie, moga to być pozostałości uzębienia zlokalizowanego w innym obszarze na kościach zębonośnych (morfotyp L12) lub stanowić pozostałości osobników starszych, u których część cech uległa przekształceniu (lub zanikowi) wynikającemu z rozwoju ontogenetycznego lub zużycia uzębienia w wyniku abrazji (morfotyp L11). Planocephalosaurus jest uznawany najczęściej jako przedstawiciel właściwych sfenodontów, siostrzany do bardziej zaawansowanej grupy Eusphenodontia (DeMar et al., 2022). Niektóre analizy plasują go jako takson siostrzany do rodziny Clevosauridae w obrębie właściwych Eusphenodontia (Simoes et al., 2020). W pełni akrodontyczny typ implantacji uzębienia, wraz z obecnością wykształconych krawędzi, ornamentacji radialnej oraz modyfikacje w obrębie budowy samej korony zębowej (asymetryczność zębów w rzucie okluzalnym, wykształcanie poszerzenia lingualno-labialnego koron) stawia Planocephalosaurus na bardziej zaawansowanej pozycji na drzewie rodowym sfenodontów w porównaniu z taksonami takimi jak Gephyrosaurus czy Deltadectes. Szczatki Planocephalosaurus są stosunkowo często znajdowane na stanowiskach datowanych na retyk zlokalizowanych w Wielkiej Brytanii: Ruthin (Cowbridge Islands, Walia, Anglia: Robinson, 1957a,b), Tytherington (Anglia: Marshall i Whiteside, 1980), Cromhall (Gloucestershire, Anglia: Fraser, 1982; Fraser i Walkden, 1983) i Durdham Down (Redham, Derdham, Anglia: Buckland, 1824). Poza Europa, jedynym pewnym miejscem występowania szczątków tego taksonu jest stanowisko w Crosby County (Teksas, USA: Lucas i Luo, 1993) datowane na noryk (Chinle Group). Uzębienie Planocephalosaurus jest bardzo charakterystyczne i wyraźnie odmienne od uzębienia większości innych przedstawicieli Sphenodontia. Przede wszystkim rzuca się w oczy wyraźna różnica budowy pomiędzy zebami zlokalizowanymi na kościach szczęki górnej i żuchwy. Zęby zlokalizowane w przedniej części kości szczękowej (maxilla) są stosunkowo wysokie, spłaszczone, z zakrzywionymi ku tyłowi odcinkami przyszczytowymi. Zęby zlokalizowane w tylnych częściach kości szczękowej są z kolei niskie, bardzo masywne, zawsze zakrzywione ku tyłowi, o poszerzonej podstawie i z silnie zmodyfikowaną orientacją krawędzi. Najbardziej charakterystyczną cechą uzębienia z kości szczękowej jest unikalny typ ornamentacji radialnej. Grzbieciki szkliwa zlokalizowane na powierzchni wargowej zębów zbiegają się

ku szczytowemu centralnemu punktowi korony zębowej. Z kolei grzbieciki na powierzchni jezykowej biegna pionowo ku krawędzi zęba. Poszczególne grzbieciki mają również tendencję do zlewania się i rozgałeziania, zwłaszcza w cześci przypodstawnej koron zebowych. Zeby z kości szczekowej maja dobrze wykształcone krawędzie, z których przednia ma tendencję do przesunięcia ku powierzchni językowej, a tylna ku powierzchni wargowej, co powoduje wytworzenie asymetryczności korony zębowej w rzucie okluzalnym. Uzębienie zlokalizowane na kości zębowej (dentary) ma zupełnie odmienną strukturę. Zęby są trójkątne w rzucie bocznym, stosunkowo wysokie, silniej spłaszczone lingualno-labialnie. Korony nie są zakrzywione ku tyłowi, a często wręcz ich szczyty są skierowane ku przodowi, zwłaszcza w zebach pochodzacych z tylnej cześci rzedu zebowego. Ornamentacja radialna na zębach zlokalizowanych na kości dentary jest słabiej rozwinięta i często zredukowana. Charakterystyczną cechą jest częste występowanie naprzemienne dużych w pełni rozwiniętych zębów oraz bardzo małych, spiczastych zębów o uproszczonej budowie. Zęby z żuchwy maja słabiej rozwinięte krawędzie lub są one zredukowane i zanikają. Ostatni ząb zlokalizowany na kości szczękowej jest największy z wyraźnie skierowana ku przodowi częścia przyszczytowa. W rzucie okluzalnym zęby na kości zębowej nie wykazują silnej asymetryczności, krawędzie jeśli są zachowane lub obecne są skierowane w przybliżeniu zgodnie z osią podłużną podstawy zębów lub zaginają się w niewielkim stopniu. Tak silna różnica pomiędzy uzębieniem pochodzącym z górnej i dolnej szczęki bywa kłopotliwa przy rozpoznawaniu taksonu w przypadku gdy mamy do czynienia z fragmentarycznymi, często słabo zachowanymi i izolowanymi elementami. Na szczęście materiał pochodzący z Anglii, będący podstawą opisu Planocephalosaurus robinsonae, jest stosunkowo kompletny i umożliwił dokładne opisanie budowy całej czaszki wraz z kośćmi zebonośnymi (Fraser, 1982), co umożliwiło zaklasyfikowanie morfotypów L5, L7 i L13 ze stanowiska krasiejowskiego do tego rodzaju. Okazy krasiejowskie są praktycznie nieodróżnialne pod względem budowy od okazów pochodzących ze stanowiska Cromhall i posiadają wszystkie charakterystyczne cechy morfologiczne typowe dla Planocephalosaurus. Obecność tego rodzaju na stanowisku krasiejowskim jest pierwszym potwierdzonym występowaniem tego taksonu w Polsce i poszerza jego zasięg paleogeograficzny. Zwiększa również temporalny zakres występowania taksonu biorąc pod uwagę przypuszczalny wiek stanowiska krasiejowskiego szacowany na wczesny noryk.

Morfotyp L9, mimo że reprezentowany przez zaledwie dwa okazy, wykazuje bardzo duże podobieństwo do indyjskiego rodzaju *Rebbanosaurus*. Obecność licznych w pełni akrodontycznych zębów o bardzo niewielkich rozmiarach jest cechą unikalną w obrębie Sphenodontia, stwierdzoną obecnie wyłącznie u tego taksonu. Również sama struktura koron zębowych, które są delikatnie szpatułkowate, o zaokrąglonych szczytach, krawędziach zagiętych dojęzykowo i zbiegającej się w punkcie szczytowym ornamentacji radialnej, zlokalizowanej na powierzchni językowej, jest bardzo charakterystyczna dla tego rodzaju oraz obecna w przypadku morfotypu L9. Stosunkowo liczne szczątki *Rebbanosaurus* zostały odkryte na stanowisku Paikasigudem (Andhra Pradesh, Indie) (Evans et al.,

2001). Okazy zaliczone do morfotypu L14 reprezentują fragmenty przedniej części kości zebowej (dentary) wraz z charakterystycznym uzębieniem; wykazują również bardzo duże podobieństwo do uzebienia Rebbanosaurus oraz drugiego pokrewnego taksonu z tego samego stanowiska – Godavarisaurus. W przeciwieństwie do zębów innych przedstawicieli Sphenodontia zlokalizowanych na tym odcinku zębonośnym, u taksonów indyjskich oraz w przypadku morfotypu L14, korony zębowe są szpatułkowate, o zaokrąglonych szczytach i krawędziach zagiętych wyraźnie dojęzykowo oraz o ornamentacji radialnej wykształconej przede wszystkim na powierzchni językowej zębów. Okazy zaliczone do morfotypu L16, mimo różnicy w proporcjach koron wykazują zestaw cech obecnych występujących w morfotypie L14 i moga reprezentować uzebienie tego samego taksonu, ale pochodzace od osobników w innym etapie rozwoju ontogenetycznego. Jeżeli morfotypy L9, L14 i L16 reprezentują szczątki Rebbanosaurus i/lub Godavarisaurus, świadczyłoby to o ich znacznie dłuższym zakresie temporalnego występowania, poczynając od noryku (stanowisko krasiejowskie) do toarku (stanowisko Paikasigudem). Długowieczność taksonu w obrębie sfenodontów jest zjawiskiem potwierdzonym w przypadku Clevosaurus. Potencjalna obecność taksonów znanych dotychczas jedynie z terenów Indii na stanowisku krasiejowskim również nie jest zjawiskiem unikalnym. Z niższej części Formacji Tiki (Madhya Pradesh, Indie: Kumar i Sharma, 2019) znane są szczątki temnospondyli Metoposaurus oraz fitozaurów cf. Parasuchus, powszechnie występujących również na stanowisku krasiejowskim. Osady te datowane są na karnik, są więc nieco starsze od osadów z Krasiejowa. Obecność Rebbanosaurus i/lub Godavarisaurus na stanowisku krasiejowskim byłoby zatem kolejnym wspólnym elementem faunistycznym łączącym oba te regiony, oraz pierwszym ich stwierdzeniem poza Indiami. Tradycyjnie, oba te taksony były traktowane jako blisko ze soba spokrewnione i leżące na bazalnej pozycji w obrębie Eusphenodontia (Evans et al., 2001). Pewne analizy moga wskazywać na bliższe pokrewieństwo Rebbanosaurus z południowoamerykańskimi taksonami (np. Sphenocondor) i plasują ten takson na nieco bardziej zaawansowanej pozycji w stosunku do Godavarisaurus, jako bazalnego przedstawiciela Neosphenodontia (Chambi-Trowell et al., 2021).

Morfotyp L8 reprezentowany przez pojedynczy dobrze zachowany fragment kości zębowej z uzębieniem został zdiagnozowany jako młodociany okaz rodzaju *Clevosaurus*, ze szczególnym podobieństwem do *C. hudsoni*. Również okazy zaliczone do morfotypów L10, L11 i L15 wykazują bardzo duże podobieństwo do uzębienia *Clevosaurus* i mogą reprezentować właśnie ten takson. Różnice w budowie uzębienia pomiędzy tymi morfotypami przypuszczalnie wynikają z różnego wieku osobników, od których pochodzą okazy oraz z odmiennego umieszczenia w rzędach zębowych na kościach zębonośnych. Okaz UOPB SPH 2018-CL wykazuje zestaw cech morfologicznych występujący u młodocianych osobników *Clevosaurus*. Są to: obecność ostrych krawędzi zębowych, krawędzie zębowe nie leżą zgodnie z osią podłużną elementu kościonośnego, silnie spłaszczona lingualno-labialnie wierzchołkowa część koron, skierowanie części szczytowych zębów ku przodowi. Okazy zdiagnozowane jako pochodzące od młodocianych osobników *Clevosaurus* opisane ze stanowisk

Bristol Chanell, Cromhall (Anglia: Fraser, 1988) i Titherington (Anglia: Whiteside i Marschall, 2008) sa niemal nieodróżnialne od okazu UOPB SPH 2018-CL. Morfotyp L11 obejmuje okazy wykazujące swoista mieszanine cech wspólnych dla Clevosaurus i Planocephalosaurus, a ze wzgledu na niekompletność trudno jest jednoznacznie rozstrzygnąć jego pozycję. Pozostałe morfotypy ze stanowiska krasiejowskiego wykazujące pewne cechy wspólne z *Clevosaurus* opisane są na podstawie znacznie bardziej fragmentarycznych (morfotyp L15) i najczęściej bardzo słabo zachowanych (morfotyp L11) okazów. Clevosaurus jest szeroko rozpowszechniony zarówno temporalnie jak i geograficznie oraz jest reprezentowany w zapisie kopalnym przez bogaty materiał reprezentujący kilka gatunków. Najstarsze szczatki zaliczone do tego rodzaju zostały opisane z osadów formacji Santa Maria w Brazylii i datowane są na karnik (Hsiou et al., 2019). Z osadów noryckich znany jest z następujących stanowisk: Modernach (Diekirch, Luksemburg: Hahn et al., 1984), Miller Ranch (Dockum Group, Teksas, USA: Anonymus, 1983), Upper Kalgary (Formacja Tecovas, Teksas, USA: Lucas i Luo, 1993), Candelaria (Rio Grande del Sul, Brazylia: Martinelli et al., 2005; Chambi-Trowell et al., 2021) i Gurhalde (Formacja Klettgau, Aargau, Szwajcaria: Zahner i Brinkmann, 2019). Clevosaurus najliczniej reprezentowany jest na stanowiskach retyku: Embrough (Anglia: Robinson, 1957), Cromhall (Anglia: Macfadyen, 1970; Fraser i Walden, 1983), Ruthin (Walia: Robinson, 1957), Tytherington (Anglia: Marschall i Whiteside, 1980), Woodleaze (Anglia: Klein et al., 2015), Habay-la-Vieille (Gaume, Belgia: Godefroit i Sigogneu-Russel, 1995). Wczesnojurajskie szczatki tego taksonu stwierdzone zostały Saint Bride Island (Anglia: Evans i Kermack, 1994), Tachung (Lufeng, Chiny: Bien, 1940), Dawa (Lufeng, Chiny: Wu, 1994), Wasson Bluff (Kanada: Schubin et al., 1994) i Stormberg (Południowa Afryka: Sues i Reisz, 1995). Najliczniejsze szczatki zaliczane do tego taksonu pochodza z Anglii, ze stanowiska Cromhall Quarry, gdzie jest on zarazem najliczniejszym przedstawicielem Sphenodontia. Szczatki ze stanowiska krasiejowskiego są pierwszym potwierdzonym występowaniem Clevosaurus na terenie Polski.

Występowanie bogatej i zróżnicowanej fauny Rhynchocephalia na stanowisku krasiejowskim, obejmującej przynajmniej cztery taksony, a prawdopodobnie więcej, nie jest sytuacją unikalną. W późnym triasie rynchocefale przechodziły silną radiację adaptacyjną i pojawiło się wiele ich rodzajów, stanowiących ważny składnik faun niewielkich kręgowców lądowych. Brak przedstawicieli bardziej zaawansowanych lepidozauromorfów, należących do łuskonośnych (Squamata), które dzisiaj są najliczniejszymi zauropsydami, umożliwił rynchocefalom zajęcie różnych nisz ekologicznych. Na wielu stanowiskach paleontologicznych mamy do czynienia z obecnością więcej niż jednego taksonu rynchocefali i często występują obok siebie taksony o odrębnej budowie uzębienia, co sugeruje przystosowanie do różnego rodzaju pokarmu. Stanowiska tego typu to: Hallau (Szwajcaria, retyk: Whiteside i Duffin, 2017), St. Bride Island (Anglia, hetang: Evans i Kermack, 1994), Cromhall (Anglia, retyk: Fraser, 1985, 1994; Walkden i Fraser, 1993; Whiteside i Marshall, 2008), Upper Kalgary (Teksas, noryk: Lucas i Zuo, 1993), Tytherington (Anglia, retyk: Marshall i Whiteside, 1975), Paikasiguden

(Indie, toark: Evans et al., 2001), Faxinal do Soturo (Brazylia, noryk: Martinelli et al., 2005). Zespół rynchocefali ze stanowiska krasiejowskiego jest najbardziej zbliżony do faun znanych z terenów Anglii z późnego triasu oraz wczesnej jury i obejmuje cf. Gephyrosaurus, Planocephalosaurus i Clevosaurus. Szczątki Gephyrosaurus są znane obecnie jedynie z terenów Anglii i większość z nich pochodzi z St. Bride's Island datowanych na hetang lub synemur (Kuehne, 1949; Kermack et al., 1968; 1973; Evans i Kermack, 1994). Jedyne triasowe stanowisko z tym taksonem to "Microlestes quarry" zlokalizowane w Holwell w Anglii (Whiteside i Duffin, 2017), datowane jest na wczesny retyk. Przypuszczalna obecność Gephyrosaurus w skałach krasiejowskich przesuwałaby znacznie zakres temporalnego występowania tego taksonu do norvku. W przypadku *Planocephalosaurus* ogromna wiekszość okazów pochodzi z terenów Anglii. ze stanowisk: Cromhall Quarry (Fraser, 1982; Fraser i Walden, 1983), Ruthin Quarry (Robinson, 1957) i Tytherington Quarry (Marschall i Whiteside, 1980). Poza Europa, został on stwierdzony jedynie w noryckich osadach Formacji Tecovas (Chinle) z Teksasu (Heckert, 2004). Najbardziej kosmopolitycznym taksonem jest jednak *Clevosaurus*, który w późnym triasie i wczesnej jurze zasiedlał niemal cała Pangeę. Co ciekawe, triasowe szczątki tego taksonu znane są głównie w Brazylii i Europy (Anglia, Belgia, Szwajcaria i Luksemburg). We wczesnej jurze takson ten powszechnie występował też w Azji (Chiny), południowej Afryce i w Ameryce Północnej (Kanada). Jeżeli część okazów z Krasiejowa rzeczywiście reprezentuje szczątki Rebbanosaurus i/lub Godavarisaurus, byłoby to pierwsze wystąpienie tych taksonów poza Indiami i znacznie przesunełoby temporalny zasięg ich występowania.

Wszystkie rozpoznane na stanowisku krasiejowskim taksony Rynchocephalia są jednocześnie pierwszymi udokumentowanymi ich wystąpieniami na terenie Polski i mają duże znaczenie w zrozumieniu paleobiogeografii faun lądowych czworonogów z późnego triasu.

# 6.2. Archosauromorpha

Archosauromorpha (Huene, 1946) to druga największa grupa zauropsydów, siostrzana do lepidozauromorfów. Według definicji, obejmuje ona rodzaj *Protorosaurus* oraz wszystkie zauropsydy bliżej spokrewnione z tym taksonem niż Lepidosauromorpha (Dilkes, 1998) (Fig. 26). W dzisiejszej faunie reprezentowane są zaledwie przez dwa klady: krokodyle (Crocodylia) i ptaki (Aves). W triasie występowało wiele grup zauropsydów nie będących potomkami ostatniego wspólnego przodka krokodyli i ptaków, ale nadal bliżej z nimi spokrewnionych niż z Lepidosauromorpha. Benton (1985) i Gauthier et al., (1988c) zgrupowali te pokrewne taksony w obrębie Archosauria i ich najbliższych krewniaków (Archosauriformes) jako Archosauromorpha. Grupa ta obejmuje kilka wymarłych bazalnych kladów o niejasnych pokrewieństwach, takich jak: najprawdopodobniej polifiletyczne Protorosauria czy Choristodera. Niektóre analizy kladystyczne (Lee, 2013) umieszczają w obrębie

Archosauromorpha także wymarłe mezozoiczne Placodontia i Eosauropterygia (tradycyjnie umieszczane bliżej lepidozauromorfów) oraz grupę Pantestudines obejmująca żółwie (Testudinata). Klad Crocopoda, w skład którego wchodzi wiele przeważnie triasowych grup: Allokotasauria, Rhynchosauria, "Prolacertidae" i grupa koronna Archosauriformes (Ezcurra, 2016). Archozauriformy to najbardziej zróżnicowana i najliczniej reprezentowana grupa archozauromorfów, obejmująca właściwe archozaury (Archosauria), a więc krokodyle (Crocodilia), pterozaury (Pterosauria) oraz dinozaury (Dinosauria) wraz z ptakami (Aves), a także wszystkie taksony aż do ostatniego wspólnego przodka tych grup. Archozauromorfy to dominująca grupa ladowych (a także ziemnowodnych i latających) czworonogów w mezozoiku, a jeżeli weźmiemy pod uwage, że do grupy tej należa dzisiejsze ptaki, to nadal przeżywająca rozkwit. Dokładna systematyka triasowych przedstawicieli archozauromorfów jest problematyczna i nie do końca jasna. W triasie grupa ta przeżywała ogromny rozkwit i szybką radiację adaptacyjną, która zaowocowała pojawieniem się bardzo wielu linii o nie do końca jasnych wzajemnych powiązaniach ewolucyjnych, często posiadających wspólne cechy powstałe na drodze konwergencji. Ze stanowiska krasiejowskiego znane sa liczne szczatki dużych przedstawicieli Archozauromorfów. Najliczniej reprezentowane są fitozaury (Phytosauria), które obecnie plasowane są jako bazalne odgałęzienie Pseudosuchia lub wyrzucane poza obręb właściwych Archosauria (Nesbitt, 2011) jako grupa do nich siostrzana.

Do właściwych archozaurów należą niewątpliwie przedstawiciele Aetosauria (*Stagonolepis*) i Rauisuchidae (*Polonosuchus*), wchodzące w skład większego kladu Pseudosuchia, czyli linii "krokodylowej". *Silesaurus* jest z kolei przedstawicielem drugiej wielkiej grupy właściwych archozaurów – Avemetatarsalia, stanowiących linię "ptasią". Według aktualnej wiedzy *Silesaurus* określany jest jako przedstawiciel dinozauriformowych dinozauromorfów (Nesbitt et al., 2017; Cau, 2018). *Ozimek* (Dzik i Sulej, 2016) jest enigmatycznym archozauromorfem zaklasyfikowanym do rodziny Sharovipterygidae i jedynym jak dotąd opisanym naukowo niewielkim zauropsydem ze stanowiska Krasiejowskiego. Tradycyjnie, rodzina ta była zaliczana do grupy Protorosauria obejmującej szereg różnorodnych triasowych taksonów (Modesto i Sues, 2004). Najnowsze badania (Spiekman et al., 2021) sugerują jednak, że jest to grupa polifiletyczna, stanowiąca w przeszłości takson "worek" dla niespokrewnionych blisko ze sobą rodzajów wykazujących pewne anatomiczne wspólne cechy wynikające z konwergencji. Według niektórych analiz filogenetycznych (Pritchard i Sues, 2019), *Ozimek* może być przedstawicielem rodziny Tanystropheidae.



Fig.26. Uproszczony kladogram Archosauromorpha (**A**) i Archosauria (**B**) na podstawie Nessbit (2011,2017), Ezcurra (2016) i Cau (2018).

W późnym triasie, archozauromorfy były bardzo zróżnicowane, zajmując przeróżne nisze ekologiczne i dominując we wszystkich faunach lądowych czworonogów w skali globalnej. Zęby archozauromorfów mogą mieć bardzo różnorodną budowę w zależności od przystosowań ekologicznych. Zawsze charakteryzują się jednak tekodontycznym typem implantacji i najczęściej posiadają spiczasty, wyraźnie zaznaczony szczyt korony. U przedstawicieli wielu grup archozauromorfów występują wyraźnie wykształcone krawędzie zębowe, na których widoczne są dentikle lub wyrostki serracyjne. Różnorodność zestawów cech budowy różnych morfotypów może być wynikiem zarówno zróżnicowania taksonomicznego, jak również efektem rozwoju ontogenicznego, heterodontycznością, zróżnicowaniem osobniczym, a nawet zmianami patologicznymi. Przykładowo,

Α

dany takson, np. przedstawiciel fitozaurów (Phytosauria), może posiadać kilka różnych morfotypów zębów w obrębie ciągu zębowego. Może się również zdarzyć, że dwa lub więcej taksonów archozauromorfów może mieć bardzo podobną budowę uzębienia wynikającą z pokrewieństwa lub konwergencji. Należy zaznaczyć, że podział izolowanych zębów na morfotypy może odzwierciedlać faktyczne zróżnicowanie taksonomiczne na danym stanowisku, ale nie może być równoznaczne z wyznaczeniem dla każdego z nich odrębnego taksonu. W wyróżnieniu poszczególnych morfotypów zastosowano sposób klasyfikacji na podstawie prac Godefroit i Cuny (1997) i Heckerta (2004), opisując najbardziej charakterystyczne i diagnostyczne zestawy cech oraz starając się przypisać zęby do najniższej możliwej jednostki systematycznej bazując na porównaniu z morfotypami opisanymi z innych stanowisk. Do analizy wykorzystano łącznie 154 okazy zębowe bezsprzecznie należące do archozauromorfów. W kolekcji znajduje się jeszcze bardzo wiele okazów zębowych, które niestety, ze względu na swoją niekompletność lub stan zachowania, nie pozwalają na jednoznacznie przypisanie ich do któregoś z wyróżnionych morfotypów. Dodatkowo, podczas ostatnich prac badawczych odkryto kolejne morfotyp zębowe archozauromorfów, które ze względu na stan zaawansowania niniejszej pracy nie zostały uwzględnione i będą obiektem przyszłych badań.

# 6.2.1. Morfotypy Archosauromorpha

Do opisania i utworzenia poszczególnych morfotypów zębowych zaliczonych do Archosauromorpha wykorzystano następujące cechy charakterystyczne:

- Kształt, wielkość i proporcje korony zębowej.
- Kształt podstawy w rzucie okluzalnym.
- Orientację szczytu korony (określa czy szczyt korony jest prostopadły do osi podłużnej podstawy, zakrzywiony, cofnięty, wygięty dojęzykowo lub dowargowo).
- Obecność i typ krawędzi oraz ich orientację (czy krawędź jest zgodna z osią podłużną podstawy zębowej, zagięta dowargowo lub dojęzykowo, czy przesunięta na jedną z tych powierzchni)
- Obecność oraz rodzaj ornamentacji szkliwa.
- Obecność oraz rodzaj struktur leżących na krawędziach.

Część z opisywanych morfotypów zębowych bazuje na okazach, które najprawdopodobniej zostały utracone, połknięte i przetrawione za życia zwierzęcia. Zęby te są całkowicie lub częściowo pozbawione szkliwa, krawędzie oraz struktury mogące na nich występować często są silnie zatarte a w części podstawnej znajduje się zagłębienie resorpcyjne. W takich wypadkach morfotyp jest uznawany jako odrębny wyłącznie wtedy, kiedy zęby do niego zaliczone wykazują wystarczająco charakterystyczny zespół pozostałych cech budowy (kształt, wielkość, proporcje) odmienny od pozostałych morfotypów. Często również dany morfotyp jest opisywany na podstawie okazów zarówno

kompletnych, nie uszkodzonych jak i strawionych, jeżeli wykazują wystarczająco wiele wspólnych cech odróżniających je od innych morfotypów.

### Morfotyp A1 (Fig. 27; Appendix: Fig. 73-84)

Obejmuje zeby od umiarkowanie niskich (TCH  $\sim 1.5 - 2$  TCL) do umiarkowanie wysokich (TCH > 2 TCL). Zęby są wyraźnie zakrzywione ku tyłowi. Wierzchołek korony jest spiczasty i lekko zagięty ku stronie językowej. Podstawa w rzucie okluzalnym jest owalna lub kolisto-owalna, ku szczytowi korona ulega spłaszczeniu lingualno-labialnemu. Powierzchnia wargowa jest wyraźnie bardziej wypukła od powierzchni jezykowej. Najbardziej charakterystyczna cecha tego morfotypu jest ułożenie przedniej krawędzi na bardzo wydatnym kołnierzyku (mniej więcej od <sup>1</sup>/<sub>3</sub> lub <sup>1</sup>/<sub>2</sub> wysokości zęba). Kołnierzyk jest wyraźnie skierowany ku stronie językowej, co wywołuje silna asymetryczność korony w rzucie okluzalnym. W rzucie wargowym przednia krawędź jest niekiedy niemal niewidoczna. Na powierzchni językowej, na odcinku zęba na którym znajduje się kołnierzyk, pomiędzy nim a częścią rdzeniowa zeba występuje głęboki rowek biegnacy równolegle do krawędzi. Rowek biegnie zazwyczaj od podstawy kołnierzyka niemal do samego wierzchołka. Na kołnierzyku, w jego środkowym odcinku występuje ząbkowanie. Ilość dentikli różni się nieznacznie w zależności od okazu. Poszczególne wyrostki są małe i niskie, często silnie zabradowane i pozbawione wyraźnych szczytów. Poniżej kołnierzyka, przednia część zęba jest pozbawiona krawędzi. W rzucie okluzalnym odcinek ten jest zaokrąglony. Część przyszczytowa zęba jest spiczasta, ale pozostaje stosunkowo masywna. Na tylnej powierzchni korony brak jest wykształconej krawędzi, w rzucie okluzalnym jest ona wyraźnie zaokrąglona. W rzucie bocznym, przednia krzywizna zęba jest równomiernie wypukła lub prosta na odcinku poniżej kołnierzyka, a powyżej jego podstawy wypukła aż do szczytu. Krzywizna tylna jest jednolicie wklęsła. Na powierzchni językowej często występuje prążkowanie w szkliwie. Zmarszczki znajdujące się na kołnierzyku nie biegną równolegle do osi zęba tylko zakręcają i kończą się na krawędzi. Zmarszczki na głównej części korony biegną równolegle do jej osi.



Fig. 27. Schematyczna ilustracja morfotypu A1 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Mimo bardzo charakterystycznej i unikalnej budowy morfotyp A1 jest trudny do zaklasyfikowania. Zbliżone pokrojem do okazów tutaj zaliczonych zęby opisano z indyjskiej Formacji Tiki w Indiach (Rey et al., 2016, 2019), datowanej na karnik. Okazy te sa niestety słabo zachowane, zazwyczaj są silnie zabradowane (lub strawione) i zostały opisane jako należące do nieokreślonego taksonu archozauriformów. Okazy Indyjskie wykazuja różnice w stosunku do morfotypu A1 z Krasiejowa. Nie posiadaja one wykształconego kołnierzyka oraz dentikli, ale może to być wynikiem abrazji i słabego stanu zachowania. Brak jest zbliżonych do tego morfotypu okazów z innych znanych stanowisk późnotriasowych. Jednakże obecność silnie wyspecjalizowanych struktur anatomicznych, takich jak kołnierzyk i zabkowanie na jego krawedzi, sugeruje przynależność do zaawansowanych Archosauriformes, być może Pseudosuchia. Masywność zębów tego morfotypu, a także brak ostrych krawędzi, najczęściej silnie stępiony wierzchołek, obecność kołnierzyka z masywnymi i tępymi dentiklami (które często wykazują ślady zużycia podczas żerowania) może wskazywać na wszystkożerność lub roślinożerność zwierzecia od którego pochodzi to uzebienie. Zróżnicowany kształt oraz proporcje wielkości, przy zachowaniu najbardziej charakterystycznych cech morfologicznych wskazuje również na pewnego stopnia heterodontyczność. Kilka okazów zaliczonych do tego morfotypu wykazuje silne ślady zużycia i ma mocno starte szkliwo na całej swojej powierzchni, co sugeruje, że mogły być one połkniete i przetrawione za życia zwierzecia. Z powodu obecności unikalnych cech budowy uznano, że morfotyp A1 reprezentuje uzębienie zaawansowanego przedstawiciela archozauromorfów o niepewnej pozycji systematycznej.

### Morfotyp A2 (Fig. 28; Appendix: Fig. 85-90)

Obejmuje zęby od umiarkowanie niskich (TCH  $\sim 1,5 - 2$  TCL) do umiarkowanie wysokich (TCH  $\geq 2$  TCL). Korona zębowa u tych okazów jest wyraźnie zakrzywiona ku tyłowi. Wierzchołek korony jest wygięty lekko ku stronie językowej. Podstawa w rzucie okluzalnym jest owalna lub lekko łzokształtna, ku szczytowi korona ulega wyraźnemu spłaszczeniu lingualno-labialnemu. Powierzchnia wargowa jest bardziej wypukła od powierzchni językowej. Najbardziej charakterystyczną cechą tego morfotypu jest występowanie bardzo wydatnego kołnierzyka na środkowym odcinku przedniej powierzchni korony (mniej więcej od  $\frac{1}{3}$  lub  $\frac{1}{2}$  wysokości zęba). Kołnierzyk jest wyraźnie skierowany ku stronie językowej, co wywołuje silną asymetryczność korony widoczną w rzucie okluzalnym. Po stronie językowej, na odcinku zęba, w którym znajduje się kołnierzyk, tworzy się głęboki rowek biegnący równolegle do krawędzi zęba. Rowek biegnie na całej długości kołnierzyku w jego środkowej części, występuje ząbkowanie. Każdy okaz tego morfotypu posiada kilka dentikli na krawędzi kołnierzyka. Poszczególne dentikle mają zazwyczaj lekko spiczaste szczyty skierowane ku górze. Szczeliny pomiędzy dentiklami nie są zbyt długie, są skierowane ukośnie do dołu i znacznie lepiej widoczne od strony językowej. Poniżej kołnierzyka, przednia część zęba jest pozbawiona krawędzi. W

rzucie okluzalnym odcinek ten jest zaokrąglony, w rzucie bocznym pionowy lub biegnie ukośnie do przodu i do góry przechodząc w podstawę kołnierzyka. Część przyszczytowa koron zębowych jest spiczasta, bardzo wyraźnie zwężająca się ku wierzchołkowi. Krawędź zębowa nie sięga do samego szczytu. Na tylnej powierzchni korony brak jest kołnierzyka oraz zaznaczonej krawędzi, w rzucie okluzalnym jest ona wyraźnie zaokrąglona. W rzucie bocznym przednia krzywizna zęba jest wypukła, a krzywizna tylna jest jednolicie wklęsła lub u podstawy pionowa i prosta, a powyżej wklęsła. W rzucie bocznym, sylwetka zęba jest lekko liściokształtna. Na powierzchni językowej okazów niestrawionych występuje prążkowanie w szkliwie. Zmarszczki znajdujące się na kołnierzyku nie biegną równolegle do osi zęba tylko zakręcają i kończą się na krawędzi. Zmarszczki na głównej części korony biegną równolegle do jej osi. Powierzchnia wargowa jest gładka lub z bardzo słabo zaznaczonym prążkowaniem.



Fig. 28. Schematyczna ilustracja morfotypu A2 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Morfotyp A2 wykazuje duże podobieństwa w budowie do morfotypu A1. W obu przypadkach mamy do czynienia z zębami stosunkowo smukłymi i spiczastymi, o wyraźnie zakrzywionej ku tyłowi koronie zębowej. Jedną z bardziej charakterystycznych cech wspólnych obu morfotypów jest obecność jedynie przedniej krawędzi zębowej, która jest umieszczona na dobrze wykształconym kołnierzyku zagiętym dojęzykowo. Tylna powierzchnia korony zębowej nie posiada żadnych śladów krawędzi i jest jednolicie wypukła w rzucie okluzalnym. Struktura dentikli oraz prążkowanie powierzchni w przypadku okazów, u których się one zachowały, jest także zbliżona. Jednakże, mimo podobieństw pomiędzy morfotypami A1 i A2, widoczne są również wyraźne różnice. Przede wszystkim, okazy reprezentujące morfotyp A2 mają wyraźnie bardziej wydłużoną, spiczastą i smukłą część wierzchołkową. Posiadają delikatniej zbudowaną koronę zębową i proporcjonalnie mniejszą podstawę. Kołnierzyk jest niższy i często mocniej przesunięty ku powierzchni językowej. Podobne rozmiary okazów zaliczonych do obu tych morfotypów sugerują, że raczej nie reprezentują one uzębienia pochodzącego od osobników w różnym wieku. Potencjalnie, oba morfotypy mogą reprezentować uzębienie tego samego taksonu, a różnice w proporcjach i budowie mogą wynikać z odmiennej ich lokalizacji w rzędzie zębowym. W

przypadku wielu grup triasowych archozauromorfów występował pewnego stopnia heterodontyzm i uzębienie w różnych regionach kości zębonośnych często różni się wielkością, proporcjami, a nawet strukturą krawędzi. Morfotyp A2 może również reprezentować uzębienie całkowicie odrębnego taksonu, a jego podobieństwo do morfotypu A1 może wynikać z bliskiego pokrewieństwa lub konwergencji. Podobnie jak w przypadku morfotypu A1, brak jest jednoznacznie zbliżonych morfotypów zębowych z innych stanowisk paleontologicznych. Na tym etapie badań skłaniam się do wniosku, że morfotyp A2 reprezentuje uzębienie zaawansowanego przedstawiciela archozauromorfów o niejasnej pozycji systematycznej, najprawdopodobniej blisko spokrewnionego z taksonem reprezentowanym przez morfotyp A1.

### Morfotyp A3 (Fig. 29; Appendix: Fig. 91-92)

Reprezentowany jest jedynie przez dwa okazy. Są to zeby umiarkowanie niskie (TCH  $\sim 1.5 - 2$ TCL) i niewielkie, nie przekraczające 2 mm długości. Zeby sa bardzo wyraźnie zakrzywione ku tyłowi. Wierzchołek korony jest silnie wygięty ku stronie językowej. Podstawa jest owalna i stosunkowo masywna, ku szczytowi korona spłaszcza się lingualno-labialnie. Powierzchnia wargowa jest bardziej wypukła od powierzchni językowej. Najbardziej charakterystyczną cechą tego morfotypu jest występowanie bardzo wydatnego kołnierzyka na środkowym odcinku przedniej powierzchni korony (mniej więcej od <sup>1</sup>/<sub>2</sub> wysokości zęba). Kołnierzyk jest stosunkowo delikatnie zbudowany i skierowany ku stronie językowej. Po stronie językowej na odcinku zęba w którym znajduje się kołnierzyk, tworzy się rowek biegnący równolegle do krawędzi zęba. Rowek biegnie od podstawy kołnierzyka niemal do samego szczytu zęba, pomiędzy samym kołnierzykiem a częścią rdzeniową korony. Na kołnierzyku, na całej jego długości występuje rząd dentikli składający się z przynajmniej pięciu ząbków. Dentikle są zaokrąglone, bardzo niskie, guzkowate i nie posiadają wyodrębnionych szczytów. Szczeliny pomiędzy poszczególnymi dentiklami nie występuja. Poniżej kołnierzyka, przednia część zęba jest pozbawiona krawędzi. W rzucie okluzalnym, odcinek ten jest zaokrąglony, w rzucie bocznym biegnie pionowo przechodząc w podstawę kołnierzyka. Część przyszczytowa zęba jest spiczasta, lekko zwężająca się ku wierzchołkowi. Szczyt korony nie posiada wyraźnych krawędzi. Na tylnej powierzchni korony brak zaznaczonej krawędzi, w rzucie okluzalnym jest ona wyraźnie zaokraglona. W rzucie bocznym przednia krzywizna zęba jest prosta na odcinku od podstawy do początku kołnierzyka, a powyżej staje się wyraźnie wypukła. Krzywizna tylna jest wklęsła na całej długości. Zęby mają lekko szpatułkowaty pokrój. Na powierzchni jezykowej zawsze występuje prażkowanie w szkliwie. Zmarszczki na całej powierzchni zęba biegną równolegle do jego osi. Powierzchnia wargowa jest gładka lub z bardzo słabo zaznaczonymi zmarszczkami.



Fig. 29. Schematyczna ilustracja morfotypu A3 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Morfotyp A3 wykazuje pewne podobieństwo do zebów zaliczonych do morfotypów A1 i A2, jednakże występuja również znaczne różnice. Zeby sa wyraźnie mniejsze od wiekszości okazów morfotypów A1 i A2. W rzucie okluzalnym, okazy morfotypu A3 są nieco mocniej spłaszczone lingualno-labialnie. Podstawa korony jest wyraźnie mniej masywna. Sama korona zębowa jest mocniej zakrzywiona ku tyłowi. Kołnierzyk jest delikatniej zbudowany, wyraźnie cieńszy i sięga do samego wierzchołka zeba. Wspólnymi cechami wszystkich tych trzech morfotypów jest obecność przesuniętego ku powierzchni językowej kołnierzyka z dentiklami na przedniej powierzchni zęba, brak krawędzi na tylnej powierzchni zęba oraz na przedniej powierzchni poniżej kołnierzyka, obecność prażkowania przynajmniej na językowej powierzchni korony. Ślady starcia dentikli na kołnierzyku oraz powierzchnie abrazyjne na szczycie korony świadczą, że zęby te służyły do pobierania i obróbki stosunkowo twardego, najprawdopodobniej roślinnego pokarmu. Niewielkie rozmiary oraz odmienne proporcje mogą świadczyć, że morfotyp A3 może reprezentować zęby młodocianych osobników taksonu lub taksonów, do których należało również uzębienie morfotypów A1 lub A2. Alternatywnie, zęby zaliczone do tych trzech morfotypów należały do różnych taksonów. Podobnie jak w przypadku morfotypów A1 i A2, brak jest jakichkolwiek okazów z innych stanowisk paleontologicznych wykazujących podobne cechy budowy, co uniemożliwia dokładne określenie pozycji systematycznej właścicieli tego uzębienia. Najprawdopodobniej, morfotyp A3 reprezentuje uzębienie zaawansowanego przedstawiciela archozauromorfów o niepewnej pozycji systematycznej.

#### Morfotyp A4 (Fig. 30; Appendix: Fig. 93-95)

Obejmuje zęby od umiarkowanie niskich (TCH  $\sim 1,5 - 2$  TCL) do umiarkowanie wysokich (TCH  $\geq 2$  TCL), o stosunkowo dużych rozmiarach, zazwyczaj przekraczające 2 mm długości. Zęby tutaj zaliczone mają masywnie zbudowaną przypodstawną część korony. Od mniej więcej ½ wysokości korony widoczne jest wyraźne przewężenie części wierzchołkowej, która staje się stosunkowo smukła. Wierzchołek korony jest lekko zakrzywiony ku tyłowi i nieznacznie wygięty dojęzykowo. Podstawa jest owalna i masywna, ku szczytowi korona ulega wyraźnemu lingualno-labialnemu spłaszczeniu.

Podstawa zeba w rzucie bocznym jest lekko wcięta w przedniej i tylnej części. Powierzchnia wargowa jest wyraźnie bardziej wypukła od powierzchni jezykowej, zwłaszcza w przedniej części korony. Na przedniej cześci zeba występuje kołnierzyk, biegnacy od ok <sup>1</sup>/<sub>3</sub> do przynajmniej <sup>2</sup>/<sub>3</sub> wysokości zeba. Kołnierzyk jest bardzo masywny, wyraźnie skierowany ku stronie językowej, co wywołuje silną asymetryczność korony widoczną w rzucie okluzalnym. Po stronie językowej, na odcinku zeba, w którym znajduje sie kołnierzyk, widoczny jest rowek biegnacy równolegle do krawedzi zeba. Zagłębienie to biegnie od podstawy kołnierzyka do jego górnej granicy, pomiędzy samym kołnierzykiem a częścią rdzeniową korony. W przypadku pojedynczego niezabradowanego okazu (UOPB ARCH 13M12), na kołnierzyku, na całej jego długości występuja dentikle. Zabki sa nieregularnej wielkości, niskie i posiadają wyodrębnione szczyty skierowane ku górze pod kątem ok 45 stopni względem osi podłużnej korony. Szczeliny pomiędzy poszczególnymi dentiklami są bardzo niewielkie, biegnące ukośnie w dół w kierunku części rdzeniowej zęba. Okazy zabradowane posiadają jedynie ślady startych dentikli. Poniżej kołnierzyka, przednia cześć zeba jest pozbawiona krawedzi. W rzucie okluzalnym odcinek ten jest zaokrąglony. Tylna powierzchnia korony posiada słabo wykształconą krawędź ułożoną na niskim i masywnym kilu, skierowaną zgodnie z osią podłużną podstawy zęba lub bardzo delikatnie przesuniętą dojęzykowo. Na tylnej krawędzi okazu niezabradowanego widoczne sa nieliczne i bardzo małe dentikle. W rzucie bocznym przednia krzywizna zęba jest wyraźnie wypukła, zwłaszcza w dolnej połowie zęba. Tylna krzywizna od podstawy do mniej więcej <sup>1</sup>/<sub>2</sub> wysokości zęba jest zawsze lekko wypukła, a powyżej lekko wklęsła. Taka budowa powoduje, że sylwetka zębów jest wyraźnie liściokształtna.



Fig. 30. Schematyczna ilustracja morfotypu A4 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Morfotyp A4 wykazuje pewne podobieństwo do zębów zaliczonych do morfotypów A1 i A2, jednakże występują również znaczne różnice. Pokrój w rzucie bocznym jest zdecydowanie bardziej liściokształtny, podstawa korony jest proporcjonalnie dłuższa, korona w dolnej części jest silnie wydłużona i przekracza swoją długością podstawę. W rzucie bocznym widoczne jest wyraźne zwężenie doszczytowe górnej części korony. Wargowa powierzchnia w części przypodstawnej jest silnie

wypukła. Przyszczytowa część korony jest zakrzywiona wyraźnie ku tyłowi w podobnym stopniu jak zęby z morfotypu A1, ale wyraźnie mniej w porównaniu z morfotypem A2. Kołnierzyk jest masywny, wyraźnie grubszy w rzucie okluzalnym. Wspólnymi cechami jest obecność przesuniętego ku powierzchni językowej kołnierzyka z dentiklami na przedniej powierzchni zęba, brak krawędzi na przedniej powierzchni poniżej kołnierzyka, obecność prążkowania przynajmniej na językowej powierzchni zęba (w przypadku okazu niezabradowanego). Morfotyp A4, w przeciwieństwie do wymienionych wyżej morfotypów, posiada wykształconą tylną krawędź, leżącą na niskim kilu. Na krawędzi tej, u niezabradowanego okazu widoczne są bardzo drobne guzkowate dentikle. Ślady starcia dentikli na kołnierzyku oraz powierzchnie abrazyjne na szczycie korony świadczą, że zęby te służyły do pobierania i obróbki stosunkowo twardego, najprawdopodobniej roślinnego pokarmu. Okazy o bardzo zbliżonym pokroju znane są jedynie z Formacji Tiki w Indiach datowanych na karnik (fig. 3. rs, IITKGPR401A, w: Ray et al., 2019). Są to jednak okazy bardzo silnie zabradowane lub strawione, niemożliwe do jednoznacznej identyfikacji. Na podstawie obecności unikalnego zestawu cech skłaniam się do wniosku, że morfotyp A4 reprezentuje uzębienie zaawansowanego przedstawiciela archozauromorfów o niepewnej pozycji systematycznej.

### Morfotyp A5 (Fig. 31; Appendix: Fig. 96-97)

Jest bardzo rzadki, reprezentowany jedynie przez dwa okazy. Są to zęby masywne i niskie (TCH  $\sim 1 - 1.5$  TCL) o niewielkich rozmiarach, nie przekraczających 2 mm długości. Część wierzchołkowa zwężą się ku szczytowi ale pozostaje stosunkowo masywna. Wierzchołek korony jest silnie zagięty ku tyłowi i bardzo lekko wygięty dojęzykowo. Powierzchnia wargowa jest nieco bardziej wypukła od językowej, zwłaszcza w przedniej części korony. Krawędzie są dobrze wykształcone i ułożone na niskich, masywnych kilach. Obie krawędzie są skierowane zgodnie z osią podłużną podstawy lub bardzo nieznacznie zagięte dojęzykowo. Na przedniej krawędzi występuje kilka niskich i masywnych dentikli o rozmiarach zmniejszających się w kierunku doszczytowym. Poszczególne dentikle posiadają wyraźnie wyodrębnione szczyty. Ich krawędzie odpodstawne są ponad trzy razy dłuższe od krawędzi doszczytowych. Na tylnej krawędzi widoczne są bardzo drobne, guzkowate i słabo wykształcone dentikle, zlokalizowane w jej przypodstawnym odcinku. Szczeliny pomiędzy poszczególnymi dentiklami są bardzo niewielkie, biegnące ukośnie w dół w kierunku części rdzeniowej zęba. W rzucie bocznym przednia krzywizna zęba jest wyraźnie wypukła na całej swojej długości. Tylna krzywizna od podstawy do mniej więcej <sup>1</sup>/<sub>3</sub> lub <sup>1</sup>/<sub>2</sub> wysokości zeba jest lekko wypukła, a powyżej lekko wklesła. Podstawa w rzucie okluzalnym jest lekko łzokształtna i asymetryczna, a ku szczytowi korona ulega wyraźnemu spłaszczeniu. Powierzchnia językowa pokryta jest prążkowaniem utworzonym przez liczne i bardzo drobne zmarszczki w szkliwie, obecne przynajmniej w przypodstawnej części korony. Powierzchnia wargowa jest pozbawiona prążkowania lub z bardzo słabo zaznaczonymi zmarszczkami w szkliwie.



Fig. 31. Schematyczna ilustracja morfotypu A5 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Morfotyp A5 wyraźnie odróżnia się od pozostałych morfotypów zębowych archozauromorfów ze stanowiska w Krasiejowie. Być może reprezentuje on zęby osobników młodocianych, które ulegały silnej przebudowie u okazów dorosłych, co uniemożliwia przyporządkowanie ich do innego morfotypu. Może za tym przemawiać niewielki rozmiar zębów oraz stosunkowo prosta, nieskomplikowana budowa krawędzi z niewielką ilością dentikli. Jednakże wyraźne ślady starcia w szczytowej części korony i w przyszczytowych odcinkach krawędzi oraz obecność zagłębień resorpcyjnych w podstawie wskazuje, że zęby te brały udział w pobieraniu i obróbce pokarmu, a następnie zostały utracone. Są to więc na pewno zęby w pełni funkcjonalne i zużyte podczas żerowania. Podobnie jak w przypadku wcześniej opisanych morfotypów, brak jest jakichkolwiek okazów z innych stanowisk paleontologicznych wykazujących jednoznacznie podobne cechy budowy, co uniemożliwia na dokładniejsze określenie pozycji systematycznej właścicieli tego uzębienia. Okazy zaliczone do morfotypu A5 reprezentują najprawdopodobniej uzębienie roślinożernego, zaawansowanego przedstawiciela archozauromorfów o niepewnej pozycji systematycznej.

## Morfotyp A6 (Fig. 32; Appendix: Fig. 98)

Jest reprezentowany w przez jeden okaz UOPB ARCH 17M15, zatem cechy charakterystyczne dla tego okazu są jednocześnie cechami diagnostycznymi całego morfotypu. Ząb jest niewielki i umiarkowanie niski (TCH ~ 1– 1,5 TCL). Korona w rzucie bocznym jest liściokształtna, z zakrzywioną ku tyłowi i zagiętą dojęzykowo częścią szczytową. Obecne są obie krawędzie ułożone na kilach, zagięte nieznacznie dojęzykowo. Na krawędziach obecne są rzędy kilku wydatnych i silnych dentikli o spiczastych szczytach. Szczeliny pomiędzy dentiklami są dobrze widoczne na powierzchni językowej i skierowane ukośnie ku dołowi. Podstawa zęba jest łzokształtna w rzucie bocznym. W kierunku doszczytowym korona ulega silnemu spłaszczeniu lingualno-labialnemu. Przynajmniej na powierzchni językowej obecne jest prążkowanie utworzone przez bardzo drobne i nieregularne zmarszczki w szkliwie. W centralnej części zęba, na powierzchni językowej, widoczne jest szerokie, płytkie zagłębienie biegnące od podstawy ku szczytowi zgodnie z osią podłużną korony.



Fig. 32. Schematyczna ilustracja morfotypu A6 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Morfotyp A6 wyraźnie odróżnia się od pozostałych morfotypów zębowych archozauromorfów ze stanowiska w Krasiejowie. Podobnie jak w przypadku wcześniej opisanych morfotypów, brak jest niemal jakichkolwiek okazów z innych stanowisk paleontologicznych wykazujących jednoznacznie podobne cechy budowy, co uniemożliwia na dokładniejsze określenie pozycji systematycznej "właścicieli" tego uzębienia. Jedynym wyjątkiem jest okaz NMMNH P-41466 opisany ze stanowiska Lower Kalgary (lokacja 1312) z Formacji Tecovas, Grupy Chinle w Teksasie, datowanego na późny karnik (Heckert et al., 2004). Zab ten wykazuje pewne podobieństwo w ogólnym pokroju do morfotypu A6 z Krasiejowa i został opisany jako paratypowy okaz zębowy Protecovasaurus. Przy bliższym porównaniu widoczne są jednak różnice: większa masywność okazu NMMNH P-41466, wyraźnie dłuższa podstawa, większa liczba dentikli (zarówno na przedniej jak i na tylnej krawędzi), mniej zweżona cześć przyszczytowa, mniej wysmukły odcinek wierzchołkowy korony powyżej rzedów dentikli, brak rowka w rdzeniowej części korony, brak prążkowania. Co ciekawe, okaz NMMNH P-41466 jest mocno odmienny także od typowych zębów zaliczonych do Protecovasaurus (inna budowa dentikli, znacznie mniejsza liczba dentikli na krawędziach, odmienne proporcje korony) i najprawdopodobniej reprezentuje uzębienie odrębnego taksonu. Początkowo, Protecovasaurus został zaliczony do prymitywnych dinozaurów ptasiomiednicznych Ornitischia (Heckert 2004). Ostatecznie, po rewizji zaklasyfikowano go jako przedstawiciela niedinozaurowych, zaawansowanych archozaurów (Nesbitt et al., 2007). Na podstawie swoistego zestawu cech stwierdzam, że morfotyp A6 reprezentuje najprawdopodobniej uzębienie roślinożernego, zaawansowanego przedstawiciela archozauromorfów, być może spokrewnionego z taksonem, do którego należał zab NMMNH P-4146 z Formacji Tecovas.

### Morfotyp A7 (Fig. 33; Appendix: Fig. 99)

Jest reprezentowany przez jeden okaz UOPB ARCH 2020-10. Ząb jest niewielki, bardzo masywny i umiarkowanie wysoki (TCH ~ 1 - 1,5 TCL). W rzucie bocznym pokrój zęba jest liściokształtny. Korona jest silnie zakrzywiona ku tyłowi. Występują obie krawędzie, każda z rzędem kilku dentikli nie sięgającym szczytu. Przednia krawędź umieszczona jest na ekstremalnie masywnym

kołnierzyku, tylna na niskim kilu. Dentikle na przedniej krawędzi są stosunkowo duże, mają długie podstawy i zlokalizowane są w centralnym odcinku krawędzi. Dentikle na tylnej krawędzi są bardzo drobne i leżą w dolnym jej odcinku. W rzucie okluzalnym, ząb jest silnie asymetryczny. Mimo wyraźnego spłaszczenia lingualno-labialnego w kierunku doszczytowym, ząb pozostaje masywny na całej swojej długości. Prążkowanie występuje przynajmniej na językowej powierzchni korony i utworzona jest przez zaledwie kilka wydatnych zmarszczek w szkliwie.



Fig. 33. Schematyczna ilustracja morfotypu A7 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Morfotyp A7 wykazuje pewne podobieństwo do morfotypu A5. Są to: liściokształtny ogólny pokrój korony w rzucie bocznym, masywna korona, wyraźne zakrzywienie części szczytowej, obecność obu krawedzi z dentiklami. Jednakże występuja też wyraźne różnice. Przede wszystkim, w przypadku morfotypu A7 ząb nie jest tak silnie pochylony ku tyłowi w porównaniu z morfotypem A5, przednia krawędź leży na ekstremalnie masywnym, wygiętym dojęzykowo kołnierzyku, tylna leży na niskim kilu i jest lekko wygięta dowargowo, dentikle są zdecydowanie mniejsze, obecny jest dobrze wykształcony rowek pomiędzy kołnierzykiem a częścią rdzeniową zęba biegnący wzdłuż osi podłużnej korony. Obecność kołnierzyka jest cechą wspólną z morfotypami A1-A3, jednakże sama jego budowa jest odmienna. Jest on bardzo masywny, wydatny i biegnie na całej przedniej powierzchni zęba od podstawy aż do szczytu. Wspólne cechy budowy i być może potencjalne pokrewieństwo łączą morfotyp A7 z morfotypem A8, ale podobieństwa te zostana omówione w dalszej części pracy. Brak jest również jakichkolwiek jednoznacznie zbliżonych okazów zębów pochodzących z innych stanowisk paleontologicznych. Liściasty pokrój korony u archozauromorfów jest najczęściej przystosowaniem do roślinożerności. Wyraźne ślady abrazji na szczycie oraz na krawędziach wskazują, że pobierany pokarm był stosunkowo twardy. Unikalna budowa okazu może wskazywać na jakiegoś rodzaju specjalizację pokarmową. Skłaniam się do wniosku, że morfotyp A7 reprezentuje uzębienie zaawansowanego archozauromorfa o niepewnej pozycji systematycznej.

### Morfotyp A8 (Fig. 34; Appendix: Fig. 100)

Jest reprezentowany przez jeden okaz UOPB ARCH 51M20. Ząb jest niewielki, bardzo masywny i umiarkowanie wysoki (TCH ~ 1 – 1,5 TCL). W rzucie bocznym pokrój zęba jest liściokształtny, z mocno zagiętą ku tyłowi i silnie zwężającą się częścią przyszczytową. Kształt podstawy wskazuje, że korona była pochylona lekko do przodu. Obecne są obie krawędzie biegnące od podstawy do szczytu zęba. Przednia ułożona jest na zagiętym dojęzykowo kołnierzyku, tylna leży na niskim kilu. Dentikle na kołnierzyku są znacznie większe od dentikli z tylnej krawędzi i silnie starte. Dentikle zlokalizowane na tylnej krawędzi są niewielkie, spiczaste, silnie do siebie przylegają i leżą jedynie na przypodstawnym odcinku krawędzi. Obecny jest rowek na powierzchni językowej pomiędzy częścią rdzeniową zęba a kołnierzykiem. Prążkowanie jest zlokalizowane jedynie na niewielkim obszarze powierzchni językowej. Podstawa jest owalnego kształtu w rzucie okluzalnym. Występuje wyraźne wcięcie w przedniej części podstawy. Ząb spłaszcza się wyraźnie lingualno-labialnie w kierunku doszczytowym ale na całej długości pozostaje stosunkowo masywny.



Fig. 34. Schematyczna ilustracja morfotypu A8 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Okaz oznaczony jako morfotyp A8 wykazuje pewne podobieństwo do okazu wyróżnionego jako morfotyp A7. Oba okazy reprezentujące swoje morfotypy posiadają liściokształtny pokrój korony w rzucie bocznym, z wyraźne zakrzywioną ku tyłowi częścią szczytową. Bardzo charakterystyczną wspólną cechą dla obu z nich jest budowa krawędzi oraz podobne wykształcenie i rozmieszczenie dentikli (zwłaszcza na tylnej krawędzi), niespotykane u innych opisanych tu morfotypów. Jednakże występują też wyraźne różnice. Okaz reprezentujący morfotyp A8 jest znacznie delikatniej zbudowany. Powyżej części przypodstawnej wyraźnie się zwęża doszczytowo, a sam wierzchołek zęba jest spiczasty i stosunkowo ostry. Korona jest również wyraźnie silniej spłaszczona lingualno-labialnie w przypadku morfotypu A8 i nie występuje tak silna asymetryczność w rzucie okluzalnym. Dentikle zlokalizowane na przedniej krawędzi nie są tak mocno skierowane dojęzykowo. Odmienna jest też forma prążkowania na powierzchni szkliwa. Podobna budowa i rozmieszczenie dentikli na krawędziach oraz zbliżony
kształt korony (wyłączywszy poziom masywności w obu przypadkach) może sugerować bliskie pokrewieństwo taksonów, do których należało to uzębienie z morfotypów A7 i A8. Morfotypy te mogą również reprezentować uzębienie tego samego taksonu, ale pochodzące od osobników w różnym okresie rozwoju. Okaz reprezentujący morfotyp A8 jest wyraźnie mniejszy, delikatniej zbudowany i pozbawiony wydatnego prążkowania, co może sugerować, że należał do osobnika młodocianego. Zwiększający się poziom masywności korony wraz z wykształceniem zmarszczek na szkliwie może być wynikiem wzrostu i zmianą diety zwierzęcia wraz z wiekiem. Brak jest jakichkolwiek okazów z innych stanowisk paleontologicznych wykazujących jednoznacznie podobne cechy budowy, co uniemoźliwia dokładniejsze określenie pozycji systematycznej zwierzęcia, do którego należał ten typ uzębienia. Niewątpliwie, morfotypy A7 i A8 są bardziej do siebie podobne niż do jakiegokolwiek innego morfotypu ze stanowiska w Krasiejowie. Na podstawie analizy zestawu cech skłaniam się do wniosku, że morfotyp A8 reprezentuje uzębienie zaawansowanego archozauromorfa o niepewnej pozycji systematycznej, ale być może spokrewnionego lub tożsamego z taksonem reprezentowanym przez morfotyp A7.

# Morfotyp A9 (Fig. 35; Appendix: Fig. 101)

Jest reprezentowany przez jeden okaz UOPB ARCH 31M20. Ząb jest niski (TCH  $\sim 1 - 1,5$  TCL), w przybliżeniu liściokształtny, z silnie wydłużoną i smukłą częścią przyszczytową. Korona jest wyraźnie zakrzywiona ku tyłowi. Obecne są obie krawędzie zębowe. Przednia ułożona jest na zagiętym dojęzykowo kołnierzyku i sięga aż do szczytu. Na krawędzi przedniej widoczne są ślady po przynajmniej trzech dentiklach. Tylna krawędź ułożona jest na kilu i sięga jedynie do połowy wysokości korony. Obecny jest wyraźny rowek na powierzchni językowej, pomiędzy częścią rdzeniową zęba a kołnierzykiem. Prążkowanie jest zlokalizowane jedynie na niewielkim obszarze powierzchni językowej. Podstawa jest stosunkowo duża i w rzucie okluzalnym owalna w kształcie. Powierzchnia wargowa zęba jest wyraźnie mocniej wypukła od językowej. Ząb spłaszcza się wyraźnie lingualno-labialnie w kierunku doszczytowym i na całej swojej długości jest stosunkowo delikatnie zbudowany.



