

Fantomkép 200 millió év távlatából: a *Komlosaurus* rekonstrukciójának korlátai és lehetőségei

PECSICS TIBOR

H-8900 Zalaegerszeg, Kossuth L. u. 64/A

E-mail: nobilis.equus@gmail.com

Összefoglaló

Az őslények kinézetének rekonstrukciója a paleontológiai kutatások kezdeteitől fogva nehéz feladat, hiszen sok esetben csak feltételezésekre hagyatkozhatunk. Különösen igaz ez olyan különleges esetekben, amikor az állatoknak csak a lábnyomai maradnak fenn. Ilyenkor már nem csupán a rokon taxonok fossziliáira támaszkodhatunk, hanem a paleontológiai, biológiai és egyéb rokon tudományágak legújabb eredményeire is, amelyek mind a segítségünkre lehetnek egy-egy állat hajdani kinézetének elképzelésében és rekonstrukciójának elkészítésében. Pontosan ez történt hazánk első dinoszaurusza, a *Komlosaurus carbonis* esetében is.

Bevezetés

Meleg tengeri szél zörgeti a parti mocsárerdő fáinak leveleit, zörgésüket csak a háttérben zúgó habok hangja töri meg időről időre. A parti fővenyén növények koszorúja kerül el, leveleiken a sós, párás levegő nyomaival. Beljebb a sűrűben az erdőt alkotó fák letört ágai, különböző lehullott levelei és termései rajzolnak végtelennek tűnő mintázatot a sáros talajra. A levelek között itt-ott haloványan, a nedvesebb részeken pedig egyre élesebben egy állat nyomai rajzolódnak ki, amelyeket fűrge léptei nyomán hagyott hátra. A nyomok egymást követik, szinte egy egyenes vonalra illeszkednek. Az ösvényt követve kis idő múltán egy tisztáson megpillantjuk az állatot, ami nagy bizonyossággal ezeket a lábnyomokat hagyta maga után. Lába erős, jól izmolt, hüllőszerűen pikkelyes, ujjai hosszúak, lefelé görbülő karmokkal a végükön. Néha felpillant, oldalra biccenti színes fejét, ekkor láthatóak hatalmas szemei, amelyekkel bizonyosan kiválóan lát. Látószervét szemöldökének markáns vonala árnyékolja, felette pedig íves taraj magasodik, amelyet szaru borít.

A körülményekből kiindulva joggal gondolhatnánk, hogy a mezozoikumban jártunk és épp egy dinoszauruszt követtünk. Valóban egy dinoszauruszról van szó, azonban mindezt a jelenben is megcsodálhatjuk a szabad természetben, igaz ehhez nagyjából 13.000 km-t kellene utaznunk Ausztrália északi partjaihoz. A sisakos kazuár (*Casuarius casuarius*) a tengerpartot övező erdőkben is előfordul, megjelenésében pedig meglehetősen emlékeztet bennünket némelyik régen kihalt dinoszaurusz rokonára. Az utóbbi időben egyre több kutatás és publikáció világított rá arra, hogy már a primitívebb formák bizonyos tulajdonságai is nagyon sok tekintetben hasonlíthatnak modern kori leszármazottaikra, a madarakra, ami lényegesen befolyásolja az őshüllőkről alkotott képet. Ez a kép pedig az új leletanyagok és a kutatási módszerek valamint az eszközök gyorsuló fejlődésével egyre dinamikusabban alakul át, még akkor is, ha egy állatból nem marad más hátra, csak a lábnyomai.

A szénbánya fantomja

Ahogy azt már korábban sok publikációban közölték (ezért a felfedezés és a kutatás korai szakaszát nem részletezném), hazánkban a legelső dinoszaurusz lábnyomokat 1966-ban találták meg a mecseki kőszén kora jura korú meddő-rétegeiben, amelyeket később Kordos László írt le *Komlosaurus carbonis* néven (KORDOS 1983). Kezdetben úgy gondolták, hogy könnyű felépítésű ornithopoda (madármedencéjű) dinoszauruszok lábnyomaira bukkantak. Később, 1988-ban az Eötvös Loránd Tudományegyetem diákjai tanáraikkal együtt további nyomfossziliákat gyűjtöttek be (**1. ábra**) a terepen eltöltött idő alatt (HIPS *et al.* 1988).



