

Rewizja taksonomiczna wczesnojurajskich ichtiozaurów z kolekcji Uniwersytetu Wrocławskiego

Marceli Witasik¹, Bartosz Borczyk², Aleksandra Kropczyk³, Tomasz Skawiński⁴

Taxonomic revision of Early Jurassic ichthyosaurs from the collections of the University of Wrocław. *Prz. Geol.*, 71: 340–346; doi: 10.7306/2023.32

Abstract. Ichthyosaurs were a successful group of marine reptiles with an extensive fossil record and a wide geographic distribution. Many of their most spectacular fossils come from the Lower Jurassic deposits of the Posidonia Shale in southwestern Germany. The most common ichthyosaur genus from this unit is *Stenopterygius*. Two ichthyosaur specimens from the Posidonia Shale in the collections of the University of Wrocław were originally classified as belonging to species currently included within the genera *Ichthyosaurus* and *Leptonectes*, previously unreported from the Posidonia Shale. However, our qualitative and quantitative analyses suggest that the original taxonomic assignments of these specimens were incorrect and both of them represent indeterminate species of *Stenopterygius*.

Keywords: Germany, historic specimens, marine reptiles, Posidonia Shale, taxonomy

Ichtyozaurowie to morskie gady obecne w zapisie kopalnym od dolnego triasu do górnej kredy, a ich skamieniałości były znajdowane już na początku XIX w., co sprawia, że są znane nauce dłużej niż dinozaury (Motani, 2005; Langer i in., 2010). Różnorodność taksonomiczna tego kladu wzrastała od wczesnego do późnego triasu (Thorne i in., 2011). Od granicy trias–jura możemy zaobserwować zmniejszającą się różnorodność taksonomiczną ichtiozaurów (Thorne i in., 2011) i ostatecznie wymarcie tej grupy wraz z końcem cenomanu, w późnej kredzie (Thorne i in., 2011; Fischer, 2016). Wszystkie ichtiozaurowie wykazują wiele wspólnych cech w budowie anatomicznej, np.: hydrodynamiczny kształt ciała, silnie wydłużoną czaszkę, nozdrza zewnętrznie przesunięte wyraźnie ku tyłowi czaszki, duże oczodoły, kończyny przednie i tylne przekształcone w wiosłowate płetwy oraz kręgosłup wchodzący w dolny płat płetwy ogonowej (McGowan, Motani, 2003; Motani, 2005). Znane są gatunki ichtiozaurów, które osiągały długość ok. 1 m, oraz takie, które przekraczały 20 m

(Motani, 2005; Lomax i in., 2018). Doskonale zachowane skamieniałości tych morskich gadów są znajdowane m.in. na terenie Niemiec w okolicach Holzmaden (kraj związkowy Badenia-Wirtembergia; McGowan, 1979). Znaleźiska te stanowią dowód na żyworodność ichtiozaurów, co dodatkowo potwierdza ich obligatoryjny związek ze środowiskiem wodnym (Böttcher, 1990). Oznacza to, że ich tryb życia był znacznie bardziej zbliżony do delfinów niż do współczesnych gadów morskich, jak np. żółwie morskie, krokodyle różańcowe czy legwany morskie (Motani, Vermeij, 2021).

W naszej pracy podjęliśmy się rewizji taksonomicznej okazów ichtiozaurów z historycznych kolekcji Uniwersytetu Wrocławskiego (UWr), które znaleziono w okolicy Bad Boll (ok. 10 km od Holzmaden), w osadach datowanych na toark (wczesna jura). Okaz ZPALUWr.R.K.01 (ryc. 1) to prawdopodobnie jedyny kompletny szkielet ichtiozaura z zachodnich Niemiec znajdujący się w zbiorach polskich instytucji. Początkowo został zaklasyfikowany



Ryc. 1. Okaz ZPALUWr.R.K.01 należący do rodzaju *Stenopterygius*; cały okaz
Fig. 1. ZPALUWr.R.K.01 a specimen of *Stenopterygius* sp.; entire specimen

¹ Instytut Biologii Ewolucyjnej, Uniwersytet Warszawski, ul. Żwirki i Wigury 101, 02-089 Warszawa; m.witasik@student.uw.edu.pl; ORCID ID: 0009-0004-0474-6202

² Zakład Biologii Ewolucyjnej i Ochrony Kręgowców, Uniwersytet Wrocławski, ul. Sienkiewicza 21, 50-335 Wrocław; bartosz-borczyk@uwr.edu.pl; ORCID ID: 0000-0001-9630-1809

³ Zakład Paleozoologii, Uniwersytet Wrocławski, ul. Sienkiewicza 21, 50-335 Wrocław; aleksandra.kropczyk2@uwr.edu.pl; ORCID ID: 0000-0003-0685-531X

⁴ Muzeum Przyrodnicze, Uniwersytet Wrocławski, ul. Sienkiewicza 21, 50-335 Wrocław; tomasz.skawinski@uwr.edu.pl; ORCID ID: 0000-0002-1163-9366



Ryc. 2. MGUWr 3870s – czaszka i kilka kręgów młodego osobnika *Stenopterygius* sp.
 Fig. 2. MGUWr 3870s, a skull and a few vertebrae of a juvenile *Stenopterygius* sp.