Fig. 35. Schematyczna ilustracja morfotypu A9 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Morfotyp A9 wykazuje pewne podobieństwo pod względem budowy przedniej krawędzi i kołnierzyka do morfotypu A8. Jednakże pozostałe aspekty budowy wyraźnie odróżniają go zarówno od morfotypu A8 (tylna krawędź nie sięgająca szczytu, brak dentikli na tylnej krawędzi, delikatna budowa korony zębowej, bardziej stożkowaty kształt zęba) jak i od innych morfotypów zębowych z kolekcji. Niewielkie rozmiary zęba oraz stosunkowo prosta budowa mogą sugerować, że jest to ząb osobnika młodocianego. Jednakże wyraźne ślady starcia dentikli na przedniej krawędzi oraz obecność powierzchni abrazyjnej na szczycie korony wskazuje, że był to ząb w pełni funkcjonalny i brał udział w pobieraniu i obróbce pokarmu. Brak jest również jakichkolwiek okazów z innych stanowisk paleontologicznych wykazujących jednoznacznie podobne cechy budowy. Na podstawie analizy zestawu cech skłaniam się do wniosku, że morfotyp A9 reprezentuje najprawdopodobniej ząb zaawansowanego przedstawiciela archozauromorfów o niepewnej pozycji systematycznej.

#### Morfotyp A10 (Fig. 36; Appendix: Fig. 102-108)

Obejmuje zeby stosunkowo duże, przekraczające 2 mm długości i umiarkowanie wysokie (TCH > 2 TCL ). Korona zebowa okazów zaliczonych do tego morfotypu jest długa, wysmukła i wygięta (cofnieta). Powoduje to, że zęby są silnie pochylone ku tyłowi i ich całkowita wysokość jest mniejsza od całkowitej długości korony (mierzonej od środkowego punktu podstawy do szczytu). Ku szczytowi korona zebowa ulega bardzo silnemu spłaszczeniu lingualno-labialnemu i jest wyraźnie zagięta dojezykowo. Powierzchnia wargowa zeba jest bardziej wypukła od jezykowej. Szczyt korony jest silnie wyciągnięty, spiczasty i zaostrzony. W rzucie bocznym widoczne jest bardzo wyraźne i charakterystyczne zwężenie doszczytowe górnej części korony. Z powodu tych cech budowy, zęby mają charakterystyczny, bardzo smukły i liściasty kształt. Krawędzie są dobrze wykształcone, ułożone na wydłużonych kilach i zagięte lekko dojęzykowo. W przypadku niezabradowanych okazów, na niemal całej długości krawędzi przedniej występuja bardzo liczne dentikle. Jedynie najbardziej przyszczytowy odcinek krawędzi nie posiada dentikli. Poszczególne dentikle mają wyraźnie zaznaczone spiczaste szczyty. Kąt nachylenia najbardziej przypodstawnych dentikli wynosi ok. 45 stopni i zmniejsza się w kierunku doszczytowym. Również rozmiar poszczególnych dentikli maleje od podstawy ku części wierzchołkowej. Bezpośrednio nad podstawa, na przedniej powierzchni zeba brak jest dentikli. Na tylnej krawedzi dentikle są drobniejsze, mniej liczne oraz pojawiają się już przy samej podstawie korony. Podstawa jest długa, z wyraźnym wcięciem w przedniej części, widocznym w rzucie bocznym. W rzucie okluzalnym podstawa jest owalna lub łzokształtna. Powierzchnia wargowa jest mocniej wypukła od powierzchni językowej. Niestety, większość okazów w kolekcji to zęby niekompletne, słabo zachowane, silnie zabradowane lub przypuszczalnie strawione za życia zwierzęcia, wskutek czego zatraciły pewne szczegóły swojej budowy (przede wszystkim posiadają silnie zatarte dentikle lub jest ich brak). W takich przypadkach, przynależność zebów do morfotypu A10 została ustalona na podstawie unikalnego kształtu i proporcji korony zębowej, niespotykanej u innych morfotypów.



Fig. 36. Schematyczna ilustracja morfotypu A10 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Zęby o bardzo podobnej budowie znane są z innych stanowisk paleontologicznych w USA (Crosby County, Formacja Tecovas, Grupa Chinle: Heckert, 2004) i Indiach (Formacja Tiki: Ray et al., 2019). Oba te stanowiska datowane sa na karnik. Okazy indyjskie sa bardzo silnie zabradowane i najprawdopodobniej strawione, pozbawione wielu szczegółów budowy (silnie zatarte krawędzie, brak zachowanych dentikli). Posiadają jednak bardzo zbliżony proporcje i kształt z charakterystyczna, smukłą i silnie wyciągniętą częścią szczytową. Wśród okazów pochodzących z Chinle stwierdzono zęby zarówno silnie zabradowane, najprawdopodobniej strawione, jak i nieuszkodzone, o dobrze zachowanych szczegółach budowy. Zeby te zostały zaklasyfikowane jako należące do rodzaju Protecovasaurus. Ogólny pokrój okazów krasiejowskich jest nieodróżnialny od okazów pochodzących z wyżej wymienionych stanowisk. Budowa dentikli, w przypadku okazów u których się one zachowały, jest praktycznie identyczna. Poszczególne dentikle wykazują wyraźnie wykształcony, spiczasty szczyt, a ich krawędź odpodstawna jest wyraźnie dłuższa (przynajmniej dwukrotnie) od krawędzi doszczytowej. Kąt nachylenia najbardziej przypodstawnie leżących dentikli wynosi ok. 50 – 45 stopni względem osi podłużnej korony i w kierunku doszczytowym maleje do poziomu poniżej 20 stopni. Rowki pomiędzy poszczególnymi dentiklami są delikatnie przedłużone i widoczne jedynie na powierzchni językowej. W przypadku okazów z Chinle, jedyną zauważalną różnicą jest fakt, że przednia krawędź z dentiklami zaczyna się nieco bliżej podstawy, tuż nad jej wcięciem. W okazach z Krasiejowa, krawędź przednia zaczyna się na ok. ¼ wysokości korony, a poniżej krawędzi przednia powierzchnia zęba jest w rzucie okluzalnym wyraźnie zaokrąglona. Kolejną cechą wspólną jest struktura prążkowania na powierzchni językowej zębów. Zarówno okazy z Chinle jak i niezabradowane okazy z Krasiejowa wykazują identyczną strukturę prążkowania, utworzoną przez bardzo drobne i gęsto ułożone zmarszczki w szkliwie, biegnące zgodnie z osią podłużną zęba. Zęby te zostały zdiagnozowane początkowo jako należące do roślinożernych przedstawicieli wczesnych dinozaurów ptasiomiednicznych Ornithischia (Heckert, 2004; Heckert i Lucas, 1999a, 2001a; Heckert et al., 2000). Jednakże, zeby zaawansowanych archozaurów roślinożernych z reguły nie wykazują tak mocnego cofnięcia korony, nie posiadają tak silnie wykształconego przewężenia części szczytowej i są mniej spłaszczone. Dentikle występujące na takich zębach są mniej liczne, znacznie masywniejsze i nie posiadają silnie zaostrzonych i spiczastych

części szczytowych. Podczas rewizji późnotriasowych taksonów zębowych, zaliczonych początkowo do prymitywnych dinozaurów (Nesbitt et al., 2007; Irmis et al., 2007), rodzaj *Protecovasaurus* został wyłączony poza obręb dinozaurów ptasiomiednicznych. Aktualnie figuruje on jako takson należący do Archosauriformes, najprawdopodobniej w obrębie koronnych Archosauria, o niepewnej pozycji systematycznej. Na podstawie porównania morfotypu A8 z okazami pochodzącymi z Formacji Chinle skłaniam się do wniosku, że reprezentuje on uzębienie *Protecovasaurus* lub, alternatywnie, bardzo blisko z nim spokrewnionego taksonu.

# Morfotyp A11 (Fig. 37; Appendix: Fig. 109-118)

Jest on stosunkowo licznie reprezentowany w kolekcji. Obejmuje zeby niskie (TCH  $\sim 1 - 1.5$ TCL) lub bardzo niskie (TCH < TCL) i stosunkowo niewielkie, rzadko przekraczające 2 mm długości. Korona zębowa jest długa i wysmukła, silnie wygięta (cofnięta), co powoduje, że zęby są mocno pochylone ku tyłowi. Ich całkowita wysokość jest nieznacznie mniejsza lub zbliżona do całkowitej długości korony (mierzonej od środkowego punktu podstawy do szczytu). Szczyt korony jest silnie wyciagniety, spiczasty i zaostrzony. Występuje bardzo wyraźne i charakterystyczne zweżenie doszczytowe górnej części korony, widoczne w rzucie bocznym. Z powodu tych cech budowy, zęby mają liściasty pokrój. Wierzchołek w rzucie okluzalnym jest skierowany wyraźnie dojęzykowo. Krawędzie są dobrze wykształcone, ułożone na wydłużonych kilach i wygięte lekko dojęzykowo. Na obu krawędziach występują bardzo liczne i dobrze wykształcone dentikle. Poszczególne dentikle posiadają wyraźnie zaznaczony spiczasty szczyt przypadku okazów (w niezabradowanych/niestrawionych). Najbardziej przypodstawne dentikle skierowane są skośnie pod kątem od ok. 60 stopni do ok. 45 stopni względem osi podłużnej korony, a kąt nachylenia dentikli maleje w rzędzie w kierunku doszczytowym. Największe dentikle, o najwyraźniejszych szczytach, zlokalizowane są w środkowym odcinku krawędzi. Na tym odcinku długość odpodstawna krawędzi poszczególnych ząbków jest przynajmniej trzy razy większa od długości ich krawędzi doszczytowej. W części przypodstawnej dentikle są stosunkowo niewielkie i zwiększają swoje rozmiary w kierunku doszczytowym. W części przyszczytowej korony, dentikle stają się bardzo drobne, zaokraglone, a długość krawędzi odpodstawnej i przyszczytowej są niemal takie same. Najbardziej szczytowa część krawędzi pozbawiona jest dentikli. Przy samej podstawie, na przedniej powierzchni zęba brak jest dentikli. Na tylnej krawędzi dentikle są mniejszych rozmiarów, mniej liczne oraz pojawiają się już przy samej podstawie korony. Przednia krzywizna w rzucie bocznym jest do mniej więcej 1/3 lub 1/2 wysokości zęba wyraźnie wypukła, a powyżej zawsze lekko wklęsła aż do szczytu. Tylna krzywizna jest wklęsła na całej długości lub przy samej podstawie delikatnie wypukła, a następnie lekko wklęsła aż do szczytu korony. Podstawa jest długa, łzokształtna lub owalna w rzucie okluzalnym. W przedniej części podstawy, w rzucie bocznym niemal zawsze widoczne jest wcięcie; w tylnej części podstawy niewielkie wcięcie może występować lub jest go brak. Ku szczytowi korona zębowa ulega bardzo silnemu

lingualno-labialnemu spłaszczeniu i wyraźnie zagina się dojęzykowo. Powierzchnia wargowa zębów jest bardziej wypukła od powierzchni językowej. Na powierzchni językowej niektórych okazów widoczne są nieliczne, słabo wykształcone zmarszczki. Powierzchnia wargowa zębów pozbawiona jest prążkowania.



Fig. 37. Schematyczna ilustracja morfotypu A11 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Okazy zaliczone do morfotypu 11 wykazują bardzo duże podobieństwo do zebów pochodzacych ze stanowiska paleontologicznego w USA (Crosby County, Formacja Tecovas, Grupa Chinle: Heckert, 2004), zaklasyfikowanych do rodzaju Protecovasaurus. Typowe zebv Protecovasaurus z Chinle (np. okaz holotypowy P. lucasi NMMNH P-34196, op. cit.) są niemal nieodróżnialne od okazów krasiejowskich. W obu przypadkach kształt korony jest taki sam, zęby są silnie cofnięte, niskie lub bardzo niskie, z silnie zwężającą się w rzucie bocznym górną częścią korony i wysmukłym, spiczastym szczytem. Również budowa dentikli na krawedziach jest nieodróżnialna. Poszczególne dentikle wykazują wyraźnie wykształcony, spiczasty szczyt skierowany skośnie pod kątem od ok. 60 stopni (w przypadku dentikli leżących na odcinku przypodstawnym) do poniżej 30 stopni (w przypadku dentikli leżacych na odcinku doszczytowym) względem osi podłużnej zęba. Krawędzie odpodstawne poszczególnych dentikli są wyraźnie dłuższe (przynajmniej trzykrotnie) od krawędzi doszczytowych, granice pomiędzy poszczególnymi dentiklami są lekko przedłużone na powierzchni językowej. Jedyną zauważalną różnicą jest fakt, że najbardziej przyszczytowa część korony zębowej jest nieco bardziej wyciagnięta i smukła u okazów krasiejowskich. Morfotyp A11 wykazuje również duże podobieństwo do morfotypu A10. W obu przypadkach występuje bardzo wyraźne przewężenie części przyszczytowej korony zębowej widoczne w rzucie bocznym, silnie wysmukły i wyciągnięty szczyt zęba oraz wklęsły kontur krzywizn krawędzi w rzucie bocznym w części doszczytowej. Okazy zaliczone do morfotypu A11 są jednak wyraźnie niższe, bardziej cofnięte, a część przyszczytowa korony zębowej nie jest aż tak silnie wyciągnięta. Morfotyp A10 jest również reprezentowany przez okazy wyraźnie większe od zębów z morfotypu A11. Kolejną różnicą jest brak lub bardzo słabo wykształcone prążkowanie w przypadku M11. W morfotypie A10 prążkowanie jest

słabo widoczne ale obecne i utworzone przez bardzo drobne zmarszczki w szkliwie. Bardzo duże podobieństwo ewidentnie wskazuje na bliskie pokrewieństwo obu morfotypów. Wyraźnie mniejsze rozmiary oraz mniej wydłużona część wierzchołkowa zębów z morfotypu A11 może sugerować, że oba morfotypy reprezentują uzębienie osobników tego samego taksonu, w różnym stadium rozwoju. Być może, wraz z wiekiem uzębienie ulegało przemianom wraz ze zmianą rozmiarów zwierzęcia, a co za tym idzie – zapewne również diety. W takim wypadku, morfotyp A11 reprezentowałby zęby osobników młodocianych, a morfotyp A10 zęby osobników starszych. Inną możliwością jest występowanie pewnego stopnia heterodontyzmu w uzębienia wynikałaby z innej pozycji w rzędach zębowych. Być może dłuższe, mniej masywne zęby (morfotyp A10) zlokalizowane były z przodu ciągu zębowego a masywniejsze i niższe zęby (morfotyp A11) dalej w ciągu zębowym. Wreszcie, możliwe jest też, morfotypy A10 i A11 reprezentują odrębne, blisko ze sobą spokrewnione taksony, być może różne gatunki w obrębie rodzaju *Protecovasaurus*. Na podstawie bardzo dużego podobieństwa w budowie zębów morfotypu A11 z okazami pochodzącymi z Formacji Chinle skłaniam się do wniosku, że reprezentują one uzębienie *Protecovasaurus*, najprawdopodobniej również ten sam gatunek *P. lucasi*.

#### Morfotyp A12 (Fig. 38; Appendix: Fig. 119-129)

Stanowi jeden z najliczniej reprezentowanych morfotypów zebowych w kolekcji. Obejmuje zęby bardzo niskie (TCH < TCL) i stosunkowo niewielkie, rzadko przekraczające 2 mm długości. Korona zębowa okazów jest krótka, bardzo masywna, silnie wygięta (cofnięta), co powoduje, że zęby są mocno pochylone ku tyłowi. Ich całkowita wysokość jest zawsze wyraźnie mniejsza od całkowitej długości korony (mierzonej od środkowego punktu podstawy do szczytu). Część wierzchołkowa wyraźnie zagina się dojęzykowo. Szczyt korony jest spiczasty i zaostrzony, wyraźnie zagięty dojęzykowo w rzucie okluzalnym. Krawędzie są dobrze wykształcone, ułożone na niskich i masywnych kilach, wygięte lekko dojęzykowo lub skierowane zgodnie z osią podłużną podstawy. Przednia krawędź zęba jest zawsze znacznie dłuższa (w niektórych przypadkach niemal dwukrotnie) od tylnej. Na obu krawedziach występuja bardzo liczne i gesto ułożone, drobne dentikle. Poszczególne dentikle, do mniej więcej <sup>2</sup>/<sub>3</sub> wysokości zeba posiadają wyraźnie zaznaczony spiczasty szczyt, skierowany skośnie pod kątem od ok. 50 stopni do ok. 30 stopni względem osi podłużnej korony. Rozmiar dentikli zmniejsza się w rzędzie w kierunku doszczytowym. Największe dentikle, o najwyraźniejszych szczytach, zlokalizowane są w przypodstawnej części krawędzi, do mniej więcej ½ wysokości korony. Na tym odcinku odpodstawna długość krawędzi dentikli jest przynajmniej dwa razy większa od długości krawędzi doszczytowej. W części przyszczytowej korony dentikle stają się bardzo drobne, są gęsto ułożone i mają zaokrąglone szczyty. Długość krawędzi odpodstawnej i przyszczytowej jest tutaj niemal taka sama. Przy samej podstawie, na przedniej powierzchni zęba brak jest dentikli. Na tylnej krawędzi dentikle są nieco mniejszych rozmiarów, mniej liczne oraz pojawiają się już przy samej podstawie korony. Rzędy dentikli na obu krawędziach sięgają samego szczytu korony. Przednia krzywizna w rzucie bocznym do mniej więcej <sup>1</sup>/<sub>3</sub> lub <sup>1</sup>/<sub>2</sub> wysokości zęba jest wyraźnie wypukła, a powyżej prosta lub bardzo nieznacznie wklęsła aż do szczytu. Tylna krzywizna jest najczęściej prosta na całej swojej długości lub bardzo delikatnie wklęsła. Taka budowa nadaje zębom bardzo charakterystyczną sylwetkę zbliżoną do trójkąta prostokątnego. Podstawa jest długa, łzokształtna w rzucie okluzalnym i bardzo masywna. W przedniej części podstawy, w rzucie bocznym prawie zawsze widoczne jest wcięcie; w tylnej części podstawy jest go brak. Powierzchnia wargowa zęba jest znacznie bardziej wypukła od powierzchni językowej, zwłaszcza w przedniej części przypodstawnej. Ku szczytowi korona zębowa ulega lekkiemu spłaszczeniu lingualno-labialnemu, ale pozostaje masywna i stosunkowo gruba na całej swojej długości. Brak jest prążkowania na powierzchni zęba.



Fig. 38. Schematyczna ilustracja morfotypu A12 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Zęby zaklasyfikowane do morfotypu A12 na pierwszy rzut oka wykazują podobieństwo w kształcie i budowie do okazów z morfotypu A11. Jednakże przy bliższym porównaniu widoczne są wyraźne różnice pomiedzy nimi. Korona zebów z morfotypu A12 jest wyraźnie niższa (TCH <TCL), mocniej cofnięta i zdecydowanie masywniejsza. Ogólna sylwetka jest w rzucie bocznym bardziej trójkątna niż liściasta. Brak jest tak charakterystycznego dla morfotypu A11 wyraźnego zwężenia i wyciągniecia części szczytowej korony. Wierzchołek zęba morfotypu A12 nie jest wydłużony i smukły, tylko stosunkowo krótki i zaostrzony. Podstawa w rzucie okluzalnym jest zazwyczaj łzokształtna i zdecydowanie bardziej masywna w przypadku morfotypu A12. Korona zębowa jest zdecydowanie bardziej masywna na całej swojej wysokości, nie wykazuje tak silnego spłaszczenia lingualnolabialnego w rzucie okluzalnym jak w przypadku zębów z morfotypu A11. Krawędzie są w mniejszym stopniu zgięte dojęzykowo, w niektórych przypadkach nie wykazują w ogóle zagięcia (zwłaszcza tylna krawędź) i są skierowane zgodnie z osią podłużną podstawy. Na krawędziach występują drobne, spiczaste dentikle, które są wyraźnie mniejsze i liczniejsze w porównaniu z morfotypem A11. Kolejną znaczącą różnicą jest fakt, że krawędzie z rzędami dentikli sięgają do samego szczytu korony. Przednia krzywizna zębów morfotypu A12 w rzucie bocznym jest jednolicie wypukła, lub tuż przed szczytem niemal prosta. Tylna krzywizna w rzucie bocznym jest najczęściej niemal prosta lub bardzo nieznacznie wypukła. Jeżeli występuje wklęśnięcie krzywizny w odcinku przyszczytowym to jest ono bardzo słabo

zaznaczone. W porównaniu z okazami znanymi z innych stanowisk paleontologicznych, zęby zaliczone do morfotypu A12 są bardzo zbliżone pod względem kształtu, proporcji i budowy do zębów opisanych jako okazy paratypowe *Protecovasaurus lucasi* (np. NMMNH P-34197) pochodzących z USA (Crosby County, Formacja Tecovas, Grupa Chinle: Heckert, 2004). Duże zróżnicowanie morfologiczne zębów zaliczonych do tego taksonu może sugerować potencjalną zmienność uzębienia w rozwoju ontogenetycznym lub częściowy heterodontyzm w rzędach zębowych. Należy także pamiętać, że "*Protecovasaurus*" przez wiele lat był traktowany takson "worek" (wastebasket taxon), do którego zaklasyfikowano różne okazy zębowe powierzchownie podobne, ale należące najpewniej do różnych rodzajów. Na podstawie porównania z innymi morfotypami skłaniam się do wniosku, że morfotyp A12 reprezentuje uzębienie zaawansowanego archozauromorfa, być może spokrewnionego z taksonem reprezentowanym przez morfotyp A11 oraz z *Protecovasaurus*.

### Morfotyp A13 (Fig. 39; Appendix: Fig.130-132)

Reprezentowany jest w kolekcji przez zaledwie 3 okazy. Obejmuje zęby niskie (TCH  $\sim 1 - 1.5$ TCL), o długiej i wysmukłej, silnie cofniętej koronie. Odcinek wierzchołkowy jest spiczasty i stosunkowo smukły. Występuje wyraźne zwężenie przyszczytowej części korony widoczne w rzucie bocznym. Z powodu tych cech budowy, zęby mają charakterystyczny liściasty kształt. Krawędzie są dobrze wykształcone i ułożone na masywnych kilach. Są one wygięte lekko dojęzykowo lub skierowane zgodnie z osią podłużną podstawy. Na obu krawędziach występują nieliczne, niskie dentikle o słabo zaznaczonych szczytach i silnie wydłużonych podstawach. Kąt nachylenia najbardziej przypodstawnych dentikli wynosi ok. 45 stopni względem osi podłużnej zęba i zmniejsza się w kierunku doszczytowym. Największe dentikle, o najwyraźniejszych szczytach, zlokalizowane są w środkowym odcinku krawędzi. Na tym odcinku długość krawędzi odpodstawnych poszczególnych dentikli jest ponad trzykrotnie większa od długości krawędzi doszczytowych. W części przyszczytowej korony dentikle są słabo wykształcone, niewielkie i zaokrąglone. Krawędzie z dentiklami sięgają niemal samego szczytu zęba. Obie krzywizny w rzucie bocznym do mniej więcej <sup>2</sup>/<sub>3</sub> wysokości zęba lekko wypukłe, a powyżej zawsze lekko wklesłe aż do szczytu. Podstawa jest stosunkowo krótka i owalna w rzucie okluzalnym. Zarówno przednia jak i tylna część podstawy w rzucie bocznym sa wyraźnie wcięte. Powierzchnia wargowa zęba w rzucie okluzalnym jest bardziej wypukła od powierzchni językowej, zwłaszcza w przedniej przypodstawnej części zęba. Ku szczytowi korona zębowa ulega spłaszczeniu lingualno-labialnemu, ale rdzeniowa część korony pozostaje stosunkowo masywna. Prążkowanie na powierzchni szkliwa nie występuje.



Fig. 39. Schematyczna ilustracja morfotypu A13 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Morfotyp A13 wykazuje pewne podobieństwo do okazów zaliczonych do morfotypów A10 i A11. Zęby sa podobnie cofniete, w rzucie bocznym mają zbliżony ogólny liściasty pokrój oraz posiadają wysmukły, wyraźnie zweżający się odcinek wierzchołkowy. Jednakże występują również wyraźne różnice. Część przyszczytowa, mimo że podobnie wyciągnięta, nie jest aż tak silnie spiczasta i wysmukła, a sam szczyt korony w przypadku morfotypu A13 jest wyraźnie krótszy i bardziej masywny. Dentikle na krawędziach są mniej liczne oraz niezbyt wysokie. Najniższe i najwyższe dentikle w rzedach na obu krawedziach sa bardzo małe, najwieksze zlokalizowane sa w środkowym odcinku krawędzi. Na tylnej krawędzi rząd dentikli zaczyna się nie na poziomie podstawy, tylko przynajmniej na ¼ wysokości korony. Sama podstawa zębów w przypadku morfotypu A13 jest proporcjonalnie krótsza i ma owalny w rzucie okluzalnym kształt. Wcięcia występują zarówno w przedniej jak i tylnej cześci podstawy Cechy sa na tyle odmienne, że nie mieszcza się w zakresie zmienności morfologicznej okazów zaliczonych do morfotypów A10 i A11. Brak jest również okazów wykazujących jednoznaczne podobieństwo do zębów zaliczonych do morfotypu A13 z innych stanowisk paleontologicznych. Skłaniam się do wniosku, że morfotyp A13 reprezentuje uzębienie zaawansowanego archozauromorfa o niepewnej pozycji systematycznej, wykazujące pewne podobieństwo do morfotypów A10 i A11 oznaczonych jako zęby Protecovasaurus.

# Morfotyp A14 (Fig. 40; Appendix: Fig. 133-136)

Reprezentowany jest przez cztery okazy. Wykazuje duże podobieństwo do morfotypu A11, jednakże charakteryzuje się odmiennymi proporcjami nie mieszczącymi się w zakresie jego zmienności. Są to zęby niskie (TCH  $\sim 1 - 1,5$  TCL), o stosunkowo długiej i wysmukłej, silnie wygiętej (cofniętej) koronie. Korona na całej swojej długości jest silnie spłaszczona lingualno-labialnie. Część przyszczytowa jest wyraźnie wydłużona, wysmukła i lekko zagięta dojęzykowo. Występuje bardzo wyraźne i charakterystyczne przewężenie górnej części korony widoczne w rzucie bocznym. Z powodu tych cech budowy, zęby z morfotypu A14 mają charakterystyczny liściasty pokrój. Krawędzie zębowe są dobrze wykształcone i ułożone na wysmukłych kilach, zagięte lekko dojęzykowo lub skierowane zgodnie z osią podłużną podstawy. Na obu krawędziach występują niskie dentikle o słabo zaznaczonych

szczytach. Kąt nachylenia najbardziej przypodstawnych dentikli wynosi ok. 45 stopni względem osi podłużnej zęba i zmniejsza się w kierunku doszczytowym. Największe dentikle, o najwyraźniejszych szczytach, zlokalizowane są w środkowym odcinku krawędzi. Na tym odcinku, długość odpodstawna krawędzi poszczególnych dentikli jest przynajmniej trzykrotnie większa od długości krawędzi doszczytowej. W części przyszczytowej korony dentikle stają się bardzo drobne, zaokrąglone, a długość krawędzi odpodstawnej i przyszczytowej są niemal takie same. Krawędzie sięgają do samego szczytu zęba, ale ich najwyższe odcinki pozbawione są dentikli. Obie krzywizny w rzucie bocznym do mniej więcej <sup>2</sup>/<sub>3</sub> wysokości zęba lekko wypukłe, a powyżej – zawsze lekko wklęsłe aż do szczytu. Podstawa i przypodstawna część korony jest długa. W rzucie okluzalnym podstawa jest owalna lub lekko łzokształtna. W rzucie bocznym widoczne są wcięcia zarówno w przedniej jak i tylnej części korony.



Fig. 40. Schematyczna ilustracja morfotypu A14 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Morfotyp A14 wykazuje mozaikę cech wspólnych łączących go z morfotypami A10 i A11. Pewne podobieństwo wykazuje również do morfotypu A13. Wszystkie te morfotypy to zęby mające wyraźnie cofniętą sylwetkę, w rzucie bocznym charakteryzują się liściastym kształtem, posiadają wyraźne przewężenie części przyszczytowej. W porównaniu z morfotypem A10, okazy zaliczone do morfotypu A14 posiadają mniej zaznaczone przewężenie części szczytowej. Odróżniają się również wyraźnie dłuższą podstawą, chociaż nie jest ona tak wydłużona jak w przypadku okazów z morfotypu A11. Struktura dentikli na krawędziach jest zbliżona do morfotypów A10 i A11, aczkolwiek w rzucie okluzalnym podstawy dentikli w morfotypie A14 są nieco szersze. Podobnie jak w przypadku morfotypu A10, przyszczytowy odcinek tylnej powierzchni zęba nie posiada dentikli, chociaż nadal obecne są wykształcone krawędzie. Morfotyp A14 charakteryzuje się również najbardziej spłaszczoną lingualnolabialnie koroną. Odcinek przyszczytowy jest słabiej zagięty dojęzykowo w porównaniu z morfotypami A10 i A11, czym przypomina z kolei morfotyp A13. Kolejną cechą wspólną z tym ostatnim jest stosunkowo niewielka liczba dentikli na przedniej krawędzi. Podstawową różnicą jest wyraźnie dłuższa podstawa i część przypodstawna zębów oraz wyraźniejsze przewężenie części przyszczytowej i bardziej spiczasty wierzchołek korony. Długość korony zębowej morfotypu A14 najbardziej zbliża go do morfotypu A11. Kombinacja tych cech jest na tyle odmienna, że nie mieści się w zakresie zmienności morfologicznej okazów zaliczonych do morfotypów A10, A11 i A13, a jednocześnie szereg podobieństw może sugerować pokrewieństwo z nimi. Możliwe, że jest są to wynik zmian w proporcjach uzębienia zachodzących podczas rozwoju ontogenetycznego. W takim wypadku, morfotyp A14 reprezentowałby zęby pochodzące od osobników w innym wieku niż te, od których pochodzą morfotypy A10 i A11. Inną możliwością, wspomnianą także wcześniej, jest heterodontyczność uzębienia zwierzęcia, do którego ono należało. Poszczególne morfotypy byłyby w takim przypadku zębami zlokalizowanymi na innych pozycjach w rzędzie zębowym. Istnieje też możliwość, że uzębienie z morfotypu A14 pochodzi od zupełnie odrębnego taksonu, który był spokrewniony z taksonem lub taksonami reprezentowanymi przez morfotypy A10 i A11. Na tym etapie badań niewątpliwie mogę stwierdzić, że morfotyp A14 reprezentuje uzębienie zaawansowanego archozauromorfa o niepewnej pozycji systematycznej, wykazujące bardzo duże podobieństwo do morfotypów A10 i A11 zdiagnozowanych jako zęby *Protecovasaurus*.

# Morfotyp A15 (Fig. 41; Appendix: Fig. 137-140)

Jest reprezentowany przez cztery okazy, z których część to niestety zęby silnie zabradowane lub strawione. Ich przynależność do tego morfotypu została określona głownie z powodu charakterystycznej sylwetki korony w rzucie bocznym, odmiennej od pozostałych opisywanych tu morfotypów zębowych. Morfotyp A15 obejmuje zęby niskie (TCH  $\sim 1 - 1.5$  TCL), o masywnej, silnie zbudowanej i bardzo lekko cofniętej koronie. Charakterystyczną cechą jest kształt korony, który w rzucie bocznym jest zbliżony do trójkąta prostokątnego. Przednia część korony jest masywna, ku tylnej krawędzi silnie się spłaszcza lingualno-labialnie. Powierzchnia wargowa w rzucie okluzalnym jest nieco bardziej wypukła od powierzchni językowej. Szczyt korony nie jest spiczasty i na wszystkich okazach obecna jest wydatna, podłużna powierzchnia abrazyjna. Obie krawedzie są dobrze wykształcone. Przednia krawędź leży na masywnym, niskim kilu i jest zagięta lekko dojęzykowo. Tylna krawędź leży na silnie wydłużonym i spłaszczonym lingualno-labialnie kilu, skierowana jest zgodnie z osią podłużną korony lub jest lekko zagięta dojęzykowo. Na obu krawędziach znajduje się rząd dentikli. Na przedniej krawędzi dentikle są znacznie większe niż na tylnej, a ich krawędzie odpodstawne są przynajmniej trzy razy dłuższe od krawędzi doszczytowych. Rząd dentikli na przedniej krawędzi zaczyna się tuż nad wcięciem w podstawie i biegnie niemal do szczytu zęba. W przypadku najlepiej zachowanego, niezabradowanego okazu UOPB ARCH 2020-29, dentikle na tylnej krawędzi są liczniejsze i wyraźnie drobniejsze, silnie ściśnięte w rzędzie, o krawędziach odpodstawnych ok. dwa razy dłuższych od krawędzi doszczytowych. Ciąg dentikli na tylnej krawędzi zaczyna się na poziomie podstawy i biegnie aż do szczytu zęba. Przednia krzywizna w rzucie bocznym jest zawsze wypukła na całej swojej długości. Tylna krzywizna w rzucie bocznym jest niemal prosta i pionowa. Prążkowanie obecne jedynie u okazu niezabradowanego w tylnej części powierzchni językowej. Podstawa jest stosunkowo długa i masywna,

owalna lub lekko łzokształtna w rzucie okluzalnym. W rzucie bocznym widoczne jest słabo zaznaczone wcięcie w przedniej części podstawy. Tylna część podstawy pozbawiona jest wcięcia.



Fig. 41. Schematyczna ilustracja morfotypu A15 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Mimo charakterystycznego zestawu cech i unikalnej budowy, morfotyp A15 jest bardzo trudny do zaklasyfikowania. Brak jest innych morfotypów zebowych wykazujących jednoznacznie zbliżone cechy budowy z innych znanych stanowisk paleontologicznych późnego triasu. Wśród form rozpoznanych ze stanowiska krasiejowskiego, morfotyp A15 wykazuje pewne cechy wspólne z morfotypami A10, A11, A12 i A14. Ogólny w przybliżeniu, trójkątny kształt korony zębowej w rzucie bocznym jest nieco zbliżony do okazów z morfotypów A10 i A11. Jednakże jest to podobieństwo bardzo powierzchowne. W przypadku morfotypu A10 i A14, część przyszczytowa korony jest znacznie delikatniej zbudowana, silnie wyciagnieta i smukła, o wyraźnym silnym przeweżeniu widocznym w rzucie bocznym. U okazów z morfotypów A11 i A12 szczyt korony jest silnie zaostrzony i wyraźnie mocniej cofnięty. Struktura krawędzi w przypadku morfotypu A15 jest odmienna od wymienionych powyżej morfotypów. Przednia krawędź korony jest ułożona na masywnym, niskim kilu, z kolei tylna leży na bardzo smukłym, silnie spłaszczonym kilu. Podobieństwem do morfotypów A12 i A14 jest struktura sekwencji wielkości dentikli na krawędziach. W obu przypadkach największe dentikle zlokalizowane są w środkowym odcinku krawędzi, a dentikle w kierunkach dopodstawnym i doszczytowym od środkowego odcinka wyraźnie się zmniejszają. Cechą unikalną morfotypu A15 jest większa liczba dentikli na tylnej krawędzi (w przypadku okazu, na których się one zachowały) w porównaniu z przednią krawędzią. Na podstawie zestawu cech oraz porównania z innymi morfotypami skłaniam się do wniosku, że morfotyp A15 reprezentuje uzębienie zaawansowanego archozauromorfa o niejasnej pozycji systematycznej.

# Morfotyp A16 (Fig. 42; Appendix: Fig. 141)

Jest reprezentowany tylko przez jeden niekompletny okaz UOPB ARCH 41. Jest to stosunkowo masywny i duży ząb, przekraczający 2 mm długości. Korona jest wyraźnie cofnięta. Obie krawędzie są wykształcone, ale w unikalny sposób. Przednia krawędź ułożona jest w części dolnej zęba na bardzo

masywnym kołnierzyku silnie zagiętym dojęzykowo. W najwyższej zachowanej części krawędź leży na masywnym kilu bardzo słabo zagiętym dojęzykowo. W górnej zachowanej partii okazu, na krawędzi widoczny jest rząd dentikli. Niestety, są one silnie zabradowane i nie ma możliwości określenia ich pierwotnej budowy. Pomiędzy kołnierzykiem a częścią rdzeniową, na powierzchni językowej, znajduje się rowek. Tylna krawędź jest znacznie delikatniej zbudowana i ułożona na smukłym, spłaszczonym lingualno-labialnie kilu. Na całym zachowanym odcinku tylnej krawędzi znajduje się rząd licznych, spiczastych i ściśle upakowanych dentikli o kącie nachylenia ok. 30 stopni względem osi podłużnej zęba. W rzucie okluzalnym podstawa jest silnie asymetryczna i wydłużona. Przypodstawna część powierzchni wargowej jest bardzo silnie wypukła i masywna. Ku szczytowi i w kierunku tylnej krawędzi korona ulega spłaszczeniu lingualno-labialnemu, ale na całej swojej długości pozostaje masywna. W rzucie bocznym w przedniej części podstawy widoczne jest wcięcie. Brak jest prążkowania na powierzchni zęba.



Fig. 42. Schematyczna ilustracja morfotypu A16 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Mimo niekompletności, okaz UOPB ARCH 41 jest na tyle unikalny i odrębny od innych okazów ze stanowiska, że wyróżnienie go jako oddzielnego morfotypu jest uzasadnione. Okaz ten jest nieco zbliżony ogólnym kształtem do okazów zaliczonych do morfotypu A15, jednakże widoczne są także znaczące różnice. Najbardziej charakterystyczną i unikalną cechą morfotypu A16 jest budowa przedniej krawędzi. Obecność kołnierzyka upodabnia okaz UOPB ARCH 41 do morfotypów A1–A4, jednakże jego budowa jest odmienna. Przede wszystkim, w przypodstawnym odcinku kołnierzyk jest bardzo masywny i silnie wypukły po stronie językowej. Podobna masywność kołnierzyka występuje u okazu zaliczonego do morfotypu A7, ale jest on poza tym całkiem odmienny i na pewno reprezentuje uzębienie innego taksonu. W okazie UOPB ARCH 41 przednia krawędź w kierunku doszczytowym stopniowo zmienia się z zagiętej silnie dojęzykowo na skierowaną znacznie bardziej ku przodowi, niemal zgodnie z osią podłużną podstawy. W najwyższym zachowanym odcinku zęba kołnierzyk zanika, a krawędź zlokalizowana jest na wyraźnym masywnym kilu. Tego typu budowa przedniej krawędzi jest unikalna wyłącznie dla morfotypu A16. Kolejną cechą charakterystyczną jest bardzo silna asymetryczność korony widoczna w rzucie okluzalnym. Podstawa i dolna część korony są bardzo masywne i silnie wypukłe w przedniej części powierzchni wargowej. Powierzchnia językowa w rzucie

okluzalnym jest bardziej spłaszczona, a w przedniej części jest wyraźnie wklęsła. Doszczytowo korona zębowa spłaszcza się, ale na całej zachowanej długości pozostaje stosunkowo masywna w części rdzeniowej, wypukła zarówno na powierzchni wargowej jak i językowej. Brak analogii do jakichkolwiek opisanych dotąd zębów nie daje podstaw do spekulacji taksonomicznych poza stwierdzeniem, że morfotyp A16 reprezentuje uzębienie zaawansowanego archozauromorfa o niejasnej pozycji systematycznej.

# Morfotyp A17 (Fig. 43; Appendix: Fig. 142-143)

Jest reprezentowany jedynie przez dwa fragmentarycznie zachowane okazy. Charakteryzuja się one spiczastą, ostrą częścią szczytową korony o wierzchołku zagiętym lekko ku górze i dojęzykowo. W rzucie okluzalnym, zachowane odcinki koron są masywne i owalne w kształcie. Ku szczytowi ulegają spłaszczeniu lingualno-labialnemu. Krawędzie są dobrze wykształcone, ułożone na kilach. Przednia krawędź umiejscowiona jest na niskim i masywnym kilu, tylna jest znacznie delikatniej zbudowana i leży na smukłym, spłaszczonym lingualno-labialnie kilu. Na przedniej krawędzi widoczny rząd drobnych dentikli, sięgający szczytu. Dentikle w środkowym odcinku zachowanych fragmentów są największe, o wyraźnie zaznaczonych szczytach skierowanych pod kątem od ok. 45 do ok. 30 stopni względem osi podłużnej korony. Zmniejszanie się rozmiarów dentikli w kierunku dopodstawnym wskazuje, że zachowane fragmenty reprezentują większą część koron, a odłamane są jedynie najbardziej przypodstawne części zębów. Na tylnej krawędzi, dentikle zachowane na najbardziej przypodstawnym odcinku są wyraźnie większe od dentikli z przedniej krawędzi. Mają one dobrze wykształcone szczyty skierowane pod kątem ok. 45 stopni względem osi podłużnej korony, a ich krawędzie odpodstawne są przynajmniej dwa razy dłuższe od doszczytowych. Najbardziej charakterystyczną cechą jest budowa przyszczytowych dentikli na tylnej krawędzi. Są one w rzucie bocznym niemal prostokątne, o słabo widocznym szczycie i silnie ze sobą zespolone krawędziami. Rząd dentikli na przedniej krawędzi siega do samego szczytu korony. Granice pomiędzy poszczególnymi dentiklami są znacznie lepiej widoczne na powierzchni językowej. W rzucie bocznym przednia krzywizna na całym zachowanym odcinku jest wklęsła, tylna wypukła.



Fig. 43. Schematyczna ilustracja morfotypu A17 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Mimo niekompletności, opisane powyżej okazy są na tyle odróżniają się od innych opisanych tu form, że wydzielenie ich jako odrebnego morfotypu wydaje się być uzasadnione. Ogólnym pokrojem morfotyp A17 nieco przypomina okazy zaliczone do morfotypu A12. Sylwetka cześci wierzchołkowej jest podobnie trójkatnego kształtu, szczyt jest zaostrzony i spiczasty a krawędzie dochodzą do samego szczytu korony. Jednakże okazy z morfotypu A17 wydają się nie wykazywać tak silnego cofnięcia korony, co jest cecha charakterystyczna dla morfotypu A12. Zachowany odcinek przypodstawny w okazie UOPB ARCH 37 sugeruje, że korona była najprawdopodobniej lekko cofnięta ze szczytem zagiętym ku górze i skierowanym prostopadle do osi podłużnej podstawy. Najbardziej charakterystyczna cecha budowy jest jednak struktura tylnej krawedzi zebowej. Przyszczytowe dentikle na tylnej krawedzi sa ze soba zlane swoimi krawedziami, a granice pomiedzy nimi sa słabo zaznaczone i widoczne głównie dzięki przejrzystości szkliwa. Taka struktura krawędzi upodabnia ją nieco do serracji występującej powszechnie u wielu grup archozauromorfów. Podstawowa różnica jest fakt, że w przypadku klasycznej struktury serracyjnej wielkość poszczególnych wyrostków jest bardzo podobna na całym odcinku, a zmniejszenie się rozmiarów w kierunku doszczytowym jest nieznaczne. W przypadku serracji na wyrostkach nie występuje również pojedynczy punkt szczytowy. W przypadku morfotypu A17 dentikle wyraźnie zmniejszają się doszczytowo, aż zlewają się w jednolitą krawędź z bardzo słabo zaznaczonymi w szkliwie granicami. Poza jednym wyjatkiem, brak jest jednoznacznie zbliżonych pod względem budowy okazów z innych stanowisk paleontologicznych. Morfotyp A17 wykazuje pewne podobieństwo do okazów opisanych jako Crosbysaurus ze stanowiska Lower Calgary (Formacja Tecovas, Grupa Chinle, Teksas, USA: Heckert, 2004). Szczególnie zbliżony jest okaz holotypowy NMMNH P-34200. Wspólne cechy to: ogólna sylwetka przyszczytowej cześci korony zebowej, skierowany ku górze wierzchołek zeba, widoczna w rzucie bocznym wyraźnie wklesła przednia krzywizna i wypukła tylna krzywizna, wyraźne zagięcie dojęzykowe części wierzchołkowej, obecność spłaszczonych i pozbawionych wyraźnych szczytów dentikli na przyszczytowym odcinku tylnej krawędzi, silne spłaszczenie lingualno-labialne tylnej krawędzi. Jednakże widoczne są również wyraźne różnice. W przypadku holotypu Crosbysaurus dentikle zlokalizowane na przedniej krawędzi są wyraźnie większe, mniej liczne i często posiadają na swoich krawędziach odpodstawnych bardzo drobne, dodatkowe subdentikle. Wyrostki na tylnej krawędzi są również większe, nie wykazują tak silnego zlania krawędziami bocznymi. W przypodstawnym odcinku tylnej krawędzi u Crosbysaurus, poszczególne dentikle mają wyraźnie zaznaczone spiczaste wierzchołki. Cechę tą można potwierdzić tylko w przypadku okazu UOPB ARCH 2021-19. Tak więc, morfotyp A17 reprezentuje uzębienie zaawansowanego archozauromorfa o niejasnej pozycji systematycznej, wykazujące pewne podobieństwa do uzębienia Crosbysaurus i być może z nim spokrewnionego.

### Morfotyp A18 (Fig. 44; Appendix: Fig. 144-146)

Jest reprezentowany w kolekcji przez trzy okazy, dość silnie zabradowane i niekompletne. Zaliczone tu zeby sa bardzo niskie (TCH  $\leq$  TCL) i niskie (TCH  $\sim$  1-1,5 TCL), o stosunkowo delikatnej budowie. Korona jest cofnieta, z wierzchołkowa częścia zagięta nieznacznie dojęzykowo. Wszystkie okazy wykazują bardzo silne starcie przyszczytowej części korony wraz z krawędziami, co nadaje zębom w rzucie bocznym zaokrąglony, niemal półkolisty kształt. Krawędzie są dobrze wykształcone, z nielicznymi dentiklami i skierowane zgodnie z osią podłużną podstawy. Przednia krawedź zlokalizowana jest na niskim, masywnym kilu i posiada rząd dentikli zaczynający się tuż nad wcięciem w podstawie. Dentikle często wykazują ślady silnego starcia, ale przynajmniej część z nich posiada widoczny spiczasty wierzchołek skierowany skośnie pod katem ok. 60 stopni względem osi podłużnej korony. Krawedzie odpodstawne poszczególnych dentikli są przynajmniej trzykrotnie dłuższe od krawędzi doszczytowych. Tylna krawędź ułożona jest na silnie wyciągniętym i spłaszczonym lingualnolabialnie kilu. Rząd dentikli na tylnej krawędzi również zaczyna się tuż nad wcięciem w podstawie i biegnie na całym zachowanym odcinku. Poszczególne dentikle sa zazwyczaj mniej starte, o bardziej wyraźnie zaznaczonych spiczastych szczytach. Kat nachylenia najbardziej przypodstawnych dentikli wynosi ok. 40-30 stopni względem osi podłużnej korony zębowej i zmniejsza się w kierunku doszczytowym. Najbardziej przypodstawne dentikle na obu krawędziach są bardzo małe. Przednia krzywizna zęba w rzucie bocznym jest znacznie dłuższa od tylnej i silnie wypukła. Tylna krzywizna jest również wypukła, ale w znacznie mniejszym stopniu. Podstawa jest bardzo długa, smukła i wąska. W rzucie okluzalnym jest łzokształtna, z przednia częścia nieco masywniejsza od tylnej. W rzucie bocznym podstawa posiada wyraźne wcięcia zarówno w przedniej jak i tylnej części. Ku szczytowi i ku tylnej krawędzi korona ulega bardzo silnemu spłaszczeniu lingualno-labialnemu. Powierzchnia wargowa zęba w rzucie okluzalnym jest nieznacznie bardziej wypukła od powierzchni językowej.



Fig. 44. Schematyczna ilustracja morfotypu A18 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Ogólny kształt korony w rzucie bocznym przypomina nieco zęby zaklasyfikowane w przeszłości do taksonu *Pekinosaurus* (Hunt, 1989; Hunt i Lucas., 1993) z Grupy Chinle w USA. W przypadku *Pekinosaurus* zęby są podobnie bardzo niskie, o długiej podstawie, lekko cofnięte, często z

silnie zabradowana częścia wierzchołkowa i doszczytowymi odcinkami krawędzi, co nadaje im zbliżony, półkolisty kształt w rzucie bocznym. Jednakże, u Pekinosaurus dentikle są znacznie niższe, bardziej spłaszczone, zaokraglone i bez wyraźnie zaznaczonych wierzchołków. Krawedzie sa zawsze wyraźnie zagięte dojęzykowo. Występują też bardzo wyraźne fałdy w szkliwie na powierzchni językowej, biegnace wzdłuż osi podłużnej zeba i zaginające się dokrawędziowo. Korony zebowe Pekinosaurus są bardzo masywne w część rdzeniowej, zarówno na powierzchni wargowej jak i językowej, są silnie wypukłe. Taka budowa sprawia, że korony są mocno poszerzone poprzecznie, co jest dobrze widoczne w rzucie okluzalnym. Okazy zaliczone do morfotypu A18 sa delikatniej zbudowane. Korona zebowa w tym wypadku spłaszcza sie mocno lingualno-labialnie w kierunku doszczytowym i ku tylnej krawędzi, a w rzucie okluzalnym jest bardzo wąska. Początkowo Pekinosaurus został sklasyfikowany jako wczesny przedstawiciel dinozaurów ptasiomiednicznych Ornitischia, jedynie na podstawie izolowanych zębów. Ostatecznie, po rewizji (Irmis et al., 2007; Nesbitt et al., 2007), takson ten został zsynonimizowany z Revueltosaurus callendari (Hunt, 1989), charakteryzującym się dużym zakresem zmienności morfologicznej uzębienia. Późniejsze badania (Heckert et al., 2012) sugerują jednak, że *Pekinosaurus* może być odrębnym taksonem. Na podstawie porównania stwierdzam, że morfotyp A18 reprezentuje uzębienie należące do taksonu innego niż Pekinosaurus/Revueltosaurus callendari mimo powierzchownego podobieństwa w budowie. Struktura dentikli na zachowanych odcinkach krawędzi w opisanych okazach jest zbliżona do dentikli zębów z morfotypów A10 i A11. Jednakże pozostałe elementy budowy korony morfotypu A18, takie jak jej proporcje, mocno wydłużona łzokształtna podstawa, bardzo silne spłaszczenie lingualno-labialne zęba wyraźnie odróżniają go od nich. Zatem, morfotyp A18 reprezentuje uzebienie zaawansowanego archozauromorfa o niejasnej pozycji systematycznej.

# Morfotyp A19 (Fig. 45; Appendix: Fig. 147-158)

Jest stosunkowo licznie reprezentowany w kolekcji. Zęby tutaj zaliczone charakteryzują się stosunkowo dużą zmiennością rozmiarów i proporcji, ale posiadają również wspólny unikalny zestaw cech. Są to zęby niskie (TCH  $\sim 1 - 1,5$  TCL) i bardzo masywne. Korona zębowa jest cofnięta, a jej część przyszczytowa jest zagięta wyraźnie dojęzykowo. Krawędzie są dobrze wykształcone, ułożone na niskich, masywnych kilach i zagięte lekko dojęzykowo. Na obu krawędziach jest dobrze wykształcona serracja, utworzona przez gęsto ułożone, drobne wyrostki o zaokrąglonych w rzucie bocznym szczytach. Szczeliny pomiędzy poszczególnymi wyrostkami są stosunkowo długie, szczególnie dobrze widoczne na powierzchni językowej zębów. Serracja na przedniej krawędzi zaczyna się na ok ¼ wysokości zęba i sięga do samego szczytu. Wyrostki serracyjne na przedniej krawędzi, na odcinku przypodstawnym, mogą być skierowane ukośnie pod kątem od ok. 70 do 50 stopni względem osi podłużnej zęba i ku szczytowi kąt ten zmniejsza się nawet do poziomu poniżej 20 stopni. Tylna krawędź zaczyna się na poziomie podstawy lub tuż nad wcięciem w podstawie i biegnie aż do szczytu. Wyrostki serracyjne na

tylnej krawędzi są nieco dłuższe i skierowane w części przypodstawnej pod katem ok. 60 – 50 stopni względem osi podłużnej zeba. Ku szczytowi kat nachylenia wyrostków zmniejsza się, ale nie w tak silnym stopniu jak na przedniej krawedzi. Rozmiar wyrostków serracyjnych na obu krawedziach zmniejsza się bardzo nieznacznie w kierunku doszczytowym. Pomiędzy tylną krawędzią a częścią rdzeniowa, na powierzchni językowej widoczne jest zagłębienie lub rowek biegnacy wzdłuż krawędzi. Przednia krzywizna w rzucie bocznym jest zazwyczaj na całej swojej długości wyraźnie wypukła, w niektórych przypadkach najbardziej przyszczytowy odcinek krzywizny jest prosty. Tylna krzywizna w dolnej partii zeba jest nieznacznie wypukła, a powyżej staje się prosta lub bardzo lekko wklesła. Podstawa korony zebowej jest w rzucie okluzalnym owalna i szeroka, nieco bulwiasta. Zazwyczaj występują wcięcia w przedniej i tylnej części podstawy widoczne w rzucie bocznym. Brzeg podstawy na powierzchni językowej jest delikatnie, ale wyraźnie wygięty i wyciągnięty w kierunku językowym. Z kolei brzeg podstawy na powierzchni wargowej jest delikatnie wypukły, zawinięty do dołu i w kierunku dojezykowym. Ku szczytowi korona spłaszcza się wyraźnie lingualno-labialnie, ale pozostaje masywna na całej swojej długości. W rzucie okluzalnym, powierzchnia wargowa zęba jest wyraźnie mocniej wypukła od powierzchni językowej. Powierzchnia językowa jest znacznie bardziej spłaszczona i w wyniku silnego zgięcia dojęzykowego części szczytowej staje się funkcjonalnie wklęsła. Na powierzchni językowej u okazów niezabradowanych widoczne jest bardzo dobrze wykształcone prażkowanie, utworzone przez liczne i nieregularnie zmarszczki w szkliwie. W rdzeniowej części zęba zmarszczki zaginają są wyraźnie w kierunku osi podłużnej korony i zbiegają w części wierzchołkowej. Zmarszczki w przedniej części przypodstawnej niekiedy zaginają się w kierunku krawędzi. Prążkowanie na powierzchni wargowej jest słabiej wykształcone i zazwyczaj wyraźnie zabradowane.



Fig. 45. Schematyczna ilustracja morfotypu A19 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Izolowane zęby o bardzo podobnej budowie (np. okaz NMMNHP-34358) zostały opisane ze stanowiska Lower Calgary (Formacja Tecovas, Grupa Chinle, Zachodni Teksas, USA: Heckert, 2004). W obu przypadkach zęby wykazują masywną, bulwiastą podstawę korony, lekkie, ale wyraźne cofnięcie wierzchołkowej części korony i zagięcie jej dojęzykowo, obecność dwóch dobrze wykształconych krawędzi ułożonych na niskich, masywnych kilach z dobrze rozwiniętą serracją. Bardzo charakterystyczną cechą wspólną jest też wyraźne wyciągnięcie brzegu podstawy na stronie językowej

ku stronie językowej oraz zaokraglony, brzeg podstawy na powierzchni wargowej zagięty lekko w kierunku językowym. Tego typu budowa brzegu podstawy jest bardzo rzadko występuje u archozauromorfów. Kolejna wspólna cecha jest obecność dobrze wykształconego i wydatnego prążkowania występującego przynajmniej na powierzchni językowej. Zmarszczki w części przypodstawnej mają tendencję do zlewania się, w wyższych partiach zęba zaginają się ku osi korony i zbiegaja ku szczytowi. Heckert (2004), na podstawie porównania z innymi okazami opublikowanymi wcześniej (Colbert, 1952; Parrish, 1991; Sereno i Wild, 1992), wyznaczył w swojej kolekcji dla zębów o tych cechach morfotyp H, interpretujac go jako uzebienie bardzo zbliżone do uzebienia niektórych przedstawicieli Sphenosuchia. Wczesne krokodylomorfy z grupy Sphenosuchia cechowały się stosunkowo zróżnicowanym, niekiedy częściowo heterodontycznym uzębieniem. Przynajmniej niektóre zęby w ciągu zębowym przypisane do Hesperosuchus z osadów Chinle wykazują bardzo zbliżoną budowę do morfotypu H (oraz morfotypu A19 ze stanowiska krasiejowskiego). Również w indyjskiej Formacji Tiki (Ray et al., 2019) znaleziono izolowane zeby o takiej samej budowie i wspólnym zestawie charakterystycznych cech. Nie zostały one jednak zaklasyfikowane do żadnej konkretnej grupy, a jedynie opisane jako uzębienie nieokreślonych bliżej archozauriformów. Szczególnie zbliżona jest struktura brzegu podstawy u okazów z Indii i Krasiejowa, a także obecność wyraźnie zaznaczonego zagłębienia pomiędzy częścia rdzeniowa korony a tylna krawędzia zęba na powierzchni jezykowej. Ta druga cecha jest obecna u okazów z Chinle, ale nie jest aż tak wyraźnie widoczna. Jeszcze bardziej zbliżone pod względem budowy są zęby przypisane do Revueltosaurus calendari, które również zostały odkryte na kilku stanowiskach w Formacji Chinle w Arizonie (Heckert, 2005; Irmis et al., 2007). Takson ten przez długi czas był bardzo słabo poznany i początkowo określany jako przypuszczalny wczesny przedstawiciel dinozaurów Ornithischia lub Sauropodomorpha. Nowsze analizy, możliwe dzięki opisaniu bardziej kompletnego i lepiej zachowanego materiału (Nesbitt et al., 2007; Irmis et al., 2007; Parker et al., 2021) stawiają ten takson na pozycji siostrzanej do aetozaurów w obrębie większego kladu Suchia. U Revueltosaurus zęby rozpoznane jako pochodzące z przednich odcinków rzędów zębowych (np. paratypowy okaz NMMNH P-4959 czy holotypowy okaz NMMNH P-4957 na podstawie Heckert,2004) mają bardzo zbliżone proporcje i budowę do okazów z morfotypu A19. W obu przypadkach są to zęby bardzo masywne, niskie, o bulwiastej części przypodstawnej, z dobrze wykształconymi krawędziami, na których znajdują się liczne wyrostki serracyjne. Na powierzchni językowej bardzo wyraźnie są widoczne zagłębienia pomiędzy częścią rdzeniową korony a tylną krawędzią zęba. Podobnie zbudowany jest również brzeg podstawy, który jest lekko wygięty po stronie językowej i zaokraglony po stronie wargowej. Kolejną cechą wspólną jest występowanie bardzo dobrze wykształconego, gestego prążkowania na obu powierzchniach zęba. Tylne zęby Revueltosaurus zlokalizowane w części policzkowej szczęk mają nieco odmienną budowę. Posiadają wyraźne cingulum, czyli wystającą półeczkę biegnącą na powierzchni językowej powyżej podstawy. Struktura ta miała za zadanie zwiększenie powierzchni zębów podczas pobierania i obróbki pokarmu roślinnego. Żaden z okazów z morfotypu A19 nie posiada takiej struktury. Okazy zębowe zaliczone do

*Revueltosaurus* są zasadniczo bardziej beczułkowate niż trójkątne w pokroju i nie posiadają tak wyraźnie zaznaczonego spiczastego szczytu. W rzucie bocznym krzywizny zębów *Revueltosaurus* są zazwyczaj bardziej zaokrąglone na całej długości i występują bardziej wykształcone wycięcia w podstawach. Serracja na krawędziach jest utworzona przez mniejszą liczbę wyrostków, które są proporcjonalnie większe od analogicznych struktur występujących w okazach z morfotypu A19. Krawędzie są również bardziej masywne i grubsze, co widać szczególnie w rzucie okluzalnym. Prążkowanie na powierzchni zębów revueltozaura, mimo że kształtem jest bardzo zbliżone do występującego w morfotypie A19, to utworzone jest zazwyczaj przez znacznie wydatniejsze i mniej liczne zmarszczki. Mimo tych odmienności, morfotyp A19 wykazuje więcej cech wspólnych z zębami pochodzącymi z przednich odcinków rzędów zębowych *Revueltosaurus* niż z jakimkolwiek innymi rozpoznanymi okazami. Zakres zmienności cech w budowie uzębienia wynika najpewniej z przynależności do odrębnego gatunku niż opisany *R. calendari*. Skłaniam się do wniosku, że morfotyp A19 reprezentuje uzębienie zaawansowanego archozaura z grupy Pseudosuchia, być może spokrewnionego z *Revueltosaurus*. Alternatywnie, morfotyp 19 może należeć do odrębnego rodzaju bardzo blisko spokrewnionego z *Revueltosaurus*.