1. ábra: A *Komlosaurus carbonis* lábnyomai az Eötvös Loránd Tudományegyetem Természettudományi Karának déli tömbjében (Fotó: Pecsics Tibor)

Fig.1.: The footprints of *Komlosaurus carbonis* in the southern block of the Faculty of Science of Eötvös Loránd University (Photo: Tibor Pecsics)

Idővel a maradványok revíziójával arra a következtetésre jutottak, hogy mégsem madármedencéjű dinoszauruszról van szó, hanem mindinkább egy primitív ragadozóról (GIERLIŃSKI 1996). Habár ekkor még tartotta magát az elképzelés, hogy a Mecsekben talált nyomok már korábban leírt fajokhoz tartozhatnak (*Grallator*, *Kayentapus*), azonban később Ősi Attila és kutatócsoportja lényeges eltéréseket talált a hazai leletgyűttesben található nyomok, valamint a *Grallator* és a *Kayentapus* nyomai között. A hazai nyomok 16-20 cm körüli átlagos nagyságával kisebbek, mint az előbb említett rokonok esetében, valamint az ujjak vékonyabbak, madárszerűbbek. Mindezek mellett megállapították azt is, hogy az Amerikai Egyesült Államokban található Newark-medence nyomfossziliái - amelyek a *Platypterna*, *Sauroidichnites* és *Sillimanius* néven kerültek leírásra (SARJEANT 1975) - rendkívüli hasonlóságot mutatnak a *Komlosaurus* lábnyomaival, így továbbra is kérdéses, hogy önálló fajról van-e szó, vagy sem (ŐSI *et al.* 2011).

Amire a lábnyomokból következtetni lehet

200 millió esztendővel ezelőtt a jura időszak elején, az éppen feldarabolódó szuperkontinensen - a mérettől eltekintve - a ragadozó dinoszauruszok nem mutattak olyan fokú diverzitást, mint a későbbi korokban, így az ebbe a csoportba tartozó fajok a mérettől eltekintve meglehetősen hasonlóak lehettek (GRIFFIN 2018). Általánosságban elmondható, hogy a *Coelophysis*-hez hasonló és azzal rokon theropodák (hüllőmedencéjű dinoszauruszok kétlábon járó csoportja) éltek ebben az időszakban (LOCKLEY *et al.* 2003, ABRAHAMS *et al.* 2020).

A leletekből kiderült, hogy ezek az állatok kis és közepes méretűek voltak, a legtöbb faj koponyáján csonttarajokból álló dísz lehetett (**2. ábra**). Az is elképzelhető, hogy a mai madarakhoz hasonlóan ennek szerepe volt a párvalasztás során, vagy az egyedek ez alapján ismerhették fel egymást (GAY 2005).



2. ábra: Primitív ragadozó dinoszauruszok profilrekonstrukciói (az újabb hipotézisek szerint ajkakkal) fentről lefelé: *Coelophysis*, *Syntarsus*, *Dilophosaurus* (Rajz: Pecsics Tibor)

Fig. 2.: Profile reconstructions of primitive predatory dinosaurs (according to recent hypotheses with lips) from top to bottom: *Coelophysis*, *Syntarsus*, *Dilophosaurus* (Graphic: Tibor Pecsics)

A *Komlosaurus* lábnyomai alapján egy nagyjából 2-2,5 méter hosszú, atletikus megjelenésű, gyors mozgású állat képe rajzolódik ki. Maguk a lábnyomok megjelenésükben és méretükben is kísértetiesen hasonlítanak a mai emukéhoz (*Dromaius novaehollandiae*), azt a lényeges különbséget leszámítva, hogy az emu lábán három ujj található, míg a *Komlosaurus* esetében négy, sőt, némelyik lábnyomon az első ujj nyomai is tisztán láthatóak. Ahogy az már korábban említésre került, más földrészeken is találtak a magyarországi dinoszaurusszal rokonítható fajokhoz tartozó lábnyomokat, mivel azonban a *Komlosaurus*-nak a mai napig nem került elő egyetlen csontja sem, így csak a rokon fajok maradványaira hagyatkozhatunk, ha el szeretnénk képzelni ezt az állatot.

