

Discovery of a thyreophoran trackway in the Hettangian of central France

Découverte d'une piste de thyréophore dans l'Hettangien de France

Jean Le Lœuff^a, Martin Lockley^b, Christian Meyer^c, Jean-Pierre Petit^d

(Reçu le 18 novembre 1998, accepté après révision le 30 novembre 1998)

^a Musée des Dinosaurés, 11260 Espéraza, France

^b Department of Geology, Campus Box 172, University of Colorado, Denver CO 80217-3364, USA

^c Geologisch-Paläontologisches Institut der Universität Basel, Bernoullistrasse 32, CH-4056 Basel, Switzerland

^d Laboratoire de Géotectonique, université des sciences et techniques du Languedoc, place Eugène-Bataillon, 34095 Montpellier cedex 5, France

Abstract—Well-preserved dinosaur footprints have been excavated in the Hettangian of Cognac-sur-l'Isle (Dordogne, France). They are attributed to a large thyreophoran dinosaur and clearly show a stegosaur-like 2-2-2 phalangeal formula for pes digits II, III and IV. Pes digit I is variably impressed. This is the first Early Jurassic thyreophoran trackway ever discovered, and the largest known ornithischian tracks of this period. It definitely shows that primitive thyreophorans were quadrupedal and suggests that phalangeal reduction preceded digital reduction in the evolution of advanced thyreophorans. (© Académie des sciences / Elsevier, Paris.)

trackway / Dinosauria / Thyreophora / Hettangian / France

Résumé — Le site hettangien de la Gironnette (Cognac-sur-l'Isle, Dordogne, France) a livré des empreintes de pas de dinosaures remarquablement conservées. Elles sont rapportées à un grand dinosaure thyréophore et présentent une formule phalangienne du pied de type stégosaure (2-2-2 pour les doigts II-III-IV). Il s'agit des premières empreintes de thyréophores découvertes dans le Jurassique inférieur, et des plus grosses traces d'ornithischiens de cette période. Elles démontrent clairement que les thyréophores basaux étaient quadrupèdes, et suggèrent que la réduction du nombre de phalanges a précédé la réduction du nombre de doigts dans l'évolution des thyréophores. (© Académie des sciences / Elsevier, Paris.)

empreintes de pas / Dinosauria / Thyreophora / Hettangien / France

Version abrégée (voir p. 218)

1. Introduction

Liassic dinosaur footprints are well-known in Western Europe, especially in western France (Veillon site: cf. Lapparent and Montenat, 1967; Buffetaut et al., 1991 and Lockley and Meyer, in press, for a review of the main French sites). Most of them have been attributed to theropod dinosaurs (ichnogenera *Eubrontes*, *Grallator*).

We report here the discovery of the first trackway of a large quadrupedal thyreophoran dinosaur.

The new locality is situated near the village of Cognac-sur-l'Isle, 40 km north of Périgueux (Dordogne, west central France), in the farmyard of la Gironnette (figure 1). The trackbearing surface is a dolomitic limestone of Hettan-

Note présentée par Yves Coppens.

* jean.leloeff@wanadoo.fr



Figure 1. Location map.

Carte de situation.

gian age (Guillot et al., 1979). The footprint horizon is a thin dolomitic layer with mud-cracks indicating an emersion at the end of a regressive sequence (underlying beds contain stromatolitic horizons). The ichnofauna of the overlying levels will be described elsewhere.

The site was discovered in August 1995 by one of us (J.P.P.); excavations were undertaken in November 1995 and March 1996. The excavation was made possible thanks to the kindness of the farmers Jean and Colette Picaud. So far, more than fifty footprints belonging to different trackways have been discovered: one trackway was left by a fairly large thyreophoran (trackway A); the other trackways belong to small and large theropods.

2. Description of the trackway

Trackway A is oriented NNE–SSW (N 20°). It comprises 15 pes prints and 12 manus prints left by a quadrupedal dinosaur (figure 2). A cast of trackway A is available for study at the musée des Dinosaures in Espéraza.