#### Morfotyp A20 (Fig. 46; Appendix: Fig. 159-170)

Obejmuje zeby charakteryzujące się dużą zmiennością rozmiarów i proporcji, ale posiadające kilka unikalnych wspólnych cech. Są to zęby o zakresie wysokości od niskich (TCH  $\sim 1 - 1.5$  TCL) do umiarkowanie wysokich (TCH > 2 TCL). Różnica proporcji wielkości wynika zapewne z różnego wieku osobników, od których pochodzą poszczególne okazy zębowe oraz z poziomu ich zużycia. Podstawa jest masywna, owalna lub owalno-kolista w rzucie okluzalnym. Brzeg krawędzi na powierzchni językowej jest wygięty dojęzykowo, brzeg krawędzi na powierzchni wargowej jest zaokraglony i zagięty do dołu i dojęzykowo. Ku szczytowi korona bardzo nieznacznie się spłaszcza i pozostaje masywna na całej długości. Powierzchnia wargowa jest wyraźnie mocniej wypukła od językowej. Korona jest stożkowata, o szczycie skierowanym prostopadle do osi podstawy lub lekko cofnięta. Część wierzchołkowa jest zawsze wyraźnie zagieta dojęzykowo. Krawędzie sa dobrze wykształcone, ułożone na niskich, masywnych kilach, skierowane wyraźnie dojęzykowo. Na obu krawedziach u okazów niezabradowanych widoczna jest serracja. Wyrostki serracyjne są stosunkowo luźno ułożone i niezbyt liczne. Często są silnie zabradowane i bardzo trudne do identyfikacji, widoczne jedynie jako ślady w rzucie okluzalnym. Przednia krzywizna zeba w rzucie bocznym jest nieco dłuższa od tylnej oraz jest prosta lub bardzo delikatnie wypukła. Tylna krzywizna zęba jest prosta lub bardzo lekko wklęsła. Korona zębowa ma wyraźnie trójkątny pokrój w rzucie bocznym. Na obu powierzchniach zęba widoczne jest bardzo dobrze wykształcone prażkowanie utworzone przez liczne, wydatne zmarszczki w szkliwie. Na powierzchni językowej zmarszczki mają tendencję do zaginania się ku osi podłużnej zęba i zbiegają się ku szczytowi. Zmarszczki leżące przypodstawnie w przedniej i tylnej części korony

zaginają się ku krawędziom. Na powierzchni wargowej prążkowanie jest słabiej wykształcone i utworzone przez drobniejsze zmarszczki. Przypodstawna część korony na stronie wargowej w części rdzeniowej zęba jest pozbawiona prążkowania. Na powierzchni językowej, pomiędzy tylną krawędzią a częścią rdzeniową zęba występuje podłużne, płytkie zagłębienie biegnące wzdłuż osi zęba i zwężające się doszczytowo.



Fig. 46. Schematyczna ilustracja morfotypu A20 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Morfotyp ten wykazuje najwięcej cech wspólnych z morfotypem A19. Są to: budowa podstawy, która jest wyraźnie bulwiasta po stronie wargowej, wyciagniecie fragmentu brzegu korony po stronie językowej oraz zawinięty dojęzykowo brzeg podstawy po stronie wargowej. Wspólne jest również występowanie prążkowania na obu powierzchniach zęba oraz bardzo zbliżona forma ułożenia zmarszczek na powierzchni językowej. W przypadku morfotypu A20 zmarszczki szkliwa są jednak drobniejsze i zazwyczaj znacznie liczniejsze. U obu morfotypów zmarszczki w części rdzeniowej korony na powierzchni językowej mają tendencję do wyginania się ku osi podłużnej zęba a następnie zbiegają się ku szczytowi. Również ułożenie najbardziej przykrawędziowych zmarszczek prażkowania, które biegna równolegle do krawędzi jest wspólne. U niektórych okazów z obu morfotypów, najbardziej przypodstawne i przykrawędziowo ułożone zmarszczki zaginają się ku krawędzi zębowej. W najbardziej przypodstawnym obszarze części rdzeniowej, na powierzchni wargowej brak jest w ogóle prażkowania i nie jest to wynik abrazji, tylko cecha charakterystyczna morfotypu A20 nieobecna u A19. Oba morfotypy posiadaja podłużne zagłebienie biegnace tuż za tylna krawedzia zeba na powierzchni językowej. Morfotyp A19 wykazuje znacznie lepiej wykształconą serrację, biegnącą najczęściej na całej długości obu krawędzi. W przypadku morfotypu A20 serracja składa się z mniejszej ilości wyrostków, które sa luźniej ułożone i często zlane krawędziami bocznymi. Niemal zawsze są one bardzo silnie zabradowane i widoczne są jedynie ich ślady na krawędziach. Ogólna sylwetka zębów z morfotypu A20 jest zdecydowanie mniej masywna, o wyższych, bardziej spiczastych i smuklejszych koronach. Zęby te są również mniej cofnięte w porównaniu z morfotypem A19, często są to okazy stożkowate o szczycie korony skierowanym niemal prostopadle do osi podstawy, co nadaje im trójkątny kształt. Izolowane

zęby o budowie zbliżonej do morfotypu A20 zostały znalezione na stanowisku Lower Calgary (Formacja Tecovas, Grupa Chinle, Zachodni Teksas, USA: Heckert, 2004) i również zostały zaliczone do morfotypu H, jako wykazujące duże podobieństwo do uzebienia Sphenosuchia. Różnica w budowie pomiędzy morfotypami A19 i A20 może wynikać z występowania pewnej heterodontyczności u hipotetycznego "właściciela" uzebienia, co było częstym zjawiskiem u wielu zaawansowanych pseudozuchów i wczesnych krokodylomorfów. W tym jednak przypadku, pomimo wspólnych cech budowy, niemal na pewno mamy do czynienia z odrębnymi, chociaż być może spokrewnionymi taksonami. Różnice w proporcjach, kształcie koron, masywności oraz formie wykształcenia krawędzi wskazuja na zajmowanie odmiennych nisz pokarmowych przez taksony, do których należały zeby z morfotypów A19 i A20. Na pewno morfotyp A19 jest bardziej zbliżony do uzębienia Revueltosaurus (z którym jest tożsamy lub bardzo blisko spokrewniony) niż do morfotypu A20. Jednocześnie morfotypy A19 i A20 wykazują w stosunku do siebie większe podobieństwo niż do jakiegokolwiek innego morfotypu ze stanowiska Krasiejowskiego. Na tej podstawie skłaniam się do wniosku, że morfotyp A20 reprezentuje uzębienie zaawansowanego archozaura należącego do Pseudosuchia, o niepewnej pozycji systematycznej. Może on należeć do bazalnych Crocodylomorpha z grupy Sphenosuchia lub jest bliżej spokrewniony z taksonem morfotypu A19, który najprawdopodobniej reprezentuje nowy gatunek w obrębie *Revueltosaurus* lub takson bardzo blisko z nim spokrewniony.

# Morfotyp A21 (Fig. 47; Appendix: Fig. 171)

Reprezentowany jest przez jeden okaz UOPB ARCH 2020-04. Korona zęba jest wyraźnie cofnięta, a jej najbardziej przyszczytowy odcinek jest lekko zagięty dojęzykowo. W rzucie bocznym ząb ma kształt zbliżony do trójkąta prostokątnego. Obie krawędzie są obecne i dobrze wykształcone. Przednia krawędź zaczyna się na ok ¼ wysokości zęba i leży na niskim kilu. Na krawędzi widoczne są ślady po przynajmniej pięciu dentiklach. Tylna krawędź jest delikatniej zbudowana i leży na silnie spłaszczonym lingualno-labialnie kilu. Najbardziej przypodstawne dentikle są bardzo drobne i silnie do siebie przylegają. Dentikle zlokalizowane w środkowym odcinku krawędzi są największe, mają wydłużone podstawy i widoczne szczyty skierowane pod katem ok. 40 stopni względem osi podłużnej korony. W najbardziej przyszczytowym odcinku tylnej krawedzi widoczne sa ślady po kilku bardzo drobnych i mocno do siebie przylegających dentiklach. Przednia krzywizna zęba w rzucie bocznym jest bardzo silnie wypukła do mniej więcej połowy wysokości korony. Powyżej staje się nieznacznie wypukła aż do szczytu. Tylna krzywizna na całej swojej długości jest delikatnie wklęsła. Podstawa zęba jest wydłużona i w rzucie okluzalnym owalna. W przedniej części podstawy, w rzucie bocznym widoczne jest wyraźne wcięcie. Obie powierzchnie zęba w rzucie okluzalnym są wypukłe w podobnym stopniu. Korona bardzo wyraźnie się spłaszcza lingualno-labialnie w kierunku doszczytowym i ku tylnej krawędzi. Prążkowanie jest słabo widoczne i utworzone przez bardzo drobne zmarszczki w szkliwie.



Fig. 47. Schematyczna ilustracja morfotypu A21 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Morfotyp A21 wykazuje mozaikę cech wspólnych z innymi morfotypami ze stanowiska w Krasiejowie. Trójkatny kształt korony w rzucie bocznym upodabnia go do okazów zaliczonych do morfotypów A12 i A15. Jednakże w porównaniu z nimi, okaz UOPB ARCH 2020-04 jest zdecydowanie mniej masywny, bardziej smukły i silniej spłaszczony lingualno-labialnie. Cała korona w rzucie okluzalnym, od poziomu podstawy aż do szczytu, jest silnie spłaszczona, zwłaszcza jej tylna część przechodząca w ułożona na wysmukłym kilu krawędź. Konfiguracja dentikli na tylnej krawędzi przypomina w pewnym stopniu budowe tej struktury w okazie UOPB ARCH 57. W obu przypadkach najbardziej przypodstawne wyrostki są bardzo małe i ułożone pod kątem ok. 80 stopni względem osi podłużnej zeba oraz zaczynają się tuż nad tylną częścią podstawy. Powyżej znajdują się znacznie wydatniejsze i masywniejsze wyrostki, zaokraglone i silnie przylegające do siebie ściankami bocznymi, ułożone pod kątem ok. 45 – 40 stopni względem osi podłużnej zęba. W przypadku morfotypu A21, liczba wyrostków jest zdecydowanie mniejsza. Struktura prążkowania zbliżona jest w pewnym stopniu do prążkowania w morfotypach A19 i A20. Na tylnej części korony prążkowanie składa się z bardzo licznych i drobnych zmarszczek zaginających się ku osi podłużnej zęba i zbiegających się ku szczytowi. Jednakże w przypadku morfotypu A21 zmarszczki na przedniej części korony nie wykazują zagięcia i biegną pionowo ku krawędzi zęba. Co ciekawe, zmarszczki są zdecydowanie drobniejsze i liczniejsze oraz lepiej wykształcone na powierzchni wargowej. W porównaniu do morfotypu A19 i A20, okaz UOPB ARCH 2020-04 jest również zdecydowanie delikatniej zbudowany, nie wykazuje obecności bulwiastej podstawy ani zagięć brzegów podstawy. Brak jest okazów wykazujących jednoznacznie podobieństwo budowy z innych stanowisk paleontologicznych, pozostaje zatem stwierdzić tylko tyle, że morfotyp A21 reprezentuje uzębienie zaawansowanego archozauromorfa o niejasnej pozycji systematycznej.

# Morfotyp A22 (Fig. 48; Appendix: Fig. 172)

Reprezentowany jest też przez jeden okaz UOPB ARCH 2020-40. Ząb jest bardzo masywny, bulwiasty i nie wykazuje cofnięcia ani zagięcia korony. Krawędzie zębowe są dobrze wykształcone. Przednia krawędź ulokowana jest na powiększonym grzbieciku szkliwa, tylna na masywnym kilu. Na krawędziach znajdują się rzędy dobrze wykształconych drobnych dentikli. Na przedniej krawędzi jest ich osiem, na tylnej jedenaście. Przednia krawędź zaczyna się na ok. <sup>2</sup>/<sub>3</sub> wysokość zęba i biegnie aż do szczytu. Tylna krawędź zaczyna się na ok <sup>1</sup>/<sub>3</sub> wysokości korony. Poniżej krawędzi, w rzucie okluzalnym powierzchnia zęba jest zaokrąglona. Podstawa jest bardzo masywna i owalna w rzucie okluzalnym. Brzeg podstawy na całym jej obwodzie jest wyraźnie wyciągnięty i wachlarzykowato wygięty, co jest szczególnie widoczne w tylnej części podstawy na stronie wargowej. Powyżej podstawy, na obwodzie widoczne jest przewężenie korony. Prążkowanie jest słabo widoczne ale obecne, utworzone przez liczne i bardzo drobne zmarszczki w szkliwie. Na powierzchni wargowej jest ono silniej starte. Na całym obwodzie korony, na mniej więcej <sup>1</sup>/<sub>3</sub> jej wysokości widoczny jest pas ciemnego szkliwa wyraźnie odróżniający się od pozostałej powierzchni zęba.



Fig. 48. Schematyczna ilustracja morfotypu A22 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Morfotyp A22 wykazuje wyraźnie odmienną budowę od innych morfotypów zębowych archozauromorfów pochodzących ze stanowiska krasiejowskiego. Budowa podstawy, z charakterystycznym wachlarzykowatym wyciągnięciem brzegów, łączy morfotyp A22 z morfotypami A26, A27 i A30. Jednakże pozostałe cechy budowy korony są całkowicie odmienne. W rzucie bocznym, pokrój korony okazu UOPB ARCH 2020-40 przypomina nieco uzębienie *Revueltosaurus* zlokalizowane w policzkowym odcinku rzędów zębowych (Heckert, 2005; Nesbitt et al., 2007). W obu przypadkach korona zębowa jest masywna, szpatułkowata i bulwiasta. Zarówno zęby *Revueltosaurus* jak i morfotyp A22 posiadają podobnie wykształcone krawędzie. Przednia krawędź leży na powiększonym grzbieciku szkliwa na przedniej powierzchni korony, z kolei tylna osadzona jest na masywnym kilu. Jednakże można zauważyć również znaczące różnice. Zęby *Revueltosaurus*, mimo zbliżonego pokroju w rzucie bocznym, są z reguły bardziej wysmukłe, z bardziej spiczastą częścią wierzchołkową i przede

wszystkim - są silniej spłaszczone lingualno-labialnie. Na powierzchni językowej w zębach Revueltosaurus zlokalizowanych na odcinku policzkowym tuż nad podstawa występuje charakterystyczne cingulum nieobecne w przypadku UOPB ARCH 2020-40. Prażkowanie na tych zębach u Revueltosaurus jest utworzone przez stosunkowo nieliczne, ale bardzo wyraźne fałdy w szkliwie biegnace najczęściej jedynie w górnej części korony wzdłuż jej osi podłużnej. Wyrostki na obu krawedziach sa znacznie liczniejsze w porównaniu z morfotypem A22, zazwyczaj też wieksze i bardziej spiczaste. Z kolei zęby Revueltosaurus zlokalizowane w przedniej części rzędów zębowych mają zbliżoną strukturę krawędzi ale odznaczają się wyraźnie liczniejszymi wyrostkami serracyjnymi. Podobnie jak okaz ARCH 2020-40 zeby te nie posiadaja cingulum ale odróżniaja się zdecydowanie bardziej spiczastym kształtem korony oraz silniejszym spłaszczeniem lingualno-labialnym. Dodatkowo wszystkie zęby przypisane Revueltosaurus wyraźnie odróżniają się od morfotypu A22 całkowicie odmienną budową brzegu podstawy. Okazy o budowie nieco zbliżonej do morfotypu A22 opisano z osadów indyjskiej Formacji Tiki (Rey et al., 2019). Oznaczone one zostały jako morfotyp VII i zaklasyfikowane wstępnie do nieoznaczonego przedstawiciela aetozaurów (Aetosauria). Okazy takie jak IITKGPR439A wykazują bardzo zbliżoną budowę podstawy zęba, która jest masywna, owalna w rzucie okluzalnym i posiada bardzo charakterystyczne wachlarzykowato wygięte brzegi w tylnej części zęba. Korona zęba jest podobnie masywna, bulwiasta i stosunkowo niska. Okazy indyjskie posiadaja jednak znacznie bardziej spiczasta wierzchołkowa część korony, która jest zagięta wyraźnie ku tyłowi. Krawędzie zaczynają się bliżej podstawy zęba a wyrostki na krawędziach są masywniejsze i zdecydowanie większe. Prążkowanie na zębach morfotypu VII z Indii jest albo silnie zatarte albo utworzone przez nieliczne, grube zmarszczki biegnace wzdłuż osi podłużnej zeba. Podobna strukture podstawy, z wyciagnietymi wachlarzykowato brzegami stwierdzono u niektórych przedstawicieli bazalnych zauropodomorfów (Galton, 1985). Jednakże korony zębowe wczesnych i bazalnych przedstawicieli Sauropodomorpha są znacznie delikatniej zbudowane, bardziej liściaste, zdecydowanie mocniej spłaszczone lingualno-labialnie, posiadają bardziej spiczastą część szczytową i zawsze są w większym stopniu zagięte lub cofnięte ku tyłowi. Z powodu unikalnego zestawu cech morfotypu A22 skłaniam się do wniosku, że reprezentuje on uzębienie zaawansowanego, najprawdopodobniej roślinożernego przedstawiciela Archosauria o niepewnej pozycji systematycznej, być może powiązanego z pseudozuchami, aetozaurami lub bazalnymi zauropodomorfami.

# Morfotyp A23 (Fig. 49; Appendix: Fig. 173-177)

Jest reprezentowany w kolekcji przez kilka okazów. Są to bardzo masywne, umiarkowanie niskie zęby (TCH ~ 1,5 – 2 TCL) o liściokształtnym pokroju. Część przyszczytowa jest lekko ale wyraźnie zakrzywiona ku tyłowi oraz nieznacznie zagięta dojezykowo. Szczyt korony jest masywny i zaokrąglony w rzucie bocznym. Przednia krawędź jest dobrze wykształcona, ułożona na niskim masywnym kilu i skierowana wyraźnie dojęzykowo. Krawędź zaczyna się mniej więcej na  $\frac{1}{3}$  wysokości

zęba i biegnie aż do szczytu. Poniżej krawędzi przednia część zęba w rzucie okluzalnym jest wyraźnie zaokraglona. Na krawędzi znajdują się niskie, stosunkowo duże dentikle o wydłużonych podstawach i słabo zaznaczonych szczytach. Ich krawedzie odpodstawne sa przynajmniej trzy razy dłuższe od krawędzi doszczytowych. Największe dentikle zlokalizowane są w środkowym odcinku krawędzi. Tylna krawędź, słabiej wykształcona, ułożona jest na bardzo niskim kilu lub powiększonym grzbieciku szkliwa, czesto jest silnie zatarta i skierowana zgodnie z osia podłużna podstawy. Krawedź ta zaczyna się na mniej więcej  $\frac{1}{4} - \frac{1}{3}$  wysokości zęba i biegnie aż do szczytu. Poniżej krawędzi tylna powierzchnia zęba w rzucie okluzalnym jest zaokraglona. Dentikle są mniejsze i niższe niż na przedniej krawędzi, słabiej wykształcone i czesto bardzo silnie zatarte. Przednia krzywizna zeba, w rzucie bocznym, tuż nad podstawą na krótkim odcinku jest prosta lub lekko wklęsła. Powyżej tego odcinka krzywizna staje się jednolicie wypukła aż do szczytu. Tylna krzywizna do mniej więcej 1/3 lub 1/4 wysokości zęba jest lekko wypukła a powyżej tego punktu staje się wklęsła lub prosta. Podstawa jest masywna i w rzucie okluzalnym owalna. Nad podstawą korona poszerza się, zwłaszcza w przedniej części i ma większą średnicę niż sama podstawa. Powierzchnia wargowa w rzucie okluzalnym jest bardziej wypukła od językowej. Ku szczytowi korona bardzo nieznacznie się spłaszcza lingualno-labialnie i pozostaje masywna na całej swojej długości. Przednia część korony jest wyraźnie masywniejsza od tylnej. Pomiędzy częścia rdzeniowa zeba a krawędzia przednia widoczne jest po stronie językowej podłużne zagłębienie biegnące wzdłuż krawędzi. Podobna, ale słabiej wykształcona struktura obecna jest u części okazów także na powierzchni wargowej przy tylnej krawędzi. Prążkowanie nie występuje.



Fig. 49. Schematyczna ilustracja morfotypu A23 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Zęby zaliczone do morfotypu A23 najbardziej kształtem i budową przypominają uzębienie wczesnych, bazalnych zauropodomorfów, takich jak *Thecodontosaurus, Pantydraco* czy *Macrocollum* (Galton, 1985; Benton et al., 2000; Yates, 2003; Galton et al., 2007; Müller et al., 2019). Wspólnymi cechami łączącymi uzębienie tych dinozaurów z morfotypem A23 są: liściasty kształt koron zębowych, obecność dentikli na obu krawędziach, masywna budowa dolnej części koron zębowych powyżej podstawy. Jednakże, zęby zaliczone do morfotypu A23 wykazują zakrzywienie wierzchołkowej części korony, a zęby bazalanych zauropodomorfów są w większości przypadków raczej lekko cofnięte niż

zakrzywione. Korony zebowe Thecodontosaurus i Pantydraco nie sa aż tak masywne, sa wyraźnie wyższe i znacznie mocniej spłaszczone lingualno-labialnie, przynajmniej w przyszczytowej części. Wierzchołek korony najcześciej jest bardziej spiczasty i ostry, podobnie jak dentikle na krawedziach. W przypadku morfotypu A23, szczyt i struktura dentikli najpewniej są wynikiem silnej abrazji z powodu pobierania twardego pokarmu. Przy niewielkiej liczbie okazów w kolekcji trudno stwierdzić, jak wygladały te elementy budowy w zebach niezużytych podczas żerowania lub u okazów młodocianych. Ilość dentikli w uzębieniu bazalnych zauropodomorfów jest zawsze wyraźnie większa w porównaniu z morfotypem A23. Odmienna budowa korony zębowej może być wynikiem występowania pewnego stopnia heterodontyczności u wczesnych zauropodomorfów. Zęby leżące w przedniej części kości zębowej (dentary) u Pantydraco wykazują większe podobieństwo do okazów zaliczonych do morfotypu A23, niż zęby pochodzące z tylnej części kości zębowej lub z kości szczękowej (maxilla) tego taksonu. Budowa zębów z morfotypu A23 zbliżona jest także do kilku okazów pochodzących z osadów Grupy Chinle i oznaczonych jako należące do prymitywnych przedstawicieli Ornitischia i/lub nieoznaczalnych przedstawicieli aetozaurów z rodziny Stagonolepidae (Heckert, 2004). Jednakże okazy z Chinle wykazują odmienną budowę krawędzi (znacznie liczniejsze, zaokrąglone a nie spiczaste dentikle w przypadku potencjalnych Ornitischia) lub powierzchni szkliwa (obecność nielicznych ale wyraźnych i wydatnych fałdów w szkliwie biegnacych na powierzchni jezykowej w przypadku potencjalnych stagonolepidów). Duża masywność korony na odcinku przypodstawnym, delikatne zakrzywienie odcinka wierzchołkowego oraz obecność spiczastych, stosunkowo nielicznych dentikli to cechy występujące także u przedstawicieli zaawansowanych niedinozaurowych dinozauriformów z grupy Silesauridae (Silesaurus, Sacisaurus) (Kubo i Kubo, 2014; Langer i Ferigolo, 2013). Silezaurydy charakteryzowały sie jednak bardziej buławkowatym kształtem zebów, znacznie masywniejsza i mniej spłaszczoną budową samych koron zębowych. Mozaika cech występująca u przedstawicieli kilku grup zaawansowanych archozauromorfów utrudnia jednoznaczną identyfikację przynależności systematycznej morfotypu A23. Można jednak stwierdzić, że morfotyp A23 reprezentuje uzębienie zaawansowanego, najprawdopodobniej roślinożernego archozaura, przypuszczalnie powiązanego z bazalnymi zauropodomorfami.

# Morfotyp A24 (Fig. 50; Appendix: Fig. 178-180)

Jest reprezentowany w kolekcji przez nieliczne i stosunkowo słabo zachowane okazy. Są to zęby umiarkowanie niskie (TCH ~ 1,5 – 2 TCL), spłaszczone, o liściokształtnym pokroju w rzucie bocznym. Część wierzchołkowa korony jest wyraźnie zakrzywiona ku tyłowi i lekko zagięta dojęzykowo. Przednia krawędź jest dobrze wykształcona i ułożona na niskim, masywnym kilu skierowanym wyraźnie dojęzykowo. Krawędź zaczyna się mniej więcej na <sup>1</sup>/<sub>3</sub> wysokości zęba i biegnie aż do szczytu. Poniżej krawędzi, przednia część zęba w rzucie okluzalnym jest wyraźnie zaokrąglona. Na krawędzi znajdują się bardzo niskie dentikle o wydłużonych podstawach. Ich krawędzie

odpodstawne są przynajmniej trzy razy dłuższe od krawędzi doszczytowych. Największe dentikle zlokalizowane są w środkowym odcinku krawędzi. Tylna krawędź jest słabiej wykształcona, ułożona na bardzo niskim kilu i skierowana zgodnie z osią podłużną podstawy. Krawędź ta zaczyna się na mniej więcej ¼ wysokości zęba i biegnie aż do szczytu. Poniżej krawędzi, tylna powierzchnia zęba w rzucie okluzalnym jest zaokrąglona. Dentikle są niższe i ogólnie mniejsze w porównaniu z przednią krawędzią. Przednia krzywizna, w rzucie bocznym do mniej więcej ½ wysokości zęba jest silnie wypukła a powyżej tego punktu staje się lekko wypukła lub niemal prosta. Tylna krzywizna do mniej więcej ⅓ wysokości zęba jest lekko wypukła, a powyżej – wyraźnie wklęsła. Podstawa jest umiarkowanie masywna i w rzucie okluzalnym ma owalny kształt. Nad podstawą korona staje się lekko pękata, co jest szczególnie widoczne w przedniej części przypodstawnej zęba po stronie wargowej. Powierzchnia wargowa jest nieco bardziej wypukła od językowej. Ku szczytowi korona wyraźnie się spłaszcza lingualno-labialnie. Przednia część korony jest wyraźnie masywniejsza od tylnej. Brak jest prążkowania na powierzchni zęba.



Fig. 50. Schematyczna ilustracja morfotypu A24 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Zęby zaliczone do morfotypu A24 wykazują duże podobieństwo pod względem kształtu oraz pewnych cech budowy do morfotypu A23. Mają one bardzo podobnie wykształconą podstawę, krawędzie i dentikle, oraz zbliżoną sylwetkę. Podstawowymi różnicami pomiędzy nimi jest wyraźnie mniejsza masywność zębów zaliczonych do morfotypu A24, bardziej spiczasta, zaostrzona część wierzchołkowa, wyraźne przewężenie części przyszczytowej oraz zakrzywienie ku tyłowi całej korony, a nie jedynie jej górnej części. W przypadku morfotypu A24, korona zębowa jest zdecydowanie delikatniej zbudowana, bardziej spłaszczona lingualno-labialnie na całej swojej długości i wyraźnie różni się od masywnie zbudowanej, bulwiastej korony okazów z morfotypu A23. Wyraźne zwężenie części przyszczytowej widoczne w rzucie bocznym u okazów z morfotypu A23 powoduje, że szczyt zęba jest znacznie mocniej wyciągnięty i smuklejszy. Morfotyp A23, poza większą masywnością, charakteryzuje się również wyraźnie większymi rozmiarami. Oba morfotypu wykazują większe podobieństwo do siebie nawzajem niż do jakiegokolwiek innego morfotypu zębowego ze stanowiska krasiejowskiego. Mniejsze rozmiary oraz delikatniejsza budowa zębów zaliczonych do morfotypu A24 może sugerować, że reprezentują one uzębienie osobników w młodszym wieku i że masywność koron była cechą pojawiająca się w późniejszych etapach rozwoju ontogenetycznego. W takim przypadku, morfotyp A23 reprezentowałby uzebienie starszych osobników, przystosowanych do spożywania twardszego pokarmu (zwiększona masywność korony, zawsze silnie starty szczyt korony z wydatną powierzchnia abrazyjna). Alternatywnie, oba morfotypy moga reprezentować uzębienie bliskich sobie, odrebnych taksonów. Morfotyp A24 jest najbardziej zbliżony do uzebienia bazalnych zauropodomorfów, szczególnie do Thecodontosaurus i Pantydraco (Galton, 1985; Benton et al., 2000; Yates, 2003; Galton et al., 2007; Müller et al., 2019). Zeby w przypadku morfotypu 24 mają zbliżony kształt i wykazują podobne silne spłaszczenie korony oraz wyraźne zweżenie cześci doszczytowej widoczne w rzucie bocznym. Niestety, dentikle u okazów krasiejowskich sa bardzo silnie zużyte, wiec nie można ich porównać do dentikli zachowanych na zębach wymienionych wyżej taksonów. Jednoznaczne określenie relacji pokrewieństwa pomiędzy morfotypami A23 i A24 wymaga dalszych badań i konieczne jest przeanalizowanie większej ilości materiału. Na obecnym etapie badań skłaniam się do wniosku, że morfotypy te reprezentują uzębienie blisko spokrewnionych taksonów lub tego samego, a różnice wynikają z wieku osobniczego. Morfotyp A24 najprawdopodobniej reprezentuje uzębienie roślinożernego, zaawansowanego archozaura, przypuszczalnie powiązanego z bazalnymi zauropodomorfami.

#### Morfotyp 25 (Fig. 51; Appendix: Fig. 181-186)

Sa to zeby od umiarkowanie niskich (TCH  $\sim 1.5 - 2$  TCL) po umiarkowanie wysokie (TCH >2 TCL) o masywnej budowie i stożkowatym kształcie. Korony zębowe są lekko cofnięte lub proste. Najbardziej przyszczytowy odcinek może być dodatkowo lekko zakrzywiony ku tyłowi i zagięty dojęzykowo. Charakterystyczną cechą tego morfotypu jest duża masywność korony na niemal całej jej długości; w rzucie okluzalnym korona ma silnie wypukłe obie powierzchnie zębowe. Silniejsze spłaszczenie lingualno-labialne korony pojawia się dopiero na jej przyszczytowym odcinku i jest stosunkowo słabo zaznaczone. Przednia krawędź ułożona jest na bardzo masywnym i niskim kilu, który jest zagięty dojęzykowo. Krawędź ta zaczyna się na mniej więcej <sup>1</sup>/<sub>3</sub> wysokości zęba i sięga do samego szczytu. Poniżej krawędzi, przednia część zęba w rzucie bocznym jest lekko wypukła, w rzucie okluzalnym silnie zaokraglona. Dentikle na przedniej krawędzi mają nieregularne rozmiary, są niskie i mają słabo zaznaczone szczyty. Pomiędzy podstawą kilu a częścią rdzeniową zęba znajduje się płytkie podłużne zagłębienie biegnace wzdłuż krawędzi. Tylna krawędź jest znacznie słabiej wykształcona, ułożona na powiększonym grzbieciku szkliwa i jest skierowana zgodnie z osią podłużną podstawy. Zaczyna się stosunkowo wysoko, bo mniej więcej w połowie wysokości korony zębowej i biegnie aż do szczytu. Tuż powyżej połowy długości tylnej krawędzi widoczne są nieliczne, guzkowate i bardzo małe dentikle. Poniżej krawedzi, tylna powierzchnia zeba w rzucie bocznym jest prosta, w rzucie okluzalnym wyraźnie zaokrąglona. Przednia krzywizna zęba jest zawsze silnie wypukła w rzucie

bocznym. Tylna krzywizna jest przynajmniej lekko wypukła i zawsze w części przyszczytowej lekko wklęsła.



Fig. 51. Schematyczna ilustracja morfotypu A25 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Morfotyp ten pod pewnymi względami jest zbliżony do morfotypu A4. W obu przypadkach mamy do czynienia z zębami, które są stosunkowo w niewielkim stopniu zgięte lub zakrzywione ku tyłowi i posiadają słabo wykształconą tylną krawędź z nielicznymi, guzkowatymi dentiklami. Porównując niezabradowane okazy obu morfotypów można stwierdzić również duże podobieństwo w budowie przedniej krawędzi. Jednakże najprawdopodobniej podobieństwa te sa jedynie powierzchowne i mogą wynikać z konwergencji. Okazy z morfotypu A4 mają w rzucie bocznym zdecydowanie bardziej liściokształtny pokrój, proporcjonalnie dłuższą podstawę oraz bardziej wysmukłą, wyciągnieta część przyszczytowa korony. Okazy zaliczone do morfotypu A25 są znacznie bardziej masywne, cylindryczne i pekate. Sa również zdecydowanie mniej spłaszczone lingualno-labialnie w porównaniu z morfotypem A4. Nie występuje u niego widoczne w rzucie bocznym charakterystyczne, smukłe zwężenie części przyszczytowej korony. Morfotyp A25 wykazuje również w ogólnym pokroju pewne podobieństwa do morfotypu A1. W obu przypadkach zeby mają stosunkowo krótką podstawe, wyniosłą korone i są w niewielkim stopniu zakrzywione ku tyłowi. Zbliżona jest również budowa dentikli. Jednakże, morfotyp Al obejmuje zeby pozbawione całkowicie tylnej krawędzi. Z kolei, ich przednia krawędź jest ułożona na kołnierzyku, a nie na kilu, oraz posiadają wyraźnie delikatniejszą budowę i są silniej spłaszczone lingualno-labialnie. Morfotyp A25 wykazuje także znaczące różnice w porównaniu do innych zebów ze stanowiska krasiejowskiego. Przede wszystkim, korona zębowa jest wyraźnie masywniejsza i bulwiasta na niemal całej swojej wysokości, a nie jedynie w odcinku bezpośrednio nad podstawą. Korony zębowe są stosunkowo proste i wyniosłe, w niewielkim stopniu zagięte lub zakrzywione ku tyłowi. Przednia krawędź zębów z morfotypu A25 ułożona jest na masywnym kilu o silnie zagiętym dojęzykowo odcinku przypodstawnym, a w części przyszczytowej skierowanym zgodnie z osią podłużną podstawy. Tylna krawędź jest wyraźnie słabiej wykształcona, z kilkoma małymi dentiklami o bardzo uproszczonej budowie i zlokalizowana jest jedynie w przyszczytowym odcinku tylnej powierzchni zęba. Kolejną wyraźna różnica jest fakt, że przednia krzywizna zebów jest na całej długości wyraźnie silnie wypukła, a tylna na niemal całym odcinku jest bardzo lekko wypukła lub wręcz prosta. Podobnie zbudowane zęby stwierdzono u niektórych przedstawicieli wczesnych zauropodomorfów i wykazuja pewne podobieństwo do uzebienia Unaysaurus (Leal et al., 2004) i nieco bardziej zaawansowanego Plateosaurus (Galton et al., 1985; Sander, 1992). U taksonów tych zęby są podobnie jak w przypadku morfotypu A25 cylindryczne, masywne i pękate oraz słabo zakrzywione lub zagięte jedynie w przyszczytowym odcinku korony. Jednakże w przypadku Plateosaurus (i innych wczesnych zauropodomorfów), korona zębowa nigdy nie jest aż tak masywna jak ma to miejsce u morfotypu A25, zawsze jest ona wyraźnie mocniej spłaszczona lingualno-labialnie oraz smukła. Również krawędzie zebowe sa delikatniej zbudowane i spłaszczone, z większą liczbą spiczastych dentikli. W przypadku Unaysaurus, zęby zlokalizowane w przednich odcinkach rzędów zębonośnych mają bardzo podobną budowę do morfotypu A25, ale tylne zęby są całkowicie odmienne i posiadają stosunkowo niskie, zaokrąglone korony. Są także nieco mniej masywne, bardziej spłaszczone lingualno-labialnie i posiadają nieliczne dentikle na obu krawędziach. Podobieństwa budowy morfotypu A25 do uzębienia wczesnych zauropodomorfów może wskazywać na to, że reprezentuje on takson w obrębie tej grupy. Alternatywnie, może on reprezentować uzębienie należące do innej, nieokreślonej na tym etapie badań grupy zaawansowanych archozaurów, wykazujących konwergentne cechy budowy zębów wynikające z podobnego trybu życia (roślinożerność) co wczesne zauropodomorfy.

# Morfotyp A26 (Fig. 52; Appendix: Fig. 187)

Reprezentowany jest przez jeden okaz UOPB ARCH 2021-12. Ząb jest bardzo masywny i pękaty na całej swojej długości. Jedynie odcinek przyszczytowy jest wyraźnie mocniej spłaszczony lingualno-labialnie. W rzucie bocznym korona zębowa jest liściokształtna, lekko cofnięta, ze spiczastym szczytem. Obie krawędzie są wyraźnie wykształcone. Przednia krawędź umiejscowiona jest na bardzo masywnym i silnie zagiętym dojęzykowo kołnierzyku. Podstawa kołnierzyka zaczyna się na mniej więcej <sup>1</sup>/<sub>3</sub> wysokości zęba i biegnie do szczytu. Poniżej kołnierzyka przednia powierzchnia zęba w rzucie okluzalnym jest zaokrąglona. Na krawędzi przedniej znajduje się rząd dentikli o silnie wydłużonych podstawach. Krawędzie odpodstawne dentikli są trzykrotnie dłuższe od krawędzi doszczytowych. Największe dentikle zloklalizowane są w środkowym odcinku krawędzi. Tylna krawędź jest słabiej wykształcona, umiejscowiona na grzbieciku szkliwa i zagięta lekko dowargowo. Zaczyna się na ok ½ wysokości zęba i biegnie aż do szczytu. Tylna powierzchnia korony, poniżej krawędzi, w rzucie okluzalnym jest zaokraglona. Na tylnej krawedzi, w połowie jej długości, obecne sa trzy małe, guzkowate dentikle. Podstawa zęba jest bardzo masywna i w rzucie okluzalnym owalna. Krawędź podstawy na stronie językowej jest lekko ale zauważalnie wygięty dojęzykowo. Średnica korony powyżej podstawy zębowej jest wyraźnie większa od średnicy podstawy. Pomiędzy częścią rdzeniową zęba a kołnierzykiem widoczne jest wydatne zagłębienie biegnące wzdłuż krawędzi. Na powierzchni

wargowej, w tylnej części korony znajduje się głęboka szczelina w szkliwie biegnąca wzdłuż krawędzi tylnej. Brak jest prążkowania na powierzchni szkliwa.



Fig. 52. Schematyczna ilustracja morfotypu A26 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Morfotyp ten powierzchownie przypomina zaliczone do morfotypu A23, zwłaszcza okazu UOPB ARCH 2020-51. Zęby w obu morfotypach są stosunkowo duże, mają bardzo zbliżony w rzucie bocznym liściasty kształt, są bardzo masywne i pękate. Jednak w przypadku morfotypu A26 masywność zęba jest jeszcze większa. Przednia krawędź jest ułożona na wyraźnym, masywnie zbudowanym kołnierzyku, mocno zagiętym dojęzykowo. Z kolei tylna krawędź jest wyraźnie słabiej rozwinięta w porównaniu z morfotypem A23 i znajdują się na niej zaledwie trzy małe dentikle o nieskomplikowanej budowie. Budowa tylnej krawędzi i dentikli upodabnia morfotyp A26 do morfotypu A25. Jednakże zęby różnią się wyraźnie proporcjami i kształtem korony. Okazy zaliczone do morfotypu A25 są wyraźnie mniejsze, delikatniej zbudowane oraz posiadają wyraźnie bardziej spiczastą część wierzchołkową o silniejszym zagięciu w kierunku tylnym. Obecność lekko wydłużonego i zagiętego brzegu podstawy jest cechą występującą zarówno w morfotypie A26 jak u kilku innych rozpoznanych na stanowisku krasiejowskim. Brak jest okazów jednoznacznie zbliżonych do morfotypu A26 z innych stanowisk paleontologicznych. Morfotyp A26 reprezentuje uzębienie zaawansowanego archozaura i możliwe, że jest spokrewniony z taksonami, do których należało uzębienie zaliczone do morfotypów A23 i A25.

# Morfotyp A27 (Fig. 53; Appendix: Fig. 188-190)

Jest reprezentowany przez nieliczne okazy. Są to zęby umiarkowanie niskie (TCH ~ 1,5 – 2 TCL), o liściastym pokroju. Korona zębowa jest umiarkowanie masywna, lekko zakrzywiona ku tyłowi i spiczasta. W rzucie bocznym wyraźnie widoczne jest przewężenie odcinka przyszczytowego. Szczyt korony nie jest zagięty dojęzykowo, znajduje się w płaszczyźnie osi podłużnej podstawy. Widoczne jest niewielkie wygięcie brzegu podstawy. Część przypodstawna jest lekko bulwiasta i masywna, ale ku szczytowi korona ulega wyraźnemu spłaszczeniu lingualno-labialnemu. Obie powierzchnie zęba są wypukłe, zwłaszcza w przypodstawnej jego części. Krawędzie ułożone są na niskich kilach. Krawędź przednia zaczyna się na mniej więcej <sup>1</sup>/<sub>3</sub> wysokości zęba, jest lekko zagięta dojęzykowo i sięga do

samego szczytu. Poniżej krawędzi, przednia część zęba w rzucie okluzalnym jest zaokrąglona. Dentikle na krawędzi są niskie, o silnie wydłużonej podstawie i mają wyraźnie zaznaczone szczyty. Największe dentikle zlokalizowane są w środkowym odcinku krawędzi. Długość krawędzi odpodstawnej dentikli jest przynajmniej trzykrotnie większa od długości krawędzi doszczytowej. Tylna krawędź jest ułożona na niskim, masywnym kilu i jest przesunięta lekko dowargowo. Zaczyna się na mniej więcej <sup>1</sup>/<sub>3</sub> wysokości zęba i biegnie aż do szczytu. Na całej długości krawędzi widoczne są dobrze wykształcone dentikle o wyraźnie zaznaczonych szczytach. Są one wyraźnie drobniejsze, dłuższe i bardziej spiczaste od dentikli z przedniej krawędzi. Tylna powierzchnia zęba, poniżej krawędzi, w rzucie okluzalnym jest wyraźnie zaokrąglona. Przednia krzywizna zęba w rzucie bocznym jest zawsze silnie wypukła, zwłaszcza w swoim przypodstawnym odcinku. Tylna krzywizna jest przynajmniej lekko wypukła do mniej więcej <sup>1</sup>/<sub>3</sub> wysokości korony a następnie wklęsła aż do szczytu. Brak jest prążkowania na powierzchni zęba.



Fig. 53. Schematyczna ilustracja morfotypu A27 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Morfotyp ten posiada zestaw cech wspólny z kilkoma innymi morfotypami ze stanowiska krasiejowskiego (morfotypy A23, A24 i A26). Wszystkie one posiadają masywną, stosunkowo mało zagiętą lub cofniętą koronę zębową, liściokształtny pokrój w rzucie bocznym oraz podobną strukturę dentikli na przedniej krawędzi. Ogólna sylwetka zębów z morfotypu A27 jest najbardziej zbliżona do okazów z morfotypu A25. Także budowa dentikli i przedniej krawędzi w obu przypadkach jest bardzo zbliżona. Podstawowymi różnicami pomiędzy tymi morfotypami jest fakt, że w przypadku morfotypu A27 występuje dobrze wykształcona tylna krawędź z kilkoma wyraźnymi dentiklami. W przypadku morfotypu A25 tylna krawędź jest znacznie słabiej wykształcona, a dentikle są nieliczne i guzkowate. Stopień zakrzywienia części wierzchołkowej ku tyłowi oraz jej spłaszczenia lingualno-labialnego jest w przypadku morfotypu A27 wyraźnie większy. Tylna krzywizna w rzucie bocznym jest na odcinku przypodstawnym wyraźnie wypukła, czym odróżnia się od niemal pionowej i prostej krzywizny tylnej na tym odcinku w przypadku morfotypu A27 jest wyraźne zagięcie tylnej krawędzi w kierunku dowargowym.

Zestaw cech budowy morfotypu A27 nawiązuje silnie do zębów występujących u wczesnych zauropodomorfów, takich jak *Unaysaurus* (Leal et al., 2004) i *Plateosaurus* (Galton et al., 1985; Sander, 1992), oraz bardziej bazalnych form takich jak *Pantydraco* (Galton i Kermack, 2010). Mimo, że okazy zaliczone do morfotypu A27 są wyraźnie mocniej spłaszczone lingualno-labialnie od morfotypu A25, to nadal są masywniejsze i bardziej pękate w porównaniu z typowym uzębieniem wczesnych zauropodomorfów. Morfotyp A27 może być zbliżony do uzębienia zauropodomorfów ze względu na pokrewieństwo i potencjalną przynależność do tej grupy. Może także reprezentować uzębienie innego typu archozaura o konwergentnie wykształconych cechach uzębienia wynikających z roślinożerności. Skłaniam się do wniosku, że morfotyp A27 reprezentuje uzębienie roślinożernego, zaawansowanego archozaura wykazujące duże podobieństwo do uzębienia wczesnych i bazalnych przedstawicieli sauropodomorpha i przypuszczalnie należącego do tej grupy.

### Morfotyp A28 (Fig. 54; Appendix: Fig. 191)

Reprezentowany jest przez jeden okaz ARCH 50M23. Jest to umiarkowanie niski (TCH ~ 1,5 – 2 TCL) ząb o stosunkowo długiej podstawie. W rzucie bocznym ma w przybliżeniu liściasty kształt i jest wyraźnie cofnięty. Korona jest silnie spłaszczona lingualno-labialnie, szczególnie w części przyszczytowej i na tylnej krawędzi. Krawędzie są dobrze wykształcone. Przednia krawędź leży na masywnym kilu, który w dolnej części jest zagięty dojęzykowo, a w górnej skierowany bezpośrednio ku przodowi. Krawędź przednia zaczyna się tuż nad wcięciem w podstawie. Na krawędzi widoczny jest rząd przynajmniej ośmiu dentikli o wydłużonych podstawach. Rozmiar dentikli maleje ku szczytowi. Kąt nachylenia najbardziej przypodstawnych dentikli wynosi ok. 60 stopni i maleje znacznie w kierunku doszczytowym do poniżej 35 stopni. Tylna krawędź leży na znacznie mocniej spłaszczonym lingualnolabialnie kilu. Znajduje się na niej dziewięć dentikli, które są zasadniczo mniejsze, dłuższe i bardziej spiczaste od dentikli z przedniej krawędzi. Tylna krawędź zaczyna się tuż nad wcięciem w podstawie i biegnie aż do szczytu. Przednia krawędź zaczyna się na poziomie podstawy i biegnie aż do szczytu. W rzucie bocznym przednia krzywizna jest na całej swojej długości wypukła. Tylna krzywizna do mniej więcej <sup>1</sup>/<sub>3</sub> wysokości jest lekko wypukła, a powyżej staje się bardzo nieznacznie wklęsła. Podstawa zęba jest wydłużona, spłaszczona lingualno-labialnie. W przedniej części podstawy widoczne jest wydatne wcięcie. Korona ku szczytowi i ku tylnej krawędzi spłaszcza się jeszcze mocniej. Pomiędzy częścią rdzeniową a przednią krawędzią, na powierzchni językowej widoczne jest płytkie, podłużne zagłębienie biegnące wzdłuż krawędzi.



Fig. 54. Schematyczna ilustracja morfotypu A28 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Niewielka wysokość korony, silnie wydłużona podstawa, silne spłaszczenie lingualno-labialne części przyszczytowej oraz zaokrąglona w rzucie bocznym sylwetka upodabniają nieco okaz UOPB ARCH 50M23 do zębów zaliczonych do morfotypu A18. Orientacja krawędzi w przypadku morfotypu A28 jest jednak odmienna; przypodstawny odcinek przedniej krawędzi jest zagięty dojęzykowo, a szczytowy odcinek jest zgodny z osią podłużną podstawy. Tylna krawędź jest zagięta dowargowo, co jest rzadko spotykaną cechą w przypadku zębów archozauromorfów. U okazów należących do morfotypu A18 obie krawędzie na całej długości są skierowane zgodnie z osią podłużną podstawy lub są bardzo delikatnie zagięte dojęzykowo. Kształt tylnej krzywizny w rzucie bocznym w morfotypie A28, która jest bardzo lekko wypukła w części przypodstawnej i nieznacznie wklęsła, niemal prosta w części przyszczytowej, wyraźnie odróżnia ten ząb od morfotypu A18. Niestety, okaz UOPB ARCH 50M23 ma mocno starte krawędzie i trudno jednoznacznie określić budowę dentikli i porównać ja z innymi morfotypami. Brak jest okazów o jednoznacznie zbliżonych cechach budowy z innych stanowisk paleontologicznych. Skłaniam się do wniosku, że morfotyp A28 reprezentuje ząb zaawansowanego, roślinożernego archozaura o niepewnej pozycji systematycznej.

# Morfotyp A29 (Fig. 55; Appendix: Fig. 192)

To jeden dobrze zachowany okaz UOPB ARCH 52. Ząb jest bardzo mały i umiarkowanie niski (TCH ~ 1,5 – 2 TCL). Brak fragmentów części przypodstawnej uniemożliwia określenie cech budowy oraz parametrów wielkości podstawy. Górna część korony jest bardzo dobrze zachowana. Korona zębowa jest w przybliżeniu liściokształtna, na całej długości wyraźnie zakrzywiona ku tyłowi. Odcinek przyszczytowy jest lekko zagięty dojęzykowo. Obecne są obie krawędzie zębowe. Przednia krawędź umiejscowiona jest na masywnym, niskim kilu, który zaczyna się na ok <sup>1</sup>/<sub>3</sub> wysokości zęba i biegnie aż do szczytu. Na krawędzi obecnych jest siedem dentikli o silnie wydłużonych podstawach. Krawędzie odpodstawne dentikli są trzykrotnie dłuższe od krawędzi doszczytowych. Największe dentikle zlokalizowane są w środkowym odcinku krawędzi. Odcinek poniżej krawędzi, w rzucie okluzalnym jest zaokrąglony. Tylna krawędź jest znacznie słabiej wykształcona, umiejscowiona na grzbieciku szkliwa i biegnie na całym zachowanym tylnym odcinku zęba. Przednia krzywizna zęba w rzucie bocznym jest

wypukła na całej długości. Tylna krzywizna jest lekko wypukła mniej więcej do ½ wysokości zęba, a powyżej staje się wklęsła. Najniższy zachowany odcinek zęba, w rzucie okluzalnym jest owalny. Korona w kierunku doszczytowym wyraźnie spłaszcza się lingualno-labialnie. Pomiędzy częścią rdzeniową zęba a przednią krawędzią widoczne jest wydatne zagłębienie biegnące równolegle do krawędzi. Obie powierzchnie zęba są pokryte bardzo gęstym prążkowaniem utworzonym przez drobne i liczne zmarszczki w szkliwie. Zmarszczki leżące przy krawędzi przedniej odginają się i biegną dokrawędziowo. Na pozostałych partiach zęba zmarszczki biegną zgodnie z osią podłużną korony.



Fig. 55. Schematyczna ilustracja morfotypu A29 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Okaz UOPB ARCH 52 wykazuje mozaikę cech spotykanych u innych morfotypów zębowych ze stanowiska krasiejowskiego, ale nie może być jednoznacznie zaklasyfikowany do któregoś z nich. Ogólny kształt korony zębowej upodabnia go szczególnie do zębów z morfotypów A1, A2 i A3. Jednakże w przypadku morfotypu A29, przednia krawędź zlokalizowana jest na masywnym kilu i nie tworzy kołnierzyka. Dodatkowo, występuje w nim tylna krawędź ułożona na grzbieciku szkliwa. Morfotypy A1, A2 i A3 posiadaja także wyraźnie mniejsza liczbe dentikli na przedniej krawedzi. Obecność dobrze wykształconego prażkowania na obu powierzchniach zęba, utworzonego przez bardzo liczne, drobne i nieregularnie zmarszczki w szkliwie, odróżnia UOPB ARCH 52 od morfotypów A1, A2 i A3. Budowa morfotypu A29 jest wyraźnie bardziej masywna, z proporcjonalnie krótsza korona i znacznie mniej spiczastym szczytem. Podobne proporcje oraz pokrój wykazuja okazy zaliczone do morfotypu A5, które dodatkowo posiadają wyraźne drobne prążkowanie oraz tylną krawędź. Jednakże, w ich wypadku dentikle na przedniej krawędzi są znacznie mniej liczne oraz inaczej zbudowane, a także można u nich stwierdzić obecność guzkowatych dentikli na tylnej krawędzi. Brak jest także okazów wykazujących jednoznacznie zbliżona do morfotypu A29 kombinacje cech, opisanych z innych stanowisk paleontologicznych. Skłaniam się do wniosku, że morfotyp A29 reprezentuje uzębienie zaawansowanego archozauromorfa o niejasnej pozycji systematycznej.
#### Morfotyp A30 (Fig. 56; Appendix: Fig. 193-194)

Obejmuje nieliczne, fragmentaryczne okazy z odłamaną częścią przyszczytową korony. Mimo tej niekompletności, zestaw pozostałych cech wyraźnie odróżnia je od pozostałych morfotypów ze stanowiska krasiejowskiego. Na podstawie zachowanych fragmentów koron można stwierdzić, że zęby zaliczone do tego morfotypu były zakrzywione ku tyłowi, a ich wierzchołkowy odcinek był lekko zagięty dojęzykowo. Krawędzie są dobrze wykształcone, ułożone na niskich, masywnych kilach i zaczynają się tuż nad przeweżeniem powyżej podstawy. Dentikle na krawędziach, w przypadku okazu UOPB ARCH 66MORF33, mają wyraźnie zaznaczone spiczaste szczyty, skierowane są na odcinku przypodstawnym pod kątem ok. 50 - 45 stopni względem osi podłużnej podstawy. Ku szczytowi kąt nachylenia dentikli nieco się zmniejsza. Dentikle zlokalizowane na tylnej krawędzi sa mniejsze, bardziej spiczaste i geściej ułożone od dentikli z przedniej krawędzi. Krawędzie odpodstawne dentikli są przynajmniej dwukrotnie dłuższe od krawędzi doszczytowych. W rzucie okluzalnym, podstawa jest w przybliżeniu owalna lub lekko łzokształtna. Brzeg podstawy jest wachlarzykowato wyciągniety i wygiety, co najlepiej jest widoczne w przedniej części korony. Tuż nad podstawa, w przedniej części zęba widoczne jest w rzucie bocznym przewężenie. Powyżej niego, przednia część korony staje się silnie masywna i bulwiasta. Na tylnej część zęba, w odcinku przypodstawnym, przewężenie jest znacznie słabiej widoczne i brak jest bulwiastego pogrubienia dolnej części korony. Przednia część korony, na powierzchni wargowej, w rzucie okluzalnym jest wyraźnie wypukła i spłaszcza się ku tylnej krawędzi. Przednia część korony na powierzchni językowej, z kolei jest spłaszczona w rzucie okluzalnym, a tylna część jest bardziej wypukła. Korona ku szczytowi spłaszcza się lekko lingualnolabialnie, ale zachowuje masywność oraz swoją asymetryczną budowę.



Fig. 56. Schematyczna ilustracja morfotypu A30 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Struktura brzegu podstawy z wachlarzowatym wygięciem występuje również w morfotypie A22, gdzie także powyżej podstawy występuje bardzo charakterystyczne przewężenie całego obwodu korony zębowej, widoczne zwłaszcza w rzucie bocznym jako wklęśnięcia. Cecha ta również jest widoczna w mniejszym stopniu w morfotypach A23, A25, A26 i A27, ale nie jest aż tak silnie wykształcona, a w niektórych okazach przewężenie obejmuje jedynie przednią partię korony zębowej.

Kolejna wspólna cecha jest ogólna masywność korony zebowej, zwłaszcza w jej dolnej części. Okazy zaliczone do morfotypu A30 wykazują bardzo silną asymetryczność korony widoczną w rzucie okluzalnym. Przednia cześć powierzchni wargowej, zwłaszcza w niższym odcinku zeba, jest bardzo silnie wypukła i wyraźnie spłaszcza się w tylnej części ku krawędzi. Z kolei, powierzchnia językowa w rzucie okluzalnym, w przedniej części zęba jest silniej spłaszczona, a w kierunku tylnej krawędzi staje sie bardziej wypukła. Powoduje to, że przednia krawedź jest wyraźnie zagieta dojezykowo, a tylna dowargowo. Korona w kierunku doszczytowym spłaszcza się, ale ta asymetryczność jest zachowana na całej jej długości. Zęby zaliczone do morfotypu A30 wydają się być nieco silniej spłaszczone lingualnolabialnie w górnej cześci korony niż okazy przypisane do morfotypów A22, A23, A24 i A26. Okazy reprezentujące morfotyp A27 wydają się być pod tym względem zbliżone do morfotypu A30. Kolejną cechą wspólną, łączącą te dwa morfotypy, jest silna asymetryczność korony w rzucie okluzalnym, spowodowana orientacja krawędzi. Przednia krawędź jest wyraźnie zagieta dojęzykowo, a tylna dowargowo. Morfotyp A30 wykazuje podobieństwo do uzebienia wczesnych zauropodomorfów (Galton, 1985; Martinez i Alcober, 2009; Beccera et al., 2017). U niektórych z opisanych taksonów, uzębienie zlokalizowane w środkowym odcinku kości szczękowej (maxilla) i zębowej (dentary) wykazuje zbliżone cechy budowy: wygięcie/wyciągnięcie brzegów podstawy, silne przewężenie korony zębowej nad podstawa, widoczne szczególnie w rzucie bocznym, oraz masywna, pekata przednia część korony zebowej. Jednakże, zeby opisane przez tych autorów reprezentuja taksony zaawansowanych, dużych i znacznie młodszych geologiczne (retyk - wczesna jura) przedstawicieli wczesnych zauropodomorfów z rodziny Massospondylidae. Uzębienie o cechach budowy zbliżonych do morfotypu A30 stwierdzono także u znacznie prymitywniejszych rodzajów: Saturnalia (Bronzati et al., 2019) i Pampadromaeus (Langer et al., 2019) z karniku Ameryki Południowej. Taksony te sa sytuowane na bardziej bazalnej pozycji na drzewie zauropodomorfów niż Massospondylidae. Charakteryzują się również stosunkowo niewielkimi rozmiarami ciała. Zeby zlokalizowane w środkowej części kości zebowej i szczękowej są zbliżone budową do okazów z morfotypu A30. Występuje podobne wyciągnięcie brzegów podstawy, przewężenie nad podstawą, masywność dolnej części korony oraz wyraźne zakrzywienie części wierzchołkowej ku tyłowi. Podstawową różnicą jest znacznie mocniejsze spłaszczenie lingualno-labialne górnej części koron zębowych w przypadku opisanych rodzajów w porównaniu z morfotypem A30. Ponadto, dentikle u Saturnalia i Pampadromaeus wydaja się być znacznie drobniejsze, gęściej ułożone na krawędziach i bardziej spiczaste, zwłaszcza na tylnej krawędzi zęba. Jednakże w przypadku morfotypu A30 trudno jest jednoznacznie określić budowę oraz ilość dentikli na całej długości krawędzi z powodu niekompletności, poziomu zużycia i złego stanu zachowania okazów. Brak zachowanego odcinka przyszczytowego uniemożliwia również stwierdzenie proporcji i masywności tej części korony. Mimo to, na podstawie porównania z okazami pochodzącymi z innych stanowisk paleontologicznych skłaniam się do wniosku, że morfotyp A30 reprezentuje uzębienie zaawansowanego archozaura, prawdopodobnie należącego do bazalnych zauropodomorfów i być może spokrewnionego z południowoamerykańskimi taksonami Saturnalia i Pampadromaeus.

### Morfotyp A31 (Fig. 57; Appendix: Fig. 195-197)

Obejmuje nieliczne zęby bardzo silnie cofnięte i pochylone ku tyłowi. Z tego powodu były również bardzo niskie (TCH < TCL); długość korony zebowej znacznie przewyższa jego wysokość. W rzucie bocznym, korona ma lancetowaty kształt, ze spiczastym, ostrym szczytem zagiętym bardzo delikatnie dojęzykowo. Krawędzie są dobrze wykształcone i umiejscowione na kilach biegnących od podstawy do szczytu zęba. Z powodu ukształtowania koron zębowych, przednia krawędź jest przynajmniej dwukrotnie dłuższa od tylnej; znajduje się na niej bardzo dużo dentikli. Poszczególne dentikle są niskie, o silnie wydłużonej podstawach i krawędziach odpodstawnych co najmniej trzykrotnie dłuższych od krawędzi doszczytowych. Na krawędzi przedniej, największe dentikle zlokalizowane są w jej środkowym odcinku. Najbardziej przypodstawne dentikle są niewielkie. Najbardziej przyszczytowe sa bardzo drobne, liczne i ściśle do siebie przylegające, często w wyniku abrazji tworzą jedną strukturę krawędzi, ale z widocznymi granicami pomiędzy poszczególnymi wyrostkami. Dentikle na tylnej krawędzi mają podobną strukturę, ale są mniejsze i mniej liczne. Na tylnej krawędzi, największe dentikle zlokalizowane są najbardziej przypodstawnie. Najwyższe przyszczytowe dentikle na tylnej krawędzi są, analogicznie jak na krawędzi przedniej, bardzo drobne i ściśle upakowane. Kat nachylenia najbardziej przypodstawnych dentikli na przedniej krawędzi wynosi ok. 50 stopni względem osi podłużnej zeba i zmniejsza się w kierunku doszczytowym do poniżej 15 stopni. Kąt nachylenia najbardziej przypodstawnych dentikli na tylnej krawędzi wynosi ok. 30 stopni i zmniejsza się w rzędzie w kierunku doszczytowym do poniżej 10 stopni. Obie krzywizny w rzucie bocznym sa jednolicie wypukłe na całej swojej długości. Podstawa zebowa jest w rzucie okluzalnym łzokształtna. Powierzchnie wargowa i językowa w rzucie okluzalnym są podobnie wypukłe. W kierunku doszczytowym widoczne jest lekkie spłaszczenie lingualno-labialnie. Przynajmniej w części przypodstawnej koron zebowych widoczne jest prażkowanie utworzone przez liczne, niewielkie zmarszczki w szkliwie biegnące równolegle do osi podłużnej zębów.