A coelophysoid dinoszauruszok jellegzetes képviselői a felső-triász és alsó-jura rétegekből kerültek elő számos kontinensről (CARRANO & SAMPSON 2004). A testfossziliák korát és méretét figyelembe véve leginkább a *Syntarsus* (3. ábra) és a *Megapnosaurus* (egyes szerzők úgy gondolják, hogy ezek a dinoszauruszok is valójában a *Coelophysis* egyes fajait reprezentálják) maradványai jöhetnek számításba a *Komlosaurus* rekonstrukcióját illetően, azonban a részletek tekintetében így is számos nyitott kérdés marad. Igaz ez még akkor is, ha egy állat teljes csontváza őrződik meg.



3. ábra: *Syntarsus (Coelophysis?) kayentakatae* holotípus példányának koponyája (MNA V2623) (ROWE 1989).

A *Komlosaurus* rekonstrukciója során leginkább ennek az állatnak a maradványait vettük figyelembe.

(Rajz: Pecsics Tibor)

Fig. 3.: Skull of the holotype specimen of *Syntarsus (Coelophysis?) kayentakatae* (MNA V2623) (ROWE 1989).

We used mostly the remains of this dinosaur as a reference during the reconstruction of *Komlosaurus*. (Graphic:

Tibor Pecsics)

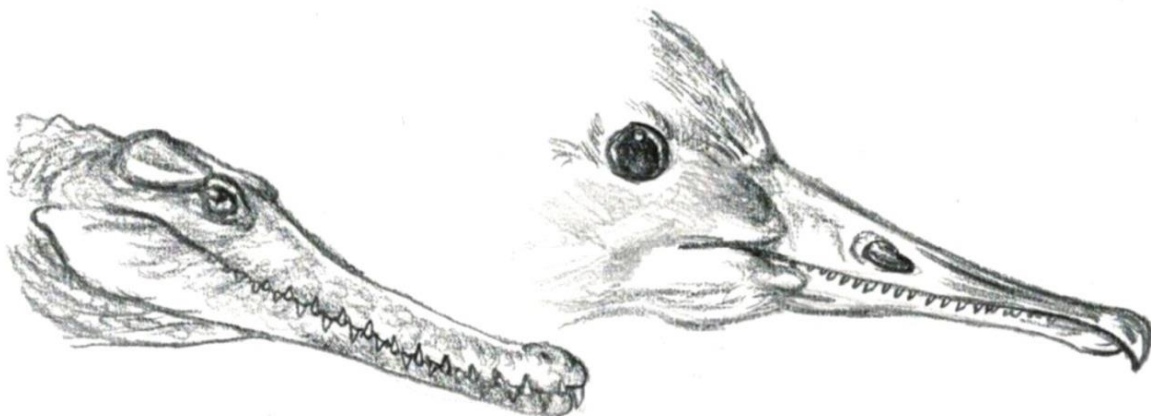
Feltevések és problémák a rekonstrukciókkal kapcsolatban

A dinoszauruszokat felfedezésüket követően egészen sokáig konzervatívan hullószerű pikkelyes bőrral ábrázolták az őket bemutató rekonstrukciós munkákon. Az elképzelést tovább erősítette, hogy az idővel előkerülő, hozzájuk tartozó megkövült bőrlenymatok rendre gömbölyű és hatszögletű pikkelyek sokaságát őrizték meg (ROEHLER & STRICKER 1984).

Később azonban egyre több olyan bizonyíték került napvilágra, amelyek rámutattak arra, hogy nem csak a korai madarak és azok közeli rokonai rendelkezettek tollas vagy pelyhes kültakaróval, hanem más ragadozó dinoszauruszok, sőt a törzsfán távolabb eső madármedencéjű dinoszauruszok is (BRUSATTE 2012, CAMPIONE *et al.* 2020).

