

# Neoichnology of vertebrate traces along the western barrier coast of Ukraine: preservation potential and subsurface visualization

Ilya Buynevich

Temple University (Philadelphia, USA)

## article info

### key words

Taphonomy, georadar, liman, paleoichnology.

### correspondence to

Ilya V. Buynevich; Department of Earth and Environmental Science, Temple University; 1901 N 13th Street, Philadelphia 19122, USA; Email: [coast@temple.edu](mailto:coast@temple.edu); orcid: 0000-0002-3840-0208

### article history

Submitted: 23.03.2023. Revised: 16.05.2023. Accepted: 30.06.2023

### cite as

Buynevich, I. V. 2023. Neoichnology of vertebrate traces along the western barrier coast of Ukraine: preservation potential and subsurface visualization. *GEO&BIO*, 24: 99–105. [In English, with Ukrainian summary]

## abstract

A diverse suite of vertebrate traces covers beach, aeolian, and bay-side (deflation flats) surfaces along the NW Black Sea coast of Ukraine. These include avian, ungulate, and canid footprints (length >5 cm; depth ~2 cm), as well as mammal burrows. The preservation of biogenic structures is enhanced by rapid burial (low-energy sedimentation or event deposition), algal mat formation, and salt encrustation. Continuous high-frequency (800 MHz) ground-penetrating radar (GPR) imaging aided in visualizing subsurface sections of an active burrow complex within a beach-dune ridge. Images near an active fox burrow captured distinct subsurface anomalies (point-source hyperbolic diffractions) in the upper aeolian section above the water table. Unfilled tunnel sections are easily distinguished from buried roots and other targets based on signal velocity and polarity reversals relative to air-to-sediment response at the ground surface. The diffraction geometry (angle) is related to signal velocity, providing valuable information about relative saturation of the overlying substrate. Decimeter-scale deformation of shallow reflections may be attributed to tracking surfaces, with similar examples found immediately below modern surfaces affected by anthropogenic trampling. It is likely that muddy lagoonal tracking surfaces may be preserved under layers of sand (overwash or aeolian deposition) and, following saltwater expulsion, may be recognized in geophysical images as clear deformed paleo-surfaces. Heavy-mineral concentrations (e.g. magnetite-rich sand) are common for beach and dune horizons that have undergone reworking and such anomalies often accentuate physical and biogenic deformation structures. Due to moderate-to-high fraction of ferri- and paramagnetic minerals, these anomalies are also well-expressed in GPR images due to its electromagnetic signal response. A conceptual framework of trace preservation potential (taphonomy) and geophysical recognition (GPR) suitability is proposed for this coastal region, with implications to paleo-environmental reconstruction.

# Неоіхнологія слідів хребетних уздовж західного бар'єрного узбережжя України: потенціал збереження та підповерхнева візуалізація

Ілля Буйневич

**Резюме.** Велика кількість різноманітних слідів хребетних залишається на пляжних, еолових (площинах дефляції) та лагунних поверхнях уздовж північно-західного чорноморського узбережжя України. До них відносяться сліди пташиних, копитних і псових (довжина >5 см; глибина ~2 см), а також нори ссавців. Збереження біогенних структур забезпечується періодичним захороненням (завдяки швидкому накопиченню осаdkів «низької енергії»), утворенням водоростевого мату та сольовою інкрустацією. Безперервна високочастотна (800 МГц) георадарна зйомка допомогла візуалізувати підповерхневі ділянки активного комплексу нір у межах пляжно-дюнної гряди. На зображеннях поблизу активної лисячої нори були зафіксовані чіткі підповерхневі аномалії (гіперболічна дифракція точкового джерела) у верхній еоловій частині над рівнем ґрунтових вод. Незаповнені секції тунелю легко відрізнити від розгалуження коріння та інших цілей на основі швидкості сигналу та зміни полярності відносно реакції повітря на осад на поверхні землі. Геометрія (кут) дифракції пов'язана зі швидкістю сигналу, надаючи цінну інформацію про відносну насиченість субстрату, що лежить вище. Дециметрову деформацію неглибоких відображень можна віднести до поверхонь стеження, і подібні приклади знайдені безпосередньо під сучасними поверхнями «антропогенного витоптування». Цілком імовірно, що мулисті лагунні поверхні відстеження можуть зберігатися під шарами піску (заливні або еолові відкладення) і, після викиду вітром бризок солоної води, можуть бути розпізнані на геофізичних зображеннях як чіткі деформовані давні поверхні. Концентрації важких мінералів (наприклад, багатий магнетитом пісок) є звичайними для пляжів і горизонтів дюн, які зазнали переробки. Такі аномалії часто підкреслюють фізичні та біогенні деформаційні структури. Через наявність середнього до високого вмісту феро- та парамагнітних мінералів, ці аномалії також добре виражені на зображеннях георадара завдяки відповіді електромагнітного сигналу. Для цього прибережного регіону запропоновано концептуальну основу потенціалу збереження слідів (тафономія) та геофізичного розпізнавання, що також може бути використане для палеоекологічної реконструкції.