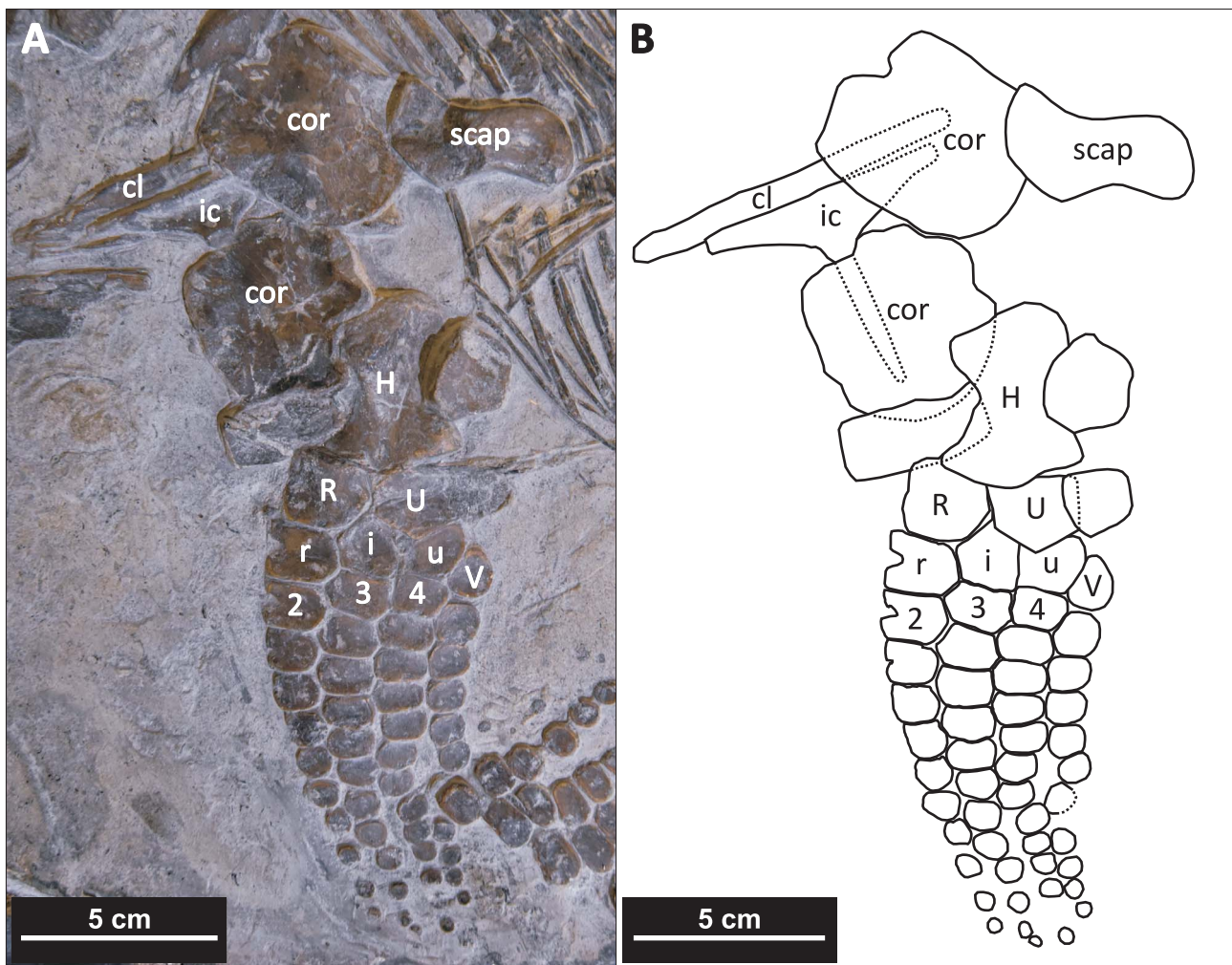
do gatunku *Ichthyosaurus intermedius* (obecnie uznawane go za synonim *I. communis*; Massare, Lomax 2018). Okaz MGUWr 3870s (ryc. 2) to niemal kompletna czaszka i kilka kręgów, który pierwotnie zaklasyfikowano do *Ichthyosaurus tenuirostris* (obecnie *Leptonectes tenuirostris*) (McGowan, 1996). Zarówno rodzaj *Ichthyosaurus*, jak i *Leptonectes* (w obecnym rozumieniu) nie były dotąd znane z osadów zwanych „łupkami posidoniowymi”, a zatem, jeśli ich identyfikacja jest poprawna, to okazy ze zbiorów we Wrocławiu byłyby pierwszymi przedstawicielami rodzajów *Ichthyosaurus* i *Leptonectes* znanymi z tego stanowiska. Ponadto, mimo długiej historii badań nad ichtiozaurami z okolic Holzmaden, wciąż dokonywane są tam nowe odkrycia, a taksonomia tamtejszych ichtiozaurów w dalszym ciągu podlega aktualizacjom (np. Maisch, Matzke, 2022). Z tego powodu rewizje historycznych okazów są istotne dla lepszego zrozumienia paleobioróżnorodności „łupków posidoniowych”. W poniższej pracy przedstawiamy charakterystykę stanowiska, z którego pochodzą okazy z Uniwersytetu Wrocławskiego, wykorzystaną metodykę oraz problematykę rozróżniania gatunków kopalnych.

GEOLOGIA

„Łupki posidoniowe” (niem. *Posidonienschiefer*) to czarne łupki z dolnego toarku (dolna/wczesna jura) przeplatane horyzontami wapiennymi. Obecnie znajdują się one na terenie Jury Szwabskiej w południowo-zachodnich Niemczech (Martill, 1993; Röhl i in., 2001). Posidonien-

schiefer jest uważany za klasyczny przykład Konservat-Lagerstätte, a zatem osadów zawierających doskonale zachowane skamieniałości, często znajdujące się w pozycji anatomicznej i nierzadko również z zachowanymi tkankami miękkimi. Łupki te słyną ze skamieniałości morskich kręgowców, a szczególnie ichtiozaurów (Martill, 1993; Röhl i in., 2001). Posidonienschiefer wykazuje wyraźną zonację stratygraficzną i jest określony jako Lias Epsilon (ϵ). Lias Epsilon jest podzielony na trzy zony o nierównej grubości, oznaczone przez cyfry rzymskie: ϵ I odpowiada zonie amonitowej *Dactyloceras tenuicostatum*, ϵ II – zonom amonitowym *D. tenuicostatum* i *Harpoceras falciferum*, a ϵ III – zonie amonitowej *Hildoceras bifrons* (Riegraf i in., 1984; Röhl i in., 2001). Skamieniałości kręgowców, w tym m.in. ichtiozaurów, są znajdowane we wszystkich trzech zonach, ale to ϵ II jest najbardziej bogaty w skamieniałości kręgowców. Tempo sedymentacji w Posidonienschiefer jest szacowane na 2–9 mm na 1000 lat, łączny czas depozycji jest określany na 3 mln lat (Littke i in., 1991; Röhl i in., 2001).