A *Coelophysis*-hez hasonló és azzal rokon theropodák primitív jellegeik ellenére már pneumatizált csontokkal (nyálkahártyával bélelt, levegővel telt üregeket tartalmazó csontok) és fejlett respirációs apparátussal rendelkeztek (WEDEL 2009). Egy genetikai vizsgálat során, amely a béta-keratinra fókuszált, az amerikai alligátor (*Alligator mississippiensis*) esetében megállapították, hogy kódolt információ van jelen pihe és tollszerű struktúrák képzésére a tojásban fejlődő embrióknál. A madarakkal összevetve, a homológ szekvenciák analízisével arra a következtetésre jutottak, hogy a madarak és a dinoszauruszok tollai, prototollai, illetve a pteroszauruszok szőrszerű képletei (pycnofibrinek) ugyanazon közös archosauria ős primitív kültakarójának variációi (szünapomorf bélyegek), tehát a tollszerű képletek megjelenése még korábbra tehető, mint azt eddig feltételezték (ALIBARDI *et al.* 2006). Azt természetesen nem tudjuk, hogy ezek a primitív tollszerű képletek milyen mértékben voltak jelen a korai dinoszauruszok esetében, illetve azt sem, hogy testükön mekkora felületet fedhettek le.

Az egyéb részletekkel kapcsolatban is - még a legkiválóbban megőrződött csontok és csontvázak estében is - számos kérdés marad megválaszolatlan. Ilyenek például az állat olyan lágy struktúrái, mint amilyen a fejlet beborító bőr és más lágy szövetek. Sokáig tartotta magát az elképzelés, hogy a dinoszauruszoknak a legközelebbi létező rokonaikhoz, tehát a mai madarakhoz és krokodilokhoz hasonlóan (4. ábra) nem voltak ajkaik, amelyek zárt állkapcsaik mellett legalább részben is elfedték volna fogaikat. A pikkelyes hüllők esetében (mint amilyenek a kígyók és a gyíkok is) szinte kivétel nélkül megtalálhatóak ezek a képletek, amelyek védik az állat fogait, valamint gátolják a felesleges folyadékvesztést. Számos kutató úgy gondolja, hogy a krokodilok vízhez kötött életmódja nem indokolja ezeknek a struktúráknak a meglétét, netán esetlegesen hátráltatná ezeket a lényeket táplálkozás közben.



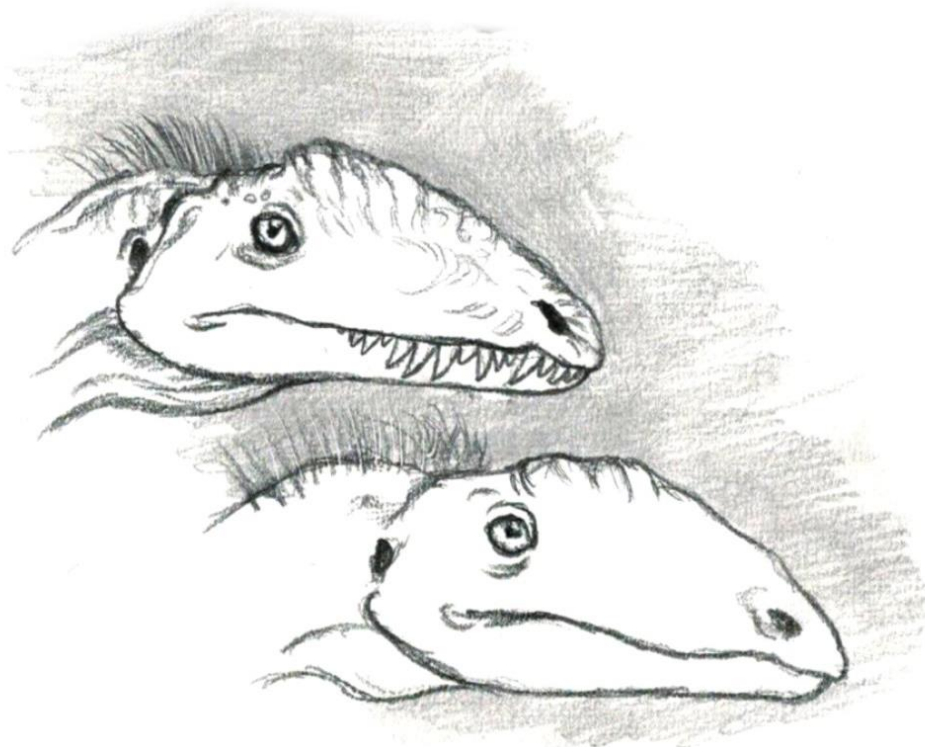
4. ábra: Az ausztrál édesvízi krokodil (*Crocodylus johnstoni*) és a nagy bukó (*Mergus merganser*) profilja. A bukóknak és számos récefélének nincsenek valódi fogaik, de a csőrükben található fogszerű képleteket és lemezeket sem fedik ajkuk. Vajon a valódi fogakkal rendelkező madarak csőre hogyan nézhetett ki?