Pes impressions indicate a foot that was mesaxonic and functionally tridactyl. Digit III is longest, with digits II and IV subequal. Digit II, III and IV have 2 pads and suggest that, in each case, the proximal phalanx is as wide or wider than it is long. The distal phalanx (ungual) is blunt, less transverse than the proximal phalanx, with a transverse anterior margin. Traces of the distal end of digit I (the hallux) are observed in some footprints and are situated slightly postero-medially to the impressions of phalanx 1 of digit II. A single pes print suggests a trace of a reduced digit V. The inferred phalangeal formula is therefore ?0–2–2–2–?0. Elongate metapodial impressions can

be seen in three left footprints (A3, A5, A7). Two pes prints (A4 and A10) show reduction of the hypex between the digits II and III. Total length of pes prints varies from 25 to 32 cm (excluding the metapodium) and total width from 28 to 32 cm (figure 2). Pes prints show a positive rotation (they point inwards) of about 20°.

Manus tracks are entaxonic and usually partly covered (overstepped) by the pes, so sometimes only the tips of the toe impressions are preserved. When preserved, the ungual impressions are about the same size as those of the pes, and are situated in front, or slightly laterally of the pes. Where measurable, total length of manus varies from 16 to 18 cm, and total width from 19 to 24 cm. In the best preserved examples (A 10), manus digit impressions are rotated inwards (about 20°).

Stride length varies between 116 to 131 cm (pes) and 110 to 130 cm (manus); pace length varies from 62 to 76 cm (pes) and 66 to 85 cm (manus). Both measures are taken from the base of digit III.

3. Discussion

The trackmaker had four or five pes digits. This is consistent with one Hettangian dinosaur: the basal Thyreophoran *Scelidosaurus harrisonii* Owen, 1861 of the Sinemurian of Charmouth (England). The pedal digit formula of *Scelidosaurus* is 2–3–4–5–0 (Coombs et al., 1990) with a vestigial metatarsal V. This is not consistent with the phalangeal formula observed in the Gironnette trackway (probable formula: 0–2–2–2–0). However, the shape of the Gironnette tracks is very similar to that predicted by Thulborn (1990) for stegosaurian foot (Le Lœuff et al., 1998). The trackmaker had a proto-stegosaurian pes with a great reduction of the phalanges. On the basis of the functionally tridactyl manus and pes, the phalangeal reduction, the elongate fleshy pad of the heel impression, we suggest that it represents an early advanced thyreophoran.

A similar track from the Liassic of Poland, named *Moyenosauripus karaszevsi* by Gierlinski (1991) was described with a pes length and width of between 22 and 26 cm and was diagnosed as having a 2–2–2 phalangeal pad formula (for digits II–III–IV). This track lacks traces of digit I and has been attributed to an ornithopod. We contend that the Polish specimen probably does not belong into the ichnogenus *Moyenosauripus* which was named on the basis of ?Liassic material from southern Africa (Ellenberger, 1974). The reasons for this are that *Moyenosauripus* is evidently distinct from the Polish material, and, moreover, is considered as a junior synonym of *Anomoepus* from the Liassic of North America which is attributed to an ornithopod (Olsen and Galton, 1984; Thulborn, 1990). We have provisionally suggested that the Polish material may be of thyreophoran affinity (Le Lœuff et al., 1998). It is nevertheless interesting to note that the Gironnette track type may be found elsewhere in the Hettangian of Europe, and that there may be some morphological similarity with other basal ornithischian (ornithopod) ichnites from the Liassic of southern Africa and North America.