Spośród kręgowców znaleziono wiele ryb należących do kładów Actinopterygii, Sarcopterygii i Chondrichthyes. Wśród odkrytych ryb promieniopłetwych można wyróżnić m.in. przedstawicieli rodzaju *Dapedium*. Są to ryby o masywnej budowie, których ciało było chronione przez duże łuski w kształcie rombu; zwierzęta te żerowały przy dnie podobnie jak np. współczesne karpowate (Thies, Hauff, 2011). Kolejnym znanym przedstawicielem Actinopterygii z tych osadów jest *Leptolepis*. Zwierzęta te osiągały



Ryc. 3. A – okaz ZPALUWr.R.K.01, należący do rodzaju *Stenopterygius*; obręcz barkowa oraz kończyna przednia; **B** – rysunek interpretacyjny. Linia przerywana oznaczono oszacowane granice kości. Objasnienia: cl – obojczyk, cor – kość krocza, ic – międzyobojczyk, scap – łopatką, H – kość ramienna, R – kość promieniowa, U – kość łokciowa, i – kość pośrodkowa, r – kość przypromieniowa, u – kość przyłokciowa, V – kość śródręcza V, 2–4 – kości nadgarstka od 2 do 4

Fig. 3. A – ZPALUWr.R.K.01, a specimen of *Stenopterygius* sp.; pectoral girdle and forelimb; **B** – interpretative drawing. Dashed line indicates estimated bone margins. Abbreviations: cl – clavicle, cor – coracoid, ic – interclavicle, scap – scapula, H – humerus, R – radius, U – ulna, i – intermedium, r – radiale, u – ulnare, V – metacarpal V, 2–4 – distal carpals 2 to 4

zazwyczaj jedynie kilka centymetrów długości i przyjmuje się, iż żyły w ławicach (Thies, Hauff, 2013). Przedstawicielem ryb chrzęstnoszkieletowych (Chondrichthyes), których szczątki można znaleźć w „łupkach posidoniowych” jest *Hybodus*, który osiągał długość ciała wynoszącą ok. 2 m. Zwierzęta te prowadziły drapieżny tryb życia, podobnie jak blisko z nimi spokrewnione współczesne rekiny (Thies, Hauff, 2013). Natomiast mięśniopłetwe (Sarcopterygii) są reprezentowane przez rodzaj *Trachymetopon*, przedstawiciele tego rodzaju osiągnęli ok. 4 m długości (Cavin i in., 2021).

Morskie gady, w tym ichtiozaury, są najbardziej spektakularnymi skamieniałościami z pokładów kościonośnych z okolic Holzmaden. Do tej pory odnaleziono tysiące okazów ichtiozaurów, w tym wiele kompletnych szkieletów, które przypisano do sześciu rodzajów: *Suevoleiathan*, *Temnodontosaurus*, *Eurhinosaurus*, *Hauffiopteryx*, *Magnipterygius* oraz *Stenopterygius* (Maisch, 2010; Maxwell, 2012; Maxwell, 2018; Maxwell, Cortés, 2020; Maisch, Matzke, 2022). Skamieniałości *Stenopterygius* są zdecydowanie najbardziej powszechne spośród skamieniałości ichtiozaurów. Wszystkie trzy gatunki z rodzaju *Stenopterygius*

znane obecnie z „łupków posidoniowych” (*S. quadriscissus*, *S. triscissus*, *S. uniter*) były znajdowane w zonie εII, *S. quadriscissus* występował także w zonie εI. Natomiast wszystkie wymienione gatunki były nieobecne w zonie εIII (Maxwell, 2012). Wiele okazów z tego rodzaju charakteryzuje się znakomitym stanem zachowania, w tym zachowanymi tkankami miękkimi, treściami żołądkowymi, a nawet embrionami oraz płodami w jamach ciała dorosłych osobników (Dick i in., 2016; Eriksson i in., 2022; Miedema, Maxwell, 2022). Możliwość obserwacji dużej liczby okazów oraz doskonały stan ich zachowania daje nam dokładny wgląd w tryb życia tych zwierząt (Hungerbühler, 1994; Maxwell, 2012; Maxwell, Cortés, 2020). Inną grupą morskich gadów, których skamieniałe szczątki znaleziono w Holzmaden, są plezjozaury, są one jednak zdecydowanie rzadziej znajdowane w porównaniu z ichtiozaurami. Jednym z ich przedstawicieli jest *Meyerasaurus victor* opisany w 2010 r. (Smith, Vincent, 2010). Kolejnymi gadami, których szczątki odnaleziono w „łupkach posidoniowych”, są *Macrospodylus bollensis* oraz *Platysuchus multiscrobiculatus*. Oba gatunki są krokodylomorfami z kladu Teleosauroidea (Young i in., 2016). Kład ten jest obecny w za-

pisie kopalnym od toarku do tytonu. Jego przedstawiciele prowadzili wodny tryb życia i charakteryzowali się wydłużoną czaszką i wąskim pyskiem, podobnie jak współczesne gawiale (Young i in., 2016).