(Rajz: Pecsics Tibor)

Fig. 4.: Profile of the Australian freshwater crocodile (*Crocodylus johnstoni*) and the common merganser (*Mergus merganser*). The mergansers and many wildfowls do not have real teeth, but the tooth-like serrations and lamellae in their beaks are not covered by their lips. What might the beak of birds with real teeth look like?

(Graphic: Tibor Pecsics)

További érvek mellett egyes paleontológusok és biológusok azt is felhozták, hogy a dinoszauruszoknál is kellett valami ajkához hasonló struktúrának lennie, mivel az állkapcsot alkotó csontokon rengeteg foramen (nyílás) található, amely arra enged következtetni, hogy olyan struktúrák és szövetek lehettek ezeken a csontokon, amelyeket az idegek és vérerek gazdagon átszóttek (PERKINS & CSOTONYI 2010). Bárhogy is legyen, ameddig közvetlen bizonyíték nem kerül elő, nem tudhatjuk, hogy pontosan hogyan is nézhetett ki egy ragadozó dinoszaurusz vigyora (**5. ábra**).

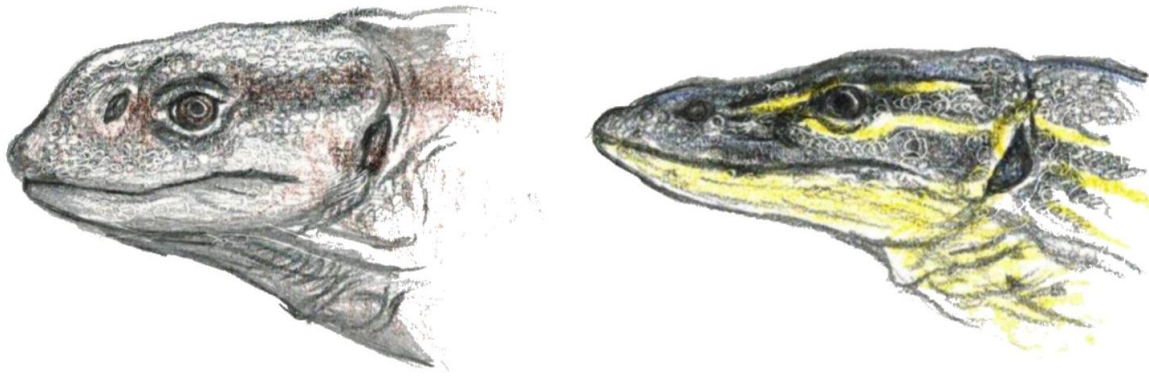


5. ábra: Egy coelophysoid dinoszaurusz profilrekonstrukciója ajkakkal, illetve azok nélkül (Rajz: Pecsics Tibor)

Fig. 5.: Profile reconstruction of a coelophysoid dinosaur with or without lips (Graphic: Tibor Pecsics)

Hasonlóan vitatott részlet az állat orrlyuka is, mindennek alakja, helyzete és mérete. A dinoszauruszok rekonstrukcióival kapcsolatban általánosan elfogadott szabály, hogy az állat orrlyukait a csontos orrnyílás legelülső részére helyezik, mivel általában a hüllők és a madarak esetében ezek ott találhatóak. Természetesen itt is találunk számos ellenpéldát a természetben, még közeli rokon fajok esetében is (**6. ábra**), így hasonlóan az ajkához, ameddig egy megkövesedett dinoszaurusz-múmiára nem bukkan valaki, addig ezekkel kapcsolatban még mindig a képzeletünkre kell hagyatkoznunk. Természetesen egy ilyen jellegű lelet birtokában sem lehet általánosítani, hiszen nincs információnk arra vonatkozóan, hogy mekkora volt a variabilitás a csoporton belül, tehát ez is feltételezésen alapszik.