Ключові слова: Тафономія, георадар, лиман, палеоіхнологія.

Адреса для зв'язку: І. В. Буйневич; Департамент наук про Землю та навколишнє середовище, Темпльський університет; вул. 1901, N 13, Філадельфія 19122, США; Email: coast@temple.edu; orcid: 0000-0002-3840-0208

## Introduction

Most modern depositional settings associated with aquatic and marginal environments at one time contain many billions of traces produced by a variety of vertebrate [Vialov 1966; Fornós *et al.* 2002; Hasiotis *et al.* 2007; Milàn *et al.* 2007; Buynevich 2015] and invertebrate [Frey & Pemberton 1986; Zonneveld 2016] organisms. However, preservation (taphonomy) and detection of these structures, particularly in unconsolidated sandy and mixed sand-mud substrates (= media) have been long considered to be one of the most challenging aspects in both neo- and paleoichnological research [Loope 1986; Allen 1997; Fanelli *et al.* 2007; Buynevich 2020]. Many larger or persistent traces rework the substrate enough to produce zoogeomorphic-scale impact [Laporte & Behrensmeier, 1980; Butler, 1995; Scott *et al.* 2008]. In recent decades, novel and refined applications of high-resolution geophysical techniques, such as ground-penetrating radar (GPR or georadar) showed success in effective, rapid, continuous imaging of shallow tracks and large burrows [Stott 1996; Buynevich 2010, 2011; Urban *et al.* 2019]. A combination of field observations and geophysical imaging must be the first integral step in assessing the appearance, preservation potential and recognition of each trace in a particular environment and substrate type.

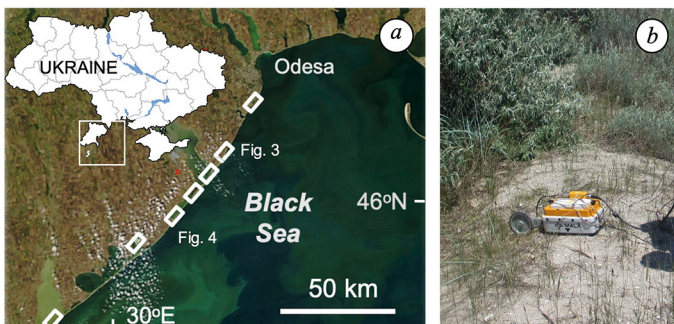
Coastal accumulation forms (barriers) and back-barrier settings (limans) along the western coast of Ukraine (Bessarabian Liman Coast; Fig. 1 a), offers a unique opportunity to investigate a diverse suite of vertebrate traces across rapidly changing sedimentological, hydrological, and ecological gradients. The aims of this study are: 1) description of vertebrate traces in coastal settings; 2) assessment of georadar imaging as a tool for subsurface visualization of vertebrate biogenic structures, and 3) establishment of a conceptual scheme of trace taphonomy and recognition potential.