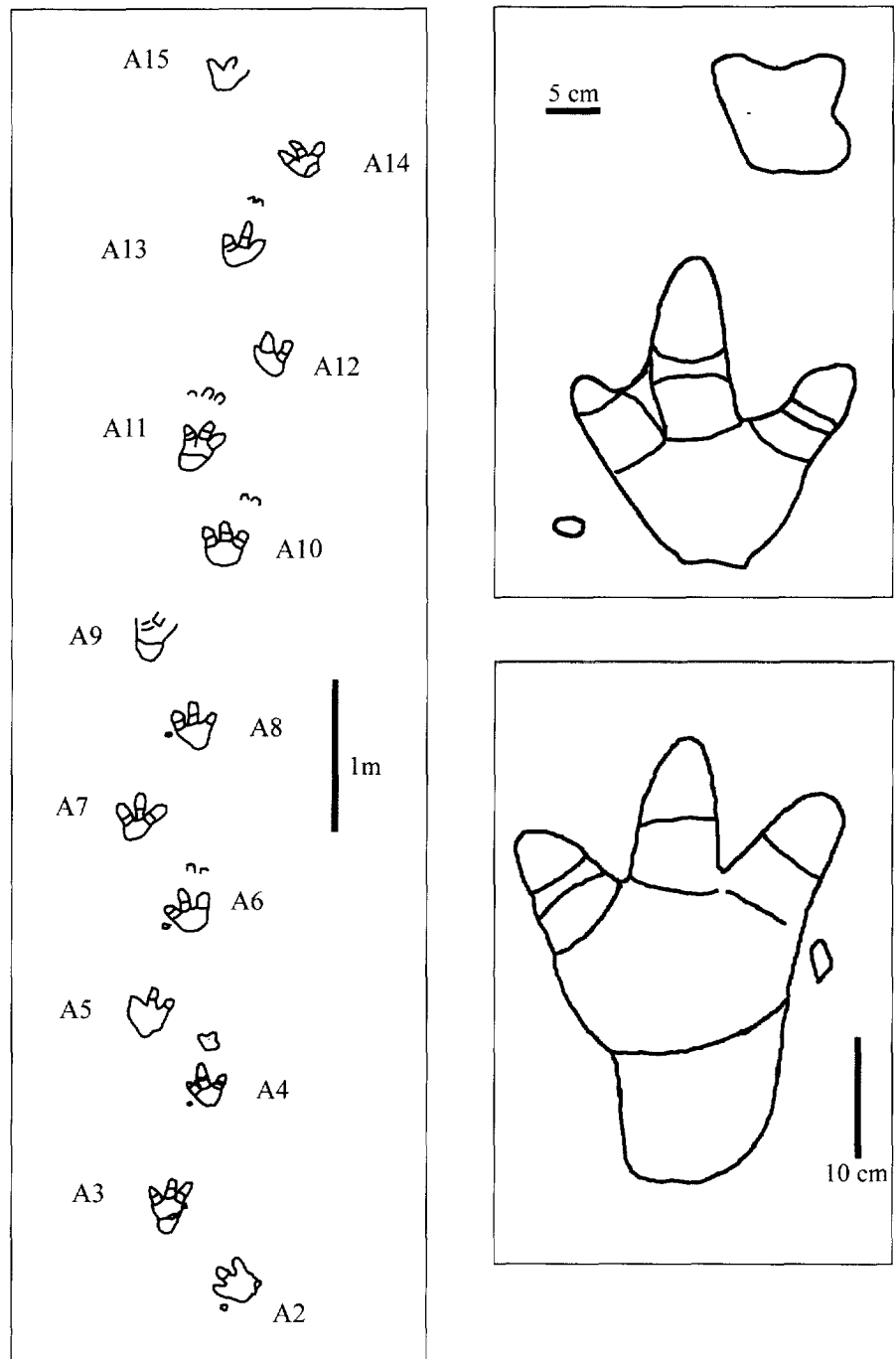


Figure 2. Thyreophoran trackway of la Gironnette (Dordogne, France) with an enlargement of A4 (top right) and A3 (bottom right).

La piste de thyréophore de la Gironnette (Dordogne, France), avec un agrandissement des empreintes A4 (en haut à droite) et A3 (en bas à droite).

The first formally described stegosaur tracks were recently reported from the Upper Jurassic (Lockley and Hunt, 1998) and assigned to the ichnogenus *Stegopodus*. Other tracks of thyreophoran (probably ankylosaurian) affinity have been reported almost exclusively from the Cretaceous (see Thulborn, 1990; McCrea and Lockley, 1998 for summaries). The Gironnette site therefore extends the ichnological record of thyreophorans to very early in the Jurassic. Further work is needed to establish the morphological distinctions between unequivocal thyreophoran tracks and those, such as *Moyenosauripus* and *Anomoepus*, that have been attributed to non-thyreophoran

ornithischians (ornithopods). This work will require a formal review of the ichnotaxonomy of basal ornithischian/thyreophoran ichnites.

4. Conclusions

The Gironnette tracksite has yielded the first clear trackway of a large Hettangian quadrupedal thyreophoran, and will probably yield further ichnological informations in the coming years. Additional sites with tracks were discovered in 1996 and 1997 in both Hettangian and Sinemurian

strata. During periods of poor continental fossil record vertebrate ichnology can help to improve the understanding of vertebrate biodiversity and timing of evolutionary events not recorded elsewhere. The Gironnette trackway

clearly shows that Liassic thyreophorans were quadrupedal and suggests that phalangeal reduction preceded digital reduction in the evolution of advanced thyreophorans.