Ahogy az fentebb már szintén említésre került, a coelophysoid dinoszauruszoknál megfigyelhető a koponya felső részén egyfajta csonttaréj, amely a fejlettebb formáknál kifejezettebb, magasabb volt. Nem olyan régen, a korábban feltárt leletek revíziója során kiderült, hogy a *Dilophosaurus* eredetileg laposnak vélt kettős, csontos taraját a korábbi rekonstrukciókkal és elképzelésekkel szemben nem igazán húsos, bőrnemű szövet boríthatta,

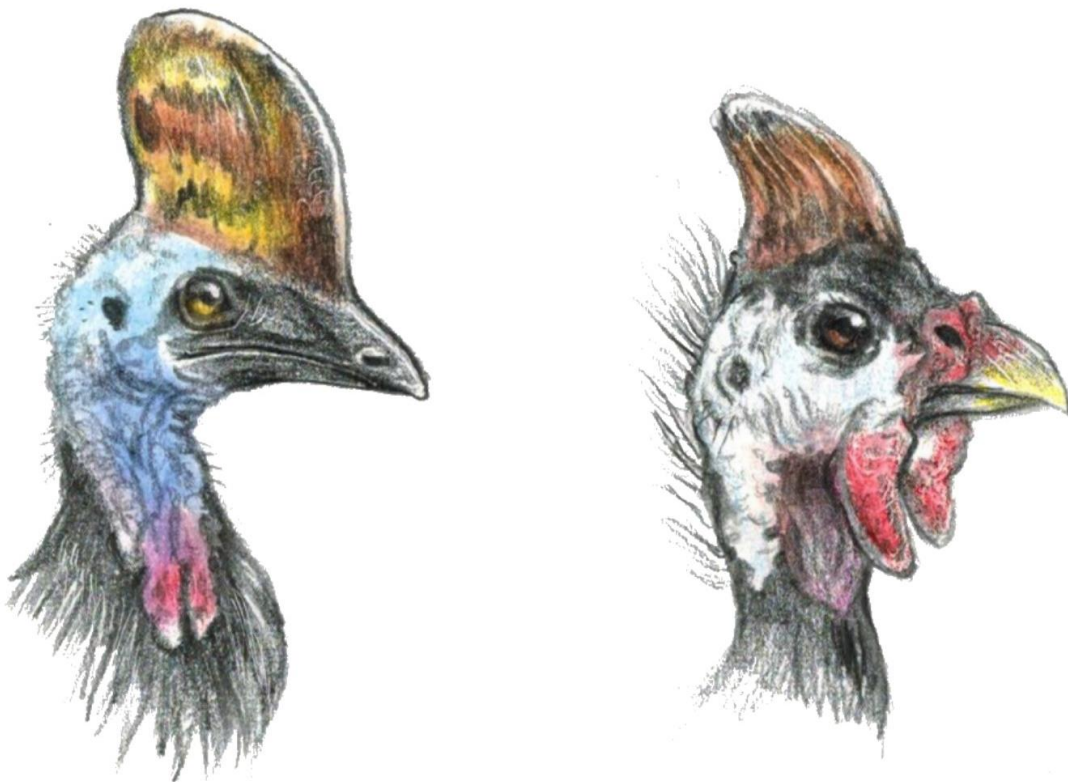


6. ábra: A fehértorkú varánusz (*Varanus albigularis*) (balra) és a közeli rokona a szalagos varánusz (*Varanus salvator*) (jobbra) profilja. Orrlyukaik a csontos orrnyíláshoz képest szinte ellentétes oldalon helyezkednek el.
(Rajz: Pecsics Tibor)

*Fig. 6.: The profiles of rock monitor (*Varanus albigularis*) (left) and its close relative, asian water monitor (*Varanus salvator*) (right). Their nostrils are located almost on the opposite side of the bony nostril. (Graphic: Tibor Pecsics)*

hanem sokkal inkább erősen szklerotizált, szaru jellegű képlet. A fejdísz szivacsos csontszerkezete a kutatókat leginkább a bevezetésben említett kazuáréra emlékeztette (7. ábra). Ennek szerepe hasonló lehetett, mint ami ezeknél a madaraknál megfigyelhető (MARSH & ROWE 2020).