Fig. 57. Schematyczna ilustracja morfotypu A31 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Pod względem kształtu korony, morfotyp A31 przypomina nieco niektóre okazy zaliczone do morfotypu A12 (np. UOPB ARCH87), które również są niskie i silnie cofnięte, pochylone ku tyłowi, a także stosunkowo masywne i posiadają łzokształtną podstawę. Podobieństwo to jednak jest

powierzchowne i przy bliższym porównaniu można zauważyć wyraźne różnice w budowie. Przede wszystkim, zarówno pochylenie jak i cofniecie korony w przypadku morfotypu A31 jest znacznie wieksze. Zeby sa wyraźnie niższe i mają proporcjonalnie dłuższa podstawe. Morfotyp A31 charakteryzuje się też większą masywnością korony, która na całej swojej długości jest pękata i wyraźnie wypukła, zarówno na językowej jak i na wargowej powierzchni. U obu morfotypów występuja dobrze wykształcone krawedzie z rzedami licznych i w wiekszości podobnie wykształconych dentikli, ciągnącymi się od poziomu podstawy do szczytu. W przypadku morfotypu A31, dentikle w środkowym odcinku rzędów wydaja się być nieco niższe, o bardziej wydłużonych podstawach. Dodatkowo, odcinek przyszczytowy krawedzi posiada bardzo drobne, zaokraglone i zlane ze soba dentikle. Granice pomiędzy nimi widoczne są najlepiej w szkliwie, w rzucie bocznym, przy dużym powiększeniu. W okazach zaliczonych do morfotypu A12, na odcinku przyszczytowym krawędzie również posiadają bardzo drobne dentikle, ale nie są one ze sobą tak ściśle zlane ściankami bocznymi i widoczne są wyraźnie wcięcia w szkliwie na granicy pomiędzy poszczególnymi wyrostkami. Podobnie wykształcone przyszczytowe odcinki krawedzi występuja w morfotypie A17. Tu także widoczne jest silne zlanie dentikli ściankami bocznymi na krawędzi tylnej, a granice pomiędzy nimi widoczne są w szkliwie. Co ciekawe, dentikle zlokalizowane w tym samym odcinku na przedniej krawędzi nie są ze sobą zlane, a granice są doskonale widoczne poprzez występowanie zagłębień pomiędzy wyrostkami. Morfotyp A17 jest reprezentowany jedynie przez dwa fragmentaryczne okazy, ale zachowane odcinki koron wskazuja, że reprezentuje on zupełnie inny typ uzębienia, podobnie wykształcona część tylnej krawędzi jest wyłącznie wynikiem konwergencji. Morfotyp A31 nie ma odpowiedników opisanych z innych stanowisk paleontologicznych, pozostaje więc stwierdzenie, że reprezentuje on uzębienie enigmatycznego, zaawansowanego archozaura o niejasnej pozycji systematycznej.

## Morfotyp A32 (Fig. 58; Appendix: Fig. 198)

Został wyróżniony na podstawie jednego, stosunkowo dobrze zachowanego okazu UOPB ARCH 62, jakkolwiek ubytek części przypodstawnej ogranicza pełną charakterystykę. Ząb jest duży (całkowita długość okazu przekracza 4 mm, co czyni go jednym z największych w kolekcji mikroskamieniałości kręgowców ze stanowiska krasiejowskiego), masywny, stosunkowo prosty i jedynie przyszczytowa część korony jest delikatnie zakrzywiona ku tyłowi. W rzucie bocznym, ząb jest w przybliżeniu liściokształtny. Odcinek przyszczytowy jest wyraźnie zagięty dojęzykowo. Obie krawędzie są wykształcone, ale charakteryzują się zupełnie odmienną budową. Przednia krawędź zlokalizowana jest na bardzo masywnym i grubym kołnierzyku, który zaczyna się na mniej więcej <sup>1</sup>/<sub>3</sub> wysokości okazu i biegnie do szczytu. Dolna część kołnierzyka jest bardzo silnie zagięta dojęzykowo. W środkowym odcinku przedniej krawędzi widoczne są ślady po przynajmniej siedmiu bardzo silnie startych, stosunkowo dużych dentiklach. Odcinek przyszczytowy krawędzi nie ma dentikli. Poniżej kołnierzyka brak jest krawędzi, a przednia powierzchnia zęba w rzucie okluzalnym jest zaokrąglona. Tylna krawędź leży na niskim kilu, biegnie na całej długości okazu i skierowana jest ku tyłowi. Na odcinku przyszczytowym, ale poniżej samego wierzchołka, widoczna jest serracja utworzona przez bardzo drobne, ściśle upakowane wyrostki. Najniższy zachowany fragment zęba, w rzucie okluzalnym jest owalny, masywny i pękaty. Powierzchnia wargowa jest mocniej wypukła od językowej, zwłaszcza w przedniej części, gdzie znajduje się kołnierzyk. Ku szczytowi korona wyraźnie spłaszcza się lingualno-labialnie, ale pozostaje masywna na całej długości. Pomiędzy częścią rdzeniową zęba a przednią krawędzią, na powierzchni językowej widoczny jest wydatny rowek biegnący równolegle do krawędzi przedniej. W tylnej części zęba, zarówno na powierzchni wargowej jak i językowej, widoczne są ślady po silnie startym prążkowaniu.



Fig. 58. Schematyczna ilustracja morfotypu A32 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Ogólny pokrój korony przypomina nieco budowę zębów zaliczonych do morfotypów A25 i A26. Zeby te sa również stosunkowo wysmukłe, z lekko zakrzywionym ku tyłowi odcinkiem przyszczytowym i masywną, cylindryczną częścią rdzeniową korony. Okaz UOPB ARCH 62 charakteryzuje się jednak bardziej masywną przednią częścią powierzchni wargowej, tworzącej silnie zagięty dojęzykowo kołnierzyk, bulwiastą częścią przypodstawną na powierzchni wargowej oraz bardzo drobną serracja w cześci przyszczytowej tylnej krawędzi. Okazy zaliczone do morfotypu A25 posiadają zagiętą dojęzykowo przednia krawędź, która nie tworzy kołnierzyka, a ich korona, mimo masywności, jest ewidentnie delikatniej zbudowana. Dodatkowo, tylna krawędź występuje jedynie w części wierzchołkowej i ulokowane sa na niej nieliczne, guzkowe dentikle, a nie wyrostki serracyjne. Okazy zaliczone do morfotypów A1 i A2 posiadają podobnie wykształcony kołnierzyk na przedniej krawędzi, jednakże jest on zdecydowanie delikatniej zbudowany i zagięty dojęzykowo w mniejszym stopniu. W przypadku tych morfotypów, dodatkowymi różnicami są: wyraźnie mniej masywna budowa, silniejsze zakrzywienie ku tyłowi całej korony oraz całkowity brak tylnej krawędzi. Jedynym morfotypem wykazującym mocno zbliżone proporcje, kołnierzyk i bardzo silnie wybrzuszoną przednią część powierzchni wargowej jest morfotyp A40. Wyróżnienie ich jako oddzielnych morfotypów wynika z odmiennego stanu zachowania i poziomu kompletności, który uniemożliwia stwierdzenie części cech

charakterystycznych (brak kompletnego brzegu podstawy w przypadku morfotypu A32, silnie starte krawędzie w przypadku morfotypu A40). W rzucie okluzalnym, ząb UOPB ARCH 62 jest bardzo silnie asymetryczny, czym przypomina uzębienie rozpoznane jako należące przypuszczalnie do wczesnych zauropodomorfów, z morfotypu A30. Należy jednak zaznaczyć, że asymetria w morfotypie A32 jest znacznie silniejsza. Kombinacja występowania dentikli na przedniej krawędzi i serracji na tylnej jest cechą unikalną morfotypu 32, nie stwierdzoną u żadnego innego okazu ze stanowiska w Krasiejowie, ani też, w takiej formie, u żadnych innych znanych triasowych archozaurów. Należy zaznaczyć, że u niektórych bazalnych zauropodomorfów, takich jak *Eodromaeus* czy *Eoraptor* (Sereno et al., 2013), występowały stosunkowo masywne, liściokształtne zęby posiadające serrację na krawędziach, co wskazuje na ich przynajmniej częściową mięsożerność. Skłaniam się do wniosku, że morfotyp A32 reprezentuje uzębienie zaawansowanego archozaura o niepewnej pozycji systematycznej, być może powiązanego z bazalnymi zauropodomorfami.

# Morfotyp A33 (Fig. 59; Appendix: Fig. 199)

Obejmuje zaledwie jeden, dobrze zachowany okaz UOPB ARCH 2020-162. Ząb jest ekstremalnie wysoki (TCH > 4 TCL), o bardzo wydłużonej koronie w stosunku do krótkiej podstawy. W rzucie bocznym jest silnie zakrzywiony ku tyłowi i ma igłowaty kształt. Część przyszczytowa jest bardzo silnie zagięta dojęzykowo. Szczyt jest smukły i bardzo ostry. Obie krawędzie są dobrze wykształcone i doskonale widoczne na całej długości zęba. Przednia krawędź jest ułożona na niskim grzbieciku szkliwa, tylna na spłaszczonym lingualno-labialnie kilu. Obie krawędzie zagięte są lekko dojęzykowo. Brak jest dentikli i wyrostków serracyjnych, krawędzie tworzą jednolite i bardzo ostre brzegi na całej długości korony zębowej. Podstawa jest bardzo niewielka i w rzucie okluzalnym owalna. Ku szczytowi ząb wyraźnie spłaszcza się lingualno-labialnie. Na powierzchni językowej, w części przypodstawnej, widoczne są trzy podłużne, płytkie zagłębienia biegnące wzdłuż osi podłużnej zęba od poziomu podstawy do mniej więcej <sup>1</sup>/<sub>3</sub> jego wysokości. Cały ząb jest nieprzezroczystym szkliwem.



Fig. 59. Schematyczna ilustracja morfotypu A33 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Mimo dobrego stanu zachowania i kompletności, okaz UOPB ARCH 2020-162 jest trudny do interpretacji, ponieważ wyróżnia się mocno na tle innych morfotypów ze stanowiska w Krasiejowie, jak i zebów opisanych z innych stanowisk paleontologicznych. Najwieksze podobieństwo wykazuja zeby opisane ze stanowiska Krzyzanowski Bonebed (Blue Mesa Member, Petrified Forest Formation, Arizona: Heckert, 2004). W obu przypadkach mamy do czynienia z pojedynczym okazem, reprezentujacym swój własny morfotyp. Okaz pochodzacy z Arizony (NMMNH P-34096) jest również delikatnie zbudowany, wysmukły i spiczasty, o silnym zakrzywieniu korony ku tyłowi i zagięciu w kierunku dojęzykowym oraz owalnej w rzucie okluzalnym podstawie i wyraźnie zaznaczonym spłaszczeniem lingualno-labialnym korony w kierunku doszczytowym. Krawędzie są dobrze wykształcone i biegną na całej długości przedniej i tylnej powierzchni zęba oraz są zgięte w kierunku językowym. Podstawową różnicą pomiędzy okazem NMMNH P-34096 a morfotypem A33 z Krasiejowa jest obecność u tego pierwszego bardzo gęstej i drobnej serracji na tylnej krawędzi, utworzonej przez bardzo małe i mocno ściśnięte w rzędzie wyrostki; jest to zazwyczaj cecha diagnostyczna archozauromorfów, charakterystyczna dla danej grupy lub nawet taksonu. Brak widocznej serracji na krawędziach okazu z Krasiejowa, przy jednoczesnym dobrym stanie zachowania bez śladów abrazji sugeruje, że zab pochodzi od zwierzęcia przypuszczalnie nie będącego blisko spokrewnionego z taksonem reprezentowanym przez NMMNH P-34096. Podobieństwa sylwetki i proporcji obu okazów wydają się być wynikiem konwergencji. Morfotyp A33 był również porównywany z zębami innych grup kręgowców licznie reprezentowanych na stanowisku krasiejowskim. Jednymi z najliczniejszych znalezisk mikroskamieniałości są zęby ryb promieniopłetwych (Actinopterygii), wśród których występuja również morfotypy zebowe o wielkości, sylwetce i proporciach zbliżonych do okazu UOPB ARCH 2020-162. Jednakże, mimo powierzchownego podobieństwa, uzębienie ryb wykazuje znaczące różnice w porównaniu z omawianym okazem. Przede wszystkim, zęby Actinopterygii niemal zawsze są w rzucie okluzalnym koliste lub kolisto-owalne i nie występuje u nich lingualno-labialne spłaszczenie korony postępujące w kierunku doszczytowym. Dodatkowo, nie posiadają wykształconych krawędzi, które są doskonale widoczne na okazie UOPB ARCH 2020-162. Szczyty koron zębowych Actinopterygii posiadają bardzo charakterystyczne i wyraźnie widoczne, półprzezroczyste szkliwo, nieobecne w przypadku zębów innych kręgowców. Zęby niektórych przedstawicieli Temnospondyli (Heckert, 2004) również w pewnym stopniu przypominają budową i sylwetką omawiany okaz. Jednakże uzębienie temnospondyli charakteryzuje się wyraźnymi fałdami labiryntowymi w szkliwie, widocznymi przynajmniej w części przypodstawnej korony zębowej, a wykształcone krawędzie są obecne jedynie w części wierzchołkowej u niektórych taksonów. Okaz UOPB ARCH 2020-162 posiada szkliwo całkowicie gładkie, bez jakichkolwiek śladów prążkowania lub fałdów, a jego krawędzie biegną na całej długości korony, co definitywnie wyklucza jego przynależność do temnospondyli. Na podstawie powyższych uwag skłaniam się do wniosku, że morfotyp A33 reprezentuje uzębienie enigmatycznego archozauromorfa o trudnej do określenia pozycji systematycznej.

#### Morfotyp A34 (Fig. 60; Appendix: Fig. 200-205)

Obejmuje stosunkowo liczne, jednakże w większości niekompletne zeby. Jedyny kompletnie zachowany okaz (UOPB ARCH 2020-06) to zab wysoki (TCH > 3 TCL). Korona zebowa okazów zaliczonych do morfotypu A34 jest wyraźnie zakrzywiona ku tyłowi. Szczyt zęba jest spiczasty, ostry i silnie spłaszczony lingualno-labialnie. Nie występuje zagięcie części przyszczytowej zęba lub jest ono nieznaczne. Przednia krawedź leży na niskim grzbieciku szkliwa i jest skierowana ku przodowi, zgodnie z osią podłużną podstawy lub bardzo lekko zagięta dojęzykowo. Zaczyna się ona na mniej więcej <sup>1</sup>/<sub>3</sub> wysokości zęba i biegnie aż do szczytu. Poniżej krawędzi, przednia powierzchnia korony w rzucie okluzalnym jest zaokrąglona. Tylna krawędź jest ułożona na niskim kilu, ma smuklejszą budowę oraz biegnie od poziomu podstawy do szczytu korony. Na obu krawedziach znajduje sie dobrze wykształcona serracja utworzona przez liczne, niewielkie i silnie do siebie przylegające ścianami bocznymi wyrostki. W rzucie bocznym wyrostki serracyjne są zaokrąglone i nie posiadają spiczastego szczytu jak w przypadku dentikli. Rozmiar poszczególnych wyrostków zmniejsza się w niewielkim stopniu w kierunku doszczytowym. Serracja na przedniej krawędzi z reguły jest nieco drobniejsza i niższa od tej znajdującej się na tylnej krawędzi. Przednia krzywizna zęba, w rzucie bocznym, jest wyraźnie wypukła na całej swojej długości, tylna krzywizna jest wklęsła. Podstawa w rzucie okluzalnym jest owalna lub łzokształtna. W kierunku doszczytowym i ku tylnej krawędzi korona spłaszcza się wyraźnie lingualnolabialnie co jest szczególnie dobrze widoczne w górnej partii zeba. Przednia część korony jest wyraźnie masywniejsza i grubsza w rzucie okluzalnym od tylnej, która spłaszcza się i przechodzi w krawędź. Powierzchnia wargowa jest nieco bardziej wypukła od językowej. Powierzchnia koron jest gładka, bez ornamentacji.



Fig. 60. Schematyczna ilustracja morfotypu A34 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Zęby zaliczone do morfotypu A34 wykazują zestaw cech budowy wyraźnie odróżniający je od większości morfotypów opisanych ze stanowiska w Krasiejowie. Bardzo często znajdowane są tutaj podobne zęby, z dobrze rozwiniętą serracją, przypisywane fitozaurom (cf. *Parasauchus*). Uzębienie fitozaurów charakteryzuje się częściowym heterodontyzmem. Obok zębów stosunkowo delikatnie

zbudowanych i smukłych, obecne sa również zeby bardzo masywne i niskie. Brak jest jednak z tego stanowiska okazów zebów o niewielkich rozmiarach (lub przypisywanych osobnikom młodocianym), które jednoznacznie można by zidentyfikować jako należace do fitozaurów. Dodatkowo, uzebienie fitozaurów, nawet w przypadku zębów o ogólnie smukłej budowie, jest zdecydowanie masywniejsze w porównaniu z morfotypem A34. W rzucie okluzalnym, zeby fitozaurów sa owalnego kształtu, nie wykazuja tak silnego spłaszczenia lingualno-labialnego korony oraz sa wyraźnie mniej zakrzywione ku tyłowi. Krawędzie na zębach fitozaurów są dobrze wykształcone i biegną od poziomu podstawy do samego szczytu korony. Poszczególne wyrostki serracyjne na zebach fitozaurów sa bardziej masywne, niższe, mniej spłaszczone i posiadaja znacznie szersze podstawy. Pewne podobieństwo łaczy morfotyp A34 z okazem UOPB ARCH 2020-162, reprezentującym morfotyp A33. W obu przypadkach mamy do czynienia z zębami wykazującymi wyraźnie zakrzywienie ku tyłowi, silne spłaszczenie lingualnolabialne części wierzchołkowej korony oraz obecność dobrze wykształconych krawędzi ułożonych na grzbiecikach szkliwa lub kilach. Jednakże, w przypadku morfotypu A33, brak jest śladów serracji na krawedziach, a sam zab jest zdecydowanie delikatniej zbudowany i smuklejszy. Generalnie, uzebienie wykazujące następujące cechy budowy: silne spłaszczenie lingualno-labialne korony w kierunku doszczytowym, wyraźnie zakrzywienie korony, obecność przedniej i tylnej krawędzi z serracją utworzona przez bardzo drobne i gesto ułożone wyrostki, określa się jako uzębienie zifodontyczne. Jest ono szeroko rozpowszechnione u wielu grup zaawansowanych archozaurów (Ornithosuchidae, Poposauridae, Rauisuchidae, Theropoda, niektóre Crocodylomorpha) i stanowi przystosowanie do hipermięsożerności, kiedy to większość pokarmu pobieranego przez dane zwierzę stanowią inne kregowce. Uzębienie tego typu doskonale nadaje się do cięcia pokarmu mięsnego, dlatego na drodze konwergencji wykształciło się niezależnie u przedstawicieli kilku grup. Na stanowisku krasiejowskim stwierdzono obecność przedstawiciela rodziny Rauisuchidae - Polonosuchus (Sulej, 2005; Brusatte et al., 2009) - o uzębieniu zifodontycznym. Zachowane zęby Polonosuchus wykazują dobrze wykształcona serracje na krawedziach i sa wyraźnie zakrzywione oraz spłaszczone lingualno-labialnie w części przyszczytowej. Jednakże dysponujemy jedynie zębami pochodzącymi od kilkumetrowego, dorosłego osobnika. Większość jego zębów przekracza 20 mm długości, a więc są one znacznie większe od okazów zaliczonych do morfotypu A34. Dodatkowo, zęby Polonosuchus są wyraźnie słabiej spłaszczone lingualno-labialnie w części wierzchołkowej, znacznie masywniejsze i mniej zakrzywione w porównaniu z morfotypem A34. W rzucie okluzalnym, przednia część powierzchni wargowej zębów Polonosuchus jest silnie wypukła, czym wyraźnie odróżnia się od okazów z morfotypu A34. Ze względu na znikomą liczbę szczątków szkieletowych tego taksonu nie możemy stwierdzić, jaką budową charakteryzowały się zęby osobników młodocianych i czy następowała przebudowa morfologii uzębienia wraz z rozwojem osobniczym. Z materiału kopalnego znane jest uzębienie również innych przedstawicieli rauizuchów (Lessner et al., 2016; Chatterjee, 1985; Alcober, 2000; Schachner et al., 2019; Parker i Nesbitt, 2013; Hoffman et al., 2019). Jednakże we wszystkich przypadkach mamy do czynienia z zębami dużych lub bardzo dużych rozmiarów, o długości powyżej 20 mm i o znacznie

większej masywności koron. Brak jest w zapisie kopalnym zębów, które można by jednoznacznie przypisać młodocianym lub niewielkim rauizuchom. Zęby bardzo zbliżone budowa i wielkością do okazów z morfotypu A34 stwierdzono na stanowisku "Trilophosaurus" (Formacja Colorado City, Grupa Chinle, Teksas: Heckert, 2004) i zostały zdiagnozowane jako najprawdopodobniej należące do prymitywnych przedstawicieli dinozaurów Theropoda. W obu przypadkach mamy do czynienia z zebami o łzokształtnej w rzucie okluzalnym podstawie, silnie spłaszczonych lingualno-labialnie, wyraźnie zakrzywionych i posiadających dobrze wykształconą serrację na obu krawędziach. Na przedniej krawędzi okazów z Formacji Chinle, na odcinku przypodstawnym, często brak jest serracji i pojawia się ona na <sup>1</sup>/<sub>3</sub> - <sup>1</sup>/<sub>2</sub> wysokości korony. Tylna krawędź jest ułożona na silnie spłaszczonym lingualno-labialnie i wyciągniętym kilu oraz posiada serrację od poziomu podstawy do samego szczytu lub górnej części odcinka przyszczytowego korony. Bardzo podobne zęby stwierdzono również u Coelophysis bauri (Buckley i Currie, 2014) z Ghost Ranch w Nowym Meksyku. Ze stanowiska tego pochodzi bardzo bogaty materiał obejmujący pozostałości wielu osobników w różnym wieku i różnej wielkości. Mimo, że zazwyczaj okazy zebów Coelophysis sa nieco wieksze od okazów z morfotypu A34, są one niemal nieodróżnialne. W obu przypadkach zęby są wyraźnie zakrzywione ku tyłowi, z lekko wygiętą dojęzykowo częścią wierzchołkową, silnie spłaszczone lingualno-labialnie, zwłaszcza w części szczytowej, stosunkowo delikatnie zbudowane, posiadają dobrze rozwiniete krawędzie, przednia krawędź ułożona jest na niskim grzbieciku szkliwa i często jest delikatnie przesunięta dojęzykowo, tylna krawędź ułożona jest na wydłużonym kilu i najczęściej skierowana jest zgodnie z osią podłużną podstawy, serracja utworzona jest przez bardzo liczne i drobne wyrostki. Na podstawie analizy dużej liczby zębów, często w asocjacji z elementami szczękowymi, z Ghost Ranch stwierdzono, że występuje pewnego rodzaju zmienność zwiazana z rozwojem ontogenetycznym, a także z miejscem lokalizacji zęba w rzędzie zębowym. Zęby posiadające dobrze wykształconą serrację na tylnej krawędzi, ale pozbawione jej w przypodstawnym odcinku przedniej krawędzi, zostały oznaczone jako zęby należące do osobników młodocianych (w przypadku małych okazów) oraz jako zęby umiejscowione na kości przedszczękowej (premaxilla). W przypadku okazów młodocianych brak jest zazwyczaj śladów abrazji na krawędziach. Zęby, u których serracja występuje na całej długości tylnej krawędzi oraz na przedniej krawędzi od przynajmniej 1/3 ich wysokości, zostały oznaczone jako pochodzące z kości szczękowej (maxilla) i zebowej (dentary). Przedstawiciele kladu Coelophysoidea byli szeroko rozpowszechnieni w późnym triasie i wczesnej jurze na całym świecie, ich szczątki są znane także z terenów Europy (Sereno i Wild, 1992; Rauhut i Hungerbühler, 2000; Spiekman et al, 2021). Jednakże, w większości tych przypadków mamy do czynienia z materiałem pozaczaszkowym. Wczesnojurajski rodzaj Dracoraptor z Wielkiej Brytanii (Martill et al., 2016) został opisany na podstawie materiału obejmującego również zęby, które wykazują dokładnie takie same cechy budowy jak w przypadku Coelophysis. Podobieństwa te sugeruja, że morfotyp A34 reprezentuje uzębienie zaawansowanego, drapieżnego archozaura, najprawdopodobniej przedstawiciela bazalnych dinozaurów Theropoda z grupy Coelophysoidea.

### Morfotyp A35 (Fig. 61; Appendix: Fig. 206)

Reprezentowany jest przez jeden okaz UOPB ARCH01-1M7. Jest to wysoki (TCH > 3 TCL), smukły ząb o stosunkowo niewielkiej podstawie i wyniosłej, wyraźnie zakrzywionej ku tyłowi koronie. Część przyszczytowa zęba jest lekko, ale wyraźnie zagięta dojęzykowo. Brak jest przedniej krawędzi. Tylna krawędź jest dobrze wykształcona, ułożona na niskim kilu i biegnie na niemal całej długości korony, poza jej najbardziej szczytową częścią. Na odcinku przypodstawnym, na krawędzi widoczne są trzy wyrostki serracyjne. W rzucie bocznym są one półkoliste i ściśle do siebie przylegają. Nie wiadomo, czy rząd wyrostków serracyjnych był dłuższy, gdyż fragment krawędzi tuż powyżej jest uszkodzony. Od mniej więcej ½ wysokości zęba, krawędź jest nieuszkodzona i nie ma na sobie śladów serracji. Przednia krzywizna zęba w rzucie bocznym jest wypukła, tylna krzywizna jest wklęsła. Podstawa zęba jest stosunkowo niewielka i w rzucie okluzalnym owalna. Powierzchnia wargowa zęba jest nieco mocniej wypukła od językowej. W kierunku doszczytowym i ku tylnej krawędzi, korona spłaszcza się lekko lingualno-labialnie. W tylnej części powierzchni językowej i w przedniej części powierzchni wargowej widoczne są wyraźne, głębokie rowki w szkliwie, biegnące na niemal całej długości korony zębowej. Powierzchnia szkliwa jest gładka, bez ornamentacji.



Fig. 61. Schematyczna ilustracja morfotypu A35 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Okaz UOPB ARCH01-M7 nie ma swoich odpowiedników ani w kolekcji zebranej dotychczas w Krasiejowie, ani w opublikowanych dokumentacjach innych stanowisk paleontologicznych. Obecność fragmentu zachowanej serracji na tylnej krawędzi upodabnia go nieco do morfotypu A34. Wyrostki serracyjne mają zbliżoną budowę, są zaokrąglone, niewielkie i ściśle do siebie przylegają ściankami bocznymi oraz wyraźnie są widoczne granice pomiędzy nimi. Środkowy odcinek tylnej powierzchni zęba, tuż nad zachowanym fragmentem krawędzi z serracją, jest ułamany, nie można więc stwierdzić jak wykształcona była tylna krawędź oraz rząd wyrostków serracyjnych na całej swojej długości. Przyszczytowy odcinek tylnej powierzchni korony pozbawiony jest krawędzi. Brak jest również wykształconej krawędzi na przedniej powierzchni zęba, która w rzucie okluzalnym jest wyraźnie zaokrąglona. Cechy te wyraźnie odróżniają okaz UOPB ARCH01-M7 od okazów zaliczonych

do morfotypu A34. Dodatkowymi różnicami pomiędzy nimi są: ogólnie znacznie delikatniejsza i smuklejsza budowa korony zębowej w przypadku morfotypu A34, mniejsze jej spłaszczenie lingualnolabialne oraz obecność zagadkowych rowków biegnących wzdłuż osi korony na obu powierzchniach zęba. Zatem, morfotyp A35 reprezentuje uzębienie zaawansowanego archozaura o niejasnej pozycji systematycznej, wykazującego pewne podobieństwa i być może spokrewnionego z taksonem reprezentowanym przez morfotyp A34.

### Morfotyp A36 (Fig. 62; Appendix: fig. 207)

Obejmuje zaledwie jeden okaz UOPB ARCH 2020-PT. Korona zęba jest cofnięta, w rzucie bocznym ma liściasty kształt, wyraźnie widoczne jest przewężenie części szczytowej. Odcinek szczytowy nie wykazuje zagięcia dojęzykowego. Sam szczyt jest spiczasty, ostry i zauważalnie zagięty ku górze. Obie krawędzie są dobrze rozwiniete i ułożone na powiększonych grzbiecikach szkliwa. Krawędzie są skierowane zgodnie z osią podłużną podstawy. Przednia krawędź zaczyna się na poziomie podstawy i biegnie aż do szczytu. Na mniej więcej ¼ wysokości korony zaczyna się rząd sześciu stosunkowo dużych dentikli. Dentikle te są masywne, o silnie poszerzonych podstawach i wyraźnie zaznaczonych szczytach. Krawędzie odpodstawne dentikli są wypukłe i mają długość przynajmniej trzykrotnie większą od długości krawędzi doszczytowych. Najwyższy odcinek przedniej krawędzi pozbawiony jest dentikli. Tylna krawędź zęba jest krótsza od przedniej. Rząd dentikli na tylnej krawędzi zaczyna się na poziomie podstawy i biegnie aż do szczytu. Dentikle są bardziej spiczaste, dłuższe i wyraźnie mniejsze od dentikli z przedniej krawędzi. Od mniej więcej 1/2 wysokości zęba dentikle na tylnej krawędzi stają się bardzo drobne i słabo rozróżnialne. Długość krawędzi odpodstawnych dentikli jest przynajmniej dwukrotnie większa od długości krawędzi doszczytowych. Kąt nachylenia dentikli na obu krawędziach, w części przypdostawnej korony, wynosi ok. 45 stopni względem osi podłużnej zęba. Podstawa zeba jest silnie wydłużona, mocno spłaszczona i w rzucie okluzalnym owalna. Cała korona jest bardzo silnie spłaszczona lingualno-labialnie. Na obu powierzchniach zęba, w części przypodstawnej widoczne są w przybliżeniu półkoliste rowki w części rdzeniowej. Rowki te oddzielają obszary zebów o cieńszej, matowej warstwie szkliwa od części przykrawędziowej i przyszczytowej, gdzie szkliwo jest doskonale zachowane i grube.



Fig. 62: Schematyczna ilustracja morfotypu A36 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Morfotyp A36 wykazuje pewne podobieństwo do zębów zaliczonych do morfotypu A13. W obu przypadkach mamy do czynienia z zębami wyraźnie cofnietymi, o spiczastym i stosunkowo ostrym szczycie, z widocznym w rzucie bocznym przeweżeniem w części przyszczytowej i dobrze wykształconych krawędziach z rzędami dentikli. Jednakże, ząb reprezentujący morfotyp A36 jest wyraźnie wyższy i nie tak mocno cofnięty. Także przewężenie części przyszczytowej nie jest aż tak silnie zaznaczone, a szczyt korony jest mniej wyciagniety i smukły. Krawędzie w przypadku morfotypu A13 są umiejscowione na masywnych kilach skierowanych wyraźnie dojęzykowo. Również struktura dentikli jest odmienna. Podstawy dentikli w przypadku morfotypu A13 są wyraźnie mocniej spłaszczone lingualno-labialnie. Same dentikle są znacznie liczniejsze, bardziej spiczaste, a ich krawędzie odpodstawne nie są tak silnie wypukłe. Zeby zaliczone do morfotypu A36 wykazują duże podobieństwa do uzębienia prymitywnych pterozaurów, takich jak Bergamodactylus czy Austriadraco (Kellner, 2015). U pterozaurów tych zęby zlokalizowane na kościach szczękowej (maxillary) i zębowej (dentary) maja podobny kształt i proporcje, sa stosunkowo wysokie, delikatnie cofniete, posiadaja spiczasty i przewężony w rzucie bocznym szczyt, ich podstawa jest stosunkowo długa i silnie spłaszczona lingualno-labialnie, krawędzie są dobrze wykształcone i skierowane zgodnie z osią podłużną podstawy. Podstawową różnicą jest struktura dentikli, które u wymienionych taksonów są mniej liczne, mają większe rozmiary, są bardziej masywne i mają prostszą, stożkowato-guzkowatą budowę. Jednakże należy zaznaczyć, że w późnym triasie wczesne pterozaury przeżywały silną radiację i wykształciły się u nich bardzo różnorodne typy uzębienia, wynikające z zajmowania różnych nisz ekologicznych i odżywiania się różnym rodzajem pokarmu. Liczba i proporcje dentikli na krawędziach mogą być cechą charakterystyczną dla taksonu, do którego należały zęby zaliczone do morfotypu A36. Niewatpliwie, zestaw cech budowy charakterystyczny dla tego morfotypu najbardziej przypomina uzebienie wczesnych pterozaurów, do których też go zaliczam.

## Morfotyp A37 (Fig. 63; Appendix: Fig. 208)

Reprezentowany też przez jeden tylko okaz UOPB ARCH 2020-08. Ząb jest stosunkowo smukły i delikatnie zbudowany. W rzucie bocznym ma liściasty kształt i wyraźnie widać przewężenie

części szczytowej. Na podstawie zachowanego fragmentu podstawy można stwierdzić, że korona nie była cofnieta, a szczyt zeba skierowany był pionowo ku górze. Obie krawędzie sa dobrze wykształcone. Krawedź przednia ułożona jest na powiekszonym grzbieciku szkliwa i siega do szczytu zeba. Przypodstawny odcinek krawędzi przedniej jest zagięty lekko dowargowo, przyszczytowy odcinek jest skierowany zgodnie z osią podłużną podstawy. Od poziomu podstawy do ok. <sup>3</sup>/<sub>4</sub> wysokości zeba biegnie rzad dobrze wykształconych dentikli. Dentikle posiadaja masywna, szeroka w rzucie okluzalnym podstawę. Szczyty dentikli są wyraźnie widoczne i skierowane pod kątem ok. 30 stopni względem osi podłużnej korony. Krawędzie odpodstawne dentikli są wypukłe i przynajmniej dwukrotnie dłuższe od krawedzi doszczytowych. Wielkość dentikli na przedniej krawedzi zmniejsza się w kierunku doszczytowym, najwyższe są bardzo drobne i nie posiadają wyraźnie wyodrębnionych szczytów. Najbardziej przyszczytowy odcinek pozbawiony jest dentikli. Zachowany odcinek tylnej krawędzi ułożony jest na kilu i jest zagięty dowargowo W najniższym zachowanym odcinku tylnej krawędzi znajduja są trzy silnie zabradowane i zaokrąglone dentikle. Są one większe i znacznie bardziej spłaszczone lingualno-labialnie w porównaniu z dentiklami na przedniej krawędzi. Odcinek przyszczytowy, od ok <sup>1</sup>/<sub>3</sub> wysokości zęba, pozbawiony jest tylnej krawędzi i w rzucie okluzalnym jest zaokrąglony. Przednia krzywizna, w rzucie bocznym, do mniej więcej ½ wysokości zęba jest delikatnie wypukła, powyżej staje się lekko wklęsła aż do szczytu. Zachowany fragment tylnej krzywizny posiada widoczne w rzucie bocznym dwie wypukłości. W rzucie okluzalnym, najniższa zachowana część korony jest wydłużona i owalna. Powierzchnia wargowa w przedniej części jest silnie wypukła i spłaszcza się delikatnie ku tyłowi. Równolegle do tylnej krawędzi, na powierzchni językowej biegnie podłużne, wydatne wybrzuszenie na powierzchni zęba. W kierunku szczytu staje się ono coraz niższe i weższe. Szkliwo na powierzchni zeba jest gładkie, bez ornamentacji.



Fig. 63. Schematyczna ilustracja morfotypu A37 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Okaz UOPB ARCH 2020-08 wykazuje pewne podobieństwa w budowie do morfotypu A36. Korony zębowe w obu przypadkach są silnie spłaszczone lingualno-labialnie od podstawy do szczytu. Szczególne podobieństwo wykazuje struktura przedniej krawędzi i dentikli na niej zlokalizowanych. Krawędź ułożona jest na niskim, masywnym grzbieciku, a dentikle posiadają charakterystycznie szerokie podstawy, co jest widoczne w rzucie okluzalnym. Krawędzie odpodstawne dentikli w obu morfotypach są wyraźnie wypukłe. Również kształt korony w obu morfotypach, w rzucie okluzalnym, jest silnie zbliżony. W przypadku okazu UOPB ARCH 2020-08 dentikle na przedniej krawędzi są jednak wyraźnie mniejsze i znacznie liczniejsze w porównaniu z morfotypem A36. Odmienna jest również budowa tylnej krawędzi, która ułożona jest na wyraźnym kilu i zagięta dowargowo, a poszczególne dentikle są silnie spłaszczone lingualno-labialnie i nie posiadają poszerzonej podstawy. Brak jest również krawędzi w wierzchołkowym odcinku tylnej powierzchni korony, ale trudno stwierdzić czy jest to wynik silnego starcia zęba, czy cecha anatomiczna. Także sylwetka okazu UOPB ARCH 2020-08 odróżnia się wyraźnie od morfotypu A36. Ząb z morfotypu A37 nie wykazuje cofnięcia ani zakrzywienia a jego szczyt skierowany jest pionowo ku górze względem zachowanego fragmentu podstawy. Cechy morfotypu A37 sugerują, że reprezentuje on uzębienie zaawansowanego archozauromorfa o niepewnej pozycji systematycznej; pewne podobieństwa do morfotypu A36 mogą wskazywać na pokrewieństwo taksonów.

## Morfotyp A38 (Fig. 64; Appendix: Fig. 209)

Reprezentowany przez jeden okaz UOPB ARCH 2020-46. Jest to ząb niski (TCH  $\sim 1 - 1,5$  TCL), bardzo masywny i pękaty na całej swojej długości. W rzucie bocznym ma w przybliżeniu trójkątny kształt i jest wyraźnie zakrzywiony ku tyłowi. Odcinek szczytowy jest bardzo nieznacznie zagięty dojęzykowo. Obie krawędzie są dobrze wykształcone, ułożone na powiększonych grzbiecikach szkliwa i biegną od poziomu podstawy do szczytu. Przednia krawędź jest przesunięta dojęzykowo, tylna krawędź dowargowo. Na obu krawędziach widoczne są ślady po silnie startej serracji utworzonej przez liczne, drobne wyrostki. Na przedniej krawędzi, rząd wyrostków serracyjnych jest widoczny do  $\frac{3}{4}$  wysokości zęba, na tylnej krawędzi sięga do ok. ½ wysokości zęba. Podstawa jest bardzo masywna i w rzucie okluzalnym owalna. Ku szczytowi korona spłaszcza się lekko lingualno-labialnie. Na obu powierzchniach zęba widoczne są powiększone grzbieciki szkliwa biegnące zgodnie z osią podłużną korony. Grzbieciki te są szczególnie dobrze widoczne w rzucie okluzalnym.



Fig. 64. Schematyczna ilustracja morfotypu A38 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Zarówno kształt korony, jej proporcje, jak też struktura krawędzi i powierzchni szkliwa są wyraźnie odmienne od wszystkich pozostałych opisanych okazów. Obecność serracji utworzonej przez drobne i ściśle ułożone przy sobie wyrostki jest cechą wspólną z morfotypami A34 i A35, jednak na okazie UOPB ARCH 2020-46 występowała ona jedynie na fragmentach odcinków krawędzi, a ze względu na poziom abrazji trudno jest dokładnie porównać budowę poszczególnych wyrostków. Brak jest także zębów jednoznacznie zbliżonych budową, opisanych z innych stanowisk paleontologicznych, co powoduje, że morfotyp A38 jest trudny do zaklasyfikowania. Na podstawie ogólnych przesłanek skłaniam się do wniosku, że reprezentuje on uzębienie zaawansowanego archozauromorfa o niejasnej pozycji systematycznej.

### Morfotyp A39 (Fig. 65; Appendix: Fig. 210)

Reprezentowany przez jeden, słabo zachowany okaz UOPB ARCH 2020-30. Ząb jest wyraźnie cofnięty, w rzucie okluzalnym ma liściasty kształt, i umiarkowanie niski (TCH ~ 1,5 – 2 TCL). Odcinek przyszczytowy jest lekko zagięty dojęzykowo. Przednia krawędź leży na masywnym kilu. Jej odcinek przypodstawny jest zagięty lekko dojęzykowo, a odcinek przyszczytowy jest skierowany ku przodowi.. Na krawędzi przedniej widoczny jest rząd przynajmniej sześciu dentikli. Największe dentikle zlokalizowane są w środkowym odcinku rzędu. Tylna krawędź ułożona jest na silniej spłaszczonym lingualno-labialnie kilu. Jest ona skierowana lekko dojęzykowo. Na tylnej krawędzi widoczny jest rząd przynajmniej czterech dentikli. Są one mniejsze od dentikli zlokalizowanych na przedniej krawędzi. Przednia krzywizna zęba, w rzucie bocznym, jest silnie wypukła do mniej więcej <sup>1</sup>/<sub>3</sub> wysokości korony, a powyżej staje się lekko wypukła aż do szczytu. Tylna krzywizna na całym odcinku jest lekko wypukła. Podstawa jest łzokształtna w rzucie okluzalnym. Wargowa powierzchnia korony jest jednolicie wypukła. Językowa powierzchnia korony w przedniej części jest silnie wypukła i wyraźnie ulega spłaszczeniu do tylnej krawędzi. Korona jest silnie spłaszczona lingualno-labialnie. Pomiędzy częścią rdzeniową zęba i jego tylną krawędzią, na stronie wargowej widoczne jest podłużne, płytkie zagłębienie biegnące wzdłuż krawędzi do mniej więcej <sup>2</sup>/<sub>3</sub> wysokości korony. Szkliwo jest gładkie, bez ornamentacji.



Fig. 65. Schematyczna ilustracja morfotypu A38 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Okaz UOPB ARCH 2020-30 przypomina powierzchownie zęby zaliczone do morfotypów A23, A24 i A27. Wszystkie one mają podobny liściasty pokrój korony oraz dobrze wykształcone rzędy dentikli, przynajmniej na części odcinków krawędzi. Okaz zaliczony do morfotypu A39 jest jednak zdecydowanie delikatniej zbudowany i silniej spłaszczony lingualno-labialnie. Posiada również mocno wyciągnięty i wyraźnie silniej spłaszczony kil z tylną krawędzią. Nie posiada też masywnej, pękatej części przypodstawnej korony oraz nie wykazuje obecności wachlarzykowatego wyciągnięcia brzegu podstawy. Struktura dentikli w przypadku okazu UOPB ARCH 2020-30 jest trudna do porównania, gdyż okaz jest silnie zabradowany lub strawiony, a dentikle są zatarte i słabo widoczne. Wydaje się jednak, że pierwotnie dentikle były stosunkowo duże, o wydłużonych podstawach. Brak jest opisu zębów jednoznacznie zbliżonych i wykazujących podobny zestaw cech budowy co morfotyp A39 z innych stanowisk paleontologicznych. Liściasty kształt korony, jej silny stopień spłaszczenia i obecność śladów nielicznych dentikli na krawędziach sugeruje roślinożerność zwierzęcia od którego pochodzi to uzębienie. Morfotyp A39 reprezentuje uzębienie zaawansowanego archozauromorfa o niepewnej pozycji systematycznej.

# Morfotyp A40 (Fig. 66; Appendix: Fig. 211-212)

Jest reprezentowany przez dwa okazy. Są to zęby wysokie (TCH > 3 TCL), smukłe, o cylindrycznej części przypodstawnej i lancetowatej w kształcie górnej partii korony. Część przyszczytowa jest bardzo silnie wyciągnięta, smukła i spiczasta oraz wyraźnie zakrzywiona ku tyłowi i zagięta dojęzykowo. Przednia krawędź ułożona jest na wyraźnie zagiętym dojęzykowo kołnierzyku. Zaczyna się ona mniej więcej na <sup>1</sup>/<sub>3</sub> wysokości zęba i biegnie do samego szczytu. Na kołnierzyku widocznych jest cztery lub pięć niskich, słabo wykształconych, silnie spłaszczonych dentikli o wydłużonych podstawach i niewyodrębnionych szczytach. W rzucie okluzalnym korona jest silnie asymetryczna; przednia część powierzchni wargowej jest bardzo mocno wypukła, a z kolei powierzchnia językowa jest lekko wypukła i w wyniku zakrzywienia dojęzykowego przyszczytowej części zęba funkcjonalnie staje się powierzchnią wklęsłą. Pomiędzy częścią rdzeniową a podstawą kołnierzyka, na powierzchni językowej widoczna jest wyraźna rynienka biegnąca równolegle do krawędzi na niemal całej jej długości. Wewnątrz tej rynienki na odcinku przyszczytowym znajduje się dodatkowo podłużna szczelina w szkliwie. Występuje słabo wykształcona tylna krawędź ułożona na grzbieciku szkliwa. Brzeg podstawy po stronie wargowej jest lekko wyciągnięty i wygięty dowargowo. Brak jest ornamentacji powierzchni szkliwa.



Fig. 66. Schematyczna ilustracja morfotypu A40 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Morfotyp A40 wykazuje mozaikę cech wspólnych z kilkoma innymi morfotypami rozpoznanymi na stanowisku krasiejowskim, a jednocześnie ich kombinacja jest unikalna. Pokrój i proporcje górnej części korony upodabniają go w dużym stopniu do zębów zaliczonych do morfotypów A1 i A2. Przede wszystkim jednak wspólną cechą jest obecność silnie przesuniętej dojęzykowo przedniej krawędzi zęba ułożonej na masywnym kołnierzyku. W wyniku takiej konfiguracji krawędzi powstaje u nich podłużne zagłębienie pomiędzy kołnierzykiem i częścią rdzeniową korony. Morfotyp A40 odróżnia się budową dentikli na przedniej krawędzi, zdecydowanie smuklejszą częścią wierzchołkową, obecnością szczeliny w szkliwie, zlokalizowanej wewnątrz rowka przy przedniej krawędzi oraz obecnością wykształconej tylnej krawędzi. Morfotyp A40 wykazuje również podobieństwo w kształcie i proporcjach do morfotypu A32, reprezentowanego przez jeden, słabo zachowany i niekompletny okaz. W obu przypadkach, korony sa stosunkowo duże, wyniosłe, maja podobnie wykształconą przednią krawędź i występuje u nich tylna krawędź. Różnicą pomiędzy nimi jest zdecydowanie większa masywność zębów morfotypu A32 oraz obecność wyrostków serracyjnych na tylnej krawędzi; górna część korony jest znacznie mniej zakrzywiona ku tyłowi, bardziej masywna i nie tak smukła. Niewatpliwie, mimo różnic, morfotyp A40 jest najbardziej zbliżony do okazów zaliczonych do morfotypów A1 oraz A2, co może świadczyć o pokrewieństwie taksonów lub konwergentnym wykształceniu cech budowy uzębienia. Na aktualnym etapie badań skłaniam się do wniosku, że morfotyp A40 reprezentuje uzębienie zaawansowanego, najprawdopodobniej roślinożernego lub wszystkożernego archozauromorfa o niejasnej pozycji systematycznej.

### Morfotyp A41 (Fig. 67; Appendix: Fig. 213)

Reprezentowany przez jeden okaz UOPB ARCH 2022-2. Ząb jest bardzo masywny, pękaty, zwłaszcza w części przypodstawnej i niski (TCH ~ 1 - 1,5 TCL). Korona jest lekko cofnięta, a w rzucie bocznym ma liściokształtny pokrój. Odcinek przyszczytowy posiada lekko zaznaczone przewężenie, ale pozostaje stosunkowo masywny. Szczyt jest lekko zagięty do przodu. Przednia krawędź ułożona jest na

masywnym i niskim grzbieciku szkliwa, biegnie od poziomu podstawy do samego szczytu. Jest ona przesunięta ku stronie wargowej, ale skierowana jest do przodu. Na krawędzi przedniej, do mniej więcej <sup>2</sup>/<sub>3</sub> jej długości biegnie rzad dentikli. Ze względu na stan zachowania trudno stwierdzić, jaka była ich pierwotna budowa. Na krawędzi jest przynajmniej 12 dentikli o zbliżonych rozmiarach. Najwyższy odcinek przedniej krawędzi nie posiada dentikli. Tylna krawędź jest ułożona na niskim grzbieciku szkliwa i również biegnie od poziomu podstawy do szczytu. Na przypodstawnym odcinku tylnej krawędzi, w dużym powiększeniu widoczne są ślady po bardzo drobnych dentiklach lub wyrostkach serracyjnych. Przednia krzywizna, w rzucie bocznym, do mniej więcej <sup>2</sup>/<sub>3</sub> wysokości zeba jest wyraźnie wypukła, powyżej staje sie lekko wklesła aż do szczytu. Tylna krawedź jest lekko wypukła na całej długości. Podstawa jest bardzo masywna i w rzucie okluzalnym owalna. Na powierzchni językowej brzeg podstawy jest lekko wygięty dojęzykowo, na powierzchni wargowej jest zaokrąglony i nieznacznie zagięty dojęzykowo. W rzucie bocznym widoczne jest wcięcie w przedniej podstawie. W rzucie okluzalnym, przypodstawna przednia część powierzchni językowej jest bardzo wypukła, pękata i bulwiasta. Ku szczytowi korona spłaszcza się wyraźnie lingualno-labialnie, ale na całej swojej długości pozostaje masywna. Pomiędzy częścią rdzeniową i przednią krawędzią widoczne jest płytkie, podłużne zagłębienie biegnące równolegle do krawędzi. Na powierzchni wargowej, w tylnej części korony znajduja się dwa powiększone grzbieciki szkliwa biegnące zgodnie z osią podłużną podstawy do mniej więcej połowy wysokości korony. Szkliwo jest pozbawione prażkowania.



Fig. 67. Schematyczna ilustracja morfotypu A41 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Okaz UOPB ARCH 2022-2 przypomina pod pewnym względami zęby zaliczone do morfotypów A19 i A20. Najbardziej charakterystyczną cechą wspólną jest budowa brzegu podstawy. Krawędź podstawy w przypadku wszystkich tych trzech morfotypów, po stronie językowej, jest lekko, ale zauważalnie wygięta w kierunku językowym, a po stronie wargowej jest zaokrąglona. W przypadku morfotypu A41 cecha ta jest najsłabiej wykształcona. Dolna część podstawy jest również podobnie bulwiasta i masywna jak w przypadku morfotypu A19. Jednakże, okaz zaliczony do morfotypu A41, mimo faktu, że korona jest cofnięta, posiada charakterystycznie wygiętą i skierowaną ku górze i do

przodu część szczytowa oraz wyraźnie wypukła w rzucie bocznym tylną krzywizne korony. Krawędzie okazów zaliczonych do morfotypu A19 posiadają dobrze wykształconą serrację utworzoną przez liczne i drobne wyrostki. Okaz UOPB ARCH 2022-2 posiada na przedniej krawedzi silnie zatarte ślady po niewielkich dentiklach. Wszystkie niezabradowane okazy zaliczone do morfotypu A19 wykazują także obecność dobrze wykształconego prażkowania na całej powierzchni jezykowej zebów, które nie występuje w przypadku UOPB ARCH 2022-2. Okaz ten z kolej posiada na tylnej cześci powierzchni wargowej dwa powiększone grzbieciki szkliwa biegnące wzdłuż osi korony. Brak jest również jednoznacznie zbliżonych pod względem budowy okazów zębów z innych stanowisk paleontologicznych. Tak wiec. morfotyp A41 reprezentuje uzebienie zaawansowanego archozauromorfa, o niepewnej pozycji systematycznej.

### Morfotyp A42 (Fig. 68; Appendix: Fig. 214-215)

Jest reprezentowany przez dwa słabo zachowane okazy. Jedyny kompletny okaz (UOPB ARCH 2023-33) jest stosunkowo delikatnie zbudowany i umiarkowanie wysoki (TCH > 2 TCL). Oba zeby posiadaja spiczasta, mocno wyciągnieta i pionowo ustawioną koronę z ostrym szczytem. Część wierzchołkowa jest bardzo nieznacznie zakrzywiona ku tyłowi. Przednia krawędź jest wyraźnie skierowana ku stronie językowej i na niemal całej długości posiada rząd dentikli. Dentikle na przedniej krawędzi pierwotnie były bardzo niskie, o silnie wydłużonych podstawach i szczytach skierowanych pod kątem mniejszym niż 30 stopni względem osi podłużnej korony. Najbardziej charakterystycznymi cechami tego morfotypu jest unikalna budowa krawędzi tylnej, nie spotykana u żadnego innego morfotypu w kolekcji. Przypodstawna część tylnej krawędzi jest ułożona na kilu i posiada na sobie rząd dentikli. Niestety stan zachowania uniemożliwia określenie pierwotnej budowy tych dentikli. Na odcinku przyszczytowym, nad kilem, krawędź umiejscowiona jest na grzbieciku szkliwa i pozbawiona jest jakichkolwiek śladów dentikli. Taka budowa nadaje charakterystyczną sylwetkę zębom z tego morfotypu, gdzie tylna krzywizna jest silnie wypukła do mniej więcej ½ wysokości korony, następnie jest delikatnie wklęsła, a tuż przed samym wierzchołkiem znowu staje się lekko wypukła. Przednia krzywizna na całej długości jest delikatnie wypukła. U kompletnego okazu (UOPB ARCH 2022-33), podstawa jest w rzucie okluzalnym owalna i umiarkowanie masywna. Brzeg podstawy na stronie wargowej jest delikatnie zaokrąglony i zagięty dojęzykowo. Powierzchnia wargowa jest nieco bardziej wypukła od językowej. Korona doszczytowo spłaszcza się wyraźnie lingualno-labialnie. W części przyszczytowej, pomiędzy przednia krawędzia a częścia rdzeniowa zeba, na powierzchni językowej widoczne jest niewielkie, podłużne zagłębieni biegnące wzdłuż krawędzi. Szkliwo na powierzchni zęba jest gładkie, bez ornamentacji.



Fig. 68. Schematyczna ilustracja morfotypu A42 ukazująca podstawowe elementy budowy

Podstawowa cecha wyróżniająca morfotyp A42 jest unikalny kształt korony zebowej oraz nietypowa budowa tylnej krawędzi. Obecność wybrzuszonego odcinka krawędzi ułożonego na kilu i posiadającego dentikle, w połączeniu z gładką krawędzią powyżej pozbawioną jakichkolwiek wyrostków, jest niespotykane u żadnego z rozpoznanych morfotypów uzębienia archozauromorfów nie tylko z Krasiejowa ale też z innych opisanych stanowisk paleontologicznych. W przypadku morfotypu A37 występuje powierzchownie podobna struktura na tylnej powierzchni korony. Tam także zachowany fragment krawędzi tylnej położony jest na kilu i posiada dentikle, a powyżej niego brak jest jakichkolwiek wyrostków. Jednakże struktura dentikli w tym przypadku jest odmienna, a odcinek przyszczytowy jest w rzucie okluzalnym wyraźnie zaokraglony i nie posiada wykształconej krawędzi. Widoczna w rzucie okluzalnym asymetryczność zęba spowodowana skierowaniem przedniej krawędzi dojęzykowo, a tylnej dowargowo jest cechą wspólną z morfotypami A27 i A30. Jednak tutaj także pozostałe cechy budowy morfotypu A42 sa odmienne i raczej wykluczają bliskie pokrewieństwo. Liściasty pokrój korony, budowa krawędzi oraz niskie i silnie starte dentikle moga sugerować roślinożerność zwierzęcia, do którego należało to uzębienie. Na podstawie aktualnej wiedzy stwierdzam, że morfotyp A42 reprezentuje uzębienie zaawansowanego archozauromorfa o niepewnej niejasnej pozycji systematycznej.

# Morfotyp A43 (Fig. 69; Appendix: Fig. 216-217)

Jest reprezentowany przez dwa okazy. Na podstawie kompletnego okazu (UOPB ARCH 2023-3) można stwierdzić, że morfotyp ten obejmuje zęby umiarkowanie wysokie (TCH > 2 TCL). Zęby są wydłużone, stożkowate i smukłe. Są lekko zakrzywione ku tyłowi i wyraźnie zagięte dojęzykowo. Krawędzie zlokalizowane są na niskich grzbiecikach szkliwa. Przednia krawędź jest dobrze rozwinięta, zaczyna się na mniej więcej <sup>1</sup>/<sub>3</sub> wysokości korony i biegnie aż do szczytu. Jest ona bardzo silnie przesunięta na powierzchnię językową, do tego stopnia, że staje się niewidoczna w rzucie bocznym na powierzchnię wargową. W przyszczytowym odcinku krawędzi widoczny jest rząd kilku bardzo małych, guzkowatych dentikli. Rozmiar dentikli zmniejsza się nieznacznie w kierunku doszczytowym. Tylna krawędź jest szczątkowa i widoczna jedynie w najbardziej przyszczytowej części tylnej powierzchni zęba. Jest ona pozbawiona dentikli i skierowana jest lekko dowargowo. Podstawa w rzucie okluzalnym jest owalna i masywna. Powierzchnia wargowa jest wyraźnie mocniej wypukła od powierzchni językowej. Ku szczytowi korona bardzo nieznacznie się spłaszcza lingualno-labialnie. Na powierzchni językowej, za przednią krawędzią widoczny jest głęboki rowek biegnący równolegle do krawędzi. Na tylnej części powierzchni językowej widoczne jest prążkowanie utworzone przez nieliczne zmarszczki w szkliwie. Pozostała powierzchnia zębów jest głądka.



Fig. 69. Schematyczna ilustracja morfotypu A43 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Morfotyp 43 charakteryzuje się niespotykana u innych okazów budowa przedniej krawędzi. Stopień jej przesunięcia na powierzchnie językową jest najsilniejszy ze wszystkich przeanalizowanych morfotypów oznaczonych na stanowisku Krasiejowskim. Struktura dentikli jest również unikalna i nie ma odpowiednika u żadnego z innych morfotypów. Pokrój korony oraz fakt przesuniecia krawędzi przedniej na powierzchnie jezykowa zeba upodabnia morfotyp A43 w pewnym stopniu do zebów z morfotypów A1 i A2. Niektóre okazy zaliczone do tych morfotypów posiadają bardzo silnie starte dentikle, u których nie da się wyróżnić widocznego punktu szczytowego i mają guzkowaty pokrój. Jednakże, ich krawędź przednia ułożona jest na dobrze wykształconym kołnierzyku, a stopień przesunięcia dojęzykowego nie jest aż tak ekstremalny. Dentikle, nawet jeśli są silnie starte, to pozostają znacznie większe i mają wyraźnie wydłużone podstawy. W morfotypie A43 dentikle są bardzo małe i w rzucie okluzalnym sa bardziej koliste niż owalne, a długość ich podstawy w bardzo niewielkim stopniu przekracza jej szerokość. Kolejna różnica jest obecność krawedzi tylnej w morfotypie A43, która jest nieobecna w przypadku morfotypów A1 i A2. Porównując morfotyp A43 z okazami zębowymi opisanymi z innych stanowisk paleontologicznych, nie znaleziono żadnych jednoznacznie zbliżonych morfotypów zębowych. Pozostaje zatem wniosek, że morfotyp A43 reprezentuje uzębienie nieznanego archozauromorfa lub archozaura o niejasnej pozycji systematycznej.

### Morfotyp A44 (Fig. 70; Appendix: Fig. 218-219)

Jest reprezentowany przez dwa okazy. Na podstawie pojedynczego kompletnego okazu (UOPB ARCH 2023-3) można stwierdzić, że opisywany morfotyp obejmuje zeby o masywnej budowie, umiarkowanie wysokie (TCH > 2 TCL), o spiczastej i mocno wyciagniętej koronie z ostrym szczytem. Odcinek przyszczytowy jest wyraźnie zakrzywiony ku tyłowi i zagięty dojęzykowo. Obie krawędzie są dobrze wykształcone, ułożone na powiększonych grzbiecikach szkliwa. Przednia krawędź zaczyna się ok ½ wysokości zęba i biegnie aż do szczytu. Tylna krawędź zaczyna się na poziomie podstawy, biegnie aż do szczytu i jest silniej spłaszczona lingualno-labialnie od przedniej krawędzi. Na tylnej krawędzi występuje serracja utworzona przez liczne, drobne wyrostki o nieregularnych rozmiarach. Na przedniej krawedzi serracja jest słabo wykształcona i widoczna na okazie jedynie jako silnie starte ślady wyrostków w najbardziej przyszczytowej partii zęba. W rzucie bocznym, wyrostki serracyjne są półkoliste i silnie do siebie przylegają ściankami bocznymi. Przednia krzywizna zęba jest jednolicie wypukła, tylna jest wklęsła na całej długości. Podstawa jest masywna i w rzucie okluzalnym ma owalny kształt. Brzeg podstawy na stronie językowej jest lekko wyciagnięty i zagięty dojęzykowo. Brzeg podstawy na stronie wargowej jest zaokraglony i wypukły. Powierzchnia wargowa, zwłaszcza jej przednia część, jest wyraźnie mocniej wypukła od językowej. Powierzchnia językowa jest lekko wypukła, ale z powodu zagięcia korony zebowej staje się funkcjonalnie wklęsła. Ku szczytowi korona ulega wyraźnemu spłaszczeniu lingualno-labialnemu. Pomiędzy częścią rdzeniową zęba a tylną krawędzią, na powierzchni językowej widoczne jest wyraźne zagłębienie biegnące wzdłuż krawędzi. Obie powierzchnie zeba są pokryte bardzo gestym prażkowaniem utworzonym przez liczne, drobne zmarszczki w szkliwie. Zmarszczki w części przypodstawnej mają tendencję do łączenia się ze sobą. Na powierzchni językowej zmarszczki zaginają się ku osi zęba i biegną ku szczytowi. Zmarszczki biegnące blisko tylnej krawędzi, w części przypodstawnej odginają się dokrawędziowo. Przy tylnej krawędzi, na powierzchni językowej, w części przypodstawnej, zmarszczki zaginają się i kierują dokrawedziowo.