## Materials and Methods

Field research during the summer of 2012 included ground-based photography, measurements, and high-resolution geophysical imaging. Geolocation was provided using a hand-held GPS. Subsurface imaging was conducted using a MALÅ 800 MHz ground-penetrating radar (GPR) system with a monostatic antenna (Fig. 1 *b*). No topographic correction was applied for short segments, with signal velocities of 14 and 6 cm/ns for unsaturated and saturated sands, respectively (based on empirical data and hyperbola fitting; [Chalaib *et al.* 2014]). Radargrams (2D or B-scans) were post-processed in RadExplorer v. 1.41 software package using standard algorithms (for a detailed methodology of neiochnological applications of GPR, see [Buynevich *et al.* 2014]).

## Results

Coastal accumulation forms along the Black Sea margin (barriers and back-barrier flats; Fig. 1 *a*) contain a diverse suite of vertebrate and invertebrate traces, with the former being the focus of this study (Fig. 2).



**Fig. 1.** Location of the study area and sub-surface imaging method: (*a*) study area along the coastal accumulation forms (bay-mouth barriers) and back-barrier (liman) flats along the coast between Odesa and the Danube River Delta; (*b*) an 800 MHz georadar antenna on a sandy dune ridge, with an odometer wheel providing along-ground distance.

**Рис. 1.** Розташування досліджуваної території та геофізичний метод візуалізації під поверхневих об'єктів: (*a*) територія дослідження вздовж форм берегової акумуляції (пересипів) і лагунних (лиманних) накопичень уздовж узбережжя між Одесою та дельтою р. Дунай; (*b*) антена георадару 800 МГц на гряді піщаної дюни з колесом одометра, що визначає відстань уздовж поверхні землі.

торія дослідження вздовж форм берегової акумуляції (пересипів) і лагунних (лиманних) накопичень уздовж узбережжя між Одесою та дельтою р. Дунай; (*b*) антена георадару 800 МГц на гряді піщаної дюни з колесом одометра, що визначає відстань уздовж поверхні землі.



**Fig. 2.** Examples of vertebrate tracks in modern coastal settings associated with barrier/back-barrier (liman) systems along the NW Black Sea coast of Ukraine: (*a*) avian track in mud; (*b*) avian track in sand; (*c*) bovid (domestic cow) hoofprints in silty sand; (*d*) canid (fox or domestic dog) pawprints in silty sand; (*e*) canid (domestic dog) footprints in sand. Scale bar at bottom is accurate for vertical photos (*a* and *b*) and corresponds to nearby track only in *c-e*, as perspective changes with distance.

**Рис. 2.** Приклади слідів хребетних у сучасних прибережних умовах, пов'язаних із системами бар'єр/лагуна (лиман) уздовж північно-західного чорноморського узбережжя України: (*a*) сліди птахів у мулі; (*b*) пташині сліди у піску; (*c*) сліди ратиць бичачих (домашньої корови) в мулистому піску; (*d*) сліди лап псових (лисиці або домашньої собаки) на мулистому піску; (*e*) сліди пса (домашньої собаки) на піску. Масштабна шкала внизу є точною для вертикальних фотографій (*a* та *b*) і відноситься лише для найближчих слідів — *c-e*, оскільки перспектива змінюється з відстанню.