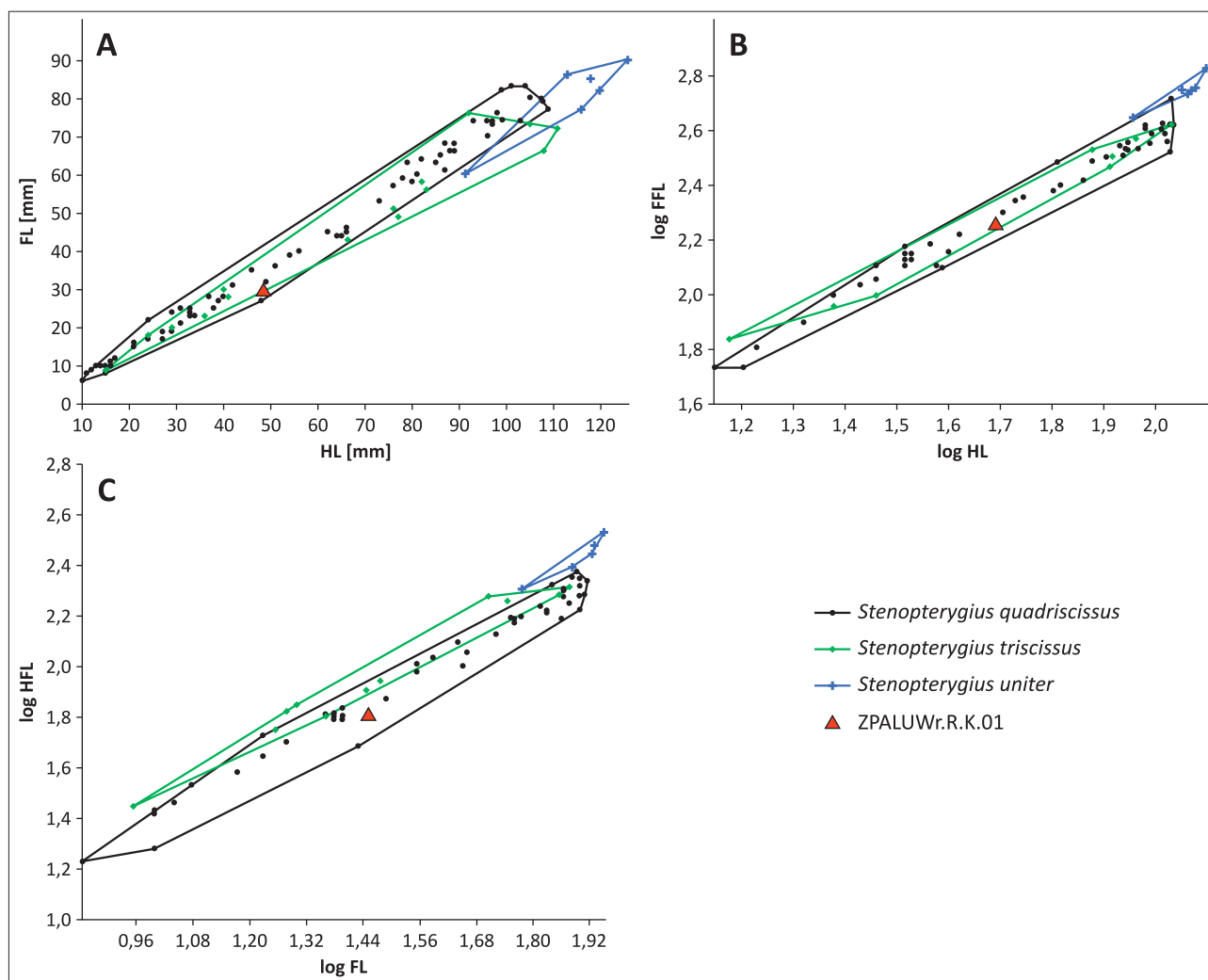
METODYKA

Analiza jakościowa. Cechy jakościowe badanych osobników zostały dokładnie przeanalizowane zarówno na poziomie przynależności rodzajowej, jak i gatunkowej. Uwzględniono cechy niezienne ontogenetycznie oraz cechy zmienne ontogenetycznie. Niestety z powodu dezartikulacji czaszki oraz żuchwy okazu ZPALUWr.R.K.01 nie wszystkie cechy diagnostyczne były możliwe do przeanalizowania.

Analiza dwuzmienna. Dokonane zostały pomiary wybranych struktur anatomicznych: długość kości ramiennej, długość i szerokość kości promieniowej, długość i szerokość kości łokciowej, długość kości kulszowo-łonowej oraz długość kości udowej. Dane te poddaliśmy transformacji logarytmicznej (\log_{10}), a następnie obliczyliśmy

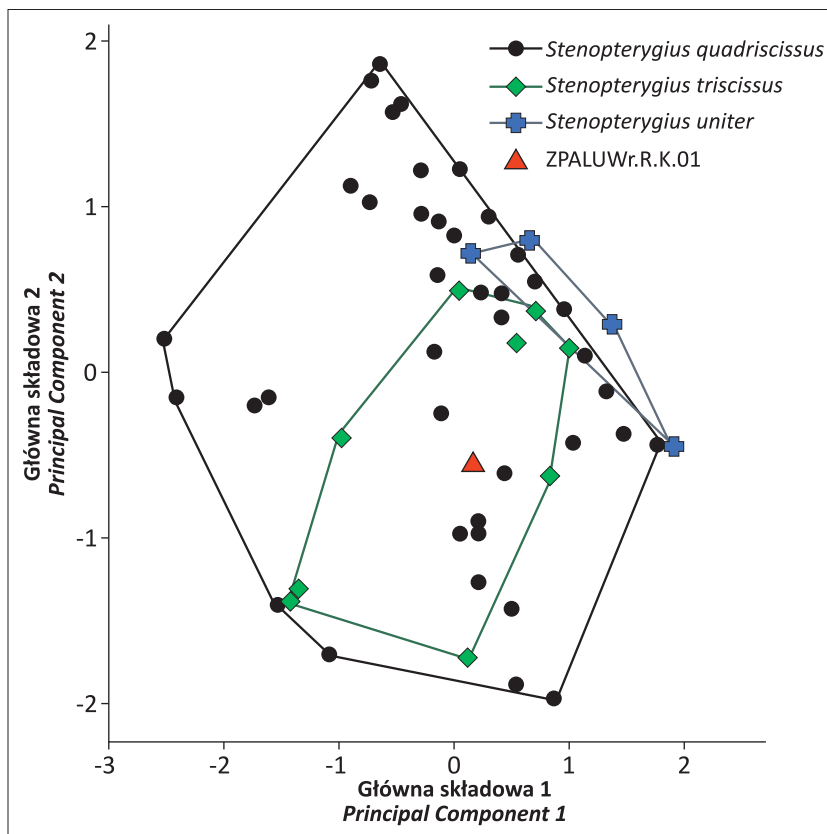
proporcje wybranych pomiarów u badanego osobnika, a wyniki te porównaliśmy z danymi pochodzącymi od innych osobników z rodzaju *Stenopterygius* (Maxwell, 2012). Całość uzyskanych wyników została przedstawiona w formie wykresów ukazujących morfoprzestrzeń zajmowaną przez poszczególne gatunki (ryc. 4, 5). Ze względu na dezartikulację czaszki oraz żuchwy okazu ZPALUWr.R.K.01 mogliśmy wykonać tylko część pomiarów, a w analizach nie mogliśmy uwzględnić długości żuchwy oraz długości kości przedścęgowej. W naszych badaniach wykorzystane zostały zatem tylko trzy z sześciu wskaźników – nr 2 (długość kości udowej/długość kości ramiennej), nr 5 (\log_{10} z długości przedniej płetwy/ \log_{10} z długości kości ramiennej) i nr 6 (\log_{10} z długości kończyny tylnej/ \log_{10} z długości kości udowej) (Maxwell, 2012).