Version abrégée

Les empreintes de pas de dinosaures du Lias sont bien connues en Europe occidentale (Lapparent et Montenat, 1967 ; Buffetaut et al., 1991 ; Lockley et Meyer, sous presse). La plupart des empreintes connues ont été attribuées à des dinosaures théropodes (ichnogenres *Eubrontes*, *Grallator*). Nous rapportons ici la découverte de la première piste attribuable à un grand dinosaure thyréophore quadrupède.

Le nouveau gisement est situé près du village de Cognac-sur-l'Isle, au nord de la Dordogne (figure 1), dans la cour de la ferme de la Gironnette, où des calcaires dolomitiques d'âge Hettangien, au sommet d'une séquence régressive, portent de très nombreuses empreintes de pas de dinosaures.

Description de la piste

La piste A est orientée NNE-SSW. Elle comprend 15 empreintes de pieds et 12 empreintes de mains (figure 2). Un moulage de la piste est disponible pour étude au musée des Dinosaures d'Espéraza.

Le pied était mésaxonique et fonctionnellement tridactyle. Le doigt III est le plus long, les doigts II et IV étant de longueur égale. Les doigts II, III et IV portent deux coussinets, avec une phalange proximale aussi large, voire plus large que longue. L'impression de la partie distale du doigt I est observée sur certaines empreintes, en position postéro-médiale par rapport à la phalange 1 du doigt II. Une seule empreinte laisse supposer la présence la trace d'un doigt V réduit. La formule phalangienne déductible de ces observations est donc ?0-2-2-2-?. L'impression d'un métapode allongé est observable sur trois traces (A3, A5, A7). Les traces de mains, tridactyles, sont entaxoniques et partiellement recouvertes par les empreintes de pied, seules les extrémités des doigts étant parfois préservées.

Discussion

L'auteur des empreintes de la Gironnette avait quatre ou cinq doigts de pied, à l'instar d'un dinosaure hettangien : le thyréophore basal *Scelidosaurus harrisonii* Owen, 1861, du Sinémurien de Charmouth (Royaume-Uni). La formule phalangienne du pied de *Scelidosaurus* est 2-3-4-5-0 (Coombs et al., 1990), avec un métatarsien V vestigial. Cette formule est très différente de celle du dinosaure de la Gironnette (formule probable : 0-2-2-2-0). En revanche, la forme des empreintes de la Gironnette ressemble beaucoup à celle du pied des stégosaures prédite par Thulborn (1990). L'auteur des traces de la Gironnette avait un pied proto-stégosaurien, avec une importante réduction phalangienne. Sur la base du pied et de la main fonctionnellement tridactyles, de la réduction phalangienne et de l'impression allongée du coussinet du sabot, nous suggérons qu'il s'agit d'un thyréophore évolué.

Une piste similaire du Lias de Pologne, nommée *Moyenosauripus karaszevsi* par Gierlinski (1991) présente une formule phalangienne comparable (2-2-2 pour les doigts II-III-IV) et une longueur et largeur des pieds comprise entre 22 et 26 cm. Cette piste ne montre pas de trace du doigt I, et a été interprétée comme un ornithopode. Nous supposons que les empreintes polonaises n'appartiennent pas à l'ichnogenre *Moyenosauripus* (décrit par Ellenberger (1974) dans le ?Lias d'Afrique du Sud). En effet, *Moyenosauripus* est clairement différent du matériel polonais, et, de plus, est considéré comme un synonyme d'*Anomoepus* du Lias d'Amérique du Nord, attribué à un ornithopode (Olsen et Galton, 1984 ; Thulborn, 1990). Nous avons suggéré provisoirement que le matériel polonais pourrait avoir des affinités thyréophoriennes (Le Lœuff et al., 1998). Il est cependant intéressant de noter que le type d'empreintes de la Gironnette peut être retrouvé ailleurs dans l'Hettangien européen, et qu'il peut y avoir des ressemblances avec d'autres ichnites d'ornithischiens basaux (ornithopodes) du Lias d'Afrique du Sud et d'Amérique du Nord.

Les premières traces de stégosaures décrites formellement (dans le Jurassique supérieur d'Amérique du Nord) ont été rapportées à l'ichnogenre *Stegopodus* (Lockley et Hunt, 1998). D'autres traces de thyréophores (probablement d'ankylosaures) sont connues exclusivement dans le Crétacé (Thulborn, 1990 ; McCrea et Lockley, 1998). Le site de la Gironnette étend donc la distribution stratigraphique des empreintes de thyréophores au tout début du Jurassique. De nouveaux travaux sont nécessaires pour établir des distinctions morphologiques claires entre des empreintes attribuées sans équivoque à des thyréophores, et celles qui ont été rapportées, comme *Moyenosauripus* et *Anomoepus*, à des ornithischiens, autres que des thyréophores (ornithopodes).