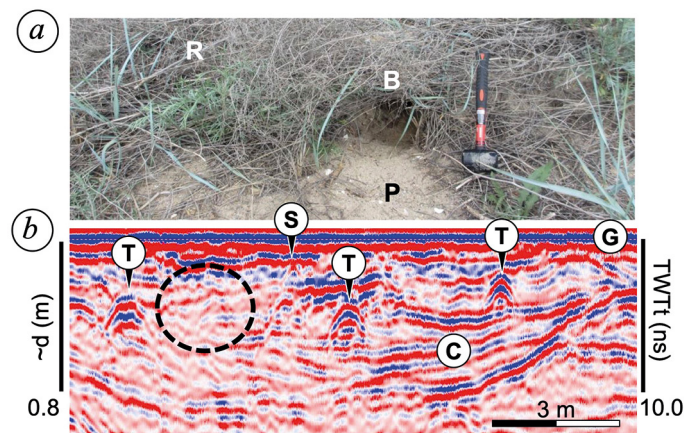
Along the margins of liman flats and deflation basins, there are numerous bird tracks, with or without web impressions (Figs 2 *a-b* show many footprints with hallux impressions). Mammalian tracks (other than human) include ungulate hoofprints (Fig. 2 *c*) and canid pawprints (Figs 2 *d-e*). Substrate ranges from mud (Fig. 2 *a*) to muddy sand (Figs 2 *b-d*) to well sorted sand (Fig. 2 *e*). The latter may contain heavy-mineral concentrations, especially along the beach. Most traces are >5 cm

in size and 0.5–2.0 cm in depth. Many traces along bay (liman) and ridge swale margins showed evidence of encrusting salts and algal mat growth.

Along single-ridge (retrograding) or multiple beach-dune ridge strandplain (prograding) sections, traces in sand include both footprints and bioturbation structures (burrows). Along the Albatross strandplain, a live fox observed near the burrow with a fresh spoil pile at the entrance confirmed its current use (Fig. 3 a). A geophysical (GPR) survey, part of a larger geological dataset, was collected over the ridge near the burrow. The image revealed a series of hyperbolic diffractions (T in Fig. 3 b) within a background of sub-horizontal bounding surfaces (C in Fig. 3 b).

## Discussion

The results of this study show a promising potential of neoichnological experiments to *in situ* analysis of track expression in substrates with different geotechnical properties (texture, moisture content; see Fig. 2). Whereas the high salinity prevents immediate georadar imaging, it allows assessing the role of salt encrustation and algal mat formation in improving trace preservation potential.



**Fig. 3.** Georadar image of a dune ridge with large vertebrate burrow complex: (a) An entrance to a fox burrow (B) in a vegetated dune ridge (R) along the Black Sea coast of Ukraine. Note a spoil pile (P) in front containing fresh well sorted sand and shell hash (hammer is 35 cm long); (b) An 800 MHz GPR image next to the burrow above shows beach (bottom) and aeolian (top) cross-stratification (C), with several hyperbolic diffraction signal returns likely associated with subsurface segments of the burrow complex (T, burrow tunnel top). Highly irregular bounding surfaces (circled area at top left) may represent footprints on aeolian bedding planes. A single acute diffraction

(S) just below the ground surface (G) may be the result of a shallow tree root. TwTt, two-way travel time in nanoseconds (ns). (Modified from [Buynevich *et al.* 2014]).

**Рис. 3.** Георадарне зображення гряди дюни з великим комплексом нір хребетних: (а) від до лисячої нори (B) у зарослій гряді дюни (R) уздовж чорноморського узбережжя України. Зверніть увагу на купу відходів (P) перед норую, яка містить свіжий, добре відсортований пісок і мушлі (довжина молотка 35 см); (b) зображення георадара 800 МГц поруч із норую вгорі показує перехресну стратифікацію пляжних (внизу) та еолових відкладів (вгорі) (C) з кількома відбитками гіперболічного дифракційного сигналу, ймовірно, пов'язаними з сегментами комплексу нір під поверхнею (T — вершина тунелю в норі). Інтенсивно деформовані обмежуючі поверхні (обведені колом у верхньому лівому куті) можуть представляти сліди на площинах еолового шару. Одна гостра дифракція (S) безпосередньо під поверхнею землі (G) може бути результатом неглибокого кореня дерева. TwTt — час «екскурсії» в обидві сторони в наносекундах (нс). (Змінено з: [Buynevich *et al.* 2014]).