Analiza wieloczynnikowa. W przeprowadzonej analizie składowych głównych (PCA) uwzględniliśmy siedem pomiarowych zmiennych ze szkieletu: długość kości ramiennej, kości udowej, kości kulszowo-łonowej oraz długość i szerokość dla kości promieniowej oraz łokciowej. Dane dotyczyły 55 okazów zmierzonych wcześniej przez



Ryc. 4. Wykresy pokazujące zależności pomiędzy poszczególnymi pomiarami u *Stenopterygius* spp., z zaznaczoną pozycją okazu ZPALUWr.R.K.01; **A** – wskaźnik nr 2, **B** – wskaźnik nr 5; **C** – wskaźnik nr 6. Objasnienia: FFL – długość przedniej płetwy (kończyny), FL – długość kości udowej, HFL – długość tylnej płetwy (kończyny), HL – długość kości ramiennej (Maxwell, 2012 – zmodyfikowano)

Fig. 4. Bivariate plots showing the relationships between selected skeletal measurements in *Stenopterygius* spp., with the position of specimen ZPALUWr.R.K.01 highlighted; **A** – index No. 2, **B** – index No. 5, **C** – index No. 6. Abbreviations: FFL – forefin length, FL – femur length, HFL – hindfin length, HL – humerus length (Maxwell, 2012 – modified)



Ryc. 5. Wyniki analizy składowych głównych (PCA) wskazującej pozycję okazu ZPALUWr.R.K.01 w morfoprzestrzeni ichtiozaurów *Stenopterygius* spp.

Fig. 5. Results of the Principal Component Analysis (PCA) showing the position of specimen ZPALUWr.R.K.01 in the morphospace of *Stenopterygius* spp.

Maxwella (2012) oraz ZPALUWr.R.K.01. Dane te zostały zlogarytmowane (\log_{10}), a finalna analiza została przeprowadzona w programie IBM SPSS Statistics 20. Podobnie jak w przypadku analizy dwuzmiennej nie uwzględniliśmy długości żuchwy oraz długości kości przedszczękowej okazu ZPALUWr.R.K.01 z powodu dezartykulacji czaszki. Użyty w tej analizie zestaw danych jest zatem niekompletny, a wyniki należy interpretować ze szczególną ostrożnością.

WYNIKI

Okaz MGUWr 3870s

Okaz ten obejmuje niemal kompletną czaszkę i kilka izolowanych kręgów młodego osobnika (ryc. 2). Całkowita długość żuchwy jest szacowana na 17,7 cm (przedni koniec żuchwy jest ułamany), długość kości przedszczękowej wynosi 10,9 cm, długość pyska (mierzona od czubka kości przedszczękowej do przedniej krawędzi oczodołu) to 11,9 cm, zaś długość oczodołu została oszacowana na 4,2 cm (tylna granica oczodołu jest jednak trudna do wyznaczenia ze względu na nachodzenie na nią pierścienia twaródkowego). Czaszka jest stosunkowo dobrze zachowana, zwłaszcza w rejonie pyska, choć granice pomiędzy poszczególnymi kośćmi są trudne do zaobserwowania.

Okaz ZPALUWr.R.K.01

Analiza jakościowa. Okaz ten obejmuje kompletny szkielet o całkowitej długości 172 cm (ryc. 1, 3). Czaszka oraz żuchwa ZPALUWr.R.K.01 są zachowane w przecięt-

nym stopniu, przez co nie byliśmy w stanie wyznaczyć większości granic między poszczególnymi kośćmi, a tym samym znaleźć diagnostycznych cech jakościowych, które mogłyby wskazać na przynależność do konkretnego gatunku. Szkielet pozaczaszkowy jest znacznie lepiej zachowany. Okaz ZPALUWr.R.K.01 wykazuje szereg cech jakościowych potwierdzających jego przynależność do rodzaju *Stenopterygius*. Łopátka jest wolnym elementem, ma wydłużony kształt, wcięcie w środkowej części i jest rozszerzona w grzbietowej części (Maisch, Matzke, 2000; McGowan, Motani, 2003; Caine, Benton, 2011). Kość krucza również jest wolnym elementem szkieletu, o zaokrąglonych krawędziach i kształcie zbliżonym do kwadratowego (Sander, 2000; Maxwell, 2012). Innymi charakterystycznymi cechami anatomicznymi dla rodzaju *Stenopterygius* są: fuzja kości łonowej z kością kulzową (Maisch, Matzke, 2000; McGowan, Motani, 2003; Maisch, 2008; Caine, Benton, 2011; Maxwell, 2012), większa szerokość aniżeli długość proksymalnych paliczków na obu kończynach oraz ich nieco zaokrąglony kształt. Dodatkowo paliczki dystalne obu kończyn są ułożone w stosunkowo dużych odległościach względem siebie (Maisch, Matzke, 2000; McGowan, Motani, 2003; Caine, Benton, 2011).

ton, 2011).

