

Pistes de dinosaures dans les niveaux du Crétacé inférieur de Muong Phalane, province de Savannakhet (Laos)

Ronan ALLAIN¹, Philippe TAQUET¹, Bernard BATAIL¹, Jean DEJAX¹, Philippe RICHIR¹, Monette VERAN¹, Phouvong SAYARATH², Bounxou KHENTHAVONG³, Phosikeo THAMVIRITH³ et Boun HOM⁴

¹ Laboratoire de paléontologie, URA 12 CNRS, Muséum national d'histoire naturelle, 8, rue Buffon, 75005 Paris, France ;

² Institut des ressources naturelles et de l'énergie du ministère Lao de la science et de la technologie, Vieng-Chan, Laos ;

³ Service de l'information et de la culture de la province de Savannakhet, Savannakhet, Laos ;

⁴ Ville de Muong Phalane ; République démocratique populaire lao

RÉSUMÉ

Des prospections paléontologiques franco-laos ont permis de découvrir (1993-1995) à Muong Phalane, dans la province de Savannakhet au Laos, trois niveaux à empreintes de pas de dinosaures. Ces empreintes sont situées le long des berges de la rivière Sang Soy, sur des dalles gréseuses appartenant au sommet de la formation des « Grès supérieurs » et datées de la fin du Crétacé inférieur d'après la présence de bivalves d'eau douce (Trigonioidacea). On a recensé 13 empreintes d'un théropode sur la dalle inférieure, 8 empreintes d'un ornithopode et 38 de sauropodes sur la moyenne ; enfin, sur la dalle supérieure, 2 empreintes de théropode semblables à celles de la dalle inférieure. L'association de certaines d'entre elles en pistes nous a permis de déterminer la vitesse du théropode à 5 km/h pour une hauteur de hanche de 170 cm, et celle de l'ornithopode à 6 km/h pour une hauteur de hanche de 210 cm. Enfin, le faciès du sédiment récolté à Muong Phalane semble être celui d'une plaine d'inondation, comme le suggère la présence de *ripple-marks* sur les dalles.

Mots clés : Crétacé inférieur, Laos, Grès supérieurs, Empreintes, Pistes, Théropodes, Ornithopodes, Sauropodes

ABSTRACT

In 1993, a Franco-Lao field-work team found three levels with dinosaur footprints in Muong Phalane, Savannakhet Province (Laos). The footprints are visible on the bank of the Sang Soy River on a tabular bedded sandstone belonging to the top of the "Grès supérieurs" Formation, dated by the occurrence of fresh water pelecypods (Trigonioidacea) from the end of the Lower Cretaceous. We have registered 13 theropod footprints on the lower slab, 8 footprints of an ornithopod and 38 of sauropods on the medium one, and on the upper one, 2 theropod footprints similar to those of the lower slab. The different trackways allowed us to estimate the speed of the theropod at 5 km/h with a hip-height of 170 cm, and the speed of the ornithopod at 6 km/h with a hip-height of 210 cm. The facies of the sediment collected in Muong Phalane and the occurrence of ripple-marks on the slabs seem to be related to a flood plain.

Keywords: Lower Cretaceous, Laos, "Grès supérieurs", Footprints, Trackway, Theropods, Ornithopods, Sauropods

Abridged version (see p. 820)

Note présentée par Philippe Taquet

Note remise le 30 juin 1997, acceptée après révision le 1^{er} septembre 1997

I. Introduction

Les empreintes de dinosaures sont relativement rares dans tout le Sud-Est asiatique. On en connaît en Thaïlande (Buffetaut et al., 1985), dans le Sud de la Chine (Shounan et al., 1989) et plus au nord, en Corée du Sud (Lim et al., 1989) et au Japon (Manabe et al., 1989). En 1993 et 1995, deux missions paléontologiques franco-laos ont permis de découvrir, près de Muong Phalane, dans la province de Savannakhet au Laos, trois dalles à empreintes (Taquet et al., 1995). Les empreintes sont en nombre suffisant pour que l'on puisse y distinguer différentes pistes. Leur nature très différente montre que l'on a ici affaire à une ichnocœnose comprenant au moins un théropode, un ornithopode et un sauropode.

Ces pistes, les premières recensées au Laos, nous apportent des informations complémentaires sur les ossements de dinosaures exhumés anciennement par Hoffet (1936 ; 1937 a, b, c ; 1942 ; 1944 a, b) et, plus récemment, par notre équipe près de la petite localité de Tang Vay (Taquet et al., 1992, 1995). Ces différents sites appartiennent tous à la formation des « Grès supérieurs » et sont datés de la fin du Crétacé inférieur.