Habár számos hasonló példát találunk más recens madártaxonnál, mégis talán leginkább a szarvascsőrű madarak (Bucerotidae) képviselői mutatnak elképesztő szín- és formagazdag-



7. ábra: A sisakos kazuár (*Casuarius casuarius*) (balra) és a házi sisakos gyöngytyúk (*Numida meleagris*) (jobbra) szaruval borított fejdíszei (Rajz: Pecsics Tibor)

*Fig. 7.: Horned headcrests of the southern cassowary (*Casuarius casuarius*) (left) and domestic helmeted guinea fowl (*Numida meleagris*) (right) (Graphic: Tibor Pecsics)*

ságot az ilyen jellegű fejdíszeket illetően. A madarakkal való hasonlóságot tovább erősíti egy nemrégiben megjelent tanulmány, miszerint a dinoszauruszok egy részének szintén a fején, illetve a lábain is lehettek olyan régiók, ahol élénk színekkel hívhatták fel magukra a figyelmet (DAVIS & CLARKE 2021).

Könnyen elképzelhető, hogy a dinoszauruszok hasonlóan sokféle, színpompás tarajokkal (**8. ábra**) hirdették rátermettségüket, próbálták párjukat lenyűgözni és riválisaikat megfélemlíteni.



8. ábra: A *Komlosaurus carbonis* testrekonstrukciója (Rajz: Pecsics Tibor)
Fig. 8.: Body reconstruction of *Komlosaurus carbonis* (Graphic: Tibor Pecsics)

Összefoglalás

A *Komlosaurus*-ról kialakított kép lábnyomainak felfedezését követően számos alkalommal változott meg, annak ellenére, hogy konkrétan ezzel a dinoszaurusszal kapcsolatban új, kézzelfogható lelet azóta sem került elő. Mindez köszönhető a paleontológia és a rokon határtudományágak rohamos fejlődésének. Ameddig újabb konkrét bizonyítékok nem kerülnek a kezünkbe a Mecsekben, addig a világ más pontjain gyarapodó leletanyag tudja továbbra is árnyalni, pontosítani a fantáziaképünket. Kirándulásaink és állatkerti sétáink alkalmával a madarak alaposabb megfigyelésével pedig némi benyomást szerezhethünk arról, hogy miként élhettek és mozoghattak (**9. ábra**) ezek a hajdani őslények.

9. ábra: A készülő modell a műhelyben: a *Komlosaurus* (a többi két lábon járó dinoszauruszhoz és a mai madarakhoz hasonlóan) „manöken módjára” lépdelt, lábait egymás elé rakva (Modell és fotó: Pecsics Tibor)

Fig. 9.: The model being made in the workshop: the *Komlosaurus* (like the other two-legged dinosaurs and birds of today) walked like a “catwalk-model” putting one foot in front of the other (Model and photo: Tibor Pecsics)



Addig is, ha a múzeumok kiállításában és gyűjteményeiben találkozunk ennek a dinoszaurusznak a megkövült lábnyomaival, teljes alakos rekonstrukcióival, jusson eszünkbe, hogy mennyire gazdag élővilág volt és milyen nagyszerű élőlények éltek itt 200 millió évvel ezelőtt.

Köszönetnyilvánítás

Köszönettel tartozom Henn Tamásnak, hogy lehetőséget kaptam írásom megjelentetésére ebben a nagyszerű folyóiratban, valamint a József Attila Városi Könyvtár és Muzeális Gyűjtemény munkatársainak, hogy korábban helyet biztosítottak kiállításukban egy teljes alakos *Komlosaurus* testrekonstrukció számára. Külön köszönet illeti Fischer György† szobrászművészt és Zboray Géza tanár urat, akik nélkül az első életnagyságú múzeumi modell nem jöhetett volna létre. Köszönöm Ősi Attilának és a Magyar Dinoszaurusz-kutató Expedíció munkatársainak, Szabó Zoltánnak, Gulyás Péternek, továbbá Bodor Emesének, Segesdi Martinnak, Fejes Valentinnak, Jancsó Tamásnak, akik számos ismeretterjesztő cikket publikáltak már erről a rejtélyes dinoszauruszról.