Analiza dwuzmienna. Wskaźnik nr 2 (długość kości udowej/długość kości ramiennej; ryc. 4A) nieznacznie wskazuje na przynależność ZPALUWr.R.K.01 do *S. quadriscissus*, lecz nie pozwala wykluczyć jego przynależności do *S. triscissus*. Wskaźnik nr 5 (\log_{10} z długości przedniej płetwy/ \log_{10} z długości kości ramiennej; ryc. 4B) wskazuje na przynależność okazu do *S. quadriscissus* albo *S. triscissus*, natomiast wyraźnie wyklucza on przynależność badanego okazu do *S. uniter*. Natomiast wskaźnik nr 6 (\log_{10} z długości kończyny tylnej/ \log_{10} z długości kości udowej; ryc. 4C) dość wyraźnie wskazuje na przynależność okazu do *S. quadriscissus*.

Analiza wielozmienna. Wyniki uzyskane podczas analizy wielozmiennej wskazują na przynależność okazu do *S. quadriscissus* albo *S. triscissus* (ryc. 5). Wykluczają one zatem wyraźnie przynależność tego okazu do *S. uniter*. Jednakże należy pamiętać, iż ilość użytych danych była mniejsza (brak pomiarów z czaszki i żuchwy) niż w pierwotnej pracy Maxwella (2012), co mogło mieć znaczący wpływ na uzyskane wyniki.

DYSKUSJA

MGUWr 3870s

Stopień wydłużenia i zwężenia pyska oraz powiększenia oczodołów jest u MGUWr 3870s mniejszy niż u przedstawicieli rodzaju *Leptonectes*, u którego cechy te były

rozwinęte bardziej niż u większości innych ichtiozaurów (np. McGowan, 1996; Maisch, Reisdorf, 2006). Stosunek długości oczodołu do długości żuchwy wynosi ok. 0,237, co jest w górnych granicach zmienności u *Leptonectes tenuirostris* (McGowan, 1996). Stosunek długości pyska do długości żuchwy wynosi ok. 0,67, a więc mniej niż u *L. tenuirostris*, u którego przekracza 0,70 (McGowan, 1996). Pod względem proporcji czaszki okaz jest praktycznie nieodróżnialny od innych okazów *Stenopterygius*, co wskazuje, że MGUWr 3870s w rzeczywistości reprezentuje młody okaz *Stenopterygius* (choć gatunek jest prawdopodobnie niemożliwy do ustalenia), a nie *Leptonectes*. Nie może on więc dowodzić występowania rodzaju *Leptonectes* – znanego od retyku do górnego pliensbachu (Maisch, Reisdorf, 2006) – w toarku „łupków posidoniowych”.

ZPALUWr.R.K.01

Okaz ZPALUWr.R.K.01 wykazuje szereg cech nietypowych dla rodzaju *Ichthyosaurus* (Massare, Lomax, 2018), do którego został pierwotnie przypisany. Przykładowo, wszystkie ichtiozaury (w tym *Stenopterygius*) znajdowane w „łupkach posidoniowych” na terenie Jury Szwabskiej mają kość ramienną z rozszerzonym końcem dalszym, a w przypadku rodzaju *Ichthyosaurus* koniec ten jest nierozszerzony (McGowan, Motani, 2003). Kolejną cechą charakteryzującą wszystkie gatunki z Jury Szwabskiej, są szerokie, nieco zaokrąglone paliczki, które u *Ichthyosaurus* mają bardziej poligonalny zarys (McGowan, Motani, 2003). Dodatkowo dystalne paliczki u badanego przez nas okazu są szeroko położone względem siebie, co jest typową cechą anatomiczną dla *Stenopterygius*, tymczasem u *Ichthyosaurus* dystalne paliczki są ciasniej ułożone (McGowan, Motani, 2003). Natomiast diagnostyczną cechą jakościową pozwalającą odróżnić *Stenopterygius* od *Hauffiopteryx* jest stopień zrośnięcia kości łonowej z kością kulszową – u *Hauffiopteryx* kość łonowa jest niezrośnięta przyśrodkowo z kością kulszową, a w przypadku osobnika ZPALUWr.R.K.01 kości te są zrośnięte przyśrodkowo (Maxwell, Cortés, 2020). Otwór skroniowy okazu ZPALUWr.R.K.01 jest proporcjonalnie większy względem reszty czaszki niż u *Hauffiopteryx*. Ponadto jest on owalny, a nie zaokrąglony, co wyklucza przynależność tego okazu do rodzaju *Hauffiopteryx* (Maxwell, Cortés 2020). *Stenopterygius quadriscissus* jest nieco bardziej masywny od *S. uniter* oraz *S. triscissus*; taki pokrój ciała obserwujemy również u ZPALUWr.R.K.01. Dodatkowo przednia kończyna *S. quadriscissus* jest stosunkowo krótka, co również obserwujemy u ZPALUWr.R.K.01, tymczasem u *S. uniter* jest ona wyraźnie wydłużona w porównaniu do dwóch pozostałych gatunków.

Nie jesteśmy w stanie zaobserwować redukcji uzębienia (szczególnie w żuchwie). Cecha ta jest charakterystyczna dla osobników z gatunku *S. quadriscissus*, których całkowita długość ciała przekracza 2 m (Maxwell, 2012; Dick, Maxwell, 2015). Z kolei u *S. triscissus* redukcja uzębienia oraz jej stopień są bardziej zróżnicowane względem *S. quadriscissus*, jednak obserwowana jest ona jedynie u dużych okazów. Badany przez nas okaz ma całkowitą długość ciała 172 cm. Oznacza to, że w momencie śmierci był najprawdopodobniej zbyt mały, by cecha ta była u nie-

go wykształcona. Wszystkie dostępne dane są zgodne z hipotezą, iż okaz ZPALUWr.R.K.01 jest osobnikiem młodocianym *S. quadriscissus*, który nie osiągnął jeszcze maksymalnych rozmiarów przed swoją śmiercią (osobniki z tego gatunku mogły osiągać maksymalnie 3,5 m długości). Osobniki młode różnią się proporcjami poszczególnych elementów szkieletu względem osobników dorosłych, które następnie wraz z przebiegiem ontogenezy przyjmują ostateczne proporcje. Jednak użyta przez nas metodyka do determinacji gatunku może być stosowana także do oznaczania przynależności gatunkowej osobników młodych i dorosłych, gdyż wykorzystuje ona bazę danych, w której uwzględniono pomiary zarówno osobników młodych, jak i dorosłych. Istotne różnice między poszczególnymi gatunkami można wyznaczyć nawet na wczesnych etapach ontogenezy (Maxwell, 2012).