Fig. 70. Schematyczna ilustracja morfotypu A44 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Morfotyp 44 wykazuje wiele wspólnych cech budowy z morfotypami A19, A20 oraz A34. Wszystkie trzy wymienione morfotypy posiadają wykształconą serrację, przynajmniej na części odcinków krawedzi zebowych. Obecność szczatkowej lub bardzo silnie zabradowanej serracji na przyszczytowym odcinku przedniej krawędzi oraz na całym odcinku tylnej krawędzi, upodabnia morfotyp A44 do morfotypu A34. W obu przypadkach serracja jest utworzona przez bardzo liczne i drobne oraz ściśle do siebie przylegające wyrostki. Serracja w przypadku morfotypu A44 utworzona jest przez wyrostki o nieregularnych rozmiarach, a w morfotypie A34 rozmiar wyrostków jest zbliżony i zmiany wielkości zachodzą jedynie w najwyższej partii krawędzi. Dodatkowo, korony zebowe w morfotypie A34 sa zdecydowanie bardziej spłaszczone lingualno-labialnie, zwłaszcza w przyszczytowej części, zagięcie dojęzykowe jest słabiej zaznaczone oraz nie występuje prążkowanie na powierzchni szkliwa. Podobieństwa w budowie pomiędzy morfotypami A34 i A44 wydają się być bardziej wynikiem konwergencji i przystosowaniem do drapieżnego trybu życia niż bliskiego pokrewieństwa. Najbardziej rzucającą się w oczy cechą wspólną pomiędzy morfotypami A19 i A20 oraz A44 jest obecność podobnie wykształconego prążkowania na powierzchni szkliwa. Zmarszczki u wszystkich tych trzech morfotypów są bardzo liczne, dobrze wykształcone i ułożone na powierzchni zęba w zbliżony sposób. W części rdzeniowej, na powierzchni językowej, zmarszczki zaginają się w kierunku osi podłużnej zęba i biegną ku szczytowi. Najbardziej przykrawędziowo położone zmarszczki biegną równolegle do krawędzi. Zmarszczki w najbardziej przypodstawnej części tylnej w przypadku morfotypu A44 zaginaja się dokrawędziowo. Morfotyp A19 ma taką formę ułożenia zmarszczek przy obu krawędziach, z kolei morfotypy A20 i A44 jedynie przy tylnej krawędzi. Kolejną cechą zbliżającą do siebie morfotypy A20 i A44 jest brak prażkowania w najbardziej przypodstawnej części powierzchni wargowej. W przypadku morfotypu A19 prażkowanie w sposób niezakłócony pokrywa cała powierzchnie wargowa. Struktura krawędzi przedniej morfotypu A44 jest bardziej zbliżona do morfotypu A20, gdzie serracja jest raczej słabo wykształcona, najczęściej bardzo silnie zatarta i widoczna głównie na odcinku przyszczytowym. Z kolei, struktura tylnej krawedzi bardziej przypomina morfotyp A19, gdzie serracja jest bardzo dobrze wykształcona i biegnie na całej długości krawędzi. Unikalną cechą morfotypu A44 jest fakt, że poszczególne wyrostki serracyjne na tylnej krawędzi są nieregularnych rozmiarów i w ich rzędzie naprzemianlegle występują mniejsze i większe obok siebie. Sylwetka korony w przypadku morfotypu A44 jest znacznie bardziej smukła i spiczasta od morfotypu A19 i pod tym względem bardziej przypomina zęby zaliczone do morfotypu A20. Jednakże w przypadku tego ostatniego, korony zębowe są proste i trójkątne albo lekko cofnięte, a oba okazy zaliczone do morfotypu A44 są wyraźnie zakrzywione ku tyłowi. Wszystkie trzy morfotypy mają zbliżoną budowę brzegu podstawy, który po stronie językowej jest wyciągnięty i lekko wygięty dojęzykowo, a na powierzchni wargowej jest wypukły i zaokrąglony. Wszystkie te trzy porównywane morfotypy wydają się być bardziej zbliżone do siebie nawzajem niż do jakiegokolwiek innego morfotypu rozpoznanego na stanowisku krasiejowskim i najprawdopodobniej łaczy je pokrewieństwo. Morfotyp A44 zajmuje miejsce pośrednie pomiędzy morfotypami A19 i A20 pod względem poziomu wykształcenia cech charakterystycznych, takich jak

budowa krawędzi, ornamentacja oraz proporcje i kształt korony. Tym niemniej, cechy charakterystyczne wyłącznie dla niego (zakrzywiona cała korona zębowa, nieregularna wielkość dentikli w rzędzie na tylnej krawędzi) są podstawą wydzielenia go jako odrębnego morfotypu. Brak jest jednoznacznie zbliżonych okazów zębowych z innych stanowisk paleontologicznych. Morfotyp A19 przypuszczalnie reprezentuje uzębienie *Revueltosaurus*, taksonu blisko z nim spokrewnionego lub – mniej prawdopodobnie – uzębienie bazalnego korkodylomorfa. Morfotypy A20 i A44 wyraźnie odróżniają się od uzębienia typowego *Revueltosaurus* z osadów Chinle, ale wykazują wysoki poziom podobieństwa do morfotypu A19 pod względem budowy szczegółów anatomicznych, tak więc mogą być z nim spokrewnione ale reprezentować odrębne taksony. Prowadzi to do wniosku, że morfotyp A44 reprezentuje uzębienie zaawansowanego drapieżnego archozaura należącego do Pseudosuchia, o niepewnej pozycji systematycznej, ale niemal na pewno spokrewnionego z taksonami, do których należało uzębienie z morfotypów A19 i A20.

## Morfotyp A45 (Fig. 71; Appendix: Fig. 220)

Jest reprezentowany przez jeden, stosunkowo dobrze zachowany okaz UOPB ARCH 2022-56. Jest to niski (TCH ~ 1 - 1,5 TCL), wyraźnie zakrzywiony ku tyłowi zab. W rzucie bocznym ma w przybliżeniu trójkątny kształt. Odcinek szczytowy jest skierowany ku górze. Przednia krawędź zębowa nie występuje, w rzucie okluzalnym powierzchnia zęba w przedniej części jest wyraźnie zaokraglona. Z kolei, tylna krawędź jest dobrze wykształcona i leży na smukłym i silnie spłaszczonym lingualnolabialnie kilu. Krawędź tylna biegnie na całej długości zęba od podstawy aż po część szczytową i skierowana jest ku tyłowi zgodnie z osią podłużną podstawy. Na krawędzi widoczny jest rząd dentikli utworzony przez wyrostki o różnych wielkościach. Na odcinku przypodstawnym krawędzi widoczne sa trzy wydatne dentikle o wydłużonych podstawach oraz guzkowatym pokroju, bez wyraźnie zaznaczonego szczytu. W środkowym odcinku krawędzi brak jest dentikli. Na odcinku przyszczytowym krawędzi widoczne są ślady po przynajmniej pięciu bardzo niewielkich dentiklach. Przednia krzywizna w rzucie bocznym jest na całej swojej długości wypukła. Tylna krzywizna na odcinku przypodstawnym do mniej więcej ½ wysokości zeba jest lekko wypukła; powyżej, na krótkim odcinku krzywizna staje się lekko wklęsła. a najbardziej przyszczytowy odcinek krawędzi ponownie jest lekko wypukły. Podstawa zęba jest silnie wydłużona i spłaszczona lingualno-labialnie. Powierzchnia wargowa jest zdecydowanie bardziej wypukła od językowej, zwłaszcza w przedniej części zęba. Ku tylnej krawędzi powierzchnia wargowa ulega wyraźnemu spłaszczeniu. Z kolei, przednia część powierzchni językowej jest silniej spłaszczona, a w przyszczytowym odcinku zęba nawet lekko wklęsła. Tylna część powierzchni językowej jest wyraźnie wypukła. Cała korona wykazuje wyraźnie silne spłaszczenie lingualno-labialne. Brak jest ornamentacji na powierzchni zęba.



Fig. 71. Schematyczna ilustracja morfotypu A45 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Sylwetka korony zębowej morfotypu A45 na pierwszy rzut oka przypomina okazy zaliczone do morfotypów A12, A15 i A21. We wszystkich tych przypadkach, zęby są niskie lub umiarkowanie niskie, cofnięte lub zakrzywione ku tyłowi i mają ogólny trójkątny kształt w rzucie bocznym. W morfotypie A45 jednak nie występuje przednia krawędź, co jest bardzo ważną cechą diagnostyczną. W przypadku niektórych zabradowanych okazów zębowych, krawędzie moga być w dużym stopniu zatarte lub wręcz całkowicie niewidoczne, co często utrudnia ich identyfikację i przydzielenie do odpowiedniego morfotypu. Ślady abrazji okazu UOPB ARCH 2022-56 widoczne są jedynie na samym szczycie korony i w najbardziej przyszczytowej części przedniej powierzchni. Pozostały odcinek przedniej powierzchni zęba jest w rzucie okluzalnym zaokrąglony i pokryty szkliwem; nie wykazuje śladów starcia, a więc jest to stan naturalny dla tego zęba. Tylna krawędź charakteryzuje się unikalną budową rzędu dentikli. Obecność w jednym rzędzie dwóch wyraźnie odmiennych form dentikli oddzielonych odcinkiem krawedzi pozbawionym wyrostków, jest cecha nietypowa w uzębieniu archozauromorfów. Przerwa pomiędzy dentiklami nie wykazuje śladów uszkodzenia ani starcia, więc jest także cechą diagnostyczną dla morfotypu A45. Same dentikle są wyraźnie starte na swoich szczytach, a więc pierwotnie przypuszczalnie miały nieco odmienny kształt, jednakże ich aranżacja w obrębie rzędu na tylnej krawedzi jest unikalna. Brak jest również jednoznacznie zbliżonych okazów zebowych wykazujących podobny zestaw cech budowy z innych stanowisk paleontologicznych. Skłaniam się do wniosku, że morfotyp A45 reprezentuje uzębienie zaawansowanego archozauromorfa o niejasnej pozycji systematycznej.

## Morfotyp A46 (Fig. 72; Appendix: Fig. 221)

Jest reprezentowany przez jeden, dobrze zachowany, częściowo uszkodzony okaz UOPB ARCH 2022-27. Ząb jest stosunkowo masywny, posiada wydłużoną podstawę, a w rzucie bocznym ma liściasty pokrój. Górna część korony jest wyraźnie zakrzywiona ku tyłowi, a część przyszczytowa jest lekko zagięta dojęzykowo. Obie krawędzie są dobrze wykształcone, leżą na kilach i biegną od wcięć w podstawie aż do szczytu. Przednia krawędź, w dolnym odcinku, jest zagięta dojęzykowo, a w przyszczytowym skierowana ku przodowi zgodnie z osią podłużną podstawy. Na krawędzi widoczny jest rząd dobrze wykształconych dentikli. Najbardziej przypodstawne i przyszczytowe dentikle są bardzo niewielkie o słabo widocznych szczytach. Dentikle w środkowym odcinku krawędzi są najwieksze i maja najwyraźniejsze szczyty. Kat nachylenia dentikli na przedniej krawedzi na odcinku przy podstawnym wynosi ok. 60 stopni i zmniejsza się doszczytowo do poziomu poniżej 30 stopni względem osi podłużnej korony. Tylna krawędź jest delikatniej zbudowana, silniej spłaszczona lingualno-labialnie i zagięta lekko dowargowo. Najbardziej przypodstawne dentikle na tylnej krawędzi są spiczaste i posiadają wyraźnie zaznaczone szczyty. Najbardziej przyszczytowe dentikle są niewielkie i guzkowate. Kat nachylenia dentikli na tylnej krawędzi, na odcinku przypodstawnym wynosi ok. 55 stopni i zmniejsza się znacząco w kierunku doszczytowym do poziomu poniżej 20 stopni względem osi podłużnej korony. Przednia krzywizna w rzucie bocznym jest znacznie dłuższa od tylnej i w na całej długości wypukła. Tylna krzywizna do mniej więcej 1/2 wysokości zęba jest lekko wypukła, następnie staje się wklęsła, a najbardziej przyszczytowy odcinek ponownie jest lekko wypukły. Podstawa zęba jest masywna, pękata i w rzucie okluzalnym owalna. Przednia i tylna część podstawy w rzucie bocznym posiadaja widoczne wcięcia. Obie powierzchnie zeba w rzucie okluzalnym sa silnie wypukłe. W kierunku doszczytowym i ku tylnej krawędzi korona wyraźnie się spłaszcza lingualno-labialnie. ale na całej długości pozostaje stosunkowo masywna. Pomiędzy częścią rdzeniową korony a tylną krawędzią, w jej środkowym odcinku, na powierzchni językowej widoczne jest płytkie, podłużne zagłębienie. Prażkowanie jest słabo wykształcone i obecne tylko w tylnej części zeba oraz szczątkowo w tylnej, przypodstawnej części powierzchni wargowej.



Fig. 72. Schematyczna ilustracja morfotypu A46 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Morfotyp A46 przypomina pokrojem zęby zaliczone do morfotypów A23, A24 i A28. Wszystkie one obejmują zęby o stosunkowo niskiej koronie, masywne, o silnie wydłużonych podstawach oraz zakrzywione ku tyłowi, przynajmniej w części przyszczytowej. W rzucie okluzalnym, okaz UOPB ARCH 2022-27 jest podobnie masywny i pękaty na całej swojej długości jak okazy zaliczone do morfotypu A23. Morfotypy A24 i A28 posiadają wyraźnie delikatniejszą i bardziej spłaszczoną lingualno-labialnie koronę. Pod względem sylwetki, morfotyp A46 jest najbardziej zbliżony do morfotypu A24: w obu przypadkach zęby posiadają bardzo długą podstawę oraz zwężającą

się w rzucie bocznym część przyszczytowa. Jednakże, morfotyp A24 obejmuje smuklejsze, delikatniej zbudowane i wyższe okazy. Pod względem proporcji, morfotyp A46 wydaje się zajmować miejsce pośrednie pomiedzy morfotypami A23 i A24, a znacznie niższym okazem reprezentującym morfotyp A28. Budowa tylnej krawędzi morfotypu A28 w pewnym stopniu jest zbliżona i także w części przypodstawnej mamy tu do czynienia z kilkoma spiczastymi, wydłużonymi dentiklami, wyraźnie odmiennymi pod wzgledem budowy od dentikli leżacych w wyższych partiach krawedzi. Jednakże, w przypadku morfotypu A28, dentikle w kierunku doszczytowym stają się coraz większe, o bardziej wydłużonych podstawach, a w morfotypie A46 najwyższe dentikle w rzędzie sa bardzo drobne i guzkowate. Również budowa dentikli na przedniej krawedzi jest wyraźnie odmienna, gdyż w morfotypie A28 są one wydatne, niskie, o silnie wydłużonych podstawach i podobnych proporcjach na całej długości rzędu. W morfotypie A46, na przedniej krawędzi występują odmienne typy dentikli, o różnych proporcjach w zależności od odcinka krawędzi. Tylna krawędź w morfotypach A23 i A24 zaczyna się przynajmniej na <sup>1</sup>/<sub>4</sub> wysokości korony, a poniżej znajduje się zaokrąglona w rzucie okluzalnym powierzchnia. W morfotypach A28 i A46 tylna krawędź biegnie na całej wysokości zęba, od wcięcia w podstawie do szczytu. Wymienione cechy wspólne raczej nie wskazują na bliskie pokrewieństwo taksonu, do którego należał morfotyp A46 z taksonami morfotypów omówionymi powyżej, ponieważ liczba różnic w zestawie cech pomiędzy nimi jest zbyt duża. Powierzchowne podobieństwa są przypuszczalnie wynikiem konwergencji i przystosowaniem do spożywania podobnego pokarmu. Fakt, że morfotyp A46 jest reprezentowany przez tylko jeden okaz dodatkowo utrudnia jego interpretację i zaklasyfikowanie. Na aktualnym etapie badań skłaniam się do wniosku, że morfotyp ten reprezentuje uzębienie roślinożernego, zaawansowanego archozauromorfa o niejasnej pozycji systematycznej.

# Morfotyp A47 (Fig. 73; Appendix: Fig. 222)

Jest reprezentowany przez pojedynczy, dobrze zachowany UOPB ARCH 2021-41. Jest to ząb bardzo mały i niski (TCH ~ 1 – 1,5 TCL). Korona jest lekko zakrzywiona ku tyłowi, a szczyt jest nieznacznie zagięty dojęzykowo. Odcinek przyszczytowy jest niski i masywny, bez wyraźnego przewężenia w rzucie bocznym. Przednia krawędź jest bardzo dobrze wykształcona i ułożona na grzbieciku szkliwa. W rzucie okluzalnym jest ona znacznie bardziej spłaszczona lingualno-labialnie i wydłużona od tylnej krawędzi. Na mniej więcej ½ wysokości zęba zaczyna się ciąg trzech bardzo dużych, niskich dentikli o silnie wydłużonych podstawach. Szczyty dentikli są spiczaste i skierowane pod kątem ok. 45 stopni względem osi podłużnej zęba. Tylna krawędź jest bardzo słabo wykształcona i leży na powiększonym grzbieciku szkliwa. Znajdują się na niej trzy guzkowate dentikle o rozmiarach znacznie mniejszych od tych leżących na przedniej krawędzi. Obie krawędzie są skierowane zgodnie z osią podłużną podstawy. Przednia krzywizna zęba w rzucie bocznym jest wypukła na całej długości. Tylna krzywizna, do mniej więcej ½ wysokości zęba jest lekko wypukła, a powyżej staje się nieznacznie wklęsła, prawie prosta, aż do szczytu. Podstawa zęba jest stosunkowo długa i w rzucie okluzalnym łzokształtna, z tylną częścią masywniejszą od przedniej. W rzucie bocznym widoczne jest wcięcie w przedniej części podstawy. Brzeg podstawy w tylnej części zęba oraz na jego wargowej stronie jest lekko ale wyciągnięty i wygięty. Powierzchnia wargowa zęba jest nieco bardziej wypukła od językowej. Na całej swojej długości, ząb jest stosunkowo mocno spłaszczony lingualno-labialnie. Od poziomu podstawy do mniej więcej ¼ wysokości korony szkliwo jest wyraźnie ciemniejsze od szkliwa w wyższych partiach zęba.



Fig. 73. Schematyczna ilustracja morfotypu A47 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Jedynym morfotypem wykazującym pewne podobieństwa jest morfotyp A5. W obu przypadkach mamy do czynienia z bardzo niewielkimi zębami o niskiej koronie. Również struktura ułożenia dentikli na krawędziach jest podobna. W obu przypadkach mamy nieliczne, bardzo wydatne dentikle na przednich krawędziach, kontrastujące z bardzo drobnymi i guzkowatymi wyrostkami na tylnych krawedziach. Dentikle zlokalizowane na przedniej krawedzi wykazuja budowe stosunkowo często spotykaną u wielu morfotypów zebowych archozauromorfów, mianowicie posiadają one silnie wydłużoną podstawę, są niskie, ze słabo wykształconym spiczastym szczytem oraz krawędzią odpodstawną znacznie dłuższą (co najmniej trzykrotnie) od krawędzi doszczytowej. Jednakże, niewielka liczba dentikli łaczy morfotypy A5 i A47 i wyróżnia je na tle innych zebów w kolekcji. Rozmiar dentikli na przednich krawędziach jest proporcjonalnie do wielkości koron zębowych największy ze wszystkich opisywanych morfotypów. Przy bliższym porównaniu widzimy jednak wyraźne różnice w budowie pomiędzy morfotypami A5 i A47. Przede wszystkim, okaz UOPB ARCH 2021-41 jest wyraźnie niższy i ma proporcjonalnie dłuższa podstawe. Okazy zaliczone do morfotypu A5 są wyraźnie dłuższe, wyższe, bardziej smukłe i delikatniej zbudowane. Odcinki przyszczytowe zębów w rzucie bocznym zwężają się zauważalnie, są bardziej wysmukłe oraz silniej zakrzywione, a ich szczyty były skierowane wyraźnie ku tyłowi. Być może małe rozmiary okazu UOPB ARCH 2021-41 oraz niewielka liczba dentikli są wynikiem młodego wieku osobnika, do którego należał ten ząb. Wraz ze wzrostem, rozmiar oraz poziom skomplikowania budowy zębów mógł się zmieniać. Okazy

zaliczone do morfotypu A5 mimo wymienionych podobieństw, wydają się być bardziej wyspecjalizowane i mają bardziej skomplikowaną budowę przy rozmiarach zbliżonych do morfotypu A47. Okaz UOPB ARCH 2021-41 ma także mocniej zaznaczone ślady starcia na krawędziach i na szczycie, który jest wyraźnie spłaszczony i posiada wydatną powierzchnię abrazyjną. Świadczy to o tym, że był to ząb w pełni funkcjonalny i brał udział w pobieraniu i obróbce pokarmu. Nie wyklucza to oczywiście możliwości, że był to ząb osobnika młodocianego, ale może także reprezentować uzębienie dorosłego osobnika nieznanego archozauromorfa charakteryzującego się niewielkimi rozmiarami ciała. Brak jest również jednoznacznie zbliżonych pod względem kształtu i budowy okazów z innych stanowisk paleontologicznych. Skłaniam się do wniosku, że morfotyp A47 reprezentuje uzębienie enigmatycznego archozauromorfa o niejasnej pozycji systematycznej.

### Morfotyp A48 (Fig. 74; Appendix: Fig. 223-224)

Jest reprezentowany przez dwa okazy. Zęby tutaj zaliczone są bardzo niskie (TCH < TCL), o niewielkich rozmiarach i bardzo mocno wydłużonej podstawie. W rzucie bocznym mają one trójkątny kształt. Korony sa bardzo mocno spłaszczone lingualno-labialnie od poziomu podstawy i silnie cofniete. Część przyszczytowa korony w rzucie bocznym ma wyraźne przewężenie, jest spiczasta i ostra, a sam szczyt jest bardzo delikatnie zagięty ku górze. Obie krawędzie są dobrze wykształcone, ułożone na smukłych kilach i biegną od wcięcia w podstawie do szczytu. Krawędzie oraz część przyszczytowa są silnie spłaszczone lingualno-labialne i ostre. Są one bardzo lekko zagięte dojęzykowo. Na krawędziach widoczne są dobrze wykształcone i stosunkowo liczne dentikle o spiczastych szczytach. Dentikle biegną na niemal całej długości krawędzi. Rozmiar dentikli maleje w rzędach w kierunku doszczytowym. Jedynie najbardziej przyszczytowy odcinek krawędzi nie posiada wyodrębnionych wyraźnie wyrostków. Krawędzie odpodstawne poszczególnych dentikli są przynajmniej trzykrotnie dłuższe od krawedzi doszczytowych. Kat nachylenia najbardziej przypodstawnych dentikli wynosi ok. 45 stopni dla przedniej krawędzi i ok. 30 stopni dla tylnej krawędzi. Doszczytowo, kat ten maleje do poziomu poniżej 20 stopni względem osi podłużnej korony. Podstawa jest silnie wydłużona i w rzucie okluzalnym owalna. Przynajmniej w tylnej części podstawy, w rzucie bocznym widoczne jest lekko zaznaczone wycięcie. Brak jest ornamentacji radialnej.



Fig. 74. Schematyczna ilustracja morfotypu A48 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Morfotyp A48 wykazuje wiele cech wspólnych z morfotypami A11 i A14, a w nieco mniejszym stopniu z A10. Wszystkie te morfotypy obejmują zęby silnie cofnięte, o w przybliżeniu trójkątnej w rzucie bocznym sylwetce, silnie spłaszczone lingualno-labialnie i z wyraźnie zaznaczonym przeweżeniem cześci szczytowej oraz spiczastym szczytem. Także struktura krawedzi oraz budowa dentikli jest zbliżona do wymienionych wyżej morfotypów. Morfotyp A48 jest szczególnie podobny pod względem pokroju do morfotypu A11, który jednak obejmuje zęby wyraźnie mniejsze, niższe, o proporcjonalnie dłuższej podstawie i krótszej koronie. Część przyszczytowa, mimo że posiada charakterystyczne przeweżenie, nie jest tak smukła i wyciagnieta. Krawedzie posiadaja mniejsza liczbe dentikli. Podstawa w rzucie okluzalnym u morfotypów A10 i A11 jest wyraźnie łzokształtna, a u morfotypu A48 jest ona owalna. Pod tym względem zbliża się on do morfotypu A14, który również posiada owalną w rzucie okluzalnym podstawę z masywną częścią rdzeniową zęba i wyraźnie spłaszczającymi się odcinkami biegnącymi do krawędzi. Zakres zmienności zestawu cech jest na tyle odmienny w przypadku morfotypu A48, że nie można go jednoznacznie zaliczyć do któregoś z wyżej wymienionych morfotypów. Jednocześnie nie można zaprzeczyć, że wszystkie te cztery morfotypy są bardziej zbliżone do siebie nawzajem niż do jakiegokolwiek innego morfotypu ze stanowiska krasiejowskiego. Morfotypy A10 i A11 zostały rozpoznane jako uzębienie Protecovasaurus, a różnice pomiędzy nimi mogą być wynikiem częściowej heterodontyczności, rozwoju ontogenetycznego lub też wynikaja z odrębności gatunkowej w obrębie jednego rodzaju. Morfotyp A48, obejmujący zęby najmniejsze, najniższe, o najmniej licznych dentiklach na krawędziach i najsłabiej wykształconym przewężeniu przyszczytowej części korony, doskonale wpasowuje się w potencjalny ciąg ontogenetyczny z morfotypami A10 i A11. W tym przypadku byłyby to zęby osobników najmłodszych, poprzedzające morfotyp A10, po którym następowałby morfotyp A11 obejmujący zeby osobników dorosłych, już w pełni rozwinięte. Inna możliwościa, wspomniana także wcześniej, jest nieznaczna heterodontyczność w uzębieniu zwierzęcia, do którego należało to uzębienie. Poszczególne morfotypy byłyby w takim przypadku zebami zlokalizowanymi na innych pozycjach w rzędzie zebowym. Jednakże, różnica w wielkości okazów z morfotypów A10 i A48 zmniejsza prawdopodobieństwo takiej sytuacji. Opcjonalnie, morfotyp A48 może też reprezentować uzębienie całkowicie odrębnego rodzaju,

spokrewnionego z *Protecovasaurus*. Ostatecznie skłaniam się do wniosku, że morfotyp A48 reprezentuje uzębienie należące do *Protecovasaurus* i najprawdopodobniej reprezentuje ten sam takson co morfotyp A10 i A11, oraz, być może, także A14.

# Morfotyp A49 (Fig. 75; Appendix: Fig. 225)

Jest reprezentowany przez jeden, dobrze zachowany okaz UOPB ARCH 2022-64. Jest to niewielki i umiarkowanie wysoki (TCH>2 TCL) ząb. Korona jest smukła, spiczasta i w rzucie bocznym wyraźnie zakrzywiona ku tyłowi. Odcinek szczytowy jest lekko zagięty dowargowo. Szczyt jest stosunkowo ostry. Obie krawędzie są dobrze wykształcone, z rzędami wyrostków serracyjnych na całej długości. Przednia krawędź leży na powiększonym grzbieciku szkliwa, zaczyna się na mniej więcej ¼ wysokości korony i biegnie aż do szczytu. Poniżej przedniej krawędzi, powierzchnia korony jest zaokrąglona. Tylna krawędź umiejscowiona jest na spłaszczonym lingualno-labialnie kilu. Wyrostki serracyjne na tylnej krawędzi są wyraźnie większe i dłuższe od tych leżących na przedniej krawędzi. Ku szczytowi, wyrostki serracyjne zmniejszają się, najbardziej przyszczytowe są bardzo drobne i słabo widoczne. Przednia krzywizna korony, w rzucie bocznym, na całej długości jest wypukła, tylna jest wklęsła. Podstawa w rzucie okluzalnym jest łzokształtna. Powierzchnia wargowa zęba jest nieznacznie mocniej wypukła od językowej. Ku szczytowi i w kierunku tylnej krawędzi korona staje się silnie spłaszczona lingualno-labialnie. Brak jest prążkowania, szkliwo jest gładkie na całej powierzchni zęba.



Fig. 75. Schematyczna ilustracja morfotypu A49 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Morfotyp A49 wykazuje wiele cech wspólnych z morfotypem A34 i jest szczególnie zbliżony do okazu UOPB ARCH 2020-06. W obu przypadkach mamy do czynienia z zębami o wydłużonej, spiczastej i silnie spłaszczonej lingualno-labialnie koronie. Korony zębowe są wyraźnie zakrzywione ku tyłowi i z ostrym szczytem. Krawędzie, wraz z rzędami serracji tworzą ostre struktury tnące, będące niewątpliwie przystosowaniem do drapieżnego trybu życia. Morfotyp A49 charakteryzuje się wyraźnie mniejszymi rozmiarami, nieco mniej wysmukłą koroną oraz masywniejszą częścią przypodstawną w porównaniu z okazem UOPB ARCH 2020-06. Wyrostki serracyjne są zdecydowanie mniej liczne i

proporcjonalnie większe, bardziej spiczaste i nie tak gesto ułożone. Niewatpliwie, morfotypy A49 i A34 sa bardziej podobne do siebie nawzajem niż do któregokolwiek innego morfotypu ze stanowiska krasiejowskiego i najprawdopodobniej taksony, które reprezentuja, sa ze soba spokrewnione lub tożsame. Różnice w proporcjach i rozmiarach mogą być wynikiem młodego wieku osobnika, od którego pochodzi zab UOPB ARCH 2022-64. Jako że widać na nim ślady abrazji, był to niewatpliwie zab w pełni funkcjonalny i brał udział w pobieraniu pokarmu. Być może, uzebienie taksonu, do którego potencjalnie należały morfotypy A34 i A49 ulegało przemianom wraz z rozwojem ontogenetycznym i stawało się bardziej skomplikowane w wyniku zmiany diety. W tym wypadku, osobniki młodociane (morfotyp A49) mogły odżywiać sie bezkregowcami i niewielkimi kregowcami połykanymi w całości, co tłumaczyłoby obecność mniej licznych i bardziej spiczastych wyrostków serracyjnych. Osobniki dorosłe (morfotyp A34) posiadałyby uzębienie większe, z większym potencjałem tnącym (proporcjonalnie drobniejsze, ale znacznie liczniejsze i gęsto upakowane wyrostki serracyjne) służące do rozdrabniania wiekszej zdobyczy. Alternatywnie możliwe jest, że morfotypy A34 i A49 reprezentuja uzębienie odrębnych, ale spokrewnionych ze sobą taksonów lub też podobieństwa w budowie są wynikiem konwergencji wynikłej z drapieżnego trybu życia. Zęby bardzo zbliżone do okazu UOPB ARCH 2022-64 znaleziono w osadach stanowiska Ghost Ranch w Nowym Meksyku (Buckley i Currie, 2014) i zostały opisane jako uzębienie młodocianych osobników Coelophysis bauri, co sugeruje przynależność morfotypu A49 do teropodów z grupy Coelophysoidae.

# Morfotyp A50 (Fig. 76; Appendix: Fig. 226)

Reprezentowany jest przez jeden, doskonale dobrze zachowany UOPB ARCH 2022-130. Jest to duży, masywny i umiarkowanie niski (TCH ~ 1,5 - 2 TCL) ząb. Korona jest pękata i buławkowata, masywna na całej długości. Odcinek przyszczytowy jest spiczasty, z tepo zakończonym wierzchołkiem. Korona jest lekko zakrzywiona ku tyłowi a jej szczyt jest nieznacznie zagięty dojęzykowo. Obecna jest jedynie tylna krawędź zębowa. Przednia powierzchnia zęba w rzucie okluzalnym jest wypukła i zaokrąglona, bez śladu krawędzi. Tylna krawędź leży na powiększonym grzbieciku szkliwa i skierowana jest ku tyłowi. Krawędź zaczyna się na mniej więcej ¼ wysokości korny i biegnie aż do szczytu. Najbardziej przypodstawny odcinek tylnej krawedzi posiada serrację utworzona przez siedem drobnych i ściśle do siebie przylegających wyrostków. Powyżej odcinka z serracją krawędź pozbawiona jest wyrostków i jest gładka. Przednia krzywizna zęba w rzucie bocznym jest wypukła na całej swojej długości. Tylna krzywizna do mniej więcej <sup>1</sup>/<sub>3</sub> wysokości korony jest lekko wypukła, a powyżej staje się wyraźnie wklęsła aż do części przyszczytowej, gdzie ponownie staje się bardzo delikatnie wypukła. Podstawa w rzucie okluzalnym jest niemal kolista. Tuż ponad podstawą korona staje się silnie bulwiasta i ma średnice większa niż sama podstawa. Powierzchnia wargowa zęba jest nieco mocniej wypukła od językowej. Od mniej więcej <sup>1</sup>/<sub>3</sub> wysokości zęba, korona ulega lekkiemu spłaszczeniu lingualnolabialnemu. Na powierzchni językowej, wzdłuż tylnej krawędzi, widoczne jest płytkie zagłębienie

biegnące do mniej więcej <sup>2</sup>/<sub>3</sub> wysokości zęba. Cała powierzchnia korony zębowej pokryta jest dobrze zachowanym, gładkim szkliwem. Tuż poniżej podstawy widoczne jest wyraźne przewężenie przechodzące w masywny korzeń zębowy. Korzeń jest prosty, kolisty w przekroju, a jego średnica maleje ku dołowi. Cała powierzchnia korzenia pokryta jest leżącymi równolegle w stosunku do siebie, wydatnymi fałdami. Korzeń oraz przewężenie poniżej podstawy nie są pokryte szkliwem.



Fig. 76. Schematyczna ilustracja morfotypu A50 ukazująca podstawowe elementy budowy.

Morfotyp A50 niewątpliwie reprezentuje uzębienie młodocianego osobnika przedstawiciela aetozaurów, niemal na pewno z gatunku Stagonolepis olenkae, którego szczątki są na stanowisku w Krasiejowie najbardziej powszechne spośród dużych zwierzat ladowych. Najczęściej znajdowane są osteodermy, kręgi, żebra i kości kończyn, ale odkrywane są też żuchwy i szczęki z zachowanymi zębami oraz izolowane zęby, co pozwala na identyfikację morfotypu A50 w sposób jednoznaczny. Zęby Stagonolepis sa masywne, buławkowate, o pekatej części przypodstawnej, lekko zakrzywione ku tyłowi - przynajmniej w części przyszczytowej. Odcinek przyszczytowy najczęściej jest lekko spłaszczony lingualno-labialnie. Większość zębów zaliczonych do tego zwierzęcia posiada dobrze wykształconą tylną krawędź z serracją. Pomiędzy podstawą korony zębowej a korzeniem występuje przewężenie na całym obwodzie. Korzeń zębowy jest słupowaty i prosty oraz silnie wydłużony, znacznie przewyższający swoją długością koronę. Cechą charakterystyczną zębów Stagonolepis olenkae jest obecność podłużnych, nie rozgałęziających się i biegnących równolegle do osi zęba fałdów na całej powierzchni korzenia (Sulej, 2010; Paes Neto et al., 2021; Bianchi-Brust et al., 2018). Wszystkie te cechy można zaobserwować na opisywanym okazie UOPB ARCH 2022-130 i nie występują one w ogóle lub w takiej formie u innych morfotypów ze stanowiska krasiejowskiego. Należy jednak zaznaczyć, że uzębienie zaliczone do Stagonolepis olenkae charakteryzuje się stosunkowo dużą zmiennością morfologiczną, co wskazuje na występowanie pewnego stopnia heterodontyczności. Niektóre z koron zębowych nie posiadają w ogóle wykształconych krawędzi i są buławkowate, bez spłaszczenia lingualno-labialnego na całej długości oraz stosunkowo proste i nie są zakrzywione. Zęby tego typu są interpretowane jako leżące w przedniej części rzędów zębowych. Masywność i komplikacja budowy wzrasta ku tyłowi i w dalszych odcinkach rzędów zębowych korony są już wyraźnie odmienne.

Niektóre zeby są ekstremalne masywne, bulwiaste, pekate i bardzo niskie, o powierzchni szkliwa pokrytej podłużnymi, wydatnymi grzbiecikami biegnącymi od podstawy ku szczytowi. Część okazów posiada wykształcone dwie krawedzie, zarówno przednia jak i tylna, z serracja biegnaca na całej lub niemal całej długości krawędzi. U niektórych z nich, krawędź w przyszczytowych odcinkach zębów ułożona jest na kilu, a nie na grzbieciku szkliwa. Tylna krawedź może ulegać również przesunieciu w kierunku językowym. Cechy te nie występują w okazie morfotypu A50, jednak może to być wynikiem wspomnianej wyżej częściowej heterodontyczności uzębienia oraz zmianą budowy zębów wraz z rozwojem ontogenetycznym. Okaz UOPB ARCH 2022-130 jest kilkakrotnie mniejszy od najmniejszego do tej pory znalezionego zeba aetozaura na stanowisku krasiejowskim. Co ciekawe, proporcje oraz poziom wykształcenia elementów budowy morfotypu A50 jest bardziej zbliżony i podobny właśnie do tych mniejszych zębów niż do największych zębów Stagonolepis, co może być dowodem na przebudowę koron zębowych wraz z wiekiem i być może zmianą pobieranego pokarmu. Jako że na stanowisku krasiejowskim szczątki szkieletowe przypisane do aetozaurów zostały rozpoznane jak na razie jako należace wyłacznie do Stagonolepis olenkae oraz, że okaz UOPB ARCH 2022-130 wykazuje obecność typowych dla tej grupy cech budowy i jest wyraźnie odmienny od pozostałych morfotypów skłaniam się do wniosku, że reprezentuje on właśnie ten takson. Alternatywnie, istnieje możliwość możliwość, że morfotyp A50 reprezentuje uzebienie odrębnego taksonu aetozaura lecz jest to raczej mało prawdopodobne ze względu na brak jakichkolwiek innych elementów szkieletowych wykazujących odmienność w stosunku do Stagonolepis. Okaz UOPB ARCH 2022-130 jest pierwszym jak do tej pory stwierdzonym zębem młodocianego osobnika przedstawiciela aetozaurów.

# 6.2.2. Podsumowanie

Zęby niewielkich archozauromorfów ze stanowiska krasiejowskiego są znacznie liczniejsze i bardziej zróżnicowane w porównaniu do szczątków lepidozauromorfów i jednocześnie znacznie trudniejsze do interpretacji, szczególnie w zakresie ich przynależności taksonomicznej. Na podstawie charakterystycznych cech budowy oraz ich różnych kombinacji zostało wyodrębnionych 50 morfotypów. Należy jednak pamiętać, że poszczególne morfotypy niekoniecznie musza odzwierciedlać faktyczne zróżnicowanie taksonomiczne tej grupy. Stosunkowo liczni przedstawiciele archozauromorfów (Tanystropheida, Pterosauria, Pseudosuchia, Crocodylomorpha, Theropoda) z okresu triasowego charakteryzowali się niekiedy silnie rozwiniętym heterodontyzmem - w wielu przypadkach uzębienie z poszczególnych odcinków rzędów zębowych wyraźnie różniło się od siebie budową, wielkością i proporcjami. Różnice w budowie zębów, a więc podstawa wyodrębnienia poszczególnych morfotypów, może być również, przynajmniej w niektórych przypadkach, wynikiem zmian ontogenetycznych zachodzących wraz ze wzrostem zwierzęcia - uzębienie okazów młodocianych mogło odbiegać budową od zębów okazów dorosłych w wyniku zmiany nisz ekologicznych (głównie zmiany rodzaju pokarmu) stosownie do wieku. Jako że cały materiał zębowy

drobnych archozauromorfów reprezentowany jest wyłącznie przez izolowane, często uszkodzone lub zabradowane zęby, jednoznaczne określenie liczby taksonów na stanowisku krasiejowskim jest obecnie niemożliwe. Jednakże, przynajmniej w przypadku niektórych z opisanych morfotypów udało się określić przypuszczalną lub bardzo prawdopodobną pozycję systematyczną zwierząt, do których należało rozpoznane uzębienie. W podsumowaniu tym przedstawię przypuszczalne powiązania pomiędzy poszczególnymi morfotypami będące najprawdopodobniej wynikiem pokrewieństwa lub przynależności do wspólnego taksonu, a także przedstawię morfotypy, co do których udało się z powodzeniem określić ich miejsce na drzewie rodowym archozauromorfów.

Podstawowymi parametrami branymi pod uwagę podczas rozpoznawania i wyróżniania poszczególnych morfotypów uzebienia archozauromorfów były: kształt i proporcje korony, obecność i forma ornamentacji powierzchni szkliwa, obecność krawędzi zębowych oraz ich struktura (występowanie dentikli, serracji i ich cechy). Uzębienie triasowych archozauromorfów jest bardzo zróżnicowane, często struktury obecne na powierzchni zębów posiadają skomplikowaną budowę, co w niektórych przypadkach ułatwia określenie taksonu do którego należało. Obecność, wielkość i kształt struktur na krawędziach zębowych jest podstawą wnioskowania o potencjalnych pokrewieństwach oraz przynależności systematycznej. Najbardziej zaawansowane Archosauriformes, zaliczane do koronnej grupy Archosauria (Gauthier, 1986) lub Avesuchia (Benton, 1999), obejmującej Pseudosuchia (Ornithosuchia, Aetosauria, Revueltosaurus, Poposauridae, Rauisuchidae i Crocodylomorpha) oraz Ornithodira (Avemetatarsalia), w skład których wchodzą Pterosauromorpha i Dinosauromorpha, charakteryzują się uzębieniem o najbardziej skomplikowanej budowie. Wśród poszczególnych grup można wyznaczyć pewne trendy w formie uzebienia umożliwiające przynajmniej z dużym prawdopodobieństwem określenie pozycji systematycznej taksonów, do których należały dane morfotypy. Bardziej bazalne archozauromorfy, lokowane poza koronną grupą Archosauria, posiadały często uzębienie mniej zróżnicowane i zazwyczaj o prostszej budowie, ze słabiej rozwiniętymi strukturami krawędziowymi.

Morfotypy A1, A2 i A3 wydają się reprezentować taksony o bliskim pokrewieństwie lub wręcz należące do jednego i tego samego taksonu, a różnice między nimi mogą wynikać z różnego wieku osobników, od których pochodzą zęby. Niewątpliwie, morfotypy te są bardziej zbliżone do siebie pod względem budowy niż do jakichkolwiek innych morfotypów zębowych ze stanowiska krasiejowskiego. We wszystkich tych trzech przypadkach mamy do czynienia z zębami o zbliżonym kształcie i mocno zaznaczonej asymetryczności korony w rzucie okluzalnym. Krawędź przednia jest często przesunięta mocno w kierunku dojęzykowym i tworzy charakterystyczny kołnierzyk, co jest szczególnie widoczne w morfotypach A1 i A2. Struktura dentikli na przedniej krawędzi u wszystkich tych morfotypów jest bardzo zbliżona. Podstawowymi różnicami pomiędzy nimi jest przede wszystkim wielkość oraz struktura powierzchni szkliwa. Okazy zaliczone do morfotypu A3 są znacznie mniejsze i delikatniej
zbudowane od okazów należacych do morfotypów A1 i A2. Morfotyp A3 wykazuje również znacznie wyraźniej wykształcone prażkowanie na powierzchni szkliwa, szczególnie widoczne na stronie jezykowej. Istnieje zatem możliwość, że morfotyp A3 reprezentuje uzebienie osobników młodocianych tego samego taksonu, co morfotypy A1 i A2. Wraz z rozwojem ontogenetycznym, uzębienie mogło ulegać przemianom strukturalnym – w tym przypadku mogła zwiększać się masywność korony i jej rozmiary (morfotypy A1 i A2 są wyraźnie masywniejsze i większe) oraz zanikać ornamentacja powierzchni szkliwa (morfotypy A1 i A2 posiadają zazwyczaj słabiej wykształcone prążkowanie lub nie ma go w ogóle). W przypadku, jeżeli omawiane morfotypy reprezentuja odrebne taksony, to na podstawie podobnego zestawu cech można stwierdzić, że były one ze soba blisko spokrewnione. Kształt korony zębowej, jej stosunkowo duża masywność, obecność guzkowatych dentikli na przedniej, przekształconej w kołnierzyk krawędzi, brak ostrego szczytu oraz tylnej krawędzi zębowej tych morfotypów wskazują na przystosowania do roślinożerności lub wszystkożerności. Budowa ta jest jednak wyraźnie odmienna od budowy innych typowo roślinożernych archozaurów, takich jak bazalne zauropodomorfy, u których korona zebowa była typowo liściasta, spłaszczona oraz posiadająca dobrze wykształcone obie krawędzie zębowe z wydatniejszymi i ostrzejszymi dentiklami. Może to wskazywać, że takson lub taksony, do którego należały zęby zaliczone do morfotypów A1, A2 i A3 wykorzystywały odmienny rodzaj pokarmu roślinnego i zajmowały inna niszę ekologiczna. Morfotypy A1 i A2 sa najliczniej reprezentowanym typami uzębienia niewielkich archozaurów (i zauropsydów w ogóle) na stanowisku krasiejowskim. Co ciekawe, wysoki poziom podobieństwa do morfotypów A1 i A2 wykazuje także reprezentowany przez zaledwie dwa okazy morfotyp A40. Struktura korony zębowej, jej kształt, a nawet obecność dobrze wykształconego kołnierzyka, są cechami łaczacymi te morfotypy. Zasadnicza różnica jest obecność słabo wykształconej tylnej krawedzi w morfotypie A40, nieco odmienna budowa dentikli oraz obecność szczeliny w szkliwie zlokalizowanej wewnątrz zagłębienia za przednią krawędzią. Jednakże, mimo tych różnic wykazuje on większy poziom podobieństwa do morfotypów A1 i A2 niż do innymi rozpoznanych w zgromadzonej kolekcji, zatem najprawdopodobniej reprezentuje uzębienie taksonu blisko z nimi spokrewnionego choć o nieco bardziej zaawansowanej budowie uzębienia.

Morfotyp A4 wykazuje pewne podobieństwo do morfotypów A1 i A2 poprzez obecność dobrze wykształconego kołnierzyka utworzonego przez przednią krawędź korony. Kołnierzyk jest podobnie przesunięty ku powierzchni językowej, w wyniku czego przednia część powierzchni wargowej staje się mocno wypukła w rzucie okluzalnym, a w części przypodstawnej wręcz lekko bulwiasta. Okazy reprezentujące morfotyp A4 są znacznie bardziej spłaszczone, zwłaszcza w części przyszczytowej, od zębów zaliczonych do morfotypów A1 i A2. Odcinek przyszczytowy jest również znacznie bardziej spiczasty i wydłużony, z wyraźnie widocznym w rzucie bocznym przewężeniem. Podstawa zębów jest przy tym znacznie dłuższa, z dwoma wycięciami widocznymi w rzucie bocznym zarówno na przedniej, jak i tylnej części korony. Budowa taka nadaje zębom wyraźnie liściasty pokrój, zauważalnie odmienny

od zebów z morfotypów A1 i A2. Najważniejsza różnica jest jednak obecność u A4 wykształconej tylnej krawedzi z kilkoma bardzo drobnymi guzkowatymi dentiklami. Pod tym względem morfotyp A4 jest zbliżony do okazów zaliczonych do A25, u którego również występuje w środkowej cześci tylnej krawędzi kilka drobnych guzkowatych dentikli. Okazy z morfotypu A25 są jednakże zdecydowanie mniej cofniete, znacznie bardziej masywne, mniej spłaszczone lingualno-labialnie oraz nie posiadają tak smukłej i spiczastej cześci przyszczytowej. Wiekszość okazów zaliczonych do morfotypu A4 to niestety zęby słabo zachowane i najprawdopodobniej strawione, pozbawione szkliwa. Jedyny dobrze zachowany okaz UOPB ARCH 2021-25 posiada bardzo charakterystycznie zbudowana tylną krawędź ułożoną na niskim i masywnym kilu, z czterema guzkowatymi i niskimi dentiklami. Pozostałe morfotypy zębowe posiadające zbliżony kształt i proporcje korony charakteryzują się całkowicie odmienną strukturą dentikli na tylnej krawędzi. Okazy wykazujące zbliżone proporcje i kształt do zębów zaliczonych do morfotypu A4 znane sa z karnickich osadów Formacji Tiki w Indiach (Ray et al., 2019). Jednakże w opisie autorzy opierali się jedynie na okazach silnie uszkodzonych i również najprawdopodobniej strawionych, niemożliwe było więc jednoznaczne określenie pozycji systematycznej taksonu, do którego należało to uzębienie. Podobieństwo wspomnianych okazów z Indii do morfotypu A4 z Krasiejowa może wynikać z faktycznego pokrewieństwa lub być wynikiem zbliżonych procesów tafonomicznych. Obecność obu krawędzi zębowych z dentiklami wskazuje na to, że takson, do którego należało to uzębienie należał do zaawansowanych archozauromorfów, jednakże dokładniejsze określenie jego pozycji systematycznej jest na obecnym etapie badań niemożliwe. Liściasty kształt i bulwiasta podstawa korony zębowej, obecność stosunkowo słabo zaostrzonego szczytu z wyraźna powierzchnia abrazyjna i nieliczne, masywne dentikle na przedniej krawędzi wskazuja na roślinożerność lub wszystkożerność zwierzecia, do którego należało to uzebienie.

Morfotyp A5 reprezentowany jest przez zaledwie dwa, ale bardzo charakterystycznie zbudowane zęby, wyraźnie odróżniające się od większości pozostałych morfotypów. Są to zęby bardzo małe i niskie, o dobrze wykształconych krawędziach z nielicznymi dentiklami. Dentikle zlokalizowane na przedniej krawędzi mają budowę spotykaną często u wielu morfotypów zębowych archozaurów. Mimo, że są stosunkowo niskie i masywne, posiadają wyraźnie wykształcony stożkowaty szczyt. Z kolei dentikle na tylnej krawędzi charakteryzują się prostą, nieskomplikowaną budową i są małe oraz guzkowate. Niewielkie rozmiary zębów zaliczonych do morfotypu A5 oraz nieliczne dentikle na krawędziach mogą świadczyć, że reprezentują one uzębienie osobników młodocianych. Mogą również reprezentować wyspecjalizowane i unikalne uzębienie osobników dorosłych należących do taksonu o niewielkich rozmiarach, przystosowanego do zajmowania unikalnej niszy ekologicznej. Fakt, że zęby te są stosunkowo masywne, mają dobrze zachowaną grubą warstwę szkliwa na powierzchni wraz z prążkowaniem i posiadają wyraźne ślady zużycia powierzchni wierzchołkowej koron wskazuje, że były to zęby w pełni funkcjonalne i służyły najprawdopodobniej do pobierania stosunkowo twardego i abrazywnego pokarmu. Liściasty pokrój koron oraz nieliczne dentikle o niezbyt ostrych szczytach na

krawędziach wskazują na roślinożerność lub wszystkożerność. Obecność wyraźnie widocznych zagłębień resorpcyjnych w podstawie obu zębów wskazuje, że były to zęby zużyte, które w naturalny sposób zostały usunięte z kości szczękowych na drodze wymiany. Zęby po wypadnięciu nie zostały połknięte i strawione przez zwierzę, o czym świadczy dobrze zachowane szkliwo wraz z widocznymi strukturami powierzchniowymi. Skomplikowana i niewątpliwie będąca wynikiem specjalizacji budowa tego morfotypu sugeruje, że reprezentuje on uzębienie zaawansowanego, enigmatycznego archozauromorfa o niepewnej pozycji systematycznej. Brak jest opisu okazów zębów jednoznacznie zbliżonych do morfotypu A5 z innych stanowisk paleontologicznych.

Morfotyp A6 reprezentowany jest w kolekcji przez zaledwie jeden okaz. Jest on jednak bardzo dobrze zachowany, niemal kompletny i posiada cechy umożliwiające zaklasyfikowanie go do zaawansowanych archozauriformów. Okaz UOPB ARCH 17M15 posiada delikatnie zakrzywiona koronę zębowa, liściasty kształt, dobrze wykształcone krawędzie z nielicznymi, ale dobrze rozwiniętymi spiczastymi dentiklami. Wierzchołek zęba oraz szczyty dentikli wykazują wyraźne ślady starcia powstałe podczas życia zwierzęcia. Pozostała powierzchnia zęba pokryta jest dobrze zachowana, gruba warstwą szkliwa z prążkowaniem. Bardzo charakterystyczną cechą tego morfotypu jest podłużne zagłębienie na powierzchni wargowej zęba, biegnące w jego części rdzeniowej od podstawy ku szczytowi. Ogólna budowa zeba wskazuje na roślinożerność zwierzecia, od którego on pochodzi. Niewielkie rozmiary okazu (wysokości korony nie przekracza 2 mm) moga sugerować, że jest to ząb okazu młodocianego. Jednakże, ślady starcia na szczycie zęba oraz na wierzchołkach dentikli, zwłaszcza leżących na przedniej krawędzi wskazują, że zab był w pełni funkcjonalny i brał udział w pobieraniu pokarmu. Powierzchnia korony poza szczytem i dentiklami pokryta jest wyraźnym, grubym szkliwem z zachowanym prażkowaniem, wiec nie został strawiony po wypadnieciu z kości zebonośnej. Okaz UOPB ARCH 17M15 przypomina nieco zęby zaliczone do Protecovasaurus z Formacji Chinle w USA (Heckert, 2004), który początkowo był klasyfikowany jako przedstawiciel wczesnych roślinożernych dinozaurów Ornithischia. Obecnie takson ten został określony jako zaawansowany, niedinozaurowy archozaur, a podobieństwa do bazalnych Ornitischia tłumaczy sie konwergencja i zajmowaniem zbliżonych nisz ekologicznych. Mimo podobieństwa morfotypu A6 do paratypowego okazu Protecovasaurus, występują także wyraźne różnice w budowie wskazujące, że mamy do czynienia z odrębnymi taksonami, które jednak mogły być ze sobą spokrewnione. Morfotypy A10 i A11, które zostaną omówione w dalszej części, wykazują znacznie większy zakres podobieństw w stosunku do typowych okazów zaklasyfikowanych jako Protecovasaurus z Formacji Chinle i innych stanowisk.

Morfotypy A7 i A8 są reprezentowane w kolekcji przez pojedyncze okazy, które mimo widocznych różnic w proporcjach i budowie posiadają charakterystyczne unikalne cechy występujące tylko u nich i odróżniające je wyraźnie od pozostałych morfotypów ze stanowiska krasiejowskiego. Przednia krawędź zębowa w obu przypadkach jest umiejscowiona na masywnych i skierowanych

dojęzykowo kołnierzykach, chociaż okaz UOPB ARCH 2020-10 jest znacznie bardziej masywny i wykazuje bardzo duża asymetryczność korony w rzucie okluzalnym. Na powierzchni językowej widoczny jest wydatny rowek biegnacy pomiedzy podstawa kołnierzyka a cześcia rdzeniowa zeba. Kolejną bardzo charakterystyczną cechą wspólną i unikalną dla obu morfotypów jest występowanie na tylnej krawędzi odcinka bardzo ściśle upakowanych i drobnych dentikli zlokalizowanych wyłącznie na przypodstawnym odcinku. Pozostały odcinek tylnej krawędzi jest gładki i pozbawiony dentikli. Dentikle na przedniej krawędzi są masywne, niskie o silnie wydłużonych podstawach i bardzo słabo zaznaczonych szczytach. Oba zęby charakteryzują się również zanikiem krawędzi w części przyszczytowej korony. Korony zebowe w obu morfotypach sa również silnie zakrzywione ku tyłowi, z mocno wypukłą w rzucie bocznym przednią krzywizną. Okaz UOPB ARCH 2020-10 jest niemal trzykrotnie większy i znacznie masywniejszy od okazu UOPB ARCH 51M20, co może sugerować, że jeżeli oba zęby należą do jednego taksonu, to morfotyp A7 reprezentuje stadium dorosłe, a A8 młodociane; jednocześnie, świadczyłoby to, że uzębienie wraz z wiekiem ulegało wyraźnej przebudowie. Ślady abrazji na szczycie oraz na dentiklach zlokalizowanych na przedniej krawędzi w obu okazach świadczą, że zęby te były w pełni funkcjonalne i używane za życia do pobieraniu stosunkowo twardego pokarmu. Na podstawie analizy zestawu cech tych morfotypów trudno jest jednoznacznie określić przypuszczalne nisze ekologiczne oraz diety zwierzat, od których pochodzi uzębienie. Ze względu na unikalną budowe i brak jednoznacznie zbliżonych morfotypów z innych stanowisk paleontologicznych, pozycja systematyczna morfotypów A7 i A8 jest także trudna do określenia. Zaawansowane cechy budowy, takie jak obecność krawędzi z dentiklami, kołnierzyka i ornamentacji na powierzchni korony, wskazuja na uzębienie nieznanego, zaawansowanego taksonu (lub taksonów) archozauromorfów.

Okaz zaliczony do morfotypu A9 może reprezentować uzębienie taksonu blisko spokrewnionego lub nawet tożsamego z morfotypami A7 i/lub A8. Mimo widocznych różnic, okaz UOPB ARCH 31M20 posiada również charakterystyczne cechy budowy wspólne z nimi. Przednia część powierzchni wargowej jest podobnie silnie wypukła, stosunkowo masywna i delikatnie spłaszcza się ku tylnej krawędzi. Z kolei przednia część powierzchni językowej jest spłaszczona i wybrzusza się ku tyłowi w rzucie okluzalnym. Przednia krawędź posiada wyraźnie widoczny, masywny kołnierzyk zagięty dojęzykowo, z nielicznymi spłaszczonymi dentiklami o wydłużonych podstawach i bez wyraźnie zaznaczonych szczytów. Dentikle są zlokalizowane w dolnej, bardziej przypodstawnej części krawędzi, a odcinek doszczytowy jest gładki i bez wyrostków. Morfotyp A9 posiada podobnie zakrzywioną ku tyłowi koronę oraz brak u niego krawędzi zębowych w najbardziej przyszczytowej części zęba. Okaz UOPB ARCH 31M20 jest bardzo mały, wyraźnie mniejszy nawet od okazu UOPB ARCH 51M20, ale posiada mocno zbliżony pokrój, jest podobnie smukły, chociaż delikatniej zbudowany. W okazie zaliczonym do morfotypu A9 nie występuje charakterystyczny rząd ciasno upakowanych dentikli w przypodstawnej części tylnej krawędzi, co może być wynikiem młodszego

wieku osobnika, od którego pochodzi ten ząb, lub niekompletności okazu. Okazy morfotypów A8 i A9 mogą reprezentować ciąg ontogenetyczny wskazujący na przebudowę uzębienia wraz z wiekiem. Morfotyp A9 może reprezentować ząb osobnika jeszcze młodszego od A8. Mogą o tym świadczyć mniejsze rozmiary, nieco smuklejsza budowa i mniejsza liczba dentikli na przedniej krawędzi. Dentikle na tylnej krawędzi, tak charakterystyczne dla morfotypów A7 i A8, mogły pojawiać się w późniejszym etapie życia zwierzęcia lub po prostu nie zachowały się w przypadku UOPB ARCH 31M20, u którego przypodstawna część korony jest uszkodzona. Jednoznaczne określenie pokrewieństwa pomiędzy morfotypami A7, A8 i A9 nie jest obecnie możliwe, jakkolwiek mogą one reprezentować bliskie sobie taksony (lub ten sam takson) zaawansowanego archozauromorfa o niejasnej pozycji systematycznej.