Conclusions

Le site de la Gironnette a livré la première piste d'un grand thyréophore quadrupède hettangien, et livrera probablement d'autres informations ichnologiques dans les prochaines années. De nouveaux affleurements à empreintes de pas ont, en effet, été découverts depuis 1996 dans l'Hettangien et le Sinémurien du secteur. Durant ces périodes où l'enregistrement fossile des vertébrés continentaux est médiocre, la paléoichnologie peut révéler des aspects de la biodiversité, comme la chronologie d'événements évolutifs. La piste de la Gironnette démontre nettement que les thyréophores du Lias étaient quadrupèdes, et suggère que la réduction du nombre de phalanges a précédé la réduction du nombre de doigts dans l'évolution des thyréophores.

Acknowledgements. We thank J. and C. Picaut and their daughters for their hospitality and their help in the excavations. Thanks also to the Petit family, C. Tribouillard (université Paris-VI), V. Delforno (musée des Dinosauriens, Espéraza), A. Le Lœuff and C. Souillat for their help at various stages of the excavation, casting and remineralizing of the trackway. Remineralization of the trackway was sponsored by Rhône-Poulenc and casting by Dow Corning. This work was funded by the Association Dinosauria (musée des Dinosauriens, Espéraza). This paper is a contribution of the GIS 'Paléontologie et sédimentologie continentales' (université Paul-Sabatier, Toulouse, et musée des Dinosauriens, Espéraza, France).

5. References

- Buffetaut E., Cuny G. and Le Lœuff J. 1991. French dinosaurs: the best record in Europe?, *Modern Geology*, 16, 17–42
- Coombs W.P., Weishampel D.B. and Witmer L.M. 1990. Basal Thyreophora, in: Weishampel D.B., Dodson P. and Osmolska H. (Eds.), *The Dinosauria*, University of California Press, Berkeley, 427–434
- Ellenberger P. 1974. Contribution a la classification des pistes de vertébrés du Trias ; les types du Stormberg d'Afrique du Sud, 2^e partie, *Palaeovertebrata*, Mémoire extraordinaire, Montpellier, 170 p.
- Gierlinski G. 1995. New dinosaur ichnotaxa from the Early Jurassic of the Holy Cross Mountains, Poland, *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.*, 85, 137–148
- Guillot P.-L., Floc'h J.-P., Roger P., Sellier E., Platel J.-P., Texier J.-P., Raynal J.-P., Pouchan P. and Recoing M. 1979. *Notice de la feuille Thiviers au 1/50 000*, BRGM
- Lapparent A.F. de and Montenat C. 1967. Les empreintes de pas de reptiles de l'Infralias du Veillon (Vendée), *Mém. Soc. géol. France*, n.s., 107, 44 p.
- Le Lœuff J., Lockley M., Meyer C. and Petit J.-P. 1998. Earliest tracks of Liassic basal Thyreophorans, *J. Vert. Paleo.*, 18(3), 58A–59A
- Lockley M.G. and Hunt A.P. 1998. A probable stegosaur track from the Morrison Formation of Utah, in: Carpenter K., Chure D. and Kirkland J. (Eds.), *The Upper Jurassic Morrison Formation: an interdisciplinary study*, *Modern Geology*, 23, 331–342
- Lockley M.G. and Meyer C.A. in press. *Dinosaur Tracks and other Vertebrate footprints of Europe*, Cambridge University Press
- McCrea R.T. and Lockley M.G. 1998. A review of purported Ankylosaur track occurrences, *J. Vert. Paleo.*, 18(3), 62A
- Olsen P. and Galton P. 1984. A review of the reptile and amphibian assemblages from the Stormberg of southern Africa, with special emphasis on the footprints and the age of the Stormberg, *Palaeontologica Africana*, 25, 87–110
- Owen R. 1861. A monograph on the fossil Reptilia of the Lias Formations. I. *Scelidosaurus harrisonii*, *Palaeont. Soc. Monogr.*, 13, 1–14
- Thulborn T. 1990. *Dinosaur tracks*, Chapman and Hall, 412 p.