Felhasznált irodalom

- ABRAHAM, M., SCISCIO, L., REID, M., & BORDY, E. M. (2020): Large tridactyl dinosaur tracks from the Early Jurassic of southern Gondwana-uppermost Elliot Formation, Upper Moyeni, Lesotho. *Annales Societatis Geologorum Poloniae*, **90**(1): 1-26.
- ALIBARDI, L., KNAPP, L. A., & SAWYER, R. H. (2006): Beta-keratin localization in developing alligator scales and feathers in relation to the development and evolution of feathers. *Journal of submicroscopic cytology and pathology*, **38**(2-3): 175-192.
- BRUSATTE, S. L. (2012): Dinosaur paleobiology. John Wiley & Sons Ltd.
- CAMPIONE, N. E., BARRETT, P. M., & EVANS, D. C. (2020): On the ancestry of feathers in Mesozoic dinosaurs. In: FOTH, C & RAUHUT, O. W. M. (eds.): *The Evolution of Feathers: From Their Origin to the Present*, Springer, New York. pp. 213-243.
- 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 Palaontologie Monatshefte*, **9**: 537-558.
- DAVIS, S. N. & CLARKE, J. A. (2021): Estimating the distribution of carotenoid coloration in skin and integumentary structures of birds and extinct dinosaurs. *Evolution*.
- GAY, R. (2005): 14. Sexual Dimorphism in the Early Jurassic Theropod Dinosaur *Dilophosaurus* and a comparison with other related forms. In: CARPENTER, K. (ed.): *The Carnivorous Dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington. pp. 277-283.
- GIERLIŃSKI, G. (1996): Dinosaur ichnotaxa from the Lower Jurassic of Hungary. *Geological Quarterly*, **40**(1): 119-128.
- GRIFFIN, C. T. (2018): Developmental patterns and variation among early theropods. *Journal of Anatomy*, **232**(4): 604-640.
- HIPS, K., JÓZSA, S., NAGY, Á., & PATAKI, ZS. (1988): Őshüllők nyomában. *Természet Világa*, **120**: 108-111.

- KORDOS, L. (1983): Fontosabb szórványleletek a MÁFI gerinces-gyűjteményében (8. közlemény). Dinosaurius lábnyomok (*Komlosaurus carbonis* n. g. n. sp.) a mecseki liászból. In: A MÁFI Kiadványszerkesztő Csoportja (szerk.): *A Magyar Állami Földtani Intézet évi jelentése az 1981. évről*. MÁFI, Budapest. pp.: 503–511.
- LOCKLEY, M., MATSUKAWA, M. & JIANJUN, L. (2003): Crouching theropods in taxonomic jungles: ichnological and ichnotaxonomic investigations of footprints with metatarsal and ischial impressions. *Ichnos*, **10**(2-4): 169-177.
- 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**(S78): 1-103.
- ŐSI, A., PÁLFY, J., MAKÁDI, L., SZENTESI, Z., GULYÁS, P., RABI, M. & HIPS, K. (2011): Hettangian (Early Jurassic) Dinosaur Tracksites from the Mecsek Mountains, Hungary. *Ichnos*, **18**(2): 79-94.
- PERKINS, S. & CSOTONYI, J. T. (2010): Dressing up dinos: Adding soft tissue to bone helps scientists, paleoartists bring ancient creatures to life. *Science News*, **177**(3): 22-25.
- ROEHLER, H. W. & STRICKER, G. D. (1984): Dinosaur and wood fossils from the Cretaceous Corwin Formation in the National Petroleum Reserve, north slope of Alaska. *Journal of the Alaska Geological Society*, **4**: 35-41.
- 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.
- SARJEANT, W. A. S. (1975): Fossil tracks and impressions of vertebrates. In *The study of trace fossils*, Springer, Berlin, Heidelberg. pp. 283-324.
- WEDEL, M. J. (2009): Evidence for bird-like air sacs in saurischian dinosaurs. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, **311**(8): 611-628.