Morfotypy A10, A11, A14 oraz A48 zostały zdiagnozowane jako uzębienie należące do Protecovasaurus. Podstawowymi różnicami pomiędzy nimi są rozmiary oraz proporcje korony. Morfotyp A10 reprezentowany jest głównie przez zęby niekompletne lub silnie zabradowane, najprawdopodobniej wyłamane i strawione za życia zwierzęcia. Są one wyraźnie większe od zębów morfotypu A11. Część przyszczytowa korony zębowej jest bardzo charakterystycznie wydłużona, z wyraźnie widocznym w rzucie bocznym przewężeniem, które w przypadku morfotypu A11 jest znacznie słabiej wykształcone. Przewężenie korony w morfotypie A14 wydaje się być pośrednie pomiędzy morfotypami A10 i A11. Z kolei, okazy morfotypu A48 są najmniejsze, najdelikatniej zbudowane i posiadają najsłabiej wykształcone przeweżenie. Przednia, przypodstawna część korony zębowej morfotypu A10 jest także najmasywniejsza i najbardziej wypukła. Struktura dentikli na krawędziach u wszystkich czterech morfotypów, w przypadku okazów niezabradowanych, jest zasadniczo taka sama. Dentikle charakteryzują się silnie wydłużoną podstawą, niewielką wysokością i wyraźnie zaznaczonym spiczastym szczytem. Wielkość dentikli zmniejsza się w kierunku doszczytowym. W najwyższej, najbardziej przyszczytowej części korony, dentikle są bardzo małe, zaokrąglone i często zlane częściowo ze sobą ściankami bocznymi, ale zazwyczaj nadal wyraźnie widoczne. W przypadku morfotypu A14 brak jest wyodrębnionych dentikli w najbardziej przyszczytowym odcinku krawedzi. Krawedzie odpodstawne dentikli sa zawsze przynajmniej trzy razy dłuższe od krawędzi doszczytowych. Tego typu budowa rzędów dentikli na krawędziach tworzy bardzo charakterystyczną, ostrą i piłowatą strukturę. Zęby z morfotypów A10 i A11, wymienione za życia zwierzęcia (posiadające zachowany otwór resorpcyjny w podstawie) i nie strawione, posiadające dobrze zachowane szkliwo na powierzchni, wykazują słabo zaznaczone ślady starcia wierzchołka i szczytów dentikli. Świadczy to o niewielkim ścieraniu zębów podczas żerowania i przyjmowaniu stosunkowo miękkiego i słabo abrazywnego pokarmu. Silne cofnięcie koron zębowych oraz zaostrzona korona, wraz z licznymi i ostrymi dentiklami, mogą wskazywać na przynajmniej częściowo drapieżny tryb życia zwierząt, do których należało to uzębienie. Pierwotnie, zęby tego typu i zaliczane do taksonu Protecovasaurus traktowano jako uzębienie wczesnych i bazalnych dinozaurów ptasiomiednicznych Ornithischia, które uznawane są jako zwierzęta roślinożerne lub wszystkożerne, z przewagą pokarmu

roślinnego. Jednakże zęby typowo roślinożernych zaawansowanych archozaurów i wczesnych dinozaurów charakteryzuje się odmiennymi cechami budowy. Przede wszystkim, o roślinożerności świadczy bardziej masywna budowa korony zebowej, zwłaszcza w cześci przypodstawnej oraz liściasty kształt górnej części zęba o stosunkowo dużej powierzchni bocznej. Dentikle na takich zębach są wyraźnie mniej liczne i nie tak gesto ułożone w rzędach w porównaniu z zębami Protecovasaurus. Jednocześnie, sa one zazwyczaj bardziej masywne oraz posiadają mniej spiczaste szczyty. Korony zębowe wczesnych Ornitischia czy Sauropodomorpha są najczęściej bardziej proste, pionowe i nie wykazują tak silnie zaznaczonego cofnięcia części szczytowej. Po weryfikacji cech morfologicznych zebów Protecovasaurus (i innych zapewne pokrewnych taksonów z późnego triasu o podobnych cechach budowy) stwierdzono, że nie należały one do dinozaurów i reprezentują uzębienie bliżej nieokreślonych archozauromorfów, najprawdopodobniej zaawansowanych archozaurów powiązanych z Pseudosuchia (Nesbit et al., 2007; Irmis et al., 2007). Dokładne określenie pozycji systematycznej tego taksonu jest bardzo trudne, gdyż znany jest on wyłacznie z izolowanych zebów. Zakres zmienności proporcji i wielkości zębów zaliczanych do Protecovasaurus z osadów grupy Chinle w USA (Heckert, 2004) jest stosunkowo duży. Okazy zaliczone do morfotypu A11 są praktycznie nieodróżnialne od zębów oznaczonych jako należących do gatunku Protecovasaurus lucasi z osadów Crosby County w Formacji Tecovas (Grupa Chinle, USA). Pochodzace z tych samych warstw i stanowisk wieksze i bardziej wydłużone zeby odpowiadające morfotypowi A10 również zostały oznaczone jako należące do Protecovasaurus, ale o niepewnej pozycji gatunkowej. Okazy bardzo podobne do nich, a także do morfotypu A10 pochodzą również z indyjskiej, równowiekowej (karnik) formacji Tiki (Ray et al., 2019). Różnice w wielkości i proporcjach zebów zaliczonych do morfotypów A10, A11, A14 i A48, przy jednocześnie takiej samej budowie dentikli i strukturze krawedzi zebowych może świadczyć, że reprezentują one zęby tego samego taksonu (Protecovasaurs najprawdopodobniej P.lucasi), pochodzące od osobników w różnym wieku. Powstały w ten sposób ciąg ontogenetyczny prowadziłby od zębów najmniejszych, najdelikatniej zbudowanych i z najmniejszą liczbą dentikli (morfotyp A48 – jako najmłodsze), przez formy o budowie bardziej skomplikowanej i pośredniej (morfotypy A11 i A14, osobniki starsze), po największe, o najdłuższej koronie zębowej i najliczniejszych dentiklach (morfotyp A10 - osobniki w pełni wyrośnięte). Alternatywą może być występowanie pewnego stopnia heterodontyzmu u Protecovasaurus. W takim wypadku, zęby duże i wysmukłe (morfotyp A10) i niskie, z mniej wydłużonymi wierzchołkami (morfotyp A48, A11) i o pośredniej budowie (morfotyp A14) zajmowałyby odmienne miejsca w rzędzie zębowym zwierzęcia. Ostatnią możliwością jest występowanie na stanowisku krasiejowskim kilku bardzo blisko ze sobą spokrewnionych gatunków w obrębie Protecovasaurus. Interesujący jest fakt, że morfotyp A10 obejmuje w większości zęby silniej zabradowane, fragmentaryczne i przynajmniej część z nich jest najprawdopodobniej strawiona. Z kolei, niemal wszystkie okazy zaliczone do pozostałych porównywanych morfotypów posiadają bardzo dobrze zachowaną, nieuszkodzoną powierzchnię szkliwa, lub tylko nieznacznie zabradowane krawędzie z dentiklami, przy jednoczesnej obecności zagłębień resorpcyjnych świadczących o wymianie zębów

za życia zwierzęcia. Na podstawie powyższych uwag, skłaniam się do wniosku, że okazy zaliczone do morfotypów A10, A11, A14 i A48 reprezentują rodzaj *Protecovasaurs* i obejmują uzębienie osobników na różnych stadiach rozwoju ontogenicznego tego samego gatunku lub uzębienie bardzo blisko ze sobą spokrewnionych gatunków. Stwierdzenie rodzaju *Protecovasaurs* na stanowisku krasiejowskim jest pierwszą dokumentacją występowania tego taksonu na terenie Polski oraz Europy, co oczywiście poszerza jego rozprzestrzenienie paleogeograficzne w skali światowej.

Morfotyp A12 powierzchownie wykazuje duże podobieństwo do morfotypu A11, jednak przy zbliżonych rozmiarach (długość i wysokość korony zębowej obu morfotypów bardzo rzadko przekraczają 2 mm) i podobnej sylwetce, morfotyp A11 bardzo wyraźnie różni się proporcjami oraz innymi szczegółami anatomicznymi. Przede wszystkim, zeby zaliczone do morfotypu A12 sa wyraźnie masywniejsze, w części przypodstawnej wręcz pękate i stosunkowo szerokie w rzucie okluzalnym. Kształt korony w rzucie bocznym jest bardziej trójkątny, część wierzchołkowa nie posiada przewężenia i jest stosunkowo krótka, szczyt jest prosty, zaostrzony i nie jest stożkowato wyciągnięty. Wysokość korony zebowej jest zazwyczaj wyraźnie mniejsza od jej całkowitej długości. Krawędzie sa słabiej zagięte dojęzykowo i przeważnie leżą zgodnie z osią podłużną podstawy. Dentikle na krawędziach, mimo że wykazują zbliżoną budowę do dentikli zębów z morfotypów A11, A14 i A48, są wyraźnie liczniejsze, drobniejsze, bardziej spiczaste i biegna na całej długości krawędzi zmniejszając swoje rozmiary doszczytowo. Obie krawędzie tworza bardzo wyraźne ostre krawędzie tnace. Dentikle u kilku okazów, na przedniej krawędzi wykazują lekkie ślady abrazji, ale zawsze widoczne są ich spiczaste szczyty. Tylko jeden okaz (UOPB ARCH 2020-171) ma silnie startą powierzchnię szkliwa i dentikle, co świadczy, że został przetrawiony. Pozostałe okazy, pomijając wyraźne zagłebienia resorpcyjne w podstawie, maja bardzo dobrze zachowana powierzchnie szkliwa, a wiec po wyłamaniu nie zostały strawione. Porównując morfotyp A12 z zębami opisanymi z innych stanowisk paleontologicznych można zauważyć podobieństwo do zębów oznaczonych jako okazy paratypowe Protecovasaurus lucasi (Crosby County, Formacja Tecovas, Grupa Chinle: Heckert, 2004). Jednakże, porównując go z typowymi okazami reprezentującymi ten takson, widać wymienione powyżej różnice w budowie, które również pokrywają się z różnicami z morfotypem A11. Morfotyp A12 prawdopodobnie reprezentuje uzębienie taksonu odmiennego ale pokrewnego do Protecovasaurus. Większa masywność zębów zaliczonych do morfotypu A12, liczniejsze i bardziej spiczaste dentikle, a co za tym idzie ostrzejsze krawędzie, oraz znacznie bardziej cofnięta szczytowa część korony może wskazywać na drapieżny tryb życia zwierzęcia, do którego należało to uzębienie. Może o tym świadczyć również fakt, że najbardziej przyszczytowe dentikle na obu krawędziach stają się bardzo drobne, a krawędzie odpodstawne mają jedynie nieco większą długość od krawędzi doszczytowych. Tego typu budowa krawędzi jest już bardzo zbliżona do typowej serracji występującej na krawędziach hipermięsożernych archozaurów, takich jak rauizuchidy czy teropody. Sylwetka koron zębowych jest jednak zupełnie odmienna od zębów

przedstawicieli tych grup, co wskazuje na odrębną niszę ekologiczną i preferowanie innego rodzaju zdobyczy.

Morfotyp A13 również wykazuje powierzchowne podobieństwo do okazów opisanych z terenów Ameryki Północnej (Crosby County, Formacja Tecovas, Grupa Chinle: Heckert, 2004) jako należących do Protecovasaurus oraz do reprezentujących ten takson morfotypów z Krasiejowa. Szczególnie zbliżona jest sylwetka tych zebów do niektórych okazów z morfotypu A10. W obu przypadkach korony sa liściastego kształtu oraz posiadają mocno wyciągniety i silnie cofniety odcinek wierzchołkowy. Jednakże, korona zębowa okazów zaklasyfikowanych do morfotypu A13 jest bardziej spłaszczona lingualno-labialnie, posiada silniej zagiętą dojęzykowo przednią krawędż i wyraźnie mocniej wypukła przednia cześć powierzchni wargowej. Przeweżenie cześci przyszczytowej w przypadku morfotypu A13 jest znacznie słabiej wykształcone. Sam wierzchołek jest bardziej masywny i nie posiada wyciągniętego, ostrego szczytu. Podstawa zębów morfotypu A13 jest także wyraźnie krótsza i masywniejsza, szersza w rzucie okluzalnym w porównaniu z morfotypem A10. Najbardziej rzucająca się różnica jest budowa dentikli na krawędziach. W przypadku morfotypu A13 są one zdecydowanie mniej liczne, większe i masywniejsze, niższe, o słabiej wykształconych szczytach. Wielkość dentikli zmniejsza się w kierunku doszczytowym, jednakże nie jest to aż tak znacząca zmiana rozmiarów jak w przypadku dentikli w morfotypach A10, A11 i A14. Rzędy dentikli zaczynają się również znacznie wyżej, znacznie ponad poziomem podstawy w przypadku morfotypu A13. Zarówno dentikle, jak i szczyt korony wykazują ślady silnego starcia i posiadają wyraźne powierzchnie abrazyjne powstałe za życia zwierzęcia podczas pobierania pokarmu. Również szkliwo na powierzchni zębów jest silnie zużyte i miejscowo mocno starte, szczególnie na powierzchni językowej oraz w przypodstawnej cześci powierzchni wargowej zebów. Wszystkie okazy zaliczone do tego morfotypu posiadaja wyraźnie widoczne zagłębienia resorpcyjne w podstawie, świadczące że zęby te wypadły podczas wymiany. Wyraźnie widoczne ślady użytkowania, starte dentikle, wierzchołki koron oraz powierzchnia szkliwa świadczą o przystosowaniu do pobierania stosunkowo twardego i mocno abrazywnego pokarmu. Liściasty kształt korony oraz masywnie zbudowane i nieliczne dentikle na krawedziach sugeruja, że uzębienie to należało najprawdopodobniej do zwierzęcia żywiącego się roślinami. Cechy te, pomimo powierzchownego podobieństwa zębów A13 do Protecovasaurus (a co za tym idzie, do morfotypów A10, A11 i A14), wykluczają bliskie pokrewieństwo tego rodzaju z taksonem, do którego należało uzębienie zaliczone do morfotypu A13. Niewątpliwie, morfotyp ten reprezentuje uzębienie zaawansowanego, najprawdopodobniej roślinożernego archozaura o niepewnej pozycji systematycznej.

Morfotyp A15 reprezentowany jest przez nieliczne okazy, które powierzchownie przypominają nieco sylwetką morfotypy A11 i A12. Korony zębowe wszystkich tych trzech morfotypów są stosunkowo niskie, wyraźnie cofnięte i w przybliżeniu trójkątnego kształtu, z licznymi dentiklami na dobrze wykształconych krawędziach. Zęby zaliczone do morfotypu A15 są jednak zdecydowanie

masywniejsze, zwłaszcza w porównaniu z morfotypem A11. Posiadają szeroką i stosunkowo długa podstawę w rzucie okluzalnym. Nie występuje u nich silne zweżenie korony w części przyszczytowej, nadal pozostaje ona stosunkowo masywna. W rzucie bocznym rzuca się od razu w oczy wyraźnie wypukła na całej swojej długości przednia krzywizna zęba i prosta lub wklęsła tylna krzywizna oraz brak charakterystycznego przeweżenia w części przyszczytowej zeba. Najlepiej zachowany okaz UOPB ARCH 2020-29 posiada dobrze widoczne rzedy dentikli na obu krawedziach. Podobnie jak w okazach morfotypu A13, występuje wyraźnie widoczne zwiększenie się rozmiarów dentikli od podstawy do środkowej części rzędu, gdzie są one największe i najbardziej masywne, aby powyżej rozmiar dentikli ponownie ulegał zmniejszeniu w kierunku doszczytowym. Struktura dentikli jest jednak wyraźnie odmienna. W przypadku morfotypu A15 są one bardzo niskie, o długich podstawach i słabo zaznaczonych szczytach, a ich krawędzie odpodstawne są przynajmniej trzy razy dłuższe od krawędzi doszczytowych. Dentikle na tylnej krawędzi są znacznie liczniejsze, mniejsze i mocno ściśnięte w rzędzie (zwłaszcza na odcinku przypodstawnym), a różnica długości krawędzi odpodstawnej i doszczytowej poszczególnych wyrostków jest bardzo niewielka. Pozostałe okazy zaliczone do morfotypu A15 są znacznie słabiej zachowane i posiadają wyraźnie zatarte struktury krawędziowe oraz często silnie startą warstwę szkliwa, szczególnie po stronie wargowej. Wszystkie okazy z morfotypu A15 mają również bardzo silnie stępione szczyty, z wyraźnymi i dużymi powierzchniami abrazyjnymi. Cechy te moga sugerować, że zwierzę, do którego należało to uzębienie, odżywiało się twardym i silnie abrazywnym pokarmem, który w trakcie pobierania i rozdrabniania mocno ścierał powierzchnie krawędzi oraz warstwę szkliwa na koronie zębowej. Niskie i bardzo wydłużone dentikle o słabo wykształconych szczytach, zlokalizowane na przedniej krawedzi, wraz z ogólna masywnościa koron zebowych, sugerują przystosowanie do pobierania pokarmu roślinnego. Jednakże trójkatny kształt zębów, brak wyraźnego spłaszczenia wierzchołkowej części korony w rzucie okluzalnym oraz liczne, stosunkowo ostre i spiczaste dentikle na tylnej krawędzi, to cechy odbiegające wyraźnie od uzebienia typowo roślinożernych archozaurów (np. bazalnych Sauropodomorpha, Ornithischia czy Revueltosaurus). W tym wypadku, wymienione cechy bardziej pasują do uzębienia wykazującego przystosowania do mięsożerności. Tego typu mozaika cech może więc wskazywać na wszystkożerność zwierzęcia, do którego należało uzębienie oznaczone jako morfotyp A15 i przyjmowanie pokarmu mieszanego lub też na zajmowanie wyspecjalizowanej niszy ekologicznej, w której zwierzę pobierało twardy i silnie abrazywny pokarm zwierzęcy (np. padlinożerność). Do morfotypu A15 należy także bardzo ciekawy pod względem stanu zachowania okaz UOPB ARCH 2020-163, który wykazuje ślady przypuszczalnego strawienia (brak szkliwa na powierzchni zęba, silnie zatarte krawędzie z niewidocznymi dentiklami) oraz posiada na swojej powierzchni zagadkowe ubytki w formie podłużnych, stosunkowo głębokich i nieregularnych rowków. Struktury te obecne są na obu powierzchniach okazu i mogą stanowić pozostałość po infekcji zęba, która uszkodziła go za życia zwierzęcia. Alternatywną jest możliwość, że ślady te powstały po wyłamaniu, przetrawieniu i wydaleniu zęba, na skutek drążenia przez organizmy epibiontyczne (grzyby, bezkręgowce), które w wyniku swoich

procesów życiowych wytworzyły głębokie rowki. Jest to jedyny okaz zęba w całej kolekcji posiadający tego typu uszkodzenia na swojej powierzchni.

Morfotyp A16 wykazuje pewne powierzchowne podobieństwo do okazów zaliczonych do morfotypu A15. W obu przypadkach mamy do czynienia z zębami o podobnej sylwetce, trójkatnym kształcie korony w rzucie bocznym i silnie wypukłej przedniej krzywiźnie. Jednakże, okaz UOPB ARCH 41, reprezentujący morfotyp A16, jest mimo braku szczytu korony wyraźnie wyższy, proporcjonalnie mniej masywny, a jego część wierzchołkowa jest raczej zakrzywiona ku tyłowi niż cofnięta. Charakterystyczne dla tego okazu jest występowanie dobrze rozwiniętego i bardzo masywnego kołnierzyka na przedniej krawędzi. Obecność tej struktury upodabnia morfotyp A16 do morfotypów A1, A2, A3 i A4. Podstawowa różnica jest bardzo duża masywność dolnej cześci kołnierzyka, która wraz z przypodstawnym fragmentem powierzchni wargowej powoduje, że w rzucie okluzalnym odcinek ten jest bardzo mocno wypukły i wręcz bulwiasty w rzucie okluzalnym. Podobnie masywny kołnierzyk posiada okaz reprezentujący morfotyp A7, ale pozostałe cechy budowy są wyraźnie odmienne. Dentikle w przypadku okazu morfotypu A16 są obecne na obu krawędziach zeba. Na przedniej krawędzi dentikle są stosunkowo niskie, długie i masywne, z wyraźnymi śladami abrazji na szczytach. Zachowany fragment tylnej krawędzi posiada dentikle znacznie drobniejsze, gęściej ułożone oraz bardziej spiczaste, z wyraźnie widocznymi szczytami. Stopień starcia dentikli na tylnej krawędzi jest znacznie mniejszy niż na przedniej. Tego typu aranżacja dentikli przypomina budowę krawędzi dobrze zachowanego okazu morfotypu A15 (UOPB ARCH 2020-29), co może wskazywać na pokrewieństwo. W tym wypadku raczej należy odrzucić zaklasyfikowanie obu morfotypów do jednego taksonu jako reprezentujących uzębienie osobników w różnym wieku. Okaz UOPB ARCH 41 jest wyraźnie masywniejszy i posiada bardziej skomplikowaną budowę, przy jednocześnie znacznie mniejszych rozmiarach korony w porównaniu z okazami należącymi do morfotypu A15. Podobna u obu morfotypów struktura dentikli może wskazywać na zajmowanie zbliżonej niszy ekologicznej i przystosowanie do pobierania takiego samego rodzaju pokarmu (a więc na wszystkożerność lub mięsożerność). Aktualnie nie można jednoznacznie określić pozycji systematycznej taksonu reprezentowanego przez morfotyp A16. Niewątpliwie reprezentuje on uzębienie zaawansowanego archozauromorfa, przypuszczalnie spokrewnionego z taksonem, do którego przynależało uzębienie opisane jako morfotyp A15.

Morfotyp A17 dzieli szereg cech wspólnych z charakterystycznym uzębieniem enigmatycznego archozaura *Crosbysaurus* ze stanowiska Lower Calgary (Formacja Tecovas, Grupa Chinle, Teksas, USA: Heckert, 2004). Górna część koron zębowych *Crosbysaurus* posiada bardzo nietypowy profil boczny, w którym przednia krzywizna zęba jest wyraźnie wklęsła a tylna delikatnie wypukła co powoduje, że sam szczyt zęba jest charakterystycznie zagięty ku górze. Korona zębowa jest bardzo silnie cofnięta, a zęby są niskie, o wydłużonej podstawie. Zachowane fragmenty okazów zaliczonych do morfotypu A17 sugerują, że zęby te również były silnie cofnięte. Kolejną cechą wspólną jest struktura dentikli na przyszczytowym odcinku tylnej krawędzi. Są one zlane swoimi ściankami bocznymi ze sobą, tworząc niemal jednolitą krawędź z granicami pomiędzy poszczególnymi dentiklami widocznymi w szkliwie, zwłaszcza na powierzchni językowej. Szczyty poszczególnych dentikli na tym odcinku są silnie zaokrąglone, tępe i niskie, tworzą strukturę przypominającą nieco serrację. Poniżej tego odcinka, dentikle na tylnej krawędzi ulegają silnemu powiększeniu, stają się mocno wydłużone i wyraźnie zaznaczają się ich spiczaste szczyty. Dentikle w przyszczytowym odcinku przedniej krawędzi są bardziej spiczaste, mniej ze sobą zlane i wyraźnie widać pomiędzy nimi granice w postaci wcięć. Uzębienie *Crosbysaurus* cechowało się bardzo dużą i charakterystyczną zmiennością budowy dentikli na poszczególnych odcinkach obu krawędzi, co przynajmniej częściowo pokrywa się z okazami morfotypu A17. Z powodu niekompletności okazów z Krasiejowa nie można porównać budowy dentikli na przypodstawnych odcinkach krawędzi, jednak unikalna kombinacja cech anatomicznych zachowanych fragmentów, pokrywająca się z analogicznymi elementami uzębienia *Crosbysaurus* może sugerować, że są to tożsame lub blisko spokrewnione ze sobą taksony.

Morfotyp A18 wykazuje powierzchowne podobieństwo do zebów oznaczonych jako Pekinosaurus z Grupy Chinle w USA (Hunt i Lucas, 1994; Heckert et al., 2012). Pekinosaurus, niekiedy synonimizowany z Revueltosaurus (Hunt, 1989), posiadał bardzo charakterystyczne, niskie, niemal półkoliste w rzucie bocznym oraz lekko cofnięte zęby o nielicznych, masywnych dentiklach. Cechy te sa uznawane jako przystosowanie do pobierania pokarmu roślinnego. Często występujące silne ślady starcia na szczytowej części zębów i na dentiklach sugerują, że był to pokarm stosunkowo twardy i wysoko abrazywny. Okazy zaliczone do morfotypu A18 posiadają zbliżoną sylwetkę do zębów typowego Pekinosaurus, są niskie i zaokraglone, z nielicznymi, masywnymi dentiklami na obu krawedziach. Jednakże, zeby Pekinosaurus charakteryzuja się również silna masywnościa cześci rdzeniowej korony. Szerokość podstawy zęba jest stosunkowo duża, a fragmenty przykrawędziowe są silnie spłaszczone. Powoduje to silną wypukłość rdzeniowej części korony, zarówno na powierzchni wargowej jak i językowej, widoczną w rzucie okluzalnym. Okazy reprezentujące morfotyp A18 są bardzo silnie spłaszczone lingualno-labialnie na całej swojej długości, nie posiadaja wyróżniajacego się wyraźnego poszerzenia części rdzeniowej. Dodatkowo, w uzębieniu Pekinosaurus/Revueltosaurus widoczne są wyraźnie podłużne fałdy lub wydatne zmarszczki szkliwa biegnące od podstawy ku krawędziom na powierzchni językowej, która to cecha nie występuje u okazów z morfotypu A18. Budowa dentikli również jest nieco odmienna. W przypadku zebów Pekinosaurus/Revueltosaurus dentikle są wyraźnie niższe, bardziej masywne, z mniej zaznaczonym szczytem. W przypadku morfotypu A18, dentikle na obu krawędziach, mimo stosunkowo dużej masywności, są wyraźnie mocniej spiczaste. Przypuszczalnie, wspólne cechy uzębienia Pekinosaurus/Revueltosaurus oraz morfotypu A18 są wynikiem konwergencji i przystosowania do pobierania podobnego pokarmu roślinnego. Nie można wykluczyć pokrewieństwa pomiędzy nimi, należy jednak zaznaczyć, że morfotyp A18 charakteryzuje się znacznie prostszą i mniej wyspecjalizowaną budową. Niewątpliwie

reprezentuje on uzębienie zaawansowanego i najprawdopodobniej roślinożernego archozauromorfa o niepewnej pozycji systematycznej.

Morfotypy A19, A20 i A44 wykazuja wiele wspólnych i bardzo charakterystycznych cech budowy, co może sugerować, że reprezentują spokrewnione taksony w obrębie jednej grupy archozaurów. Zęby zaliczone do tych morfotypów odznaczają się charakterystyczną budową brzegów podstawy korony zebowej. Po stronie wargowej jest ona zaokraglona i wypukła/zawinieta, po stronie językowej jest delikatnie wyciagnieta i wygięta dojęzykowo. Podstawy zebów sa masywne, niekiedy wręcz bulwiaste, co szczególnie dobrze widoczne jest w przypadku zębów zaliczonych do morfotypu A19. Wszystkie te trzy morfotypy posiadają bardzo zbliżoną ornamentację szkliwa na powierzchni zebów. Prażkowanie utworzone jest przez wydatne i liczne zmarszczki, które na powierzchni jezykowej wyginają się ku osi podłużnej koron zebowych i kierują ku szczytowi. Występuje również u nich (przynajmniej u części okazów) tendencja do zaginania się zmarszczek szkliwa w części przypodstawnej koron w kierunku krawędzi. Częste jest również zlewanie się zmarszczek w szkliwie na przypodstawnym odcinku zębów. Kolejna wspólną cechą jest obecność wyraźnego zagłębienia biegnącego wzdłuż tylnej krawędzi na powierzchni językowej. Niektóre okazy z morfotypu A20 posiadają takie zagłębienie także przy przedniej krawędzi. Poszczególne morfotypy wykazują jednak również wyraźne różnice w proporcjach. Okazy zaliczone do morfotypu A19 są niskie, bardzo masywne, bulwiaste i posiadają wyraźniej zakrzywioną ku tyłowi część szczytową, która jest lekko przewężona. Morfotyp A20 obejmuje zęby zasadniczo wyraźnie lżej zbudowane, bardziej spiczaste i wydłużone, o bardziej ostrej części szczytowej; nie są one również zakrzywione ku tyłowi, tylko lekko cofniete, lub ich szczyt skierowany jest prostopadle do osi podłużnej podstawy a podstawy zebowe są stosunkowo niewielkie. Z kolei, okazy z morfotypu A44 wykazuja wieksza masywność od morfotypu A20, przy jednocześnie delikatniejszej budowie od morfotypu A19. Korony zębowe A44 są dodatkowo wyraźnie zakrzywione ku tyłowi. Wszystkie te morfotypy posiadają dobrze wykształcone krawędzie zębowe ułożone na kilach lub grzbiecikach szkliwa. Morfotyp A19 posiada bardzo charakterystyczną serracje na obu krawedziach, utworzona przez stosunkowo nieliczne, ale ściśle do siebie przylegające wyrostki. Niemal u wszystkich okazów widoczne są ślady starcia wyrostków serracyjnych na przedniej krawędzi, szczególnie na odcinku przyszczytowym. Zęby zaliczone do morfotypu A20 również posiadają serrację, ale jest ona znacznie słabiej widoczna, niemal zawsze silnie zabradowana i zlokalizowana jest najczęściej jedynie w przyszczytowych odcinkach koron. Morfotyp A44 posiada serrację na tylnej krawędzi zbliżoną do tej występującej u morfotypu A19. Na przedniej krawędzi serracja jest słabiej wykształcona i zaczyna się na krawędzi dopiero na ok ½ wysokości korony zębowej a następnie biegnie aż do szczytu. Morfotypy A19, A20 i A44 niewątpliwie są bardziej zbliżone do siebie nawzajem niż do jakiegokolwiek innego morfotypu rozpoznanego na stanowisku krasiejowskim. Wykazują one podobieństwo do izolowanych zębów opisanych jako należące do bazalnych Crocodylomorpha z grupy Sphenosuchia z Formacji Tecovas (Chinle Group, USA: Heckert, 2004).

Morfotyp A19 jest bardzo zbliżony do zebów znanych z indyjskiej Formacji Tiki (Rey et al., 2019) opisanych jako należące do bliżej nieokreślonego archozauromorfa. Jednakże, morfotyp A19 wykazuje najwieksze podobieństwo do uzebienia przypisanego Revueltosaurus calendari znanego z kilku stanowiskach Formacji Chinle w Arizonie (Heckert, 2005; Irmis et al., 2007). Takson ten pierwotnie uznawany za przedstawiciela dinozaurów Ornithischia, obecnie stawiany jest na pozycji siostrzanej do aetozaurów w drzewie rodowym zaawansowanych archozaurów z grupy pseudozuchów. Zeby zlokalizowane w przednich odcinkach rzędów zębowych Revueltosaurus są niemal identyczne z morfotypem A19. Wykazuja one bardzo podobny kształt i proporcje korny, budowe powierzchni szkliwa, krawedzi z serracja i brzegu podstawy. Podstawowymi różnicami pomiedzy nimi jest nieco wieksza masywność okazów z Krasiejowa, bardziej trójkątny kształt korony i nieco większa liczba wyrostków serracyjnych. Należy jednak zaznaczyć, że zęby Revueltosaurus calendari zlokalizowane na odcinku policzkowym rzędu zębowego są zupełnie odmienne od przednich zębów, bardzo charakterystycznie zbudowane i wyspecjalizowane. Nie odnaleziono na stanowisku krasiejowskim żadnych okazów przypominających je budową. Może to wskazywać, że morfotyp A19 reprezentuje oddzielny gatunek w obrębie Revueltosaurus lub jest przedstawicielem bardzo blisko spokrewnionego rodzaju u którego nie występowało charakterystyczne, wyspecjalizowane uzębienie odcinka policzkowego typowe dla Revueltosaurus calendari. Odkrycie Revueltosaurus na stanowisku krasiejowskim jest pierwszym stwierdzeniem występowania tego taksonu poza Ameryka Północna. Morfotypy A20 i A44, swoimi proporcjami i kształtem koron odbiegają znacząco do typowego uzębienia Revueltosaurus i niewątpliwie reprezentują one odrębne taksony. Jednocześnie, obecność wyspecjalizowanych i bardzo charakterystycznych cech budowy wspólnych z morfotypem A19 wskazuje na ich pokrewieństwo i sugeruje wieksza różnorodność taksonomiczna, przypuszczalnie także ekologiczną, wśród krewniaków Revueltosaurus. Identyfikacja ekologiczna tych morfotypów jest również skomplikowana. Revueltosaurus jest uznawany za obligatoryjnego roślinożercę, tak więc morfotyp A19, jako bardzo prawdopodobny przedstawiciel tego rodzaju, również powinien być roślinożerny. Zęby są masywne, silne i bulwiaste, z mocnymi krawędziami i serracją, niskie i słabo zakrzywione, co sugeruje przystosowanie do pobierania stosunkowo twardego pokarmu. Zęby zaliczone do morfotypu A20 nie wykazują cech budowy przypisywanych do drapieżnictwa (brak wyraźnie rozwinietej serracji, zakrzywienie lub cofniecie korony) lub roślinożerności (smukła i waska korona zębowa o trójkątnym kształcie w rzucie bocznym). Górna część koron zębowych jest stosunkowo delikatna i ostra, ale jednocześnie skierowana prostopadle do osi podłużnej podstawy zębowej lub lekko cofnięta. Być może zęby te służyły do chwytania i przebijania stosunkowo miękkiej zdobyczy, takiej jak bezkręgowce lub ryby. Okazy reprezentujące morfotyp A44 są stosunkowo duże, wyraźnie zakrzywione i spłaszczone lingualno-labialnie oraz posiadają dobrze rozwiniętą serrację na całej tylnej krawędzi oraz nieco słabiej wykształconą serrację na przyszczytowym odcinku przedniej krawędzi. Są to przystosowania występujące u typowych drapieżników, jak rauizuchy czy teropody. Wydaje się, że omawiane morfotypy reprezentują odrębne, ale spokrewnione ze sobą taksony, które zajęły różne nisze

ekologiczne i przystosowały się do odmiennej diety. Bardzo mało prawdopodobne jest, aby tak charakterystyczne cechy budowy wspólne dla morfotypów A19, A20 i A44, jak struktura prążkowania powierzchni zębów, budowa brzegu podstawy i krawędzi wykształciła się niezależnie u niespokrewnionych ze sobą grup archozaurów.

Morfotyp A21 to zab o silnie wydłużonej podstawie, wyraźnie trójkatny w rzucie bocznym, z silnie cofniętym szczytem. Cechy te wizualnie upodabniają go do okazów zaliczonych do morfotypów A12 i A15, jednak w porównaniu z nimi, okaz ten (UOPB ARCH 2020-04) jest delikatniej zbudowany i wyraźnie mocniej spłaszczony lingualno-labialnie. Bardzo wyraźną różnicą jest również budowa krawędzi oraz obecność prążkowania na powierzchni korony. Na tylnej krawędzi obecny jest rząd dentikli zbliżonych kształtem i ułożeniem do serracji. Poszczególne wyrostki sa guzkowate, zaokraglone w rzucie bocznym i ułożone stosunkowo luźno. Przednia krawedź okazu UOPB ARCH 2020-04 jest silnie starta; widoczne są jedynie słabo zachowane wyrostki w odcinku przyszczytowym krawędzi i nie można stwierdzić, czy pierwotnie rozciągały się na całej długości. Morfotyp A21 posiada podobnie jak A19 i A20 wykształcone prażkowanie, jednakże struktura zmarszczek w szkliwie jest odmienna. Prążkowanie w przypadku morfotypu A21 jest znacznie drobniejsze i bardzo gęste oraz znacznie lepiej zachowane na powierzchni wargowej zeba. Budowa tego morfotypu jest bardzo zagadkowa, niepodobna do żadnego innego morfotypu ani ze stanowiska krasiejowskiego, ani z innych stanowisk paleontologicznych. Trudna jest również interpretacja ekologiczna taksonu, do którego należało uzębienie reprezentowane przez morfotyp A21. Stosunkowo niska i wydłużona korona zębowa, nieliczne wyrostki na krawędziach zębów i silne ślady abrazji mogą wskazywać na roślinożerność. Jednocześnie, delikatna budowa korony, silne jej spłaszczenie, a także słabo zgięte dojęzykowo krawędzie z wyrostkami, bardziej przypominającymi nieco budową klasyczną serrację niż typowe dentikle, są cechami występującymi w uzębieniu drapieżnych archozaurów. Niewątpliwie, morfotyp A21 reprezentuje zab zaawansowanego archozauromorfa o bardzo trudnej do określenia dokładniejszej pozycji systematycznej.

Morfotyp A22 (ząb UOPB ARCH 2020-40) charakteryzuje się bardzo dużą masywnością korony, jest bulwiasty i ma słabo wykształcone krawędzie z bardzo drobnymi dentiklami. Bardzo charakterystyczne są: brzeg podstawy, wyciągnięty wachlarzykowato oraz wyraźne przewężenie korony tuż nad podstawą. Tego typu struktura podstawy występuje w uzębieniu niektórych bazalnych przedstawicieli Sauropodomorpha, jednak inne cechy budowy korony zębowej okazu wyraźnie odróżniają go od nich. Zęby przedstawicieli tej grupy mogą posiadać pękaty i bulwiasty odcinek korony nad postawą zębową, ale jednocześnie ulegają one wyraźnemu spłaszczeniu lingualno-labialnemu w części przyszczytowej i posiadają wyraźnie spiczastą część wierzchołkową. Dodatkowo, dentikle występujące na zębach bazalnych zauropodomorfów są z reguły proporcjonalnie większe i bardziej spiczaste. Ogólny pokrój zęba reprezentującego morfotyp A22 przypomina uzębienie zlokalizowane w

tylnej części rzędów zebowych u Revueltosaurus. Korony zebowe Revueltosaurus na tym odcinku cechuja się jednak obecnościa podłużnych zmarszczek szkliwa biegnących zgodnie z osią podłużną korony, przynajmniej na powierzchni jezykowej. Dodatkowo u Revueltosaurus zeby posiadaja wyraźnie wykształcone cingulum powyżej podstawy na powierzchni językowej. Brak jest jakichkolwiek śladów tego typu struktury w okazie UOPB ARCH 2020-40. Morfotyp A22 wykazuje również podobieństwo do pochodzących z indyjskiej Formacji Tiki zębów oznaczonych jako należących do nieokreślonych przedstawicieli Aetosauria, jakkolwiek wykazują one znacznie bardziej spiczastą i zakrzywioną ku tyłowi przyszczytową część korony oraz wyraźniej wykształcone i większe dentikle na krawędziach. Identyfikacja pozycji systematycznej taksonu, do którego należało uzebienie rozpoznane jako morfotyp A22 jest trudna, jako że wykazuje on podobieństwa zarówno do uzębienia aetozaurów, bazalnych zauropodomorfów oraz Revueltosaurus ale nie można go zaliczyć jednoznacznie do żadnej z tych grup. Niewątpliwie, najwięcej cech budowy łączy morfotyp A22 z uzębieniem triasowych Sauropodomorpha. Charakterystyczna budowa zęba, jego masywność i bulwiastość, a także słabo wykształcone dentikle na krawędziach oraz wyraźnie widoczna, duża powierzchnia abrazyjna na szczycie korony moga sugerować, że zwierzę, do którego należało to uzębienie odżywiało się najprawdopodobniej twardym pokarmem roślinnym lub było wszystkożerne.

Morfotypy A23 i A24 są reprezentowane przez okazy wykazujące duże podobieństwo do uzębienia bazalnych zauropodomorfów, zwłaszcza do zębów zlokalizowanych w przedniej części rzędów zębowych u taksonów takich jak Pantydraco i Thecodontosaurus. W obu przypadkach zęby są wyraźnie liściastego pokroju, posiadają bulwiastą część przypodstawną i bardziej spłaszczoną lingualno-labialnie oraz zweżającą się, spiczastą część wierzchołkową korony, jak też wyraźnie wykształcone krawedzie z dentiklami. Różnice pomiedzy morfotypami A23 i A24 wynikaja głównie z odmiennego stopnia masywności oraz kształtu wierzchołkowej części korony. Morfotyp A23 obejmuje zęby zdecydowanie bardziej masywne, pękate oraz posiadające większe rozmiary. Z kolei, morfotyp A24 obejmuje okazy zdecydowanie delikatniej zbudowane, z bardziej spiczastym, smukłym i zakrzywionym ku tyłowi odcinkiem przyszczytowym. Oba morfotypy wykazują jednak silne podobieństwo do siebie, szczególnie pod względem budowy krawędzi i dentikli, stąd możliwość, że reprezentują one uzębienie tego samego taksonu, pochodzące od osobników w różnym wieku, lub też pochodzą od odrębnych, ale blisko ze sobą spokrewnionych taksonów. Jeden z okazów zaliczonych do morfotypu A23 zachował się również wraz z charakterystycznym, wachlarzykowatym wygięciem brzegu podstawy, co jest cechą spotykaną często w przypadku uzębienia triasowych zauropodomorfów. Powierzchowne podobieństwo w kształcie i proporcjach korony zębowej upodabniają morfotyp A23 również do uzębienia nienazwanych przedstawicieli aetozaurów z rodziny Stagonolepididae z Chinle (Heckert, 2004) oraz zaawansowanych silezaurydów (Silesaurus, Sacisaurus) (Kubo i Kubo, 2014; Langer i Ferigolo, 2013). Jednakże, cechy wspólne wynikają zapewne z konwergencji i przystosowania do pobierania roślinnego pokarmu. Morfotyp A23 wyraźnie odróżnia się od zębów aetozaurów bardziej

delikatną i mniej bulwiastą budową, odmiennie wykształconymi dentiklami na krawędziach oraz brakiem prążkowania szkliwa. Z kolei, zęby silezaurydów są wyraźnie bardziej masywne, mają słabiej wykształcone krawędzie zębowe i zazwyczaj nie posiadają w ogóle wykształconych dentikli. Jak widać, najwięcej cech wspólnych łączy morfotypy A23 i A24 z uzębieniem bazalnych zauropodomorfów (Galton, 1985; Benton et al., 2000; Yates, 2003; Galton et al., 2007; Müller, 2018). Szczególnie okazy oznaczone jako należące do morfotypu A24 wykazują silne podobieństwo do ich uzębienia. Są one liściastego pokroju, wykazują silne spłaszczenie korony oraz zwężenie części wierzchołkowej widoczne w rzucie bocznym, podobnie jak w przypadku zębów niektórych triasowych zauropodomorfów. U wczesnych przedstawicieli tej grupy charakterystyczne było występowanie pewnego stopnia heterodontyczności. Zęby w różnych częściach rzędu zębowego odznaczały się odmiennymi proporcjami, kształtem oraz ilością i strukturą dentikli. Interpretowane to jest jako przystosowanie do spożywania zarówno pokarmu zwierzęcego jak i roślinnego, w przeciwieństwie do całkowicie roślinożernych, późniejszych zauropodomorfów o zunifikowanym uzębieniu. Obecność silnych śladów starcia na krawędziach oraz w części wierzchołkowej okazów zaliczonych do morfotypów A23 i A24 wyskazuje na pobieranie twardego i wysoko abrazywnego pokarmu.

Morfotyp A25 jest kolejnym, wykazującym duże podobieństwa do zębów wczesnych zauropodomorfów, aczkolwiek wydaje się mieć nieco bardziej wyspecjalizowaną budowę w porównaniu z poprzednimi morfotypami A23 i A24. Zeby zaliczone tutaj są stosunkowo duże, mają charakterystycznie liściasty pokrój w rzucie bocznym i posiadają lekko zakrzywiony ku tyłowi odcinek przyszczytowy. Korony zębowe są masywne, cylindryczne i pękate, a brzeg podstawy jest wachlarzykowato wyciągnięty, co jest cechą występującą często w uzębieniu triasowych zauropodomorfów. Najbardziej zbliżone do morfotypu A25 są zęby takich prymitywnych zauropodomorfów, jak Unaysaurus (Leal et al., 2004) i Plateosaurus (Galton et al., 1985; Sander, 1992), chociaż w przypadku tego drugiego, zęby są znacznie większe, a jednocześnie nie aż tak masywnie zbudowane. Zęby zaliczone do morfotypu A25 są znacznie bardziej bulwiaste, a spłaszczenie lingualnolabialne przyszczytowej części korony nie jest tak silnie zaznaczone, jak u prymitywnych zauropodomorfów. Również budowa tylnej krawędzi wykazuje pewne różnice. Jest ona słabo wykształcona i posiada bardzo nieliczne, niewielkie dentikle. Niewątpliwie, uzębienie to wskazuje na przystosowanie do roślinożerności, a masywność koron zębowych oraz wyraźnie widoczne ślady abrazji na okazach wskazuja na pobieranie twardego pokarmu. Budowa tego morfotypu jest niepodobna do budowy zębów innych późnotriasowych grup zaawansowanych archozaurów uznawanych za roślinożerne (lub wszystkożerne). Wykazuje najwięcej podobieństw do uzębienia wczesnych zauropodomorfów, ale bardziej zaawansowanych niż formy bazalne, takie jak Pantydraco czy Thecodontosaurus, oraz potencjalnie spokrewnione z nimi morfotypy A23 i A24. Unikalne cechy budowy morfotypu A25 mogą być charakterystyczne dla taksonu, do którego należało to uzębienie i wynikać z przystosowania do pobierania bardziej twardego pokarmu niż w przypadku innych

triasowych zauropodomorfów. Alternatywną możliwością jest bardzo silna konwergencja i upodobnienie się uzębienia przedstawiciela jakiejś innej grupy zaawansowanych archozaurów do uzebienia wczesnych zauropodomorfów, aczkolwiek jest to mało prawdopodobne. Morfotyp A27 jest mocno zbliżony budową do morfotypu A25 i może reprezentować spokrewniony takson. Jeśli weźmiemy pod uwage występowanie pewnego stopnia heterodontyczności u wczesnych zauropodomorfów, oba morfotypy te moga pochodzić od jednego taksonu zaawansowanego archozaura. Widoczne różnice wynikają z odmiennej budowy tylnej krawędzi, która w przypadku morfotypu A27 jest dobrze rozwinieta, z licznymi dentiklami. Dodatkowo jest on bardziej liściokształtny i nieco mocniej spłaszczony lingualno-labialnie w porównaniu do M25. Morfotyp A27 jest jeszcze mocniej zbliżony do uzębienia wczesnych zauropodomorfów, łącząc cechy widoczne zarówno u bardziej bazalnych, jak Pantydraco (Galton et al., 2007), jak i tych zaawansowanych, jak Plateosaurus (Galton et al., 1985; Sander, 1992). Mimo nieco większej masywności zebów w przypadku morfotypu A27, nadal stanowi on najbardziej zbliżony budowa do Sauropodomorpha morfotyp ze stanowiska krasiejowskiego. Jeżeli morfotypy A25 i A27 reprezentuja uzębienie wczesnych zauropodomorfów, to są one wyraźnie odrębne od morfotypów A23, A24 i A26. Byłyby to również kolejne taksony (lub jeden takson) z tej grupy na stanowisku krasiejowskim. Współwystępowanie kilku taksonów wczesnych zauropodomorfów jest zjawiskiem stwierdzonym na innych stanowiskach paleontologicznych (Pol et al., 2021) i wskazuje na podział niszowy (niche partitioning) w danym środowisku i wykorzystywanie nieco odmiennych jego zasobów.

Morfotyp A26 wykazuje pewne podobieństwo do okazów z morfotypu A25. Oba morfotypy obejmują okazy w przybliżeniu liściokształtne, stosunkowo proste i wysokie. Mają również podobnie wykształcony, wygięty brzeg podstawy zębowej. Łączy je też unikalna budowa tylnej krawędzi i dentikli na niej leżących, które są bardzo nieliczne i guzkowate. Jedną z różnic pomiędzy nimi jest ekstremalna masywność okazu UOPB ARCH 2021-12 reprezentującego morfotyp A26. Również obecność bardzo masywnego kołnierzyka na którym leży przednia krawędź z dentiklami odróżnia morfotypy A25 i A26. Dodatkowo okaz UOPB ARCH 2021-12 posiada unikalną cechę jaką jest obecność wąskiej ale wyraźnie widocznej szczeliny w szkliwie na powierzchni wargowej. Obecność ważnych cech wspólnych może wskazywać na pokrewieństwo pomiędzy taksonymi reprezentowanymi przez morfotypy A25 i A26, ale niemal na pewno reprezentują one dwa odrębne rodzaje. Podobnie jak wyżej wymienione morfotypy (A23, A24, A25, A27), także okaz UOPB ARCH 2021-12 przypomina najbardziej pod względem cech budowy uzębienie wczesnych zauropodomorfów.

Morfotyp A28 (UOPB ARCH 50M23) nie wykazuje znaczącego podobieństwa ani do któregokolwiek z pozostałych opisanych tutaj, ani opisanych z innych stanowisk paleontologicznych. Jego cechy morfologiczne mówią tylko tyle, że przynależy do roślinożernego archozauromorfa o nieustalonej pozycji systematycznej.

Morfotyp A29 (UOPB ARCH 52) wykazuje pewne powierzchowne podobieństwa do morfotypów A1, A2 i A3. Wszystkie te morfotypy mają w przybliżeniu zbliżony kształt korony z wyraźnie zakrzywioną ku tyłowi, zwężającą i spłaszczającą się lingualno-labialnie częścią przyszczytową. Ząb UOPB ARCH 52 jest niski, bardzo masywny, w części przypodstawnej wręcz bulwiasty. Przednia krawędź w przypadku morfotypu 29 ułożona jest na masywnym kilu i nie tworzy klasycznego kołnierzyka. Dodatkowo obecna jest słabo wykształcona i utworzona przez grzbiecik szkliwa tylna krawędź. Morfotyp A29 jest również proporcjonalnie masywniejszy i niższy. Mimo niewielkich rozmiarów, ślady starcia na jego powierzchni wskazują, że był to ząb w pełni funkcjonalny i brał udział w pobieraniu i obróbce pokarmu za życia zwierzęcia. Duża powierzchnia abrazyjna na szczycie korony oraz silnie starte wierzchołki dentikli na przedniej krawędzi, wskazują na pobieranie twardego pokarmu. Lekko liściasty kształt zęba, masywna podstawa korony zębowej, obecność słabo zaostrzonego szczytu i nieliczne, masywne dentikle wskazują na roślinożerność lub wszystkożerność zwierzęcia, do którego należało to uzębienie. Dokładniejsze określenie pozycji systematycznej taksonu, do którego należało to uzębienie, jest obecnie niemożliwe.

Morfotyp A30 jest kolejnym, wykazującym duże podobieństwo do uzębienia bazalnych zauropodomorfów. Okazy tutaj zaliczone posiadają bardzo charakterystycznie zbudowany brzeg podstawy, który jest wyciągniety i wachlarzykowato wygięty na całym lub niemal całym obwodzie. Bardzo wyraźne jest również przewężenie korony zębowej nad podstawa oraz wyraźnie bulwiasty odcinek zlokalizowany nad tym przewężeniem, szczególnie wydatny na powierzchni wargowej. Mimo fragmentaryczności, widoczne jest lingualno-labialne spłaszczenie korony w kierunku doszczytowym i wyraźna asymetria korony w rzucie okluzalnym. Cechy te, w zbliżonej formie obecne sa także w przypadku morfotypów A22, A23, A24, A25, A26 i A27, z których przynajmniej część najprawdopodobniej reprezentuje uzębienie bazalnych i wczesnych zauropodomorfów. W porównaniu z nimi, okazy zaliczone do morfotypu A30 wykazują jednak nieco bardziej skomplikowaną budowę, co najprawdopodobniej wskazuje na odrębność taksonomiczną. Porównując morfotyp ten z uzębieniem zauropodomorfów z innych stanowisk paleontologicznych, największe podobieństwo wykazuje on do zębów przedstawicieli bardziej zaawansowanej rodziny wczesnych zauropodomorfów Massospondylidae. Widoczne jest również podobieństwo do prymitywniejszych form, takich jak Pampadromaeus i Saturnalia, zasiedlających obszary Ameryki Południowej w karniku. Taksony te, stawiane na bazalnej pozycji drzewa rodowego zauropodomorfów, charakteryzowały się występowaniem pewnego stopnia heterodontyczności uzębienia. Okazy morfotypu A30 wykazują silne podobieństwo do zębów zlokalizowanych w środkowych odcinkach rzędów zębowych wymienionych taksonów. Różnice w proporcjach oraz ilości i wielkości dentikli mogą stanowić cechy charakterystyczne taksonu, do którego należało uzębienie morfotypu A30, lub też są wynikiem słabego stanu zachowania okazów albo stopnia starcia ich krawędzi. Morfotyp A30 niewatpliwie stanowi uzębienie zaawansowanego archozaura, najprawdopodobniej należącego do prymitywnych i bazalnych

zauropodomorfów, pokrewnych rodzajom opisanym z Ameryki Południowej (*Saturnalia, Pampadromaeus*). Kształt zachowanych fragmentów koron zębowych, ich proporcje oraz budowa krawędzi wskazują na roślinożerność lub wszystkożerność z przewagą pokarmu roślinnego. Rozpoznanie kilku morfotypów zębowych o silnym podobieństwie do uzębienia wczesnych zauropodomorfów na stanowisku krasiejowskim jest bardzo ciekawą obserwacją, ponieważ duża różnorodność wczesnych przedstawicieli tej grupy dinozaurów, występujących w jednym miejscu, byłaby najstarszym tego typu stanowiskiem stwierdzonym poza Ameryką Południową. Dowodziłoby to również, że wcześni przedstawiciele zauropodomorfów, po pojawieniu się na terenie Gondwany, stosunkowo szybko skolonizowali przynajmniej niektóre rejony Laurazji.

Morfotyp A31 przypomina nieco okazy zaliczone do morfotypu A12. Oba morfotypy charakteryzują się niewielką wysokością i silnym cofnięciem korony, w przybliżeniu trójkątnym kształtem w rzucie bocznym, oraz licznymi, dobrze wykształconymi dentiklami na krawędziach. Jednakże, morfotyp A31 jest zdecydowanie bardziej masywny oraz cechuje go dłuższa podstawa, proporcjonalnie wyraźnie dłuższa przednia krzywizna zęba i inaczej rozłożony zakres wielkości dentikli. Pewne cechy budowy i ułożenia dentikli upodobniają go do morfotypu A17, którego okazy są jednak zbyt fragmentaryczne by cokolwiek dokładniej ustalić. Wyjątkowość morfotypu A31 pozwala jedynie na stwierdzenie, że reprezentuje on uzębienie zaawansowanego, enigmatycznego archozauromorfa o niejasnej pozycji systematycznej.

Morfotyp A32 wykazuje zestaw zaawansowanych cech budowy. Ogólnym pokrojem zab (UOPB ARCH 62) zbliżony jest nieco do okazów zaliczonych do morfotypów A25 i A26: jest podobnie wysoki, lekko zakrzywiony ku tyłowi i ma liściasty kształt. Morfotyp A32 ma przednią krawędź tworzącą bardzo masywny i silnie zagięty dojęzykowo kołnierzyk, zbliżony w budowie do zębów zaliczonych do morfotypów A1 i A2, jakkolwiek kołnierzyk ten jest wyraźnie silniej zagięty i masywniejszy, powodując że powierzchnia wargowa zęba, zwłaszcza w części przypodstawnej, jest bardzo silnie wypukła i zaokraglona. Budową i stopniem masywności kołnierzyka okaz UOPB ARCH 62 najbardziej jest zbliżony do okazu reprezentującego morfotyp A26. Jednakże z powodu silnego starcia niemożliwe jest dokładne porównanie budowy dentikli leżących na przedniej krawędzi. W przypadku A32 zachowały się jedynie ślady po kilku, stosunkowo dużych i bardzo startych dentiklach. Natomiast unikalną cechą tego morfotypu jest obecność w przyszczytowej części krawędzi tylnej odcinka serracji zamiast dentikli, z bardzo drobnymi i gesto ułożonymi wyrostkami. Taka kombinacja cech odróżnia morfotyp A32 od wszystkich innych opisanych w tej pracy. Masywność zeba, wyraźne ślady starcia na szczycie korony oraz na przedniej krawędzi i liściasty kształt wskazują na pobieranie stosunkowo twardego i abrazywnego pokarmu, podczas gdy serracja jest charakterystyczna dla drapieżnych archozaurów. W morfotypie A32 serracja występuje jedynie na bardzo małym odcinku tylko jednej krawędzi. Może to być pozostałość po bardziej drapieżnych przodkach lub przystosowanie

do częściowej mięsożerności, jak w przypadku niektórych najbardziej bazalnych zauropodomorfów, np. *Eodromaeus* czy *Eoraptor*. Morfotyp A32 niewątpliwie reprezentuje uzębienie zaawansowanego archozaura, wykazującego podobieństwa w budowie do uzębienia bazalnych Sauropodomorpha.

Morfotyp A33 (UOPB ARCH 2020-162) jest wyjątkowo enigmatyczny. Bardzo cienki i igłowaty w kształcie ząb zagięty ku tyłowi, o ostrych krawędziach i gładkiej powierzchni, jest typowy dla drapieżnika chwytającego być może ryby lub owady. Z pewnością należy on do archozauromorfa o niejasnej pozycji systematycznej.

Morfotyp A34 reprezentuje uzębienie należące najprawdopodobniej do przedstawiciela dinozaurów drapieżnych Theropoda z grupy Coelophysoidea, w szczególności z rodzajów Coelophysis lub Dracoraptor. Silnie spłaszczone lingualno-labialnie i ostre, zakrzywione zeby zaopatrzone w krawędzie pokryte gesto ułożonymi wyrostkami serracyjnymi były doskonałym przystosowaniem do chwytania i zabijania niewielkich zwierząt, takich jak rynchocefale czy cynodonty. W niektórych stanowiskach, wyłamane zęby celofyzoidów znajdowane były w pobliżu szczątków znacznie większych zwierząt, co tłumaczy się przypuszczalnym żerowaniem na padlinie. Morfotyp A49 najprawdopodobniej również reprezentuje uzębienie przedstawiciela celofyzoidów. Wykazuje on bardzo duże podobieństwo do okazów z morfotypu A34, choć odróżnia się mniejszymi rozmiarami i mniej licznymi, bardziej spiczastymi wyrostkami serracyjnymi. Najprawdopodobniej reprezentuje on uzębienie młodocianego osobnika tego samego taksonu co morfotyp A34 lub blisko z nim spokrewnionego. Na stanowisku Ghost Ranch w Nowym Meksyku odkryto i rozpoznano szczatki, w tym liczne zęby, Coelophysis bauri i także stwierdzono pewną zmienność w proporcjach i szczegółach budowy krawędzi osobników w różnym wieku. Na terenie Polski, szczątki teropodów przypisywane celofyzoidom były już znajdowane na kilku stanowiskach późnego triasu (Dzik et al., 2008; Skawiński et al., 2017; Niedźwiedzki et al., 2014), jednakże są to bardzo fragmentaryczne elementy szkieletu pozaczaszkowego i pochodzą z nieco młodszych osadów. Odkrycie zębów celofyzoidów na stanowisku krasiejowskim jest pierwszym stwierdzeniem ich występowania tutaj, co poszerza zasięg tej grupy o kolejną lokalizację oraz, być może, zwiększa jej zakres temporalny na terenie Polski. Na innych stanowiskach w Europie, Ameryce Północnej i Południowej, celofyzoidy w późnym triasie były powszechne i stanowiły ważny element faun lądowych, często zajmując dominującą pozycję wśród niewielkich i średniej wielkości drapieżników.

Morfotyp A35 wykazuje cechy wspólne z zębami zaliczonymi do morfotypu A34 i również może reprezentować uzębienie wczesnego teropoda. Przypodstawny odcinek tylnej krawędzi posiada serrację utworzoną przez niewielkie i ściśle do siebie przylegające wyrostki, bardzo podobne jak w przypadku morfotypu A34. Niestety, duży fragment tylnej krawędzi jest odłamany i nie ma możliwości aby stwierdzić, czy tam też znajdowały się wyrostki serracyjne. Przyszczytowa część tylnej krawędzi, ułożona na niskim kilu, nie posiada śladów serracji, a przednia krawędź nie występuje. Morfotyp A35

jest także mniej spłaszczony lingualno-labialnie od okazów reprezentujących A34 oraz posiada rowki w szkliwie biegnące wzdłuż osi podłużnej zęba. Morfotyp A35 może reprezentować uzębienie zaawansowanego archozaura o niepewnej pozycji systematycznej, ale odmiennego od taksonu do którego należał morfotyp A34. Alternatywnie oba morfotypy mogą pochodzić od tego samego taksonu jeżeli weźmiemy pod uwagę przypuszczalną heterodontyczność. Odmienne proporcje oraz brak wykształconej przedniej krawędzi mogą być więc wynikiem innej lokalizacji w rzędzie zębowym. Podobnie jak w przypadku bazalnych i wczesnych zauropodomorfów, wśród triasowych teropodów też znane są przypadki częściowej heterodontyczności (Sues et al., 2011; Nesbitt et al., 2009a). Różnice pomiędzy tymi morfotypami mogą w końcu być wynikiem silnego zużycia zęba (morfotyp A35) podczas pobierania silnie abrazywnego pokarmu lub powstały na drodze procesów tafonomicznych po jego wyłamaniu. Niewątpliwie, proporcje i kształt zęba a także występowanie przynajmniej na niewielkim odcinku krawędzi wyrostków serracyjnych wskazuje na drapieżny tryb życia zwierzęcia, do którego należało to uzębienie.

Morfotyp A36 wykazuje bardzo wysoki stopień podobieństwa do uzębienia prymitywnych, późnotriasowych pterozaurów, a jednocześnie odróżnia się znacząco od pozostałych morfotypów ze stanowiska krasiejowskiego. Pokrój korony, struktura krawędzi oraz budowa dentikli upodabnia morfotyp A36 do zębów takich bazalnych pterozaurów jak *Bergamodactylus* i *Austriadraco* (Kellner, 2015). Jedyną różnicą jest większa liczba dentikli i ich proporcjonalnie mniejsze rozmiary obserwowane w morfotypie A36. Wśród wczesnych, triasowych pterozaurów można zaobserwować trend do upraszczania budowy uzębienia i zmniejszania się liczby dentikli. Zatem, większa liczba dentikli może sugerować, że morfotyp A36 reprezentuje takson bardziej bazalny od opisanych do tej pory. Struktura zęba morfotypu A36, podobnie jak zębów innych pterozaurów, wskazuje na drapieżnictwo, ukierunkowane najprawdopodobniej na owady lub ryby. Morfotyp A36 jest pierwszym stwierdzeniem występowania przedstawicieli Pterosauria na stanowisku krasiejowskim i trzecim stwierdzeniem tej grupy w ogóle z terenu Polski (Błażejowski et al.,2016, Machalski i Martill, 2013). Poszerza to zarówno zasięg terytorialny jak i temporalny występowania pterozaurów triasowych.