Along sand-dominated beach-dune ridge complexes, GPR images near an active fox burrow (Fig. 3 a) captured a number of distinct subsurface anomalies in the upper (aeolian) section above the water table (Fig. 3 b). Unfilled tunnel sections can be easily distinguished from buried roots based on signal velocity and polarity structure: blue-red-blue (-/+/-) vs. red-blue-red (+/-/+) of the air-to-sediment response at the ground surface [Buynevich *et al.* 2014; Chlaib *et al.* 2014]. It may be even possible to identify tracking surfaces by focusing on deformation along bedding surfaces (circled area in Fig. 3 b [Milàn *et al.* 2007; Buynevich *et al.* 2015]).

Heavy-mineral concentrations, common for beach and dune horizons that experienced winnowing and deflation, work well at accentuating biogenic deformation structures [van der Lingen & Andrews 1969; Lewis & Titheridge 1978]. Furthermore, thin horizons with moderate-to-high fraction of ferri- and paramagnetic minerals would aid in accentuating sedimentary structures in GPR images

due to its electromagnetic signal response [Buynevich *et al.* 2014; Buynevich 2020]. Along beach/dune ridge complexes, such as this study, such mineralogical anomalies are typical for dune-base and beach sections, in contrast to a relatively quartz-rich dune substrate presented in Fig. 3.

A conceptual framework of relative trace preservation (taphonomic) and recognition (GPR-based visualization) potential is presented in Fig. 4. Preservation increases with rapid burial in low-energy settings (bay sedimentation, aeolian aggradation) or storm wave and wind related event burial [Milàn *et al.* 2007; Buynevich *et al.* 2011]. Within bay (liman) bottoms (e.g. fish traces), along their margins (Fig. 2), and in hypersaline lagoons and swales, salt encrustation and algal mat growth greatly enhances their preservation potential [Frey and Pemberton 1986; Marty *et al.* 2009; Urban *et al.* 2019]. Some of the Tertiary paleo-lagoon settings described by Vialov [1966] in western Ukraine may have had similar paleoenvironmental context. Coastal cliffs composed of loess materials may potentially contain a vast archive of footprints and burrows, with geophysical imaging emerging as a vital technique to locate tracking surfaces.



**Fig. 4.** Generalized scheme of reservation potential and suitability of GPR imaging across an idealized coastal transect (example: GoogleEarth™ image of Budak Liman near Kurortne). White circles refer to preservation potential and black ones to feasibility of georadar imaging (N, none; L, low; M, moderate; H, high).

**Рис. 4.** Узагальнена схема потенціалу збереженості та придатності георадарних зображень через ідеалізований береговий профіль (приклад: GoogleEarth™ зображення лиману Будак біля Курортного). Білі кружечки вказують на потенціал збереження, а чорні — на можливість отримання георадарних зображень (N — немає, L — низький, M — помірний, H — високий).

Within sand-dominated systems, especially aeolian lithosomes (dunes, loess), not only burrows, but also potential tracking surface deformation (circle in Fig. 3 b) can be resolved [Loope 1986; Milàn & Bromley 2006; Milàn *et al.* 2007; Buynevich 2011; Buynevich *et al.* 2014; Urban *et al.* 2019]. GPR imaging is not possible in brackish or saline settings due to signal attenuation; however, exposed upper sections, especially following rainfall events, may potentially increase its suitability (e.g., low beach ridges, deflation flats; Fig. 4).

This study demonstrates a wide suite of vertebrate traces, both surface and subsurface, which have moderate to relatively high preservation potential. Georadar imaging has immediate implications to geological, zoological, ecological, archaeological, and conservation research that relies on non-invasive techniques [Hasiotis *et al.* 2007; Zonneveld 2016; Buynevich 2020]. Future research will combine neoichnological experiments and observations with detailed 3D georadar imaging to refine the approach presented here into the paleoichnological record.

## Conclusions

Subaerially exposed coastal accumulation forms (barriers and back-barrier flats) along the Black Sea coast of Ukraine exhibit a diverse suite of vertebrate and invertebrate traces.