Czaszka i żuchwa okazu ZPALUWr.R.K.01 uległy dezartykulacji oraz kompresji, dodatkowo nie jesteśmy w stanie zaobserwować szwów między poszczególnymi kośćmi czaszki oraz żuchwy. Sprawia to, że nie dysponujemy pomiarami długości kości przedszczękowej, jak i całej żuchwy. Wyraźnie ogranicza nam to zasób danych, a tym samym precyzyjność wyników w analizie wielozmiennej oraz dwuzmiennej. Brak tych dwóch pomiarów sprawia, iż możemy porównać ZPALUWr.R.K.01 z niemieckimi okazami jedynie na trzech dwuzmiennych wykresach zamiast sześciu, jak w pracy opublikowanej przez Maxwella (2012). Dysponując tymi dwoma brakującymi pomiarami, byłibyśmy w stanie z większą pewnością przypisać nasz okaz do jednego z dwóch gatunków: *S. quadriscissus* bądź *S. triscissus*.

WNIOSKI

Ze względu na obecność cech anatomicznych typowych dla rodzaju *Stenopterygius* udało nam się ustalić, iż badany przez nas okaz ZPALUWr.R.K.01 należy do tego rodzaju. Dodatkowo wykazaliśmy, iż jest on osobnikiem młodocianym. Z kolei analizy dwuczynnikowa i wieloczynnikowa wykazały, iż z dużym prawdopodobieństwem możemy wykluczyć przynależność tego okazu do *S. uniter*. Uzyskane wyniki wskazują nieco wyraźniej na przynależność okazu do *S. quadriscissus*, ale nie można całkowicie wykluczyć przynależności do *S. triscissus*. Słaby stan zachowania czaszki i żuchwy uniemożliwił pozyskanie istotnych danych ilościowych oraz jakościowych, przez co nie jesteśmy w stanie jednoznacznie zaklasyfikować naszego okazu do jednego z tych dwóch gatunków. Deformacja szkieletu czaszki oraz żuchwy sprawia, iż uzyskane wyniki powinny być interpretowane z ostrożnością. Okaz MGUWr 3870s także należy do rodzaju *Stenopterygius*, lecz jego dokładna przynależność gatunkowa jest bardzo trudna do ustalenia ze względu na niekompletność oraz młody wiek ontogenetyczny okazu. Nasza rewizja wskazuje, że obecnie nie ma dowodów na występowanie w „łupkach posidoniowych” ichtiozaurów z rodzajów *Ichthyosaurus* oraz *Leptonectes*.

Dziękujemy Krzysztofowi Stefaniakowi (ZPALUWr), Joannie Białek (MGUWr) oraz całemu zespołowi Muzeum Geologicznego UWr za udostępnienie okazów do badań. Chcielibyśmy

również podziękować Mateuszowi Tałandzie (IBE UW) za merytoryczne wskazówki podczas tworzenia artykułu. Dziękujemy dr. Piotrowi Szrekowi oraz anonimowemu Recenzentowi za cenne uwagi.