W morfotypie A37 możemy zaobserwować silne poszerzenie podstaw dentikli w rzucie okluzalnym i wypukłe krawędzie odpodstawne widoczne w rzucie bocznym. Są to cechy charakteryzujące morfotyp A36. Jednakże, u A37 dentikle są znacznie liczniejsze, a także proporcjonalnie mniejsze. Również struktura tylnej krawędzi jest odmienna gdyż krawędź ta leży na wyraźnie wykształconym kilu, a nie na grzbieciku szkliwa, a dentikle na niej zlokalizowane są spłaszczone lingualno-labialnie i nie mają poszerzonych podstaw. Kształt korony w rzucie okluzalnym u obu morfotypów jest podobny i wyraźnie odmienny od pozostałych wyodrębnionych morfotypów. Taka mozaika cech łączących morfotyp A37 z morfotypem A36 (i z pterozaurami). Nasuwa się przypuszczenie, że morfotyp A37 może reprezentować jeszcze bardziej prymitywny takson pterozaura

lub silnej wyspecjalizowanego do pobierania jakiegoś konkretnego rodzaju pokarmu. Alternatywnie podobieństwa w budowie uzębienia mogą być wynikiem konwergencji i wykształciły się niezależnie (wraz z cechami unikalnymi) u całkowicie odmiennego archozaura zajmującego częściowo zbliżoną niszę pokarmową.

Morfotyp A38 reprezentuje uzębienie zaawansowanego archozauromorfa o cechach nie stwierdzonych dotąd ani w materiale krasiejowskim, ani w żadnym innym opisanym z utworów późnego triasu (unikalna budowa powierzchni szkliwa oraz nietypowa asymetria korony), zatem pozostaje on w grupie archozaurów o nieustalonej bliżej przynależności systematycznej. Silnie zakrzywiona część szczytowa zęba oraz stosunkowo ostry szczyt korony, a także obecność szczątkowej serracji na krawędzi przedniej wskazują na drapieżny tryb życia.

Morfotyp A39 może być powiązany z morfotypami A23, A24 i A27, przypuszczalnie reprezentującymi uzębienie bazalnych zauropodomorfów, do których upodabnia go wyraźnie liściasty kształt i obecność nielicznych dentikli na obu krawędziach. Jest on jednak delikatniej zbudowany, bardziej spłaszczony lingualno-labialnie, mocniej cofnięty, a jego podstawa jest stosunkowo krótka. Brak jest też wygiętego wachlarzykowato brzegu podstawy, co jednak może być skutkiem uszkodzenia okazu. Wielkość zęba jest zbliżona do morfotypu A23 i A24, wobec czego trudno jest wiązać istniejące różnice z wiekiem osobniczym. Pozostaje zatem przypuszczalny heterodontyzm taksonu (lub taksonów) reprezentowanych przez morfotypy A25, A24 i A27, albo co bardziej prawdopodobne przynależność do całkowicie odrębnego taksonu.

Morfotyp A41 wykazuje pewne powiązania z zębami oznaczonymi jako morfotyp A19, które najprawdopodobniej reprezentują uzębienie *Revueltosaurus*. Najważniejszą cechą wspólną jest charakterystyczna i unikalna budowa podstawy korony zębowej, której brzeg po stronie językowej wygina się wachlarzykowato w kierunku dojęzykowym, a brzeg po stronie wargowej jest zaokrąglony, jak również masywność i bulwiasta część podstawy korony. Jednakże, morfotyp A41 wykazuje odmienny kształt korony oraz inną budowę krawędzi i powierzchni szkliwa. Charakterystyczna budowa brzegu podstawy może wskazywać na pokrewieństwo pomiędzy morfotypami A19 i A41. Inną możliwością jest przynależność morfotypu A41 do odrębnej linii Pseudosuchia, w której na skutek plezjomorfii lub konwergencji wykształciło się uzębienie o wspólnych cechach anatomicznych. Budowa zęba, jego proporcje, kształt oraz struktura krawędzi wskazuje na roślinożerność lub wszystkożerność. Wyraźnie widoczne powierzchnie abrazyjne w części szczytowej oraz na przedniej krawędzi wskazuje na pobieranie stosunkowo twardego pokarmu.

Morfotyp A42 jest reprezentowany jedynie przez dwa okazy, z czego jeden jest mocno niekompletny, co uniemożliwia rozpoznanie i analizę wielu diagnostycznych cech. Tym niemniej, daje się zauważyć nietypowa budowa tylnej krawędzi, na której w części przypodstawnej występuje kil z dentiklami, a powyżej krawędź leży na grzbieciku szkliwa i nie posiada w ogóle dentikli. Przypodstawny odcinek tylnej krawędzi jest dodatkowo silnie zaokrąglony i wypukły w rzucie bocznym. Zęby są liściokształtne, smukłe, o silnie wydłużonym i spiczastym szczycie, i niewielkim stopniu zakrzywienia części wierzchołkowej. Struktura zachowanych dentikli (niskie, o wydłużonej podstawie, ale z widocznym szczytem i krawędzią odpodstawną przynajmniej dwa razy dłuższą od krawędzi doszczytowej) jest zbliżona do kilku innych morfotypów ze stanowiska krasiejowskiego i powszechna u wielu triasowych archozaurów. Pokrój zębów, budowa dentikli i krawędzi oraz niewielki stopień wygięcia korony wskazują na roślinożerność, chociaż silne wydłużenie zębów i zaostrzony odcinek wierzchołkowy to cechy nie spotykane u typowych roślinożerców, wskazujące na silną specjalizację pokarmową. Nietypowa budowa zębów morfotypu A42 sugeruje, że jest to kolejny przypadek zaawansowanego archozauromorfa o niejasnej pozycji systematycznej.

Morfotyp A43 jest trudny do identyfikacji. Stosunkowo prosta budowa korony (stożkowata, tylko nieznacznie spłaszczona lingualno-labialnie oraz lekko zagięta ku tyłowi) może być z równym skutkiem pierwotną cechą prymitywną, jak i wynikiem wtórnego uproszczenia budowy w celu przystosowania do spożywania konkretnego rodzaju pokarmu, podobnie jak krawędzie ulokowane na bardzo niskich grzbiecikach szkliwa, bardzo silne przesunięcie przedniej krawędzi dojęzykowo oraz drobne, guzkowate dentikle. Nietypowa budowa zęba utrudnia określenie zarówno przypuszczalnej ekologii żywieniowej taksonu, do którego należy to uzębienie, jak i jego pozycji systematycznej. Krawędzie i dentikle sugerują, że morfotyp A43 reprezentuje uzębienie enigmatycznego archozauromorfa.

Morfotyp A45 (okaz UOPB ARCH 2022-56), charakteryzuje się nietypowo wykształconą tylną krawędzią, na której znajdują się dwa rodzaje dentikli oddzielone od siebie przerwą, a ponadto nie ma krawędzi przedniej. Taka kombinacja cech jest unikalna, wobec czego trudno jest mówić o przypuszczalnej niszy ekologicznej. Wyspecjalizowane dentikle na tylnej krawędzi wskazują na przynależność do zaawansowanych archozaurów, być może z grupy Pseudosuchia.

Morfotyp A46 (okaz UOPB ARCH 2022-07) jest najbardziej zbliżony do morfotypów A23, A24 i A28, ale różni się od nich nieco proporcjami, masywnością oraz szczegółami budowy krawędzi i dentikli. Na aktualnym etapie badań trudno jest jednoznacznie określić poziom pokrewieństwa pomiędzy tymi morfotypami ze względu na niewielką ilość okazów. Morfotyp A46 może reprezentować uzębienie taksonu pokrewnego do pozostałych, ale równie dobrze podobieństwa w budowie mogą być wynikiem heterodontyzmu, ontogenezy lub konwergencji. Kształt i budowa korony zębowej morfotypu A46 wskazuje na roślinożerność zwierzęcia, do którego należało to uzębienie. Obecność dobrze wykształconych krawędzi wraz z wyspecjalizowanymi dentiklami wskazuje, że był to przedstawiciel zaawansowanych archozaurów o niejasnej pozycji systematycznej.

Morfotyp A47 (okaz UOPB ARCH 2021-41) wykazuje szereg unikalnych cech budowy wskazujących, że reprezentuje on uzębienie wyspecjalizowanego i zaawansowanego archozaura, najprawdopodobniej roślinożernego, o niejasnej pozycji systematycznej.

Ostatni morfotyp A50 został zidentyfikowany jako ząb młodocianego osobnika przedstawicieli aetozaurów, najprawdopodobniej dobrze znanego ze stanowiska w Krasiejowie gatunku *Stagonolepis olenkae*, co zostało wykazane i przedyskutowane w opisie.

Powyższy przegląd morfotypów zębowych pochodzących ze stanowiska dokumentacyjnego "Trias" w Krasiejowie i zaliczonych do Archosauromorpha prowadzi do wniosku, że nawet jeśli uwzględnimy różnice w budowie zębów spowodowane ontogenezą i heterodontyzmem, to i tak stwierdzamy nadspodziewanie duże zróżnicowanie małych zwierząt, co najmniej kilkakrotnie przekraczające zróżnicowanie ich dużych krewniaków.

Szczątki niewielkich archozauromorfów są bardzo powszechne w wielu regionach świata, jednakże najczęściej reprezentowane przez pojedyncze znaleziska lub nieliczne okazy. Często, ze względu na niewielkie rozmiary i delikatność są one słabo zachowane, trudne do preparacji, co utrudnia określenie pozycji systematycznej zwierzat, do których dane szczątki należa. Bogatsze w skamieniałości zespoły drobnych kręgowców, zawierające szczątki archozauromorfów, są zdecydowanie rzadsze. Dodatkowo, niewielkie późnotriasowe kregowce zazwyczaj nie stanowia głównego obiektu badań paleontologicznych, które skupiaja się na pozostałościach makrofauny. Najlepiej przebadane pod katem mikrokręgowców są stanowiska dolnej partii Grupy Chinle z południowych terenów USA (Heckert, 2004; Heckert et al., 2012; Camp i Welles, 1956; Lucas i Luo, 1993; Murry, 1986), Trilophosaurus Quarry (Formacja Kolorado, Teksas), stanowisko Dolne Kalgary (Formacja Tecovas, Teksas), stanowisko Górne Kalgary (Formacja Tecovas, Teksas), Sixmile Spring (Formacja Bluewater Creek, Nowy Meksyk), stanowisko Krzyzanowski (Formacja Petrified Forest, Arizona), "Dying Grounds" (Blue Mesa Member, Formacja Petrified Forest, Arizona), stanowisko Placerias (Hrabstwo Apache, Arizona), Formacja Cumnock (Sanford Subbasin, Północna Karolina). Poza Ameryką Północną, stanowiska bogate w szczątki niewielkich archozauromorfów/archozaurów z późnego triasu są mniej liczne i słabiej zbadane. Najlepiej pod tym względem wypadają stanowiska z Wielkiej Brytanii: Panty-Ffynnon (Południowa Walia), Durnham Down (Clifton, Bristol), Microlestes Quarry (Holwell) (Whiteside et al., 2016; Foffa et al., 2014; Keeble et al., 2018). W ostatnich latach również z indyjskiej Formacji Tiki opisywane sa liczne i zróżnicowane skamieniałości niewielkich archozauromorfów (Ray et al., 2019). W wielu innych stanowiskach paleontologicznych, okazjonalnie odkrywane są mikroskamieniałości archozauromorfów lub właściwych archozaurów, zazwyczaj przy okazji prac badawczych dotyczących dużych kręgowców. Mimo ogromnego znaczenia niewielkich kręgowców dla poznania paleobioróżnorodności danych stanowisk, najczęściej materiał mikroskamieniałości jest badany pobieżnie i często pomijany. Materiał zebrany na stanowisku krasiejowskim jest

przypuszczalnie najbogatszym zbiorem mikroskamieniałości kręgowców z późnego triasu na świecie. Analiza kolekcji umożliwiła wyprowadzenie kilku bardzo ciekawych wniosków i obserwacji.

Wśród 50 morfotypów zebowych rozpoznanych jako należacych do archozauromorfów lub właściwych archozaurów, można wyróżnić kilka grup, które najprawdopodobniej reprezentują blisko ze sobą spokrewnione lub niekiedy tożsame taksony. Szczególnie ważne i interesujące jest znalezienie w zespole mikroskamieniałości kręgowców z Krasiejowa zębów wykazujących bardzo duże podobieństwo do uzebienia właściwych dinozaurów z grup Theropoda i Sauropodomorpha. Morfotyp A34 najprawdopodobniej reprezentuje uzębienie przedstawiciela wczesnych teropodów z grupy Coelophysoidea. Morfotypy A35 i szczególnie A49, mające wspólne cechy budowy z morfotypem A34, moga również reprezentować uzebienie teropodów. Morfotyp A49, charakteryzujący sie mniejszymi rozmiarami i mniej licznymi wyrostkami serracyjnymi na krawędziach, najprawdopodobniej reprezentuje zab młodocianego teropoda z tego samego lub pokrewnego taksonu. Celofyzoidy były szeroko rozpowszechnione w późnym triasie oraz we wczesnej jurze i zapewne zajmowały dominującą pozycję wśród niewielkich oportunistycznych drapieżników. Na niektórych stanowiskach paleontologicznych, celofyzoidy są najliczniejszymi drapieżnikami w danym zespole faunistycznym, co wskazuje na duży sukces ewolucyjny tej rodziny. Grupa ta obejmuje najczęściej zbliżone pod względem budowy ciała niewielkie lub średniej wielkości, delikatnie zbudowane drapieżne dinozaury o zifodontycznym uzębieniu przystosowanym do hipermięsożerności. Najliczniejsze triasowe szczatki teropodów z tej grupy pochodzą z Ameryki Północnej; są to Lepidus (Dockum, Hrabstwo Howard, Teksas, wczesny noryk) (Nesbitt i Ezcurra., 2015), Camposaurus (Placerias Quarry, Hrabstwo Apache, Arizona, noryk) (Hunt et al., 1998), Coelophysis (liczne stanowiska Grupy Chinle, Arizona, Kolorado, Nowy Meksyk, Teksas, datowane na noryk) (Camp i Weles, 1956; Padian, 1986; Parker i Irmis, 2005; Hunt i Wright, 1999; Colbert, 1947, 1989; Dubiel et al., 1989; Cope, 1887; Sullivan et al., 1996; Williston i Case, 1912; Gregory, 1972; Heckert et al., 2000; Murry, 1986; Lehman i Chatterjee, 2005). W Ameryce Południowej zostały odkryte dwa pewne taksony: Lucianovenator (Quebrada del Puma, Formacja Quebrada Del Barro, Argentyna, późny noryk lub retyk: Martinez i Apaldetti, 2017) i Powellvenator (Quebrada de Los Jachaleros, Formacja Los Colorados Argentyna, środkowy noryk: Ezcurra, 2017). Z terenów Europy opisano: Procompsognathus (Burren Quarry, Pfaffenhofen, Niemcy, noryk) (Fraas, 1913; Sereno i Wild, 1992) i Pendraig (Pant-y-ffynnon Quarry, Anglia, noryk-retyk) (Spiekman et al., 2021). Na terenie Polski stwierdzono obecność prawdopodobnych celofyzoidów na stanowisku Lipie Śląskie (Lisowice, noryk-retyk) (Dzik, 2008) i w Porębie (noryk-retyk) (Sulej et al., 2012). Są to jednak bardzo fragmentaryczne elementy szkieletu pozaczaszkowego, trudne do jednoznacznej identyfikacji. Celofyzoidy przetrwały z powodzeniem do wczesnej jury i z tego okresu znane są z terenów: Chin (You et al., 2014; Petterson i Olsen, 1961; Bien, 1940; Maisch i Matzke, 2003), Afryki Południowej (Raath, 1980; Munyikwa i Raath, 1999; Kitching i Raath, 1984; Yates, 2004), Anglii (Benton et al., 1995; Woodward, 1908; Carrano i Sampson, 2004; Andrews, 1921; Martill et al.,

2016), Zimbabwe (Bond, 1965, 1972; Raath, 1968, 1977), USA (Colbert, 1981; Rowe, 1989; Clark i Fastovsky, 1986; Brady, 1960; Marsh i Rowe, 2020; Breeden i Rowe, 2020). Poza niewielkimi i średniej wielkości przedstawicielami tej grupy wymienionymi powyżej, znanych jest kilka rodzajów, żyjących w późnym triasie i wczesnej jurze, o dużych rozmiarach, obejmujących zwierzęta o długości powyżej 4 metrów. Zęby tych teropodów mają zbliżony plan budowy, ale charakteryzują się wyraźnie większą masywnością. Okazy reprezentujące morfotyp A34 swoją budową najbardziej przypominają uzębienie *Coelophysis* (znanego od noryku do synemuru/pliensbachu) i wczesnojurajskiego *Dracoraptor*. Należy jednak zaznaczyć, że większość opisanych przedstawicieli Coelophysoidea znanych jest głównie z materiału pozaczaszkowego, niezawierającego elementów kości zębonośnych z uzębieniem, a więc dokładniejsze porównanie z większą liczbą opisanych taksonów jest niemożliwe. Obecność zębów oznaczonych jako należące do Coelophysoidea jest pierwszym stwierdzeniem przedstawicieli tego kladu (i jednocześnie teropodów jako grupy w ogóle) na stanowisku krasiejowskim. Znalezisko to poszerza zakres geograficznego występowania tej grupy dinozaurów w późnym triasie. Jest również kolejnym elementem upodabniającym zespół skamieniałości ze stanowiska krasiejowskiego do analogicznych faun kopalnych z terenów Ameryki Północnej i zachodniej Europy.

Zaskakująco duża część opisanych morfotypów wykazuje silne podobieństwo do uzębienia bazalnych i wczesnych przedstawicieli Sauropodomorpha. Co ciekawe, morfotypy te wykazują bardzo duża zmienność pod względem proporcji, kształtu korony i budowy krawędzi, przy jednoczesnym występowaniu kilku charakterystycznych wspólnych cech. Należy zaznaczyć, że część cech anatomicznych występujących u tych morfotypów może być również widoczna w uzębieniu innych zaawansowanych archozaurów należących do Aetosauria i Silesauridae. Przedstawiciele wszystkich tych trzech grup uznawani sa za zwierzeta wszystkożerne z tendencja do roślinożerności lub całkowicie roślinożerne. Na skutek konwergencji, mogło wykształcić się u nich uzębienie zbliżone budową jako wynik zajmowania podobnej niszy ekologicznej i pobierania takiego samego pokarmu w tych samych środowiskach. Na podstawie porównania z materiałem kopalnym pochodzącym z innych stanowisk mogę stwierdzić, że największe podobieństwo do uzębienia Sauropodomorpha oraz najwięcej wspólnych cech budowy wykazują morfotypy A23, A24, A25, A27 i A30. Przypuszczalnie do tej grupy należą też reprezentowane przez pojedyncze okazy morfotypy A26 i A32 oraz być może także A39. Morfotyp A22 posiada kilka charakterystycznych cech spotykanych w uzębieniu wczesnych zauropodomorfów, ale jest również unikalny i bardzo odbiega od standardowego uzebienia przedstawicieli tej grupy. Może on reprezentować nietypowe uzębienie nieznanego bazalnego zauropodomorfa, ale wykazuje też szereg cech nawiązujących do uzębienia aetozaurów lub też należy do zupełnie innej grupy zaawansowanych archozaurów. Morfotypy A23, A24 i A27 wykazują silne podobieństwo do uzębienia bazalnych zauropodomorfów, takich jak Pantydraco i Thecodontosaurus. Morfotypy A25 i A26 wykazują pod pewnymi względami podobieństwo do uzębienia wczesnych, ale bardziej zaawansowanych zauropodomorfów, takich jak Unaysaurus i Plateosaurus chociaż

charakteryzują się odmienną budową tylnej krawędzi. Bardzo charakterystyczną budowę posiadają zęby zaliczone do morfotypu A30, które przypominaja uzębienie przedstawicieli rodziny Massospondylidae oraz bardziej bazalnych Saturnaliidae. Morfotyp A32 wykazuje podobieństwo zarówno do morfotypów A25, A26, A30 jak i do uzębienia najbardziej bazalnych zauropodomorfów, takich jak Eoraptor. Nawet zakładając występowanie u bazalnych i wczesnych przedstawicieli zauropodomorfów częściowego heterodontyzmu, to tak duże zróżnicowanie morfotypów sugeruje obecność wiecej niż jednego taksonu. Odrzucając morfotyp A22 jako najbardziej problematyczny, nadal pozostaje nam przynajmniej siedem morfotypów o dużym podobieństwie do uzębienia zauropodomorfów. Rzuca się w oczy podział tych morfotypów na cztery grupy: zeby o cechach wskazujących na przynajmniej cześciowa miesożerność i najbardziej zbliżone do uzębienia najbardziej bazalnych zauropodomorfów takich jak Eoraptor (morfotyp A32), zęby o bardziej skomplikowanej budowie, wykazujące podobieństwo do uzębienia bazalnych zauropodomorfów z rodziny Saturnaliidae oraz do nieco późniejszych i bardziej zaawansowanych Massospondylidae (morfotyp A30), zęby wykazujące największe podobieństwo do wczesnych zauropodomorfów takich jak Thecodontosaurus lub Pantydraco (morfotyp A23, A24, A27) oraz zęby wykazujące największe podobieństwo do bardziej zaawansowanych, późnotriasowych zauropodów takich jak Unaysaurus i Plateosaurus (morfotyp A25, A26). Najstarsi i najbardziej prymitywni znani przedstawiciele zauropodomorfów to: Buriolestes (Stanowisko Buriol, Rio Grande Del Sul, Formacja Santa Maria, Brazylia, karnik) (Cabreira et al., 2016), Eoraptor (Cancha de Bochas, Formacja Ischigualasto, Argentyna, karnik) (Sereno et al., 1993), Panphagia (Valle Pintado, Formacja Ischigualasto, Argentyna, karnik) (Martinez i Alcober, 2009) i Pampadromaeus (Sito Janner, Formacja Ischigualasto, Brazylia, karnik) (Cabreira et al., 2011). Taksony te sa uznawane za najbardziej bazalne zauropodomorfy, wykazujące wiele cech wspólnych z wczesnymi teropodami, z którymi poczatkowo bywały łączone. Obecnie są niekiedy zaliczane do rodziny Saturnaliidae, która obejmuje także nieco bardziej zaawansowane i w większym stopniu przystosowane do roślinożerności taksony: Saturnalia (Wald-Sanga, Stanowisko Huene, Formacja Santa Maria, Brazylia, przełom karniku i noryku) (Langer et al., 1999), Chromogisaurus (Cancha de Bochas, Formacja Ischigualasto, Argentyna, karnik) (Ezcurra, 2010) i Nhandumirim (Wald Sanga, Rio Grande del Sul, Formacja Caturrita, Brazylia, noryk) (Marsola et al., 2019). Szczątki potencjalnych saturnalidów znane są również z Formacji Pebbly Arkose w Zimbabwe datowane na karnik (Raath et al., 1992). Są to najstarsze przypuszczalne pozostałości zauropodomorfów spoza Ameryki Południowej. Jak wspomniałem powyżej, okaz zaliczone do morfotypu A30 wykazuje również duże podobieństwo do Massospondylidae. Cechy wspólne mogą być wynikiem konwergencji lub też faktycznego pokrewieństwa pomiędzy nimi. Jest to już grupa zdecydowanie bardziej zaawansowana anatomicznie, mocniej przystosowana do roślinożerności i obejmująca często duże zwierzęta, dochodzące do kilku metrów długości. Większość przedstawicieli tej rodziny znanych jest z wczesnej jury, kiedy to przeżywała rozkwit. Jedynym pewnym taksonem z tej rodziny z okresu triasu jest: Coloradisaurus (Agua de la Peña, Formacja Los Colorados, Argentyna, noryk) (Bonaparte, 1969, 1978). Na terenie Afryki Południowej (Roodebloem, Dolny Fragment

Formacji Elliot, noryk) (Kitching i Raath, 1984) i Zimbabwe (Marshonaland, Formacja Peebly Arkose, karnik) (Scisio et al., 2021) znaleziono szczątki przypisane do Massospondylus, chociaż ich dokładna klasyfikacja nie jest pewna. Jeżeli rzeczywiście należa one do tego taksonu oznaczałoby to, że reprezentuje on takson o bardzo dużym zakresie występowania temporalnego, od karniku do synemuru. We wczesnej jurze rodzina ta uległa silnemu zróżnicowaniu i rozprzestrzeniła się na wiele nowych obszarów, ich szczatki oprócz Afryki Południowej, Zimbabwe i Argentyny znane sa z Lesoto (Kitching i Raath, 1984; Knoll, 2010, Bodenham i Barret, 2020), Namibii (Hölzforster et al., 1999), Stanów Zjednoczonych (Attridge et al., 1985), Indii (Kutty et al., 2007), Chin (Bien, 1940; Young, 1947, 1948, 1966; Hu, 1961; Patterson i Olson, 1961; Sekvia i Dong, 2010; Zhao, 1985; Xing et al., 2013; Reisz et al., 2013), a nawet Antarktydy (Hammer i Hickerson, 1993). Jak widać, grupa ta osiągnęła ogromny sukces ewolucyjny i przez długi czas stanowiła jedną z dominujących grup średniej wielkości i dużych roślinożerców. Morfotypy A23, A24 i A27 wykazują duże podobieństwo do uzębienia przedstawicieli bardziej bazalnej rodziny Thecodontosauridae. Jedynym pewnym taksonem z tej rodziny jest Thecodontosaurus, którego szczatki znaleziono w Anglii (Stanowisko Pant-y-flynnon, Wyspy Cowbridge, retyk) (Kermack, 1953), (Stanowisko Ruthin, Wyspy Cowbridge, retyk) (Robinson, 1957), (Stanowisko Tytherington, Bristol Chanell, retyk) (Marschall i Whiteside, 1980; Benton i Spencer, 1995), (Stanowisko Microlestes, Holwell, retyk) (Owen, 1871; Woodward, 1889), Niemiec (Stanowisko Helsach, Stuttgart, noryk) (Meyer, 1861), (Stanowisko Burrer, Plaffenhofen, noryk) (Fraas, 1907), (Leineck, Bawaria, wczesny późny trias) (Woodward, 1889) i Francji (Chappon, Saint-Rambert, noryk) (Gervais, 1861), (Mercey, Chilley, retyk) (Thomasset, 1930), (Provencheres-sur-Meuse, retyk) (Gaudry, 1890), (Stanowisko Voilot, retyk) (Corroy, 1934). Szczatki zaklasyfikowane jako należace do tego taksonu znane sa również ze skał wczesnojurajskich z Lesoto (Stanowisko Mafeteng, górna cześć Formacji Elliot) (Ellenberger, 1970) i Zimbabwe (Stanowiska Dingaan, Waterfall, Glen Vuragh, Karoo) (Maufe, 1916, MacGregor, 1929). Należy zaznaczyć, że wiele z tych odkryć pochodzących z XVIII i XIX wieku jest niepewna i materiał wymaga redeskrypcji, aby potwierdzić jego przynależność do Thecodontosaurus. Bardzo zbliżony pod względem budowy, do niedawna synonimizowany i być może blisko spokrewniony z nim jest takson Pantydraco (Yates, 2007) pochodzący z retyckich skał stanowiska Pant-y-Fynnon (Wyspy Cowbridge, Anglia). Ostatnią grupą zauropodomorfów wykazującą zbliżone cechy uzebienia do okazów ze stanowiska krasiejowskiego sa już bardziej zaawansowane rodziny Unaysauridae i Plateosauridae. Do pierwszej z tych rodzin zaliczają się: Unaysaurus (Stanowisko Aqua Negra, Rio Grande do Sul, Formacja Caturrita, Brazylia, noryk) (Leal et al., 2004), Macrocollum (stanowisko Wachholz, Rio Grande do Sul, Formacja Caturrita, Brazylia, noryk) (Müller et al., 2018) i Jaklapallisaurus (stanowisko Jaklapalli, górny odcinek Formacji Maleri, India, noryk) (Novas et al., 2011). Plateosauridae obejmują późnotriasowe i wczesnojurajskie, zaawansowane formy, takie jak Plateosaurus znany z bardzo licznych stanowisk z terenów Niemiec (formacja Trossingent, Formacja Lowenstein, Formacja Feurletten) (Moser, 2003; Huene, 1934; Cimerman, 1963; Dehm, 1935), Francji (Formacja Marnes, Pierreclos, Voillot) (Théobald et al., 1987; Lapparent, 1967)

(Corroy, 1934), Szwajcarii (Formacja Klettgau) (Peyer, 1956; Oberli, 1979; Galton, 1986) i Anglii (Formacja Westbury, retyk) (Martill i Dawn, 1986) datowanych na późny noryk i retyk. Innymi przedstawicielami tej rodziny sa: Issi z terenów Grenlandii (Stanowisko Iron Cake, Macknight Bjer, Formacja Malmros Klint, noryk) (Beccari et al., 2021) i przypuszczalnie Yimenosaurus z Chin (Jiaojiadan, Yunnan, Formacja Fengjiahe, hettang) (Bai et al., 1990). Kilka innych taksonów z późnego triasu wykazuje duże podobieństwo do Plateosauridae i niekiedy są włączane do tej grupy. Są to: Efraasia z terenów Niemiec (Stanowisko Goessel, Ochsenbach, Formacja Lowenstein, noryk) (Berckhemer, 1938), (Stanowisko Burrer, Formacja Lowenstein, noryk) (Fraas, 1907), Plateosauravus z Południowej Afryki (Kromme Spruit, Fomacja Elliot, noryk) (Haughton, 1924) i Ruehleia z terenów Niemiec (Grossen Gleichberg, Romhild, Formacja Trossingen, noryk) (Galton, 2001). Systematyka bazalnych i wczesnych zauropodomorfów nadal pozostaje nie do końca jasna i przynależność poszczególnych taksonów do rodzin ulega ciągłej zmianie. Jak widać, najbardziej bazalne zauropodomorfy żyjące w karniku i wczesnym noryku są znane z terenów Ameryki Południowej. Obszar ten najprawdopodobniej był miejscem powstania i pierwszej radiacji tej grupy. Bardziej zaawansowane zauropodomorfy, o większym stopniu przystosowania do roślinożerności, skolonizowały w noryku i retyku obszary Afryki, Europy i Azji, a we wczesnej jurze także Amerykę Północna. Obecność bardzo zróżnicowanego zespołu morfotypów zebowych, wykazujących silne lub bardzo silne powinowacto do zauropodomorfów, na stanowisku Krasiejowskim, może wskazywać na obecność kilku, przypuszczalnie aż czterech taksonów. Ich występowanie tutaj jest pierwszym stwierdzeniem obecności bazalnych i wczesnych Sauropodomorpha na terenie Polski i jednocześnie prawdopodobnie najstarszym na terenie Europy.

Kolejną ważną grupą zaawansowanych archozaurów najprawdopodobniej obecną na stanowisku krasiejowskim są wcześni przedstawiciele pterozaurów. Morfotyp A36 i w mniejszym stopniu także A37, wykazują szereg unikalnych cech charakterystycznych dla uzębienia tej grupy. Uzębienie posiadające bardzo wydłużoną podstawę korony, silnie spłaszczone w rzucie okluzalnym, ale bez wyraźnie zwężających się krawędzi oraz posiadające szerokie, niskie dentikle, są charakterystyczne dla bazalnych i wczesnych przedstawicieli Pterosauria, a nie stwierdzono ich u innych grup archozaurów. Uzębienie triasowych pterozaurów przypomina powierzchownie uzębienie niektórych przedstawicieli "Protorosauria". Grupa ta jednak jest uznawana obecnie za polifiletyczną, a występowanie u zaliczanych do nich wcześniej tanystrofeidów, wieloguzkowego uzębienia, jest obecnie uznawane za wynik konwergencji powstałej na skutek pobierania podobnego rodzaju pokarmu, jakim mogły być organizmy wodne lub owady. Należy zaznaczyć, że przynajmniej część bazalnych i wczesnych pterozaurów charakteryzowała się bardzo wyraźnym heterodontyzmem w uzębieniu. Zęby zlokalizowane w przedniej części rzędów zębowych były igłowate, spiczaste, cylindryczne i pozbawione krawędzi, z kolei zęby leżące w głębi szczęk miały często bardzo skomplikowaną i wieloguzkową budowę. Najbardziej bazalni przedstawiciele pterozaurów to: *Austriadactylus* znany z Włoch (Friuli-Venezia Giulia, Formacja Dolomia di Forni, retyk-noryk) (Wild, 1894) i Austrii (Ankershlag, formacja Seefelder Schchten, noryk-retyk) (Dalla Vecchia et al., 2002), Preondactylus z Włoch (Friuli-Venezia Giulia, Formacja Dolomia di Forni, retyk-noryk) (Dalla Vecchia, 1991; Dalla Vecchia et al., 1989; Wild, 1984) i Peteinosaurus z Włoch (Lombardia, formacja Zorzinio, noryk) (Wild, 1978). Bardziej zaawansowane i wyspecjalizowane triasowe pterozaury grupowane są w obrębie Eudimorphodontoidea. W ostatnich latach, systematyka wczesnych pterozaurów uległa rewizji i utworzony został klad Caviramidae obejmujący rodzinę Austriadraconidae i kilka problematycznych taksonów (Baron, 2020). Morfotyp A36 wykazuje największe podobieństwo do uzębienia właśnie przedstawicieli tych dwóch rodzin. Najlepiej poznany i najszerzej rozprzestrzeniony jest Eudimorphodon znany ze stanowisk z Włoch (Stanowisko Edenna Cave, formacja Zorzino, noryk) (Pina i Nossotti, 1989), (Stanowisko Cene, Dolina Seriana, formacja Zorzino) (Zambelli, 1973), (Purone, Friuli-Venezia Giulia, formacja Dolomia di Forni, noryk) (Dalla Vecchia, 2004), (Forchiar, Friuli-Venezia Giulia, Dolomia di Forni, noryk) (Dalla Vecchia, 1995), (Seazza, Friuli-Venezia Giulia, formacja Dolimia di Forni, noryk) (Dalla Vecchia, 2003), (Ponte Giurino, formacja Argilliti di Riva di Solto, noryk) (Wild, 1994), Francji (Saint-Nicolas-de-Port, formacja Gres a Avicula, retyk) (Sigogneau-Russell, 1983), Luksemburga (stanowisko Modernach, Steinmergel, noryk) (Hahn et al., 1984) i Szwajcarii (Breitelen, Hallau, formacja Klettgau, noryk-retyk) (Schalch i Peyer, 1919; Peyer, 1956). Przypuszczalnie, blisko z nim spokrewnione sa: Carniadactylus (stanowisko Forchiar, formacja Dolomia di Forni, Lombardia, Włochy, karnik/noryk) (Dalla Vecchia, 2009) i Arcticodactylus (Stanowisko Macknight Bjerg, formacja Fleming Fjord, Grenlandia, noryk) (Jenkins et al., 2001). Seazzadactylus, którego uzębienie jest najbardziej zbliżone do okazów zaliczonych do morfotypu A36 pochodzi z osadów wieku norvckiego ze stanowiska Friuli Venezia Gulia (formacja Dolomia di Forni, Włochy) (Dalla Vecchia, 2019). W obrębie wspomnianego kladu Caviramidae wyróżnia się następujące taksony: Caviramus (Schesaplana, formacja Kossen, Szwajcaria, wczesny retyk) (Fröbisch i Fröbisch. 2006), Raeticodactylus (stanowisko Canton Grison, formacja Kossen, Szwajcaria, późny noryk lub wczesny retyk) (Stecher, 2008), Austriadraco (Reither Joch-Alm, formacja Seefelder Schichten, Austria, noryk/retyk) (Wellnhofer, 2003; Kellner, 2015), Pachygnathus (formacja Quebrada del Barro, Argentyna, noryk/retyk) (Martinez et al., 2022), Yelaphomte (formacja Quebrada del Barro, Argentyna, noryk/retyk) (Martinez et al., 2022). Najbardziej zaawansowanym triasowym pterozaurem jest przedstawiciel rodziny Campylognathoididae - Bergamodactylus (stanowisko Cene, formacja Zorzino, Włochy, noryk) (Kellner, 2015). Wymienione powyżej taksony bazalnych i wczesnych pterozaurów dają nam pewien obraz wczesnej ewolucji tej grupy. Obecnie znany materiał kopalny wskazuje, że ośrodkiem wczesnej radiacji tej grupy były obszary Europy. Najstarsze pozostałości pterozaurów datowane są przynajmniej na przełom karniku i noryku. Dopiero z osadów późno noryckich znamy szczątki pterozaurów z południa Pangei (Argentyna). Obecność morfotypu A36 na stanowisku krasiejowskim jest pierwszym stwierdzeniem przedstawicieli tej grupy z triasu na terenie Polski. Ich

wiek (wczesny noryk) pokrywa się z zasięgiem temporalnym przynajmniej części europejskich taksonów.

Morfotyp A50 obejmujący tylko jeden, ale doskonale zachowany zab reprezentuje uzebienie młodocianego przedstawiciela aetozaurów został zaliczony do gatunku Stagonolepis olenkae. Jest on jedynym jak do tej pory rozpoznanym aetozaurem z tego stanowiska, a szczątki osobników wyrośnietych, przypuszczalnie dorosłych, sa bardzo licznie znajdowane na stanowisku krasiejowskim. Pewne różnice w budowie pomiędzy okazem A50 a zębami osobników o dużych rozmiarach są niemal na pewno wynikiem zmian zachodzących w rozwoju ontogenetycznym. Rodzaj Stagonolepis znany jest z dwóch innych stanowisk w Europie: (stanowisko Ebrach, Blasensandstein member, formacja Hassberge, Niemcy, karnik) (Kuhn, 1932; i Lossiemouth, Elgin, formacja Lossiemouth Sandstone, Szkocja, karnik) (Paton, 1975). W Stanach Zjednoczonych szczątki zaliczone do Stagonolepis znane są aktualnie z kilku stanowisk paleontologicznych (stanowisko Fort Wingate, formacja Blue Water Creek, grupa Chinle, Nowy Meksyk, noryk) (Heckert, 1997), stanowisko Lamy, Santa Rosa Member, grupa Chinle, Nowy Meksyk, noryk) (Heckert, 1999), stanowisko Krzyzanowski, Blue Mesa member, formacja Chinle, Arizona, noryk) (Heckert, 2004), stanowisk Upheaval Dome, Blue Mesa Member, Utah, noryk) (Heckert et al., 1999). Większość północnoamerykańskich okazów zaliczonych początkowo do rodzaju Stagonolepis obecnie jest uznawana za przedstawicieli bardzo blisko spokrewnionego rodzaju Calyptosuchus (Long i Ballew, 1985). Pozostałe, oznaczone jako Stagonolepis sp., również mogą zostać w przyszłości przeniesione do odrębnych taksonów. Mimo, że szczątki Stagonolepis znane są ze stanowiska krasiejowskiego niemal od początku badań tego miejsca, to wszystkie odkryte do tej pory okazy pochodzą od osobników dużych rozmiarów. Okaz reprezentujący morfotyp A50 jest jedynym fragmentem osobnika młodocianego, jaki został znaleziony do tej pory i najmniejszym zębem przedstawicieli aetozaurów w ogóle znanym obecnie nauce.

Pozostałe morfotypy zębowe rozpoznane jako należące do archozaurów ze stanowiska krasiejowskiego są zazwyczaj trudniejsze do interpretacji. Większość z nich, mimo charakterystycznych cech budowy, umożliwiających ich wyodrębnienie, jest bardzo unikalna, niepodobna do okazów opisanych z innych stanowisk paleontologicznych o podobnym wieku. Wiele z wyróżnionych morfotypów jest reprezentowanych przez bardzo nieliczne lub wręcz pojedyncze okazy, co umożliwia jedynie rozpoznanie ich odmienności, ale niewiele mówi o pozycji systematycznej zwierząt, do których należały. Późny trias był okresem bardzo intensywnej radiacji archozauromorfów oraz zaawansowanych archozaurów, szczególnie zaliczanych do grupy Pseudosuchia. Unikalność wielu z opisanych w niniejszej pracy morfotypów zębowych może wskazywać na pewną endemiczność późnotriasowej fauny krasiejowskiej. Jednakże, potwierdzenie powiązań niektórych elementów faunistycznych z taksonami opisanymi z innych obszarów (Ameryka Południowa, Ameryka Północna, zachodnia Europa i Indie) dowodzi, że następowała również migracja pomiędzy regionalnymi zbiorowiskami

funistycznymi. Część z opisanych morfotypów wykazuje podobieństwa do enigmatycznych, znanych w większości wyłacznie z materiału zebowego taksonów zaawansowanych archozaurów o nie do końca pewnej pozycji systematycznej. Sa to Revueltosaurus, Pekinosaurs, Crosbysaurus i Protecovasaurus, zazwyczaj umieszczanych na różnych pozycjach w obrębie Pseudosuchia lub określane jako Archosauriformes/Archosauria incertae sedis (o niepewnej pozycji). Niestety, wiekszość problematycznych morfotypów ze stanowiska krasiejowskiego jest reprezentowana przez słabo zachowane lub fragmentaryczne okazy, których nie można jednoznacznie przypisać do wyżej wymienionych taksonów, a jedynie zostały określone jako zbliżone budowa. Moga one reprezentować te taksony i byłyby wtedy pierwszym stwierdzeniem ich występowania poza terenami Ameryki Północnej lub też należą do pokrewnych, ale odmiennych form. Morfotyp A19 jest tutaj wyjątkiem, gdyż reprezentują go stosunkowo liczne okazy wykazujące bardzo duże podobieństwo budowy z uzębieniem Revueltosaurus i niemal na pewno reprezentujące ten rodzaj (lub formę bardzo blisko spokrewnioną). Rodzaj ten ma bardzo skomplikowaną historię, jeżeli chodzi o jego klasyfikację. Poczatkowo był uznawany za wczesnego dinozaura z grupy Ornitischia, następnie był lokowany na różnych pozycjach w obrębie Pseudosuchia, aby aktualnie być umieszczany jako takson siostrzany do Aetosauria. Szczątki Revueltosaurus zostały jak do tej pory odnaleziono na licznych stanowiskach w Ameryce Północnej (Revuelto Creek, formacja Bull Canyon, grupa Dockum, Nowy Meksyk) (Gregory, 1972), (Shark Tooth Hill, formacja Redonda, Nowy Meksyk) (Gregory, 1972), (Lower Kalgary, formacja Tecovas, grupa Dockum, Teksas) (Murry, 1986), (Stanowisko Montgomery, formacja Pekin, grupa Chatham, Karolina Północna) (Galton, 1983), (Stanowisko Jeremiach's Perch, Petrified Forest, formacja Chinle, Arizona) (Hunt i Eright, 1999), (Stanowisko NMMNH L-526, formacja Bull Canyon, Nowy Meksyk) (Heckert, 2002), (Stanowisko NMMNH 1171, Santa Rosa Member, formacja Chinle, Nowy Meksyk) (Heckert, 2002), (Stanowisko Stinking Springs, Blue Mesa Member, formacja Chinle, Arizona) (Polcyn et al., 2002), (Górne Calgary, formacja Tecovas, grupa Chinle, Teksas) (Lucas i Luo, 1993), (Placerias Quarry, Mesa Redondo member, formacja Chinle, Arizona) (Camp i Welles, 1956), (Stanowisko Inadvertent Hills, Petrified Forest member, formacja Chinle, Arizona) (Padian, 1986), (Stanowisko Blue Hills 1, Blue Mesa Member, formacja Chinle, Arizona) (Camp, 1939), (Stanowisko Revueltosaurus Quarry, Petrified Forest member, formacia Chinle, Arizona) (Parker et al., 2005), (Stanowisko Zuni Well Mound, Petrified Forest member, formacja Chinle, Arizona) (Parker i Barton, 2008), (Stanowisko Rap Hill, Petrified Forest member, formacja Chinle, Arizona) (Nesbitt et al., 2009), (Stanowisko Moncure, formacja Cumnock, grupa Chatman, Karolina Północna) (Mitchell et al., 2010). Wszystkie te stanowiska datowane są na noryk. Okazy krasiejowskie wykazują pewne różnice w porównaniu z typowymi okazami z Ameryki Północnej, ale jednocześnie łączy je większe wzajemne podobieństwo niż z jakimikolwiek innymi rozpoznanymi typami uzębienia. Wystąpienie Revueltosaurus w osadach z Krasiejowa jest pierwszym potwierdzeniem obecności tego taksonu poza Ameryką Północną.

Morfotypy A10, A11, A14 i A48 reprezentowane są w kolekcji przez liczne i często bardzo dobrze zachowane okazy, które można jednoznacznie przypisać jako należące do *Protecovasaurus*. Takson ten został do tej pory odnaleziony na stanowiskach z Ameryki Północnej (Hrabstwo County, formacja Tecovas, Chinle, Teksas) (Lucas i Luo, 1993), (Stanowisko Otis Chalk, formacja Colorado City, grupa Dockum, Teksas) (Anonymous, 1939), (Stanowisko Lower Calgary, Hrabstwo County, formacja Tecovas, Chinle, Teksas) (Murry, 1986) datowanych na noryk, oraz na jednym stanowisku z Indii (stanowisko Tikhi, formacja Tiki) (Ray et al., 2019) datowanym według różnych autorów na wczesny lub późny karnik. Okazy krasiejowskie są nieodróżnialne od okazów pochodzących z tych stanowisk, a jednocześnie uzębienie *Protecovasaurus* jest unikalne w swojej budowie, tak więc identyfikacja ich jest bardzo prawdopodobna. Jest to więc kolejny element faunistyczny łączący stanowisko Krasiejowskie ze stanowiskami zarówno indyjskimi jak i północnoamerykańskimi. Wystąpienie *Protecovasaurus* w osadach z Krasiejowa jest także pierwszym stwierdzeniem obecności tego taksonu na terenie Europy i w Polsce.

## 7. Uwagi końcowe

Badania mikroskamieniałości kręgowców ze Stanowiska Dokumentacyjnego "Trias" w Krasiejowie wykazały, że szczątki małych zwierząt występują tu obficie i są silnie zróżnicowane taksonomicznie. W zebranej dotychczas kolekcji, liczącej ponad 3500 okazów, rozpoznane zostały szczątki zauropsydów opisanych w tej pracy, a także ryb, płazów i synapsydów, które czekają na dokładne opracowanie.

Ponad 220 okazów zębowych zauropsydów zostało zaliczonych do ich dwóch głównych grup: Lepidosauromorpha i Archosauromorpha.

Na podstawie charakterystycznych cech budowy wydzielono 16 odrębnych morfotypów lepidozauromorfów i aż 50 morfotypów archozauromorfów. Dokładne porównanie wydzielonych morfotypów z okazami opisanymi na innych stanowiskach paleontologicznych umożliwiło rozpoznanie taksonomiczne części z nich. Na stanowisku krasiejowskim wyróżniono przynajmniej cztery odrębne taksony lepidozauromorfów: cf. *Gephyrosaurus, Planocephalosaurus, Clevosaurus* i Rebbanosaurus. Część okazów wykazuje podobieństwa także do *Deltadectes* i *Godavarisaurus*. Są to pierwsze stwierdzenia tych taksonów ze stanowiska krasiejowskiego i terenu Polski w ogóle. Przedstawiony opis udowadnia, że występowały tu obok siebie zarówno bazalne niesfenodontowe rynchocefale jak i właściwe Sphenodontia, co wiązało się zapewne z podziałem nisz pokarmowych. Tak duże zróżnicowanie taksonomiczne rynchocefali na jednym stanowisku jest unikatowe. Fauna rynchocefali ze stanowiska krasiejowskiego najbardziej przypomina fauny znane z zachodniej Europy, ale posiada też elementy wspólne dla Indii i Ameryki Południowej.

Wśród morfotypów archozauromorfów kilka udało się przypisać do konkretnych grup lub nawet rodzajów opisanych z innych stanowisk. Są wśród nich zęby należące do prymitywnych teropodów z grupy Coelophysoidae, przynajmniej cztery odrębne taksony o wyraźnym powinowactwie do wczesnych i bazalnych Sauropodomorpha oraz jeden morfotyp reprezentujący najpewniej uzębienie bazalnego pterozaura. Znaleziska przedstawicieli tych grup są bardzo ważne dla zrozumienia ich wczesnej ewolucji. Są to pierwsze doniesienia obecności tych grup na stanowisku krasiejowskim i jedne z nielicznych z terenu Polski w ogóle Poza przedstawicielami dinozaurów i pterozaurów udało się rozpoznać kilka innych potencjalnych taksonów opisanych z równowiekowych stanowisk Ameryki Północnej: *Revueltosaurus, Protecovasaurus,* cf. *Pekinosaurus* i cf. *Crosbysaurus*. Taksony te nie były do tej pory rozpoznane z terenów Polski. Dodatkowo wśród morfotypów archozauromorfów wyróżniono wiele trudnych do identyfikacji, o bardzo charakterystycznych i unikalnych cechach budowy odróżniających je od okazów zębowych opisanych z innych lokalizacji. Dokładniejsze rozpoznanie ich przynależności systematycznej będzie kolejnym celem badań. Stanowisko krasiejowskie jest corocznie eksploatowane i każdy sezon przynosi odkrycia nowych skamieniałości, co daje dobre perspektywy na przyszłe odkrycia i badania.

## 8. Spis piśmiennictwa

Alcober, O. 2000. Redescription of the skull of *Saurosuchus galilei* (Archosauria: Rauisuchidae). Journal of Vertebrate Paleontology 20: 302–316.

Andrews, C.W. 1921. On some remains of a theropodous dinosaur from the Lower Lias of Barrowon-Soar. Annals and Magazine of Natural History, series 9 8: 570-576.

Anonymous. 1939. The third quarterly report covering the quarter ending December 31,1939 for the state-wide paleontologic-mineralogic survey in Texas. A Federal Works Agency Work Projects Administration Project. O.P. No. 665-66-3-233. State Serial No. 300-88: 1-47.

Anonymous. 1983. Dinosaur ancestors unearthed in Texas. Science News 124(23): 357.

Antczak, M. 2016. Late Triassic aetosaur (Archosauria) from Krasiejów (SW Poland): new species or an example of individual variation?: Osteological Description of Aetosaur Skulls. Geological Journal 51(5): 779-788.

Antczak, M., Bodzioch, A. 2018a. Ornamentation of dermal bones of *Metoposaurus krasiejowensis* and its ecological implications. PeerJ 6: e5267(1).

Antczak, M., Bodzioch, A. 2018b. Diversity of Fish Scales in Late Triassic deposits of Krasiejów (SW Poland). Paleontological Research vol. 22, nr 1:.91-100.

Apesteguia, S., Gomez, R.O., Rougier, G.W. 2012. A basal sphenodontian (Lepidosauria) from the Jurassic of Patagonia: new insights on the phylogeny and biogeography of Gondwanan rhynchocephalians. Zoological Journal of the Linnean Society166: 342–360.

Apesteguía, S., Novas, F.E. 2003. Large Cretaceous sphenodontian from Patagonia provides insight into lepidosaur evolution in Gondwana. Nature 425 (6958): 609–612.

Attridge, J., Crompton, A.W., Jenkins, F.A. 1985. The southern African Liassic prosauropod *Massospondylus* discovered in North America. Journal of Vertebrate Paleontology 5(2):128-132.

Bai, Z., Yang, J., Wang, G. 1990. *Yimenosaurus*, a new genus of Prosauropoda from Yimen County, Yunnan province. Yuxiwenbo (Yuxi Culture and Scholarship) 1:14-23.

Baron, M.G. 2020. Testing pterosaur ingroup relationships through broader sampling of avemetatarsalian taxa and characters and a range of phylogenetic analysis techniques. PeerJ 8: e9604.

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.

Beccari, V., Mateus, O., Wings, O., Milàn, J., Clemmensen, L.B. 2021. *Issi saaneq* gen. et sp. nov.—A New Sauropodomorph Dinosaur from the Late Triassic (Norian) of Jameson Land, Central East Greenland. Diversity 13(11): 561.

Becerra, M.G., Gomez, K.L., Pol, D. 2017. A sauropodomorph tooth increases the diversity of dental morphotypes in the Cañadón Asfalto Formation (Early – Middle Jurassic) of Patagonia. Comptes Rendus Palevol 16(8).

Becker, A. 2015. Ambiguities in conchostracan biostratigraphy: A case study of the Permian– Triassic boundary. Annales Societatis Geologorum Poloniae 85: 697–701.

Benton, M,J. 1985. Classification and phylogeny of the diapsid reptiles. Zoological Journal of Linnean Society 84: 97-164.

Benton, M,J. 1999. *Scleromochlus taylori* and the origin of dinosaurs and pterosaurs. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B. 354, s. 1423–1446.

Benton, M.J. 2005. Vertebrate Paleontology. Third edition. Blackwell Publishing, 2005.

Benton, M.J., Juul, L., Storrs, G., Galton, P. 2000. Anatomy and systematics of the prosauropod dinosaur *Thecodontosaurus antiquus* from the Upper Triassic of Southwest England. Journal of Vertebrate Paleontology. 20(1): 77-108.

Benton, M.J., Martill, D.M., Taylor, M.A. 1995. The first Lower Jurassic dinosaur from Scotland: limb bone of a ceratosaur theropod from Skye. Scottish Journal of Geology 31(2): 177-182.

Benton, M.J., Spencer, P.S. 1995. Fossil Reptiles of Great Britain. Chapman & Hall, London 1-386.

Berckhemer, F. 1938. Vertebrate remains from the Stubensandstein of Stromberg. Aus der Heimat 51(7/8): 188-198.

Bianchi-Brust, A.C., Desojo, J.B., Schultz, C.L., Neto, V.P. 2018. Osteology of the first skull of *Aetosauroides scagliai* Casamiquela 1960 (Archosauria: Aetosauria) from the Upper Triassic of southern Brazil (Hyperodapedon Assemblage Zone) and its phylogenetic importance. PLoS ONE 13(8): e0201450.

Bien, M.N. 1940. Discovery of Triassic saurischian and primitive mammalian remains at Lufeng, Yunnan. Bulletin of the Geological Society of China 20(3/4):225-234.

Błażejowski, B., Gieszcz, P., Tyborowski D. 2016. New finds of well-preserved Tithonian (Late Jurassic) fossils from the Owadów-Brzezinki Quarry, Central Poland: a review and perspectives. VOLUMINA JURASSICA, 2016, XIV: 123–132.

Bodenham, E.H., Barrett, P.M. 2020. A new specimen of the sauropodomorph dinosaur *Ignavusaurus rachelis* from the Early Jurassic of Lesotho. Palaeontologia Africana 54: 48-55.

Bodzioch, A., Jewuła, K., Matysik, M., Szulc, J. 2018. Sesja terenowa B. Paleośrodowiskowe uwarunkowania powstawania kopalnych biocenoz i interpretacja procesów tafonomicznych w osadach górnego triasu Śląska. In: Kędzierski, M. & Gradziński, M. (eds), Polska Konferencja Sedymentologiczna POKOS 7, Góra Św. Anny, 4–7 czerwca 2018 r. Materiały konferencyjne. Polskie Towarzystwo Geologiczne, Kraków, pp. 27–32.

Bodzioch, A., Kowal-Linka, M. 2012. Unraveling the origin of the Late Triassic multitaxic bone accumulation at Krasiejow (S Poland) by diagenetic analysis. Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology 346-347: 25-36.

Bonaparte, J.F. 1969. Two new reptilian "faunas" of the Argentine Triassic. Gondwana Stratigraphy (IUGS Symposium, Buenos Aires) 2: 283-306.

Bonaparte, J.F. 1978. *Coloradia brevis* n. g. et n. sp. (Saurischia - Prosauropoda), a plateosaurid dinosaur from the Upper Triassic Los Colorados Formation of La Rioja, Argentina. Ameghiniana 15 (3–4): 327-332.

Bonaparte, J.F., Sues, H.D. 2006. A new species of *Clevosaurus* (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the Upper Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil. Palaeontology 49: 917-923.

Bond, G. 1965. Some new fossil localities in the Karroo System of Rhodesia. Arnoldia, Series of Miscellaneous Publications, National Museum of Southern Rhodesia 2(11): 1-4.

Bond, G. 1972. Milestones in Rhodesian paleontology (1901-1971). Transactions of the Geological Society of South Africa 75(2): 151-158.

Brady, L.F. 1960. Dinosaur tracks from the Navajo and Windgate sandstones. Plateau 32(4): 81-82.

Brea, G., Bonaparte, J.F., Schultz, C.L., Martinelli, A.G. 2005. A new specimen of *Guaibasaurus candelariensis* (basal Saurischia) from the Late Triassic Caturrita Formation of southern Brazil. In: A.W.A. Kellner, D.D.R. Henriques & T. Rodrigues, eds., II Congresso Latino-Americano de Paleontologia de Vertebrados, Boletim de Resumos. Museum Nacional/UFRJ, Rio de Janeiro 55-56.

Breeden, B.T., Rowe, T.B. 2020. New specimens of *Scutellosaurus lawleri* Colbert, 1981, from the Lower Jurassic Kayenta Formation in Arizona elucidate the early evolution of thyreophoran dinosaurs. Journal of Vertebrate Paleontology 40(4): e1791894: 1-32.

Bronzati, M., Müller, R.T., Langer, M.C. 2019. Skull remains of the dinosaur *Saturnalia tupiniquim* (Late Triassic, Brazil): With comments on the early evolution of sauropodomorph feeding behavior. PLoS ONE 14(9): e0221387.
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.

Buckland, B. 1824. Reliquiæ Diluvianæ; or, Observations on the Organic Remains Contained in Caves, Fissures, and Diluvial Gravel, and on Other Geological Phenomena, Attesting the Action of an Universal Deluge. Second Edition. John Murray, London 1-303.

Buckley, L.G., Currie, P.J. 2014. Analysis of intraspecific and ontogenetic variation in the dentition of *Coelophysis bauri* (Late Triassic), and implications for the systematics of isolated theropod teeth. New Mexico Museum Of Natural History and Science. Bulletin 63: 1-73.

Cabreira, S.F., Kellner, A.W.A., Dias-da-Silva, S., Silva, L.R., Bronzati, M., Marsola, J.C.A., Müller, R.T., Bittencourt, J.S., Batista, B.J., Raugust, T., Carrilho, A. Brodt, R., Langer, M.C. 2016. A unique Late Triassic dinosauromorph assemblage reveals dinosaur ancestral anatomy and diet. Current Biology 26(22): 3090-3095.

Cabreira, S.F., Schultz, C.L., Bittencourt, J.S., Soares, M.B., Fortier, D.C., Silva, L.R., Langer, M.C. 2011. New stem-sauropodomorph (Dinosauria, Saurischia) from the Triassic of Brazil. Naturwissenschaften 98(12): 1035-1040.

Camp, C.L. 1930. A study of the phytosaurs with description of new material from western North America. *University of California Memoirs* 10:1-174

Camp, C. L., Welles, S. P. 1956. Triassic dicynodont reptiles: Memoirs of the University of California 13: 255-348.

Carroll, R.L. 1988a. Late Paleozoic and Early Mesozoic lepidosauromorphs, and their relation to lizard ancestry. In R. Estes and G. Pregill (editors), Phylogenetic relationships of the lizard families,. Palo Alto: 99-118.

Carrano, M.T., Sampson, S.D. 2004. A review of coelophysoids (Dinosauria: Theropoda) from the Early Jurassic of Europe, with comments on the late history of the Coelophysoidea. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte (9): 537-558.

Cau, A. 2018. The assembly of the avian body plan: a 160-million-year long process. Bollettino della Società Paleontologica Italiana. 57(1): 1-25.

Chambi-Trowell, S.A.V., Martinelli, A.G., Whiteside, D.I., Romo de Vivar, P.R., Soares, M.B., Schultz, C.L., Gill, P.G., Benton, M.J., Rayfield, E.J. 2021. The diversity of Triassic South American sphenodontians: a new basal form, clevosaurs, and a revision of rhynchocephalian phylogeny. Journal of Systematic Palaeontology. 19(1): 1-34.

Chatterjee, S. 1985. *Postosuchus*, a new thecodontian reptile from the Triassic of Texas and the origin of tyrannosaurs. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences 309(1139): 395-460.

Cimerman, F. 1963. On a dinosaur graveyard. Proteus 25(4-5): 116-119.

Clark, J.M., Fastovsky, D.E. 1986. Vertebrate biostratigraphy of the Glen Canyon Group in northern Arizona. The Beginning of the Age of the Dinosaurs: Faunal change across the Triassic-Jurassic boundary, N. C. Fraser and H.-D. Sues, eds., Cambridge University Press: 285-301.

Colbert, E.H. 1947. The little dinosaurs of Ghost Ranch. Natural History 59(9): 392-399; 427-428.

Colbert, E.H. 1952. A pseudosuchian reptile from Arizona. Bulletin of the American Museum of Natural History 99: 565-592.

Colbert, E.H. 1970. The Gliding Triassic Reptile *Icarosaurus*. Bulletin of the American Museum of Natural History 143: 85-142.

Colbert, E.H. 1981. A primitive ornithischian dinosaur from the Kayenta Formation of Arizona. Museum of Northern Arizona Bulletin 53: 1-61.

Colbert, E.H. 1989. The Triassic dinosaur *Coelophysis*. Museum of Northern Arizona Bulletin 57: 1-174.

Cope, E.D. 1887. The dinosaurian genus Coelurus. American Naturalist 21: 367-369.

Corroy, G. 1934. Stratigraphic and tectonic study of the northern regions of the threshold of Burgundy and the basin of the Vosges mineral waters. Annales de la Faculté des Sciences de Marseille, IIe Série 7(1): 1-80.