High preservation potential is predicted for traces that undergo rapid burial (wave deposition, aeolian aggradation, back-barrier sedimentation), consolidation due to algal mats and salt incrustation (liman flats), and those with subsurface components (burrows).

High-resolution geophysical imaging, such as georadar (frequency > 400 MHz), has a high potential in locating and mapping relict tracking surfaces and buried biogenic structures (large footprints and burrows).

Numerous traces (many billions) in Tertiary and Quaternary sequences can be imaged prior to excavation to uncover relict zoogenic structures, which provide valuable insight into past behavior, substrate properties during trackmaking, and paleoenvironmental context.

### Acknowledgments

This research was funded by the National Geographic Society CRE Grant #9041-11 and the College of Science and Technology, Temple University. I express my deepest thanks to Sergey Kadurin, Igor Losev, Dmitry Kolesnik, and Igor Darchenko for their assistance in the field and the Physical and Marine Geology Department, Odesa National University for logistical support.

### References

- Allen, J. R. L. 1989. Fossil vertebrate tracks and indenter mechanics. *Journal of the Geological Society*, London, **146**: 600–602. <https://doi.org/10.1144/gsjgs.146.4.0600>
- Allen, J. R. L. 1997. Subfossil mammalian tracks (Flandrian) in the Severn Estuary, S.W. Britain: mechanics of formation, preservation and distribution. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B **352**: 481–518. <https://doi.org/10.1098/rstb.1997.0035>
- Butler, D. R. 1995. *Zoogeomorphology — Animals as geomorphic agents*. Cambridge University Press, Cambridge, 1–240. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511529900>
- Buynevich, I. V. 2011. Buried tracks: ichnological applications of high-frequency georadar. *Ichnos*, **18**: 189–191. <https://doi.org/10.1080/10420940.2011.632300>
- Buynevich, I. V., J. S. Darrow, Z. T. A. Grimes, C. T. Seminack, N. Griffis. 2011. Ungulate tracks in coastal sands: recognition and sedimentological significance. *Journal of Coastal Research*, SI **64**: 334–338.
- Buynevich, I. V., H. A. Curran, L. A. Wiest, A. P. K. Bentley, S. V. Kadurin. [et al.]. 2014. Near-surface imaging (GPR) of biogenic structures in siliciclastic, carbonate, and gypsum dunes. *In*: Hembree, D. I., B. F. Platt, J. J. Smith (eds). *Experimental Approaches to Understanding Fossil Organisms: Lessons from the Living*. Springer, Dordrecht, the Netherlands, 405–418. [https://doi.org/10.1007/978-94-017-8721-5\\_17](https://doi.org/10.1007/978-94-017-8721-5_17)
- Buynevich, I. V. 2015. Recent vertebrate tracks in sandy substrates and their paleoenvironmental implications: examples from coastal Lithuania. *Baltica*, **28**: 29–40. <https://doi.org/10.5200/baltica.2015.28.04>
- Buynevich, I. V. 2020. Detection of mineralogically accentuated biogenic structures with high-resolution geophysics: implications for ichnology and geoecology. *Journal of Geology, Geography and Geoecology*, **29**: 252–257. <https://doi.org/10.15421/112023>
- Chlaib, H. K., H. Mahdi, H. Al-Shukri, M.M. Su, A. Catakli, N. Abd. 2014. Using ground penetrating radar in levee assessment to detect small-scale animal burrows. *Journal of Applied Geophysics*, **103**: 121–131. <https://doi.org/10.1016/j.jappgeo.2014.01.011>
- Fanelli, F., M. R. Palombo, G. L. Pillola, A. Ibba. 2007. Tracks and trackways of “Praemegaceros” cazioti (Depéret, 1897) (Artiodactyla, Cervidae) in Pleistocene coastal deposits from Sardinia (Western Mediterranean, Italy). *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, **46**: 47–54.
- Fornós, J. J., R. G. Bromley, L. A. Clemmensen, A. Rodriguez-Perea. 2002. Tracks and trackways of *Myotragus balearicus* Bate (Artiodactyla, Caprinae) in Pleistocene aeolianites from Mallorca (Balearic Islands, Western Mediterranean). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **180**: 277–313. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(01\)00431-X](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(01)00431-X)
- Frey, R. W., S. G. Pemberton, 1986. Vertebrate Lebensspuren in intertidal and supratidal environments, Holocene barrier islands, Georgia: *Senckenbergiana Maritima*, **18**: 45–99.
- Hasiotis, S. T., B. F. Platt, D. I. Hembree, M. Everhart. 2007. The trace-fossil record of vertebrates. *In*: Miller, W., III (ed.) *Trace Fossils-Concepts, Problems, Prospects*. Elsevier Press, 196–218. <https://doi.org/10.1016/B978-044452949-7/50138-8>
- Laporte, L. F., A. K. Behrensmeier, 1980. Tracks and substrate reworking by terrestrial vertebrates in Quaternary sediments of Kenya. *Journal of Sedimentary Petrology*, **50**: 1337–1346. <https://doi.org/10.1306/212F7BE9-2B24-11D7-8648000102C1865D>
- Lewis, D. W., G. Titheridge. 1978. Small scale sedimentary structures resulting from foot impressions in dune sands. *Journal of Sedimentary Petrology*, **48**: 835–838. <https://doi.org/10.1306/212F7581-2B24-11D7-8648000102C1865D>
- Loope, D. B. 1986. Recognizing and utilizing vertebrate tracks in cross section, Cenozoic hoofprints from Nebraska. *Palaios*, **1**: 141–151. <https://doi.org/10.2307/3514507>
- Marty, D., A. Strasser, C. A. Meyer. 2009. Formation and taphonomy of human footprints in microbial mats of present-day tidal-flat environments: implications for the study of fossil footprints. *Ichnos*, **16**: 127–142. <https://doi.org/10.1080/10420940802471027>
- Milàn, J., R. G. Bromley. 2006. True tracks, undertracks and eroded tracks: experimental work with tetrapod tracks in laboratory and field. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **231**: 253–264.