II. Cadre géologique

Fromaget et Bonelli (1932) ont décrit les formations continentales et lagunaires d'Indochine sous le nom d'Indosinias ; elles forment l'élément structural le plus étendu de la plaque indochinoise. Les Indosinias sont constituées d'une grande épaisseur de sédiments subhorizontaux, continentaux ou subcontinentaux, gréseux ou schisto-gréseux, qui s'appuient à l'est sur la chaîne annamitique, s'étendent au sud jusqu'au plateau basaltique des Boloven et se prolongent à l'ouest jusqu'au plateau de Khorat en Thaïlande. D'un point de vue tectonique, les Indosinias se divisent en trois formations distinctes : 1) les Indosinias inférieures d'âge Carbonifère à Permien ; 2) les Terrains rouges d'âge Carnien à Norien ; 3) les Grès supérieurs qui s'étendent de la fin du Trias à la fin du Crétacé inférieur et constituent les molasses de l'orogénèse indosiniennne.

C'est à cette dernière formation qu'appartiennent les grès et les marnes rouges qui affleurent dans la cuvette de Muong Phalane. Légèrement discordante sur les grès rouges continentaux ainsi que sur les intercalations marines à *Lepidotus* et *Gervilleia* du Trias (Fromaget, 1942), la formation des Grès supérieurs débute par un poudingue qui couronne la plupart des falaises de la région. Il forme dans la topographie un arc de cercle bordant la cuvette de Phalane, sous laquelle il plonge. D'abord attribué au Lias (Saurin, 1935), l'âge de cette formation fut étendu jusqu'au Crétacé supérieur, après la découverte d'ossements de dinosaures aux environs de Muong Phalane (Hoffet, 1936). L'âge des dalles à empreintes a pu être déterminé de la fin du Crétacé inférieur, grâce à la présence, dans de nombreux gisements voisins, de bivalves d'eau douce de la super-famille des Trigonioidea (Kobayashi, 1968). Les genres *Trigonioides*, *Plicatounio* et

Nippononaia y sont largement représentés (Hoffet, 1937b). Cette faune, appelée faune TPN d'après les initiales de ces genres, est également présente dans de nombreux autres bassins distribués sur tout le pourtour asiatique (Kobayashi, 1979). En mettant en parallèle l'âge connu de ces différents bassins et la distribution spécifique de la faune TPN, il apparaît que les formations crétacées du Bas-Laos sont d'âge Aptien-Albien. Cet âge est d'ailleurs celui qui ressort des derniers travaux bibliographiques (Buffetaut, 1991) effectués sur les restes de dinosaures trouvés près de Phalane par Hoffet, et des dernières découvertes faites près de Tang Vay (Taquet et al., 1995). C'est aussi l'âge proposé pour la formation Khok Kruat du super-groupe de Khorat en Thaïlande (Mouret, 1994), qui semble être l'équivalent latéral de la partie sommitale des Grès supérieurs du Bas-Laos.

III. Description

Les traces de pas de dinosaures, numérotées de MP01 à MP61, ont été découvertes à quelques centaines de mètres de la ville de Muong Phalane, au nord de la route n° 9 (figure 1). Elles sont situées de part et d'autre de la rivière Sang Soy (Sé Sang Soy), sur trois niveaux différents, chacun étant représenté par une dalle de grès fin d'environ 0,5 m d'épaisseur. Ces dalles, submergées par la rivière en crue pendant la saison des pluies, ne sont visibles que pendant la saison sèche.

Les empreintes de théropodes

Deux dalles situées sur la rive gauche de la rivière Sang Soy présentent des empreintes de théropodes. La dalle inférieure a conservé une piste rectiligne de 13 empreintes tridactyles, longue de 17,40 m et de direction N330. Elle comporte un hiatus entre les empreintes MP56 et MP57, qui sont toutes les deux celles du pied gauche. La longueur du pas varie de 101 cm à 165 cm, l'angle de pas de 121° à 149° et les enjambées de 189 cm à 313 cm (tableau I). On observe une légère rotation positive (vers l'intérieur de la piste) des empreintes, fréquente chez la plupart des dinosaures (Wade, 1989).

Aucune de ces empreintes n'est assez bien conservée pour permettre de déterminer la formule phalangienne. Les empreintes mésaxonniennes sont celles d'un animal digitigrade, comme l'atteste la profondeur des empreintes laissées par les doigts, supérieure à celle des métatarsiens (figure 2). Les mesures effectuées sur chacune de ces traces sont données dans le tableau II.

La longueur des empreintes (FL) a été mesurée du bout du doigt le plus long (doigt III), le long de son axe jusqu'à l'arrière du métapode (Thulborn, 1990). La valeur moyenne obtenue pour la longueur des empreintes est de 31,75 cm. La longueur des doigts (DL) a elle été mesurée depuis la terminaison distale du doigt, jusqu'au point où l'axe du doigt recoupe perpendiculairement une ligne passant par le point le plus reculé de l'hypex (Thulborn, 1990). Les longueurs obtenues sont relativement unifor-