LITERATURA

- BÖTTCHER R. 1990 – Neue Erkenntnisse über die Fortpflanzungsbiologie der Ichthyosaurier (Reptilia). Stuttgarter Beitr. Nat. B, 164: 1–51.
- CAINE H., BENTON M. J. 2011 – Ichthyosauria from the Upper Lias of Strawberry Bank, England. *Palaeontology*, 54 (5): 1069–1093.
- CAVIN L., PIUZ A., FERRANTE C., GUINOT G. 2021 – Giant Mesozoic coelacanths (Osteichthyes, Actinistia) reveal high body size disparity decoupled from taxic diversity. *Sci. Rep.*, 11: 11812.
- DICK D.G., MAXWELL E.E. 2015 – Ontogenetic Tooth Reduction in *Stenopterygius quadricissus* (Reptilia: Ichthyosauria): Negative Allometry, Changes in Growth Rate, and Early Senescence of the Dental Lamina. *PLoS ONE*, 10: e0141904.
- DICK D.G., SCHWEIGERT G., MAXWELL E. E. 2016 – Trophic niche ontogeny and palaeoecology of early Toarcian *Stenopterygius* (Reptilia: Ichthyosauria). *Palaeontology*, 59 (3): 423–431.
- ERIKSSON M.E., De La GARZA R., HORN E., LINDGREN J. 2022 – A review of ichthyosaur (Reptilia, Ichthyopterygia) soft tissues with implications for life reconstructions. *Earth Sci. Rev.*, 226: 103965.
- FISCHER V. 2016 – Taxonomy of *Platypterygius campylodon* and the diversity of the last ichthyosaurs. *Peer. J.*, 4: e2604.
- HUNGERBÜHLER A. 1994 – Recently identified type material of the Lower Jurassic ichthyosaur *Stenopterygius* in the Geological-Paleontological Institute, Tübingen. *Paläontol. Z.*, 68: 245–258.
- LANGER M.C., EZCURRA M.D., BITTENCOURT J.S., NOVAS F.E. 2010 – The origin and early evolution of dinosaurs. *Biol. Rev.*, 85: 55–110.
- LITTKER R., BAKER D.R., LEYTHAEUSER D., RULLKOTTER J. 1991 – Keys to the depositional history of the Posidonia Shale (Toarcian) in the Hils Syncline, northern Germany. [W:] Tyson R.V., Pearson T.H. (red.), *Modern and ancient continental shelf anoxia*. *Geol. Soc. Spec. Publ.*, 58: 311–333.
- LOMAX D.R., DE LA SALLE P., MASSARE J.A., GALLOIS R. 2018 – A giant Late Triassic ichthyosaur from the UK and a reinterpretation of the Aust Cliff ‘dinosaurian’ bones. *PLoS ONE*, 13: e0194742.
- MAISCH M.W. 2008 – Revision der Gattung *Stenopterygius* Jaekel, 1904 emend. von Huene, 1922 (Reptilia: Ichthyosauria) aus dem unteren Jura Westeuropas. *Palaeodiversity*, 1: 227–271.
- MAISCH M.W. 2010 – Phylogeny, systematics, and origin of the Ichthyosauria – the state of the art. *Palaeodiversity*, 3: 151–214.
- MAISCH M.W., MATZKE A.T. 2000 – The Ichthyosauria. *Stuttg. Beitr. Nat.*, Ser. B, 298: 1–159.
- MAISCH M.W., MATZKE A.T. 2022 – *Magnipterygius huenei* n. gen. n. sp., a new small stenopterygiid (Reptilia: Ichthyosauria) from the Posidonienschiefer Formation of SW Germany. *Neues Jahrb. Geol. Paläontol. Abh.*, 303: 169–201.
- MAISCH M.W., REISDORF A.G. 2006 – Evidence for the longest stratigraphic range of a post-Triassic ichthyosaur: a *Leptonectes tenuirostris* specimen from the Pliensbachian (Lower Jurassic) of Switzerland. *Geobios*, 32: 491–505.
- MARTILL D.M. 1993 – Soupy substrates: a medium for the exceptional preservation of ichthyosaurs of the Posidonia Shale (Lower Jurassic) of Germany. *Kaupia*, 2: 77–79.
- MASSARE J.A., LOMAX D.R. 2018 – A taxonomic reassessment of *Ichthyosaurus communis* and *I. intermedius* and a revised diagnosis for the genus. *J. Syst. Palaeontol.*, 16: 263–277.
- MAXWELL E.E. 2012 – New metrics to differentiate species of *Stenopterygius* (Reptilia: Ichthyosauria) from the lower Jurassic of southwestern Germany. *J. Paleontol.*, 86: 105–115.
- MAXWELL E.E. 2018 – Redescription of the ‘lost’ holotype of *Suevoleviathan integer* (Bronn, 1844) (Reptilia: Ichthyosauria). *J. Vert. Paleontol.*, 38: e1439833.
- MAXWELL E.E., CORTÉS D. 2020 – A revision of the Early Jurassic ichthyosaur *Hauffiopteryx* (Reptilia: Ichthyosauria), and description of a new species from southwestern Germany. *Palaeontol. Electronica*, 23 (2): a29.
- McGOWAN C. 1979 – A revision of the Lower Jurassic ichthyosaurs of Germany with descriptions of two new species. *Palaeontogr. Abt. A*, 166: 93–135.
- McGOWAN C. 1996 – The taxonomic status of *Leptopterygius* Huene, 1922 (Reptilia: Ichthyosauria). *Can. J. Earth Sci.*, 33: 439–443.
- McGOWAN C., MOTANI R. (red.) 2003 – *Handbook of Paleoherpétology*, Part 8: Ichthyopterygia. Friedrich Pfeil, Monachium.
- MIEDEMA F., MAXWELL E.E. 2022 – Ontogenetic variation in the skull of *Stenopterygius quadricissus* with an emphasis on prenatal development. *Sci. Rep.*, 12: 1707.
- MOTANI R. 2005 – Evolution of fish-shaped reptiles (Reptilia: Ichthyopterygia) in their physical environments and constraints. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.*, 33: 395–420.
- MOTANI R., VERMEIJ G.J. 2021 – Ecophysiological steps of marine adaptation in extant and extinct non-avian tetrapods. *Biol. Rev.*, 96(5): 1769–1798.
- RIEGRAF W.V., WERNER G., LÖRCHER F. 1984 – Der Posidonienschiefer. Biostratigraphie, Fauna und Fazies des südwestdeutschen Untertoarciums (Lias ε). Ferdinand Enke, Stuttgart.
- RÖHL H.-J., SCHMID-RÖHL A., OSCHMANN W., FRIMMEL A., SCHWARK L. 2001 – Erratum to „The Posidonia Shale (Lower Toarcian) of SW-Germany: An oxygen-depleted ecosystem controlled by sea level and palaeoclimate”. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 169: 273–299.
- SANDER P.M. 2000 – Ichthyosauria: their diversity, distribution, and phylogeny. *Paläontol. Z.*, 74: 1–35.
- SMITH A.S., VINCENT P. 2010 – A new genus of pliosaur (Reptilia: Sauropterygia) from the Lower Jurassic of Holzmaden, Germany. *Palaeontology*, 53(5): 1049–1063.
- THIES D., HAUF R.B. 2011 – A new species of *Dapedium* LEACH, 1822 (Actinopterygii, Neopterygii, Semionotiformes) from the Early Jurassic of South Germany. *Palaeodiversity*, 4: 185–221.
- THIES D., HAUF R.B. 2013 – A Speiballen from the Lower Jurassic Posidonia Shale of South Germany. *Neues Jahrb. Geol. Paläontol. Abh.*, 267: 117–124.
- THORNE P.M., RUTA M., BENTON M.J. 2011 – Resetting the evolution of marine reptiles at the Triassic-Jurassic boundary. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 108 (20): 8339–8344.
- YOUNG M.T., RABI M., BELL M. A., FOFFA D., STEEL L., SACHS S., PEYER K. 2016 – Big-headed marine crocodyliforms and why we must be cautious when using extant species as body length proxies for long-extinct relatives. *Palaeontol. Electronica*, 19.3.30A: 1–14.

Praca wpłynęła do redakcji 21.03.2023 r.

Akceptowano do druku 6.07.2023 r.