- Milàn, J., L. B. Clemmensen, B. Buchardt, N. Noe-Nygaard. 2007. A late Holocene tracksite in the Lodbjerg dune system, northwest Jylland, Denmark. *In*: Lucas, S. G., J. A. Spielman, M. Lockley. (eds). *Cenozoic vertebrate tracks and traces, vol. 42*. New Mexico Museum of Natural History and Science, Albuquerque, 241–250. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2004.12.022>
- Scott, J. J., R. W. Renaut, R. B. Owen. 2008. Preservation and paleoenvironmental significance of a footprinted surface on the Sandai Plain, Lake Bogoria, Kenya Rift Valley. *Ichnos*, **15**: 208–231. <https://doi.org/10.1080/10420940802470573>
- Stott, P. 1996. Ground-penetrating radar: a technique for investigating the burrow structure of fossorial vertebrates. *Wildlife Research*, **22**: 519–530. <https://doi.org/10.1071/WR9960519>
- Urban, T. M., M. R. Bennett, D. Bustos, S. W. Manning, S. C. Reynolds, [et al.]. 2019. 3-D radar imaging unlocks the untapped behavioral and biomechanical archive of Pleistocene ghost tracks. *Scientific Reports*, **9**: 16470. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-52996-8>
- Van der Lingen, G. J., P. B. Andrews. 1969. Hoof-print structures in beach sand. *Journal of Sedimentary Petrology*, **39**: 350–357. <https://doi.org/10.1306/74D71C67-2B21-11D7-8648000102C1865D>
- Vialov, O. S., 1966. *Traces of the Vital Activity of Organisms and their Paleontological Significance*. Naukova Dumka, Kyiv, 1–219. [In Russian]
- Zonneveld, J.-P. 2016. Applications of experimental neoichnology to paleobiological and evolutionary problems. *Palaios*, **31**: 275–279. <https://doi.org/10.2110/palo.2016.024>