Dadlez, R., Marek, S., Pokorski, J. 2000. Mapa geologiczna Polski bez utworów kenozoiku w skali 1 : 1 000 000. [Geological map of Poland without Cainozoic deposits, scale 1 : 1 000 000.] Państwowy Instytut Geologiczny, Warsaw.

Dalla Vecchia, F.M. 1991. Note on the stratigraphy, sedimentology, and paleontology of the Dolomia di Forni (Upper Triassic) of the Rio Seazza Valley (Preone, Friuli-Venezia Giulia). Gortania - Atti del Museo Friulano di Storia Naturale 12(90): 7-30.

Dalla Vecchia, F.M. 1995. A new pterosaur (Reptilia, Pterosauria) from the Norian (Late Triassic) of Friuli (northeastern Italy). Preliminary note. Gortania - Atti del Museo Friulano di Storia Naturale 16: 59-66.

Dalla Vecchia, F.M. 2003. A review of the Triassic pterosaur record. Rivista del Museo Civico di Scienze Naturali "*E. Caffi*" Bergamo 22: 13-29.

Dalla Vecchia, F.M. 2004. An *Eudimorphodon* (Diapsida, Pterosauria) specimen from the Norian (Late Triassic) of north-eastern Italy. Gortania - Atti del Museo Friulano di Storia Naturale 25: 47-72.

Dalla Vecchia, F.M. 2009. Anatomy and systematics of the pterosaur *Carniadactylus* gen. n. *rosenfeldi* (Dalla Vecchia, 1995). Revista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia 115: 159-188.

Dalla Vecchia, F.M. 2019. *Seazzadactylus venieri* gen. et sp. nov., a new pterosaur (Diapsida: Pterosauria) from the Upper Triassic (Norian) of northeastern Italy. PeerJ 7: e7363.

Dalla Vecchia, F.M., Muscio, G., Wild, R. 1989. Pterosaur remains in a gastric pellet from the Upper Triassic (Norian) of Rio Seazza Valley (Udine, Italy). Gortania - Atti del Museo Friuliano di Storia Naturale 10: 121-132.

Dalla Vecchia, F.M., Wild, R., Hopf, H., Reitner, J. 2002. A crested rhamphorhynchoid pterosaur from the Late Triassic of Austria. Journal of Vertebrate Paleontology 22(1): 196-199.

DeMar, D.G., Jones, M.E.H, Carrano, M.T. 2022. A nearly complete skeleton of a new eusphenodontian from the Upper Jurassic Morrison Formation, Wyoming, USA, provides insight into the evolution and diversity of Rhynchocephalia (Reptilia:Lepidosauria). Journal of Systematic Paleontology 20(1): 1-64.

De Queiroz, K., Gauthier, J. A. 2020. Lepidosauria. Pp. 1079–1085. In: K. de Queiroz, P. D. Cantino & J. A. Gauthier (eds) Phylonyms: a companion to the PhyloCode. CRC Press, Boca Raton.

Dehm, R. 1935. Observations on the upper Bunter Keuper from middle Franconia. Zentralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Abteilung B: Geologie und Paläontologie 1935(4):97-109.

Dilkes, D.W.1998. The Early Triassic rhynchosaur *Mesosuchus browni* and the interrelationships of basal archosauromorph reptiles. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B 353:501-541.

Dróżdż, D. 2018. Osteology of a forelimb of an aetosaur *Stagonolepis olenkae* (Archosauria: Pseudosuchia: Aetosauria) from the Krasiejów locality in Poland and its probable adaptations for a scratch-digging behavior. PeerJ 6:e5595.

Dubiel, R.F., Good, S.C., Parrish, J.M. 1989. Sedimentology and paleontology of the Upper Triassic Chinle Formation, Bedrock, Colorado. The Mountain Geologist 26(4):113-126.

Duffin, C.J., 1995. The first sphenodontian remains (Lepidosauromorpha, Reptilia) from the Late Triassic of the Gaume (southern Belgium): Jurassic– Triassic vertebrates: Bulletin de la Société Belge de Géologie 104: 35–41.

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(3):556-574.

Dzik, J. 2008. Gill structure and relationships of the Triassic cycloid crustaceans. *Journal of Morphology*, 269: 1501–1519.

Dzik, J., Niedźwiedzki, G, Sulej, T. 2008. A Dicynodont-Theropod Association in the Latest Triassic of Poland. Acta Palaeontologica Polonica 53(4):733-738.

Dzik, J., Sulej, T. 2007. A review of early late Triassic Krasiejów biota from Silesia, Poland. Palaeontologia Polonica 64: 3-37.

Dzik, J., Sule, j T. 2016. An Early Late Triassic Long-Necked Reptile with a Bony Pectoral Shield and Gracile Appendages. Acta Palaeontologica Polonica 61(4).

Dzik, J., Sulej, T., Kaim, A., Niedźwiedzki, R. 2000. Późnotriasowe cmentarzysko kręgowców lądowych w Krasiejowie na Śląsku Opolskim (Post-Triassic graveyard of terrestrial vertebrates in Krasiejów in Opole, Silesia). Przegląd Geologiczny 48(3):226-235.

Ellenberger, P. 1970. The paleontological levels of the first appearance of primordial mammals in southern Africa and their ichnology. Establishment of detailed stratigraphic zones in the Stormberg of Lesotho (southern Africa) (Upper Triassic to Jurassic). In: S.H. Haughton, ed., Second Symposium on Gondwana Stratigraphy and Paleontology, International Union of Geological Sciences. Council for Scientific and Industrial Research, Pretoria 343-370.

Evans, S. E. 1980. The skull of a new eosuchian reptile from the Lower Jurassic of South Wales. Zoological Journal of the Linnean Society. 70, 203–264.

Evans, S.E. 2009. An early kuehneosaurid reptile (Reptilia:Diapsida) from the Early Triassic of Poland. Palaeontologia Polonica 65:145-178.

Evans, S.E., Kermack, K.A. 1994. Assemblages of small terrestrial tetrapods from the Early Jurassic of Britain. In: Fraser NC, Sues H-D, eds, In the shadow of the dinosaurs: Early Mesozoic tetrapods. Cambridge: Cambridge University Press: 271–283.

Evans, S.E., Borsuk-Białynicka, M. 2009. A small lepidosauromorph reptile from the Early Triassic of Poland. Palaeontologia Polonica 65.179-202.

Evans, S.E., Prasad, G.V.R., Manhas, B.K. 2001. Rhynchocephalians (Diapsida: Lepidosauria) from the Jurassic Kota Formation of India. Zoological Journal of the Linnean Society 133(3):309–334.

Ezcurra, M.D. 2010. A new early dinosaur (Saurischia: Sauropodomorpha) from the Late Triassic of Argentina: a reassessment of dinosaur origin and phylogeny. Journal of Systematic Palaeontology 8:371-425.

Ezcurra, M.D. 2017. A new early coelophysoid neotheropod from the Late Triassic of northwestern Argentina. Ameghiniana 54(5):506-538.

Ezcurra, M.D. 2016. The phylogenetic relationships of basal archosauromorphs, with an emphasis on the systematics of proterosuchian archosauriforms. PeerJ 4:e1778.

Ezcurra, M,D., Scheyer, T.M., Butler, R.J. 2014. The origin and early evolution of Sauria: Reassesing the Permian Sauria fossil record and the timing of the crocodile-lizard divergence. PLOS ONE 9(5).e89165.

Ferigolo, J., Langer, M.C. 2007. A Late Triassic dinosauriform from south Brazil and the origin of the ornithischian predentary bone. Historical Biology 19(1):23-33.

Fiałkowska-Mader, A., 2015. Record of climatic changes in the Triassic palynological spectra from Poland. Geological Quarterly, 59: 615–653.

Foffa, F., Whiteside, D.I., Viegas, P.A., Benton, M.J., 2014. Vertebrates from the Late Triassic *Thecodontosaurus*-bearing rocks of Durdham Down, Clifton (Bristol, UK). Proceedings of the Geologists' Association 125, 317–328.

Ford, D.P., Evans, S.E., Choiniere, J., Fernandez, V. 2021. A reassessment of the enigmatic diapsid *Paliguana whitei* and the early history of Lepidosauromorpha. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 288(1957):20211084.

Fostowicz-Frelik, Ł., Sulej, T. 2009. Bone histology of *Silesaurus opolensis* Dzik, 2003 from the Late Triassic of Poland. Lethaia 43(2):137 - 148.

Fraas, E. 1907. *Aetosaurus crassicauda* n.sp. together with observations on the pelvis of aetosaurs. Mitteilungen aus dem Königlichen Naturalien-Kabinett zu Stuttgart 42:101-109.

Fraas, E. 1913. The newest dinosaur finds in the Swabian Trias. Naturwissenschaften 1(45):1097-1100.

Fraser, N.C. Benton, M.J., 1989. The Triassic reptiles *Brachyrhinodon* and *Polysphenodon* and the relationships of the sphenodontids: Zoological Journal of the Linnean Society, v. 96, p. 413–445.

Fraser, N.C. 1988. The osteology and relationships of *Clevosaurus* (Reptilia: Sphenodontia). Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, 321, 125–178.

Fraser, N.C. Walkden, G.M. 1983. The ecology of a Late Triassic reptile assemblage from Gloucestershire, England. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 42:341-365.

Fraser, N.C. 1982. A new rhynchocephalian from the British Upper Trias. Palaeontology 25(4):709-725.

Fraser, N.C. 1986. New Triassic sphenodontids from south-west England and a review of their classification: Palaeontology, v. 29, p. 165-186.

Fraser, N.C. 1993. A new sphenodontian from the early Mesozoic of England and North America: Implications for correlating early Mesozoic continental deposits. In: Lucas, S.G., & Morales, M., eds., The Nonmarine Triassic: New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin, v. 3, p. 135– 139.

Fraser, N.C., Shelton, C.G. 1988. Studies of tooth implantation in fossil tetrapods using high-resolution X-radiography: Geological Magazine, v. 125, p. 117-122.

Fraser, N.C., Walkden, G.M. 1983. The ecology of a Late Triassic reptile assemblage from Gloucestershire, England. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 42:341-365.

Fröbisch, N.B., Fröbisch, J. 2006. A new basal pterosaur genus from the Upper Triassic of the Northern Calcareous Alps of Switzerland. Palaeontology 49(5):1081-1090.

Galton, F.M., Yates, A.M., Kermack, D.M. 2007. *Pantydraco* n. gen. for *Thecodontosaurus caducus* Yates, 2003, a basal sauropodomorph dinosaur from the Upper Triassic or Lower Jurassic of South Wales, UK. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen 243(1):119-125.

Galton, P.M.1985. Diet of prosauropods from the Late Triassic and Early Jurassic. Lethaia 18(2).

Galton, P.M.1983. The oldest ornithischian dinosaurs in North America from the Late Triassic of Nova Scotia, N.C., and Pa. Geological Society of America 18th Annual Meeting, Northeastern Section, Kiamesha Lake, NY. Abstracts with Programs 15(3):122.

Galton, P.M. 1986. Prosauropod dinosaur *Plateosaurus* (= *Gresslyosaurus*) (Saurischia: Sauropodomorpha) from the Upper Triassic of Switzerland. Geologica et Palaeontologica 20:167-183.

Galton, P.M. 2001. The prosauropod dinosaur *Plateosaurus* Meyer, 1837 (Saurischia: Sauropodomorpha; Upper Triassic). II. Notes on the referred species. Revue Paléobiologie, Genève 20(2):435-502.

Gauthier, J., Estes, R., De Queiroz, K. 1988a. A phylogenetic analysis of Lepidosauromorpha. In: Estes, R., and Pregill, G.K (eds), The phylogenetic relationships of the lizard families: essays commemorating Charles L. Camp. Stanford University Press, Palo Alto, p. 15-98.

Gauthier, J., Kluge, A.G., Rowe, T. 1988b. Amniote phylogeny and the importance of fossils. Cladistics 4:105–209.

Gauthier, J.A., Estes, R., de Queiroz, K., 1988c, A phylogenetic analysis of Lepidosauromorpha. In: Estes, R., and Pregill, G., eds., Phylogenetic Relationships of the Lizard Families: Essays Commemorating Charles L. Camp: Stanford, California, Stanford University Press, p. 15–98.

Gauthier, J.A., Kearney, M., Anderson Maisano, J., Rieppel, O., Behlke A,D,B. 2012. Assembling the Squamate Tree of Life: Perspectives from the Phenotype and the Fossil Record. Bulletin of the Peabody Museum of Natural History 53(1):3–308.

Gądek, K. 2012. Palaeohistology of ribs and clavicle of Metoposaurus diagnosticus from Krasiejów (Upper Silesia, Poland). Opole Scientific Society Nature Journal No 45 – 2012: 39-42.

Gaudry, A. 1890. Les Enchainements du Monde Animal dans les Temps Geologiques. Fossiles Secondaires. 1-322.

Gervais, P. 1861. Presence of the extinct genus *Thecodontosaurus* in France. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences à Paris 52:347-349.

Godefroit, P., Cuny, G. 1997. Archosauriform tewth from the upper Triassic of Saint ·Nicolas-de-Port (Northeastern France. Palaeovertebrata, Montpellier. 26 (1-4): 1-34.

Godefroit, P., Sigogneau-Russell, D. 1995. Cynodonts and primitive mammals form the Upper Triassic, in the Lorraine region and Luxembourg. Bulletin de la Société Belge de Géologie 104(1-2):9-21.

Gregory, J.T. 1972. Vertebrate faunas of the Dockum Group, Triassic, eastern New Mexico and west Texas. In: V.C. Kelly & F.D. Trauger, ed., New Mexico Geological Society, 23rd Field Conference, East Central New Mexico. New Mexico Geological Society Guidebook 23:120-123.

Gruntmejer, K., Bodzioch, A., Konietzko-Meier, D. 2021. Mandible histology in *Metoposaurus krasiejowensis* (Temnospondyli, Stereospondyli) from the Upper Triassic of Poland. PeerJ 9:e12218.

Gruntmejer, K., Konietzko-Meier, D., Bodzioch, A. 2016. Cranial bone histology of *Metoposaurus krasiejowensis* (Amphibia, Temnospondyli) from the Late Triassic of Poland. PeerJ 4, e2685.

Gruntmejer, K., Konietzko-Meier, D., Bodzioch, A., Fortuny, J. 2019a. Morphology and preliminary biomechanical interpretation of mandibular sutures in *Metoposaurus krasiejowensis* (Temnospondyli, Stereospondyli) from the Upper Triassic of Poland. Journal of Iberian Geology 45 (2), 301-316.

Gruntmejer, K., Konietzko-Meier, D., Marcé-Nogué, J., Bodzioch, A., Fortuny, J. 2019b. Cranialsuture biomechanics in *Metoposaurus krasiejowensis* (Temnospondyli, Stereospondyli) from theupper Triassic of Poland. Journal of Morphology.2019 (12):1–15.

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: 139–252.

Hahn, G., Lepage, J.C., Wouters, G. 1984. Cynodontian teeth from the Upper Triassic of Medernach, Grand Duchy of Luxembourg. Bulletin de la Société Belge de Géologie 93(4):357-373.

Hammer, W.R., Hickerson, W.J. 1993. A new Jurassic dinosaur fauna from Antarctica. Journal of Vertebrate Paleontology 13(3, suppl.):40A.

Haughton, S.H. 1924. The fauna and stratigraphy of the Stormberg Series. Annals of the South African Museum 12:323-497.

Heckert, A.B. 1997. The tetrapod fauna of the Upper Triassic lower Chinle Group (Adamanian: latest Carnian) of the Zuni Mountains, west-central New Mexico. In: S. G. Lucas, J. W. Estep, T. E. Williamson, & G. S. Morgan, eds., New Mexico's Fossil Record 1. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin 11:29-39

Heckert, A.B. 1999. Upper Triassic tetrapods from the Lucero Uplift, central New Mexico. New Mexico Geological Society Guidebook, 50th Field Conference, Albuquerque 50:311-315.

Heckert, A.B. 2004. Late Triassic microvertebrates from the lower Chinle Group (Otischalkian– Adamanian: Carnian), southwestern U.S.A. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin, 27. Heckert, A.B., 2005. *Krzyaznowskisaurus*, a new name for a probable ornithischian dinosaur from the Upper Triassic Chinle Group, Arizona and New Mexico, USA. Vertebrate Paleontology in Arizona. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin No. 29.

Heckert, A.B., Lucas, S. G., 1999, Late Triassic ornithischian dinosaur evolution: Journal of Vertebrate Paleontology 19: 5.

Heckert, A.B., Lucas, S. G., 2001, North America's oldest herbivorous dinosaurs: Geological Society of America Abstracts with Programs, 33(5: A.

Heckert, A.B., Lucas, S.G., Harris, J.D. 1999. An aetosaur (Reptilia: Archosauria) from the Upper Triassic Chinle Group, Canyonlands National Park, Utah. National Park Service Paleontological Research 4:23-26.

Heckert, A.B., Lucas, S. G., Rinehart, L.F., Hunt, A.P., 2008. A new genus and species of sphenodontian from Ghost Ranch *Coelophysis* Quarry (upper triassic: apachean), Rock Point formation, New Mexico, USA. Palaeontology 51(4):887-845.

Heckert, A.B., Lucas, S.G., Sullivan, R.M., 2000, Triassic dinosaurs in New Mexico: New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin, v. 17, p. 17-26.

Heckert, A.B., Mitchell, J.S., Schneider, V.P., Olsen, P.E., 2012. Diverse new microvertebrate assemblage from the Upper Triassic Cumnock Formation, Sanford Subbasin, North Carolina, USA. Journal of Paleontology 86(2):368-390.

Heckert, A.B., Zeigler, K.E., Lucas, S.G., Rinehart, L.F., Harris, J.D. 2000. Preliminary description of coelophysoids (Dinosauria: Theropoda) from the Upper Triassic (Revueltian: early-mid Norian) Snyder Quarry, north-central New Mexico. In: S.G. Lucas & A.B. Heckert, eds., Dinosaurs of New Mexico. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin 17:27-32.

Hendricks, C., Mateus, O. 2014a. Abelisauridae (Dinosauria: Theropoda) from the Late Jurassic of Portugal and dentition-based phylogeny as a contribution for the identification of isolated theropod teeth. Zootaxa 3759: 1-74.

Hendricks, C., Mateus, O. 2014b. *Torvosaurus gurneyi* n. sp., the largest terrestrial predator from Europe, and a proposed terminology of the maxilla anatomy in nonavian theropods. PLoS ONE 9 (3): e88905.

Herrera-Flores, J.A., Stubbs, T.L., Benton, M.J. 2018. Taxonomic reassessment of *Clevosaurus latidens* Fraser, 1993 (Lepidosauria, Rhynchocephalia) and rhynchocephalian phylogeny based on parsimony and Bayesian inference. Journal of Paleontology, Volume 92, Issue 4, July 2018, pp. 734 - 742.

Hoffman, D.K., Edwards, H.R., Barrett, P.M., Nesbitt, S. 2019. Reconstructing the archosaur radiation using a Middle Triassic archosauriform tooth assemblage from Tanzania. PeerJ 7(2):e7970.

Hölzforster, F., Stollhofen, H., Stanistreet, I.G. 1999. Lithostratigraphy and depositional environments in the Waterberg-Erongo area, central Namibia, and correlation with the main Karoo Basin, South Africa. Journal of African Earth Sciences 29(1):105-123.

Hsiou, A.S., Gallo De França, M.A., Feriholo, J. 2015. New Data on the *Clevosaurus* (Sphenodontia: Clevosauridae) from the Upper Triassic Southern Brazil. Plos One 10 (9).

Hsiou, A.S., Nydam, R.L., Simões, T.R., Pretto, F.A., Onary, S., Martinelli, A.G., Lipparini, A., Martínez, P.R.R.V., Soares, M.B., Schultz, C.L., M. Caldwell, W. 2019. A new clevosaurid from the Triassic (Carnian) of Brazil and the rise of sphenodontians in Gondwana. Scientific Reports 9(11821):1-12.

Hu, S.-Y. 1961. Some reptilian fossils from Lufeng, China. Vertebrata PalAsiatica 5(3):278-283.

Huene, F.v. 1934. A new coelurosaur in the Thuringian Trias. Paläontologische Zeitschrift 16(3/4):145-170.

Hunt, A.P. 1989. A new ?ornithischian dinosaur from the Bull Canyon Formation (Upper Triassic) of east-central New Mexico. In: S.G. Lucas & A.P. Hunt, eds., Dawn of the Age of Dinosaurs in the American Southwest, New Mexico Museum of Natural History, Albuquerque 355-358.

Hunt, A.P., Lucas, S.G. 1993. Triassic vertebrate paleontology and biochronology of New Mexico. In: S.G. Lucas & J. Zidek, ed., Vertebrate Paleontology in New Mexico. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin 2:49-60.

Hunt, A.P., Lucas, S.G. 1994. Ornithischian dinosaurs from the Upper Triassic of the United States. In: N.C. Fraser & H.-D. Sues eds., In the Shadow of the Dinosaurs: Early Mesozoic Tetrapods. Cambridge University Press, Cambridge 227-241.

Hunt, A.P., Lucas, S.G. Heckert, A.B., Sullivan, R.M., Lockley, M.G. 1998. Late Triassic dinosaurs from the western United States. Géobios 31(4):511-531.

Hunt, A.P., Wright, J. 1999. New discoveries of Late Triassic dinosaurs from Petrified Forest National Park, Arizona. In: V.L. Santucci & L. McClelland, eds., National Park Service Geologic Resources Division Technical Report NPS/NRGRD/GRDTR-99/03. National Park Service Paleontological Research Volume 4:96-100.

Irmis, R.B. 2005. The vertebrate fauna of the Upper Triassic Chinle Formation in northern Arizona. In: S.J. Nesbitt, W.G. Parker & R.B. Irmis, eds., Guidebook to the Triassic Formations of the Colorado Plateau in Northern Arizona: Geology, Paleontology, and History. Mesa Southwest Museum Bulletin 9:63-88.

Irmis, R.B., Parker, W.G., Nesbitt, S., Liu, J. 2007. Early ornithischian dinosaurs: the Triassic record. Historical Biology 19(1):3-22.

Jenkins, F.A.N.H. Shubin, S.M. Gatesy, Padian, K. 2001. A diminutive pterosaur (Pterosauria: Eudimorphodontidae) from the Greenlandic Triassic. Bulletin Museum of Comparative Zoology 156(1):151-170.

Jewuła, K., Matysik, M., Paszkowski, M., Szulc, J., 2019. The Late Triassic development of playa, gilgai floodplain, and fluvial environments from Upper Silesia, southern Poland. Sedimentary Geology, 379: 25–45.

Jones, M.E.H. 2006. The Early Jurassic *Clevosaurs* from China (Diapsida: Lepidosauria). In book: The Triassic-Jurassic Terrestrial Transition. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin 37: 548-562.

Jones, M.E.H., Anderson, C.L., Hipsley, C.A., Müller, J., Evans, S.E., and Schoch, R.R. 2013. Integration of molecules and new fossils supports a Triassic origin for Lepidosauria (lizards, snakes, and tuatara). BMC Evolutionary Biology 13: 208.

Keeble, E., Whiteside, D. I., Benton, M. J. 2018. The terrestrial fauna of the Late Triassic Pant-yffynnon Quarry fissures, South Wales, UK and a new species of Clevosaurus (Lepidosauria: Rhynchocephalia). Proceedings of the Geologists' Association 129(2): 99-119.

Kellner, A.W.A. 2015. Comments on Triassic pterosaurs with discussion about ontogeny and description of new taxa. Anais da Academia Brasileira de Ciências 87(2): 669-689.

Kermack, K.A., 1953. An ancestral crocodile from south Wales. Proceedings of the Linnean Society of London 166(1–2): 1-2.

Kermack, D.M., Kermack, K.A., Mussett, F. 1968. The Welsh pantothere *Kuehneotherium* praecursoris. Zoological Journal of the Linnean Society 47(312): 407-423.

Kermack,K.A., Mussett, F., Rigney, H.W. 1973. The lower jaw of *Morganucodon*. Zoological Journal of the Linnean Society of London 53(2): 87-175.

Kitching, J.W., Raath, M.A. 1984. Fossils from the Elliot and Clarens Formations (Karoo Sequence) of the northeastern Cape, Orange Free State and Lesotho, and a suggested biozonation based on tetrapods. Palaeontologia Africana 25: 111-125.

Klein, C. G., Whiteside, I. D., de Lucas, V. S., Viegas, P. A. & Benton, M. J. 2015. A distinctive Late Triassic microvertebrate fissure fauna and a new species of *Clevosaurus* (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from Woodleaze Quarry, Gloucestershire, UK. Proceedings of the Geologists' Association, 126: 402-416.

Knoll, F. 2010. A primitive sauropodomorph from the upper Elliot Formation of Lesotho. Geological Magazine 147(6): 814-829.

Konietzko-Meier, D., Danto, M., Gądek, K. 2014. The microstructural variability of the intercentra among temnospondyl amphibians. Biological Journal of the Linnean Society 112(4): 747-764.

Konietzko-Meier, D., Gruntmejer, K., Marcé-Nogué, J., Bodzioch, A. 2018. Merging cranial histology and 3D-computational biomechanics: a review of the feeding ecology of a Late Triassic temnospondyl amphibian. PeerJ 6: e4426.

Konietzko-Meier, D., Klein, N. 2013. Unique growth pattern of *Metoposaurus diagnosticus krasiejowensis* (Amphibia, Temnospondyli) from the Upper Triassic of Krasiejów, Poland. Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology 370:145-157.

Konietzko-Meier, D., Sander, P. 2013. Histological characteristics of the vertebral intercentra of *Metoposaurus diagnosticus* (Temnospondyli) from the Upper Triassic of Krasiejów (Upper Silesia, Poland). Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh 103 (3-4): 237-250.

Konietzko-Meier, D., Sander, P., Bodzioch, A. 2013. Long bone histology of *Metoposaurus diagnosticus* (Temnospondyli) from the Late Triassic of Krasiejów (Poland) and its paleobiological implications. Journal of Vertebrate Paleontology 33 (5): 1003-1018.

Konietzko-Mejer, D., Wawro, K. 2007. Mandibular dentition in the Late Triassic temnospondyl amphibian *Metoposaurus*. Acta Palaeontologica Polonica 52(1): 213-215.

Kowalski, J., Bodzioch, A., Janecki, P., Ruciński, M., Antczak, M. 2019. Prelimnary report on the microvertebrate faunal remains from the late triassic locality at Krasiejów, SW Poland. Annales Societatis Geologorum Poloniae 89: 291-305.

Kozur, H.W., Weems, R.E., 2010. The biostratigraphic importance of conchostracans in the continental Triassic of the northern hemisphere. In: Lucas, S.G., ed., The Triassic Timescale. Geological Society of London Special Publication, 334: 315-417. [With revision of Krasiejów fauna, and description of new conchostracan species from Lipie Śląskie by Kozur, Niedźwiedzki & Sulej].

Kubo, T., Kubo, O.M. 2014. Dental microwear of a Late Triassic dinosauriform, Silesaurus opolensis. Acta Palaeontologica Polonica 59(2): 305-312.

Kuhn, O. 1932. Labyrinthodonten und Parasuchier aus dem mittleren Keuper von Ebrach in Oberfranken. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie* 69: 94-144.

Kuehne, W.G. 1949. On a triconodont tooth of a new pattern from a fissure-filling in South Glamorgan. Proceedings of the Zoological Society of London 119: 345-350.

Kumar, J. Sharma, K.M., 2019. Micro and Mega-vertebrate fossils from the Late Triassic Tiki Formation, South Rewa Gondwana Basin, India. Palaeoenvironmental and palaeobiogeographic implications. Journal of the Palaeontological Society of India 64(2): 151-168.

Kutty, T.S., Chatterjee, S., Galton, P.M., Upchurch, P. 2007. Basal sauropodomorphs (Dinosauria, Saurischia) from the Lower Jurassic of India: their anatomy and relationships. Journal of Paleontology 81(6): 1552-1574.

Langer, M.C., Abdala, F., Richter, M., Benton, M.J. 1999. A sauropodomorph dinosaur from the Upper Triassic (Carnian) of southern Brazil.Comptes Rendus de l'Academie des Sciences, Paris: Sciences de la terre et des planètes 329: 511-517.

Langer, M.C., Benton, M.J. 2006. Early dinosaurs: a phylogenetic study. Journal of Systematics Paleontology 4: 309–358.

Langer, M.C., Ferigolo, J. 2013. The Late Triassic dinosauromorph *Sacisaurus agudoensis* (Caturrita Formation; Rio Grande do Sul, Brazil): anatomy and affinities. Geological Society London Special Publications 379(1).

Langer, M.C., McPhee, B.W., Marsola, J.C.A., Roberto-da-Silva, L., Cabreira. S.F. 2019. Anatomy of the dinosaur *Pampadromaeus barberenai* (Saurischia—Sauropodomorpha) from the Late Triassic Santa Maria Formation of southern Brazil. PLoS ONE 14(2):e0212543: 1-64.

Lapparent, A.F.d. 1967. The dinosaurs of France. Sciences 51: 4-19.

Leal, L.A., Azevedo, S.A.K., Kellner, A.W.A., Da Rosa, A.A.S. 2004. A new early dinosaur (Sauropodomorpha) from the Caturrita Formation (Late Triassic), Paraná Basin, Brazil. Zootaxa 690: 1-24.

Lee, M.S.Y. 2013. Turtle origins: Insights from phylogenetic retrofitting and molecular scaffolds. Journal of Evolutionary Biology. 26 (12): 2729-38.

Lehman, T.M., Chatterjee, S. 2005. Depositional setting and vertebrate biostratigraphy of the Triassic Dockum Group of Texas. Journal of Earth Systems Science 114(3) :325-351.

Lessner, E., Stocker, M.R., Smith, N.D., Turner, A.H., 2016. A new rauisuchid (Archosauria, Pseudosuchia) from the Upper Triassic (Norian) of New Mexico increases the diversity and temporal range of the clade. PeerJ 4(9).

Long, R.A., Ballew, K.L. 1985. Aetosaur dermal armor from the Late Triassic of southwestern North America, with special reference to material from the Chinle Formation of Petrified Forest National Park. Museum of Northern Arizona Bulletin 54: 45-68.

Lucas, S. G., Luo, Z. 1993. *Adelobasileus* from the Upper Triassic of West Texas: the oldest mammal: Journal of Vertebrate Paleontology, v. 13, p. 309-334.

Lucas, S.G., 2015. Age and correlation of Late Triassic tetrapods from southern Poland. Annales Societatis Geologorum Poloniae, 85: 627-635.

Macfadyen, W.A. 1970. Geological Highlights of the West Country. A Nature Conservancy Handbook: 1-296.

MacGregor, A.M. 1929. Fossil reptilian remains from Glen Curragh Farm, Nyamandhlovu District. Proceedings of the Rhodesia Scientific Association 29: 6-7.

Machalski, M., Martill, D. 2013. First pterosaur remains from the Cretaceous of Poland. Annales Societatis Geologorum Poloniae 83: 99-104.

Maisch, M.W., Matzke, A.T. 2003. Theropods (Dinosauria, Saurischia) from the Middle Jurassic Toutunhe Formation of the southern Junggar Basin, NW China. Paläontologische Zeitschrift 77(2): 281-292.

Marsh, A.D., Rowe, T.B. 2020. A comprehensive anatomical and phylogenetic evaluation of *Dilophosaurus wetherilli* (Dinosauria, Theropoda) with descriptions of new specimens from the Kayenta Formation of northern Arizona. Journal of Paleontology 94(Memoir 78): 1-103.

Marshall, J.E.A., Whiteside, D. I. 1980. Marine influence in the Triassic "uplands". Nature 287: 627-628.

Marsola, J.C.A., Bittencourt, J.S.J., Butler, R., Da Rosa, A.A.S., Sayão, J.M., Langer, M.C. 2019. A new dinosaur with theropod affinities from the Late Triassic Santa Maria Formation, South Brazil. Journal of Vertebrate Paleontology: e1531878.

Martill, D.M., Vidovic, S.U., Howells, C., Nudds, J.R. 2016. The oldest Jurassic dinosaur: a basal neotheropod from the Hettangian of Great Britain. PLoS ONE 11(1) :e0145713: 1-38.

Martill, D.M., Dawn, A. 1986. Fossil vertebrates from new exposures of the Westbury Formation (Upper Triassic) at Newark, Nottinghamshire. Mercian Geologist 10(2): 127-133.

Martinelli, A.G., Bonaparte, J.F., Schultz, C.L., Rubert, R. 2005. A new tritheledontid (Therapsida, Eucynodontia) from the Late Triassic of Rio Grande do Sul (Brazil) and its phylogenetic relationships among carnivorous non-mammalian eucynodonts. Ameghiniana 42(1): 191-208.

Martínez, P.R.R.V., Soares, M,B. 2015. Dentary Morphological Variation in *Clevosaurus brasiliensis* (Rhynchocephalia, Clevosauridae) from the Upper Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil. PLoS One 10(3): 1-25.

Martínez, R.N., Alcober, O.A. 2009. A basal sauropodomorph (Dinosauria: Saurischia) from the Ischigualasto Formation (Triassic, Carnian) and the early evolution of Sauropodomorpha. PLoS ONE 4(2): 1-12.

Martínez, R.N., Andres, B., Apaldetti, C., Cerda, I.A. 2022. The dawn of the flying reptiles: first Triassic record in the southern hemisphere. Papers in Palaeontology. 8 (2): e1424.

Martinez, R.N., Apaldetti, C. 2017. A late Norian–Rhaetian coelophysid neotheropod (Dinosauria, Saurischia) from the Quebrada del Barro Formation, northwestern Argentina. Ameghiniana 54(5): 448-505.

Martínez, R.N., Apaldetti, C., Colombi, C.E., Praderio, A., Fernandez, E., Malnis, P.S., Correa, G.A., Abelin, D., Alcober, O. 2013. A new sphenodontian (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the Late Triassic of Argentina and the early origin of the herbivore opisthodontians. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 280:1-7.

Maufe, H.B. 1916. Discovery of dinosaurian remains in the Forest Sandstones of Southern Rhodesia. Transactions of the Geological Society of South Africa 17(Proceeding): xxxiii-xxxiv.

Meyer. v,H 1861. Reptilien aus dem Stubensandstein des oberen Keupers. Palaeontographica 7: 253-346.

Mitchell, J.S., Heckert, A.B., Sues, H.-D. 2010. Grooves to tubes: evolution of the venom delivery system in a Late Triassic reptile. Naturwissenschaften 97: 1117-1121.

Modesto, S. P., Anderson, J,S. 2004. The Phylogenetic Definition of Reptilia. Systematic Biology. 53 (5): 815-821.

Modesto, S.P., Sues, H.D. 2004. The skull of the Early Triassic archosauromorph reptile *Prolacerta broomi* and its phylogenetic significance. Zoological Journal of the Linnean Society. 140 (3): 335-351.

Moser, N. 2003. *Plateosaurus engelhardti* Meyer, 1837 (Dinosauria: Sauropodomorpha) aus dem Feuerletten (Mittelkeuper; Obertrias) von Bayern. Zitteliana B 24:1-188.

Müller, R.T., Langer, M.C., Dias-da-Silva, S. 2018. An exceptionally preserved association of complete dinosaur skeletons reveals the oldest long-necked sauropodomorphs. Biology Letters 14:20180633:1-5.

Munyikwa, D., Raath, M.A. 1999. Further material of the ceratosaurian dinosaur Syntarsus from the Elliot Formation (Early Jurassic) of South Africa. Palaeontologia Africana 35: 55-59.

Murry, P. A. 1986. Vertebrate paleontology of the Dockum Group, western Texas and eastern New Mexico. In Padian, K., ed., The beginning of the age of dinosaurs: Faunal change across the Triassic-Jurassic boundary: Cambridge, Cambridge University Press, p. 109-137.

Nesbitt, S.J., 2011. The Early Evolution of Archosaurs: Relationships and the Origin of Major Clades. Bulletin of the American Museum of Natural History 352:1-292.

Nesbitt, S.J., Butler, R.J., Ezcurra, M., Barrett, P.M. 2017. The earliest bird-line archosaurs and the assembly of the dinosaur body plan. Nature 544(7651).

Nesbitt, S.J., Irmis, R.B., Parker, W.G. 2007. A critical re-evaluation of the Late Triassic dinosaur taxa of North America. Journal of Systematic Palaeontology 5(02): 209-243.

Nesbitt, S.J., Smith, N.D., Turner, A.H. 2009. A Complete Skeleton of a Late Triassic Saurischian and the Early Evolution of Dinosaurs. Science 326(5959): 1530-3.

Nesbitt, S.J., Stocker, M.R., Small, B.J., Downs, A. 2009. The osteology and relationships of *Vancleavea campi* (Reptilia: Archosauriformes). Zoological Journal of the Linnean Society 157: 814-864.

Nesbitt, S.J., Ezcurra, M.D. 2015. The early fossil record of dinosaurs in North America: A new neotheropod from the base of the Upper Triassic Dockum Group of Texas. Acta Palaeontologica Polonica 60(3): 513-526.

Niedźwiedzki, G., Brusatte, S.L., Sulej, T., and Butler, R.J. 2014. Basal dinosauriform and theropod dinosaurs from the middle–late Norian (Late Triassic) of Poland: implications for Triassic dinosaur evolution and distribution. Palaeontology 57: 1121–1142.

Novas, F.E., Ezcurra, M.D., Chatterjee, S., Kutty, T.S. 2011. New dinosaur species from the Upper Triassic Upper Maleri and Lower Dharmaram formations of Central India. Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh 101: 333-349.

O'Brien, A., Whiteside, D.I., Marshall, J,E,A. 2017. Anatomical study of two previously undescribed specimens of *Clevosaurus hudsoni* (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from Cromhall Quarry, UK, aided by computed tomography, yields additional information on the skeleton and hitherto undescribed bones. Zoological Journal of the Linnean Society, 183(1): 163-195.

Olempska, E. 2011. Fresh-water ostracods from the Late Triassic of Poland. Joannea Geologie und Paläontologie, 11:154–155.

Owen, R. 1871. Monograph of the fossil Mammalia of the Mesozoic formations. 24(110):vi-115.

Padian, K. 1986. On the type material of *Coelophysis* Cope (Saurischia: Theropoda) and a new specimen from the Petrified Forest of Arizona (Late Triassic: Chinle Formation). In K., Padian, ed., The Beginning of the Age of Dinosaurs: Faunal Change Across the Triassic–Jurassic Boundary. Cambridge University Press, Cambridge 45-60.

Pacyna, G. 2019. Sphenopsid and fern remains from the Upper Triassic of Krasiejów (SW Poland). Annales Societatis Geologorum Poloniae 89: 307-316.

Paes Neto, V., Desojo, J.B., Biacchi Brust, A.C., Ribeiro, A.M., Schulzt, C.L., Soares, M.B. 2022. Skull osteology of *Aetosauroides scagliai* Casamiquela, 1960 (Archosauria: Aetosauria) from the Late Triassic of Brazil: New insights into the paleobiology of aetosaurs. Palaeontologia Electronica. Article number: 24.3.a33.

Parker, W.G., Irmis, R.B., Nesbitt, S.J., Martz, J.W., Browne, L.S. 2005. The Late Triassic pseudosuchian *Revueltosaurus callenderi* and its implications for the diversity of early ornithischian dinosaurs. Proceedings of the Royal Society B 272: 963-969

Parker, W.G., Barton, B.J. 2008. New information on the Upper Triassic archosauriform *Vancleavea campi* based on new material from the Chinle Formation of Arizona. Palaeontologia Electronica 11(3):14A.

Parker, W., Irmis, R.B. 2005. Advances in Late Triassic vertebrate paleontology based on new material from Petrified Forest National Park, Arizona. Vertebrate Paleontology in Arizona, New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin 29: 45-58.

Parker, W.G., Nesbitt, S.J. 2013. Cranial remains of *Poposaurus gracilis* (Pseudosuchia: Poposauroidea) from the Upper Triassic, the distribution of the taxon and its implications for poposauroid evolution. In: S.J. Nesbitt, J.B. Desojo & R.B. Irmis, eds., Anatomy, Phylogeny, and Palaeobiology of Early Archosaurs and their Kin. London: Geological Society: 503-523.

Patton, R.L. 1975. A Catalogue of Fossil Vertebrates in the Royal Scottish Museum, Edinburgh. Part Four / Amphibia & Reptilia. Royal Scottish Museum Information Series. Geology 5:1-38.

Patterson, B., Olson, E.C. 1961. A triconodont mammal from the Triassic of Yunnan. In: G., Vandebroek, ed., International Colloquium on the Evolution of Lower and Non Specialized Mammals. Koninklijke Vlaamse Academir voor Wetenschappen, Letteren en Schone Kunsten can Belgie: 129-191.

Peyer, B. 1956. Über Zähne von Haramiyiden, von Triconodonten und von wahrscheinlich synapsiden Reptilien aus dem Rhät von Hallau, Kt. Schaffhausen, Schweiz [On the teeth of haramiyids, triconodonts, and probable synapsid reptiles from the Rhaetic of Hallau, Kanton Schaffhausen, Switzerland]. Schweizerische Paleontologische Abhandlungen 72:1-72.

Piechowski, R., Dzik, J. 2010. The Axial Skeleton of *Silesaurus opolensis*. Journal of Vertebrate Paleontology 30(4): 1127-1141.

Piechowski, R., Tałanda, M. 2020. The locomotor musculature and posture of the early dinosauriform *Silesaurus opolensis* provides a new look into the evolution of Dinosauromorpha. Journal of Anatomy 236: 10441100.

Piechowski, R., Tałanda, M., Dzik, J. 2014. Skeletal Variation and Ontogeny of the Late Triassic Dinosauriform *Silesaurus opolensis*. Journal of Vertebrate Paleontology 34(6).

Pinna, G., Nosotti, S. 1989. Anatomia, morfologia funzionale e paleoecologia del rettile placodonte *Psephoderma alpiunum* Meyer, 1858. Memorie della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale de Milano 25(2): 1-50.

Pol, D., Otero, A., Apaldetti, C.A., Martinez, R.N., 2021. Triassic sauropodomorph dinosaurs from South America: The origin and diversification of dinosaur dominated herbivorous faunas. Journal of South American Earth Sciences 107(11): 103145.

Polcyn, M.J., Winkler, D.A., Jacobs, L.L., Newman, K. 2002. Fossil occurrences and structural disturbance in the Triassic Chinle Formation at North Stinking Springs Mountain near St. Johns, Arizona. In: A.B. Heckert, S.G. Lucas, eds., Upper Triassic Stratigraphy and Paleontology, New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin 21:43-49

Pritchard, A.C., Nesbitt, S.J. 2017. A bird like skull in a Triassic diapsid reptile increases heterogeneity of the morphological and phylogenetic radiation of Diapsida. Royal Society Open Science 4: 170499.

Pritchard, A.C., Sues, H.D. 2019. Postcranial remains of *Teraterpeton hrynewichorum* (Reptilia: Archosauromorpha) and the mosaic evolution of the saurian postcranial skeleton. Journal of Systematic Palaeontology. 17 (20): 1745-1765.

Queiroz, K., Cantino, P. D., Gauthier, J, A. 2020. "Pan-Lepidosauria J. A. Gauthier and K. de Queiroz, new clade name", Phylonyms (1 ed.), Boca Raton : CRC Press: 1075-1078.

Raath, M.A. 1968. Rhodesian dinosaurs in a southern African context. The Rhodesia Science News 2(6) :89-91.

Raath, M.A. 1977. The Anatomy of the Triassic Theropod *Syntarsus rhodesiensis* (Saurischia: Podokesauridae) and a Consideration of Its Biology. Department of Zoology and Entomology, Rhodes University, Salisbury, Rhodesia. 1-233.

Raath, M.A. 1980. The theropod dinosaur *Syntarsus* (Saurischia: Podokesauridae) discovered in South Africa. South African Journal of Science 76(8): 375-376.

Raath, M.A., Oesterlen, P.M., Kitching, J.W. 1992. First record of Triassic Rhynchosauria (Reptilia: Diapsida) from the Lower Zambezi Valley, Zimbabwe. Palaeontologia Africana 29: 1-10.

Racki, G., Szulc, J., 2015. The bone-bearing Upper Triassic of Upper Silesia, southern Poland: integrated stratigraphy, facies and events – introductory remarks. Annales Societatis Geologorum Poloniae, 85: 553-555.

Rauhut, O.W.M., Heyng, A.M., López-Arbarello, A., Hecker, A. 2012. A New Rhynchocephalian from the Late Jurassic of Germany with a Dentition That Is Unique amongst Tetrapods. PLoS One. 2012;7(10): e46839.

Rauhut, O.W.M., Hungerbühler, A. 2000. A review of European Triassic theropods. GAIA - Ecological Perspectives on Science and Society 15: 75-88.

Ray, S., Bhat, M.S., Mukherjee, D, Datta, P.M. 2016. Vertebrate fauna from the Late Triassic Tiki Formation of India: new finds and their biostratigraphic implications. Palaeobotanist. 65: 47-59.

Ray, S., Mukherjee, D, Datta, P.M. 2019. First record of varied archosauriforms from the Upper Triassic of India based on isolated teeth, and their biostratigraphic implications. Historical Biology 33(3): 1-17.

Reisz, R.R., Huang, T.D., Roberts, E.M., Peng, S., Sullivan, C., Stein, K., LeBlanc, A.R.H., Shieh, D., Chang, R., Chiang, C., Yang, C., Zhong, S. 2013. Embryology of Early Jurassic dinosaur from China with evidence of preserved organic remains. Nature 496: 210-214.

Renesto, R., Bernardi, M. 2013. Redescription and phylogenetic relationships of *Megachirella* wachtleri Renesto et Posenato, 2003 (Reptilia, Diapsida). Paläontologische Zeitschrift 88(2).

Robinson, P.L. 1957a. The Mesozoic fissures of the Bristol Channel area and their vertebrate faunas. Zoological Journal of the Linnean Society 43:260-228.

Robinson, P.L. 1957b. An unusual sauropsid dentition. Zoological Journal of the Linnean Society 43: 283-29.

Robinson, P. L. 1967. The evolution of the Lacertilia. Problems Actuels de Paleontologie, Colloques Internationaux du Centre national de la Recherche Scientifique, Paris.163: 395-407.

Robinson, P.L. 1976. How *Sphenodon* and *Uromastix* grow their teeth and use them, p. 43-64. In: A.d'A. Bellairs & C.B. Cox, eds., Morphology and Biology of the reptiles. Academic Press, London.

Romer, A. S. 1956, Osteology of the reptiles: Malabar, Florida, Krieger Publishing Company.

Rowe, T. 1989. A new species of the theropod dinosaur *Syntarsus* from the Early Jurassic Kayenta Formation of Arizona. Journal of Vertebrate Paleontology 9(2):125-136.

Säilä, L. K. 2005. A new species of the sphenodontian reptile *Clevosaurus* from the Lower Jurassic of South Wales. Palaeontology, 48, 817–831.

Sander, P.M. 1992. The Norian *Plateosaurus* bonebeds of Central Europe and their taphonomy. Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology 93(3-4): 255-299.

Schalch, F., Peyer, B.1919. On a new occurrence of the Rhaetian in the Keuper of the Danube-Rhine valleys. Mitteilungen der Badischen Geologischen Landesanstalt 8(21): 263-315.

Schachner, E.R., Irmis, R.B., Huttenlocker, A.K., Nesbitt, S.J., Sanders, R.K., Cieri, R.L. 2019. Osteology of the Late Triassic bipedal archosaur Poposaurus gracilis (Archosauria: Pseudosuchia). Anatomical Record 303(4): 874-917.

Sciscio, L., Viglietti, P.A., Barrett, P.M., Broderick, T.J., Munyikwa, D., Chapelle, K.E.J., Dollman, K.N., Edwards, S.F., Zondo, M., Choiniere, J.N. 2021. Sedimentology and palaeontology of the Upper Karoo Group in the Mid-Zambezi Basin, Zimbabwe: new localities and their implications for interbasinal correlation. Geological Magazine 158: 1035-1058.

Sekiya, T., Dong, Z. 2010. A new juvenile specimen of *Lufengosaurus huenei* Young, 1941 (Dinosauria: Prosauropoda) from the Lower Jurassic Lower Lufeng Formation of Yunnan, southwest China. Acta Geologica Sinica (English Edition) 84(1): 11-21.

Sereno, P.C., Forster, C.A., Rogers, R.R., Monetta, A.M. 1993. Primitive dinosaur skeleton from Argentina and the early evolution of Dinosauria. Nature 361: 64-66.

Sereno, P.C., Martínez, R.N., Alcober, O.A. 2013. Osteology of *Eoraptor lunensis* (Dinosauria, Sauropodomorpha). Journal of Vertebrate Paleontology, 32(6 - supplement, Memoir 12, "Basal sauropodomorphs and the vertebrate fossil record of the Ischigualasto Formation (Late Triassic: Carnian-Norian) of Argentina"), 83-179.

Sereno, P.C., Wild, R. 1992. *Procompsognathus*: Theropod, "Thecodont" or Both?. Journal of Vertebrate Paleontology 12(4): 435-458.

Shubin, N.H., Olsen, P.E., Sues, H.D. 1994. Early Jurassic small tetrapods from the McCoy Brook Formation of Nova Scotia, Canada. In: N.C. Fraser & H.-D. Sues, eds., In the Shadow of the Dinosaurs: Early Mesozoic Tetrapods. Cambridge University Press, Cambridge: 242-250.

Simões, T.R., Caldwell, M.W., Pierce, S.E. 2020. Sphenodontian phylogeny and the impact of model choice in Bayesian morphological clock estimates of divergence times and evolutionary rates. BMC Biology 18: 191.

Simões, T.R., Caldwell, M.W., Tałanda, M., Bernardi, M., Palci, A., Vernygora, A., Bernardini, F., Mancini, L., Nydam, R.L. 2018. The origin of squamates revealed by a Middle Triassic lizard from the Italian Alps. Nature 557: 706-709.

Skawina, O., Dzik, J. 2011. Umbonal musculature and relationship of the Late Triassic filibranch unioid bivales. Zoological Journal of Linnean society 163: 863-883.

Skawiński, T., Ziegler, M., Czepiński, Ł., Szermański, M., Surmik, D., Tałanda, M., Niedźwiedzki, G. 2017. A re-evaluation of the historical "dinosaur" remains from the Middle–Upper Triassic of Poland. Historical Biology 29: 442-472.

Skrzycki, P. 2015. New species of lungfish (Sarcopterygii, Dipnoi) from the Late Triassic Krasiejów site in Poland, with remarks on the ontogeny of Triassic dipnoan tooth plates. Journal of Vertebrate Paleontology 35: 5.

Smith, J.B., Dodson P. 2003. A proposal for a standard terminology of anatomical notation and orientation in fossil vertebrate dentitions. Journal of Vertebrate Paleontology 23: 1-12.

Smith, J.B., Vann, D.R., Dodson, P. 2005. Dental morphology and variation in theropod dinosaurs: implications for the taxonomic identification of isolated teeth. The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology 285(2): 699-736.

Spiekman, S.N., Ezcurra, M.D., Butler, R.J., Fraser, N.C., Maidment, S.C. 2021. *Pendraig milnerae*, a new small-sized coelophysoid theropod from the Late Triassic of Wales. Royal Society Open Science. 8 (10): 210915.

Stecher, R. 2008. A new Triassic pterosaur from Switzerland (Central Austroalpine, Grisons), *Raeticodactylus filisurensis* gen. et sp. nov. Swiss Journal of Geosciences 101(1): 185-201.

Sues, H.D., Nesbitt, S., Berman, D.S., Henrici, A. 2011. A late-surviving basal theropod dinosaur from the latest Triassic of North America. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 278(1723): 3459-3464.

Sues, H.D., Reisz, R. 1995. First record of the early Mesozoic sphenodontian *Clevosaurus* (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the Southern Hemisphere. Journal of Paleontology 69(1): 123-126.

Sues, H.D., Schoch, R.R. 2020. A new early-diverging sphenodontian (Lepidosauria, Rhynchocephalia) from the Upper Triassic of Virginia, U.S.A. Journal of Paleontology 95(2): 344-350.

Sulej, T. 2002. Species discrimination of the Late Triassic temnospondyl amphibian *Metoposaurus diagnosticus*. Acta Palaeontologica 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. Palaeontologia 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(4): 860-881.

Sulej, T., Kowalski, J., Bodzioch, A., Hara, E. 2021. Eucynodont teeth from the Late Triassic of Krasiejów, Southern Poland. Historical Biology 33(4): 1-8.

Sulej, T., Majer, D. 2005. The temnospondyl amphibian *Cyclotosaurus* from the Late Triassic of Poland. Palaeontology 48(1): 157-170.

Sulej, T., Niedźwiedzki, G., Bronowicz, R., 2012. A New Late Triassic Vertebrate Fauna from Poland with Turtles, Aetosaurs, and Coelophysoid Dinosaurs. Journal of Vertebrate Paleontology 32(5): 1033-1041.

Sullivan, R.M., Lucas, S.G., Heckert, A., Hunt, A.P. 1996. The type locality of *Coelophysis*, a Late Triassic dinosaur from north-central New Mexico (USA). Paläontologische Zeitschrift 70(1/2): 245-255.

Szulc, J. 2005. Sedimentary environments of the vertebrate-bearing Norian deposits from Krasiejow, Upper Silesia (Poland). Hallesches Jahrbuch für Geowissenschaften. Reihe B, Geologie, Paläontologie, Mineralogie 19: 161-170.

Szulc, J., 2007. Stop I.4. Krasiejów - inactive clay pit and tetrapod exposition. In: Szulc, J. & Becker, A., eds., International Workshop on the Triassic of Southern Poland. Polish Geological Institute and Institute of Geological Sciences. Jagiellonian University Cracow: 53-55.

Szulc, J., Racki, G. 2015. Formacja grabowska – podstawowa jednostka litostratygraficzna kajpru Górnego Śląska. Przegląd Geologiczny 63(2).

Szulc, J., Racki, G., Bodzioch, A. 2017. Comment on "An early Late Triassic long-necked reptile with a bony pectoral shield and gracile appendages" by Jerzy Dzik and Tomasz Sulej. Acta Palaeontologica Polonica 62: 287-288.

Szulc, J., Racki, G., Jewuła, K. 2015a. Key aspects of the stratigraphy of the Upper Silesian middle Keuper, southern Poland. Annales Societatis Geologorum Poloniae 85: 557-586.

Szulc, J., Racki, G., Jewuła, K., Środoń, J. 2015b. How many Upper Triassic bone-bearing levels are there in Upper Silesia (southern Poland) A critical overview of stratigraphy and facies. Annales Societatis Geologorum Poloniae 85: 587-626.

Środoń, J., Szulc, J., Anczkiewicz, A., Jewuła, K., Banaś, M., Marynowski, L. 2014. Weathering, sedimentary, and diagenetic controls of mineral and geochemical characteristics of the vertebratebearing Silesian Keuper. Clay Minerals, 49: 569-594.

Teschner, E., Konietzko-Meier, D., Sander, P. 2017. Variability of growth pattern observed in *Metoposaurus krasiejowensis* humeri and its biological meaning. Journal of Iberian Geology 44(3): 99-111.

Teschner, E., Konietzko-Meier, D., Bodzioch, A., Sander, P. 2020. Pentadactyl manus of the *Metoposaurus krasiejowensis* from the Late Triassic of Poland, the first record of pentadactyly among Temnospondyli. Journal of Anatomy 237(3): 1151-1161.

Théobald, N., Blanc, M., David. 1987. Discovery of bones of the dinosaur *Plateosaurus* cf. *poligniensis* (Pidancet and Chopard) in the Marnes Irisées Supérieures in the environs of Salins (Jura). Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle du Doubs 69(1): 21-25.

Thomasset, J.J. 1930. The Rhaetian bonebed of the Dheune valley. Bulletin de la Société Géologique de France 4e série 30(9): 1115-1120.

Wellnhofer, P. 2003. A Late Triassic pterosaur from the Northern Calcareous Alps (Tyrol, Austria). Geological Society, London, Special Publications. 217(1): 5-22.

Whiteside, D. I. 1986. The head skeleton of the Rhaetian sphenodontid *Diphydontosaurus avonis* gen. et sp. nov. and the modernizing of a living fossil: Philosophical Transactions of the Royal Society of London B 312: 379-430.

Whiteside, D. I., Duffin, C. J., Furrer, H. 2017. The Late Triassic lepidosaur fauna form Hallau, North-Eastern Switzerland, and a new 'basal' rhynchocephalian Deltadectes elvetica gen. et sp. nov. Neues Jahrbuch fur Geologie und Palaontologie. Abhandlungen 285: 53-74.

Whiteside, D.I., Duffin, C. 2017. Late Triassic terrestrial microvertebrates from Charles Moore's *Microlestes*' quarry, Holwell, Somerset, UK. Zoological Journal of the Linnean Society 179,(3): 677-705.

Whiteside, D.I., Duffin, C.J., Gill, P.G., Marshall, J.E.A., Benton, M.J. 2016. The late Triassic and early Jurassic fissure faunas from Bristol and South Wales: stratigraphy and setting. Palaeontologia Polonica 67: 257-287.

Whiteside, D.I., Marshall, J.E.A. 2008. The age, fauna and palaeoenvironment of the Late Triassic fissure deposits of Tytherington, South Gloucestershire, UK. Geological Magazine 145 (1): 105-147.

Wild, R. 1978. Die Flugsaurier (Reptilia, Pterosauria) aus der Oberen Trias von Cene bei Bergamo, Italien. Bolletino della Societa Paleontologia Italiana 17: 176-257.

Wild, R. 1984. A new pterosaur (Reptilia, Pterosauria) from the Upper Triassic (Norian) of Fruili, Italy. Gortania - Atti del Museo Friulano di Storia Naturale 5: 45-62.

Wild, R. 1994. A juvenile specimen of *Eudimorphodon ranzii* Zambelli (Reptilia, Pterosauria) from the Upper Triassic (Norian) of Bergamo. Rivista del Museo Civico di Scienze Naturali Bergamo 16:91-115.

Williston, S.W., Case, E.C. 1912. The Permo-Carboniferous of northern New Mexico. Journal of Geology 20:1-12.

Woodward, A.S. 1908. Note on a megalosaurian tibia from the Lower Lias of Wilmcote, Warwickshire. Annals and Magazine of Natural History, series 8 1: 257-259.

Woodward., A.S. 1889. Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum (Natural History). Part 1: 1-613.

Wu, X.C. 1994. Late Triassic-Early Jurassic sphenodontians from China and the phylogeny of the Sphenodontida. In: N.C. Fraser & H.-D. Sues, eds., In the Shadow of the Dinosaurs: Early Mesozoic Tetrapods. Cambridge University Press, Cambridge: 38-69.

Xing, L., Roberts, E.M., Harris, J.D., Gingras, M.K., Ran, H., Zhang, J., Xu, X., Burns, M.E., Dong, Z. 2013. Novel insect traces on a dinosaur skeleton from the Lower Jurassic Lufeng Formation of China. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 388(2): 58-68.

Yates, A.M., Hancox, P.J., Rubidge., B.S. 2004. First record of a sauropod dinosaur from the upper Elliot Formation (Early Jurassic) of South Africa. South African Journal of Science 100: 504-506.

Yates, A. 2003. A new species of the primitive dinosaur *Thecodontosaurus* (Saurischia: Sauropodomorpha) and its implications for the systematics of early dinosaurs. Journal of Systematic Palaeontology 1(1): 1-42.

You, H.-L., Azuma, Y., Wang, T., Wang, Y.-M., Dong, Z.-M. 2014. The first well-preserved coelophysoid theropod dinosaur from Asia. Zootaxa 3873(3): 233-249.

Young, C.-C. 1947. On *Lufengosaurus magnus* Young (sp. nov.) and additional finds of *Lufengosaurus huenei* Young. Palaeontologia Sinica, New Series C, Whole Series No. 132 (12): 1-53.

Young, C.-C. 1948. Further notes on *Gyposaurus sinensis* Young. Bulletin of the Geological Society of China 28(1-2): 91-103.

Young, C.-C. 1966. On a new locality of the *Lufengosaurus* of Yunnan. Vertebrata PalAsiatica 10(1): 64-67.

Zahner, M., Brinkmann, W. 2019. A Triassic averostran-line theropod from Switzerland and the early evolution of dinosaurs. Nature Ecology & Evolution 3: 1146-1152.

Zambelli, R. 1973. *Eudimorphodon ranzii* gen. nov., sp. nov., uno pterosauro Triassico. Rendiconti Scienze di Instituto Lombardo B 107:27-32.

Zatoń, M., Piechota, A. 2003. Carnian (Late Triassic) charophyte flora of the Paleorhinus biochron at Krasiejów (SW Poland). Freiberger Forschungshefte C 499: Paläontologie, Stratigraphie, Fazies, 11: 43-51.

Zatoń, M., Piechota, A., 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.

Zhao, X. 1985. The Jurassic Reptilia. In: S.-E. Wang, Z. Cheng & N. Wang, eds., The Jurassic System of China. Stratigraphy of China, No. 11: 286-290.

Zheng, Y., Wiens, J.J. 2016. Combining phylogenomic and supermatrix approaches, and a timecalibrated phylogeny for squamate reptiles (lizards and snakes) based on 52 genes and 4162 species. Molecular Phylogenetics and Evolution 94B: 537-547.