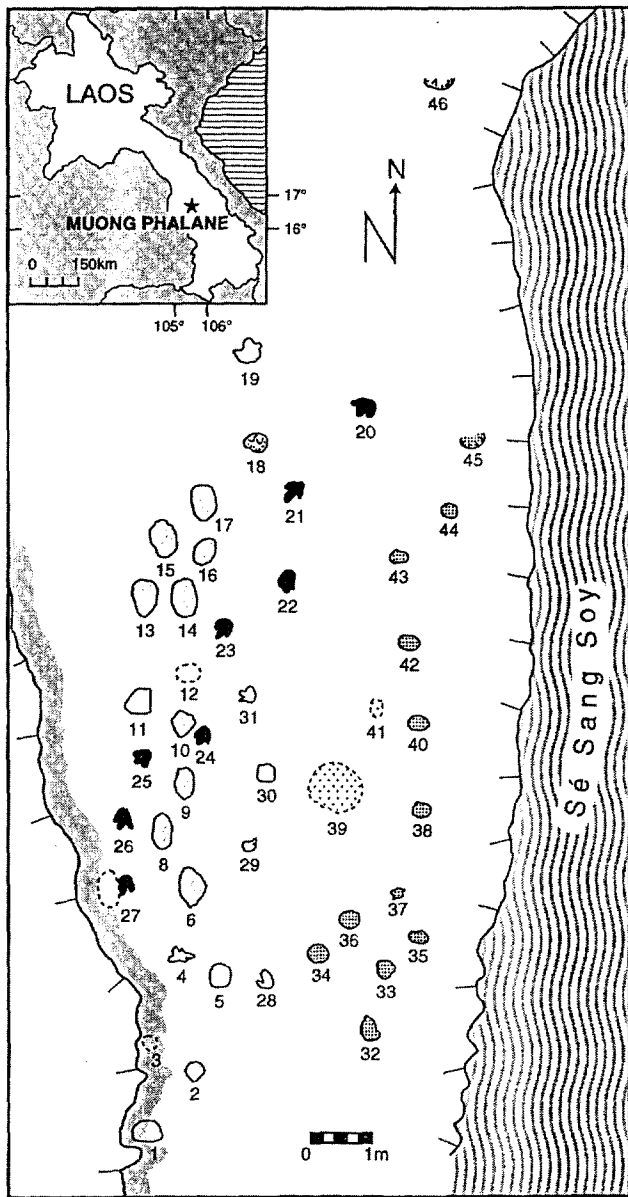


Figure 1. Carte montrant la localisation du site étudié à Muong Phalane par 16°39'39"N de latitude et 105°33'47"E de longitude, avec le schéma de la dalle intermédiaire présentant à sa surface des empreintes de dinosaures sauropodes et ornithopodes.

Map showing the location of the study area marked at Muong Phalane at latitude 16°39'39"N and longitude 105°33'47"E with the sketch plan of the middle slab showing sauropod and ornithopod dinosaur footprints.

mes, avec un doigt III de l'ordre de 15 cm, plus grand que les doigts II et IV, égaux, qui approchent les 10 cm. La largeur des doigts n'a pas été mesurée pour tous les doigts, mais elle semble proche des 4 cm, avec une largeur peut-être un peu plus grande pour le doigt III. La divergence totale varie de 75 à 95°, valeur relativement importante par rapport aux autres traces connues de théropodes. Les angles interdigitaux sont équivalents (40°), caractéristique partagée à la fois par les ornithopodes et les théro-

Tableau 1. Mesures de la piste de théropode.

Measurements of the theropod trackway.

	LP	LE	ANG
MP47-MP48	165	313	149°
MP48-MP49	165	269	128°
MP49-MP50	136	261	138°
MP50-MP51	145	218	125°
MP51-MP52	101	207	121°
MP52-MP53	148	269	134°
MP53-MP54	154	252	126°
MP54-MP55	135	224	135°
MP55-MP56	116		
MP56-MP57		212	n/a
MP57-MP58	103		
MP58-MP59	102	189	n/a

LP : longueur du pas ; LE : longueur de l'enjambée ; ANG : angle du pas. Toutes les mesures sont en cm.

LP : pace length ; LE : stride length ; ANG : pace angulation. All measurements are in cm.

podes. La présence, au bout des doigts d'au moins trois empreintes, de traces de griffes pointues, la forme générale triangulaire des doigts ainsi que celle de l'arrière du métapode, ne laissent néanmoins aucun doute sur l'appartenance de ces traces à un théropode.

En utilisant les mesures faites sur cette piste, il est possible de spéculer sur la taille et la vitesse du dinosaure qui a laissé ces 13 empreintes. La longueur moyenne des empreintes (FL) est de 31,75 cm. Cela correspond à une hauteur de hanche (H) de 170 cm, en utilisant l'équation allométrique (Thulborn, 1984 ; Thulborn et Wade, 1984) : $H = 8,60 FL^{0,8}$. A partir de cette valeur, connaissant la longueur des enjambées (SL), il est possible de déterminer la longueur relative de l'enjambée, donnée par le rapport SL/H. La valeur obtenue nous renseigne alors sur l'allure adoptée par le dinosaure lors de son passage (Thulborn, 1982). Quelle que soit la valeur de SL considérée (tableau I), le résultat obtenu pour ce théropode est toujours inférieur à 2,0 ; on peut en conclure que celui-ci était en train de marcher lentement. Il est possible d'affiner ce résultat en calculant la vitesse approximative de déplacement, donnée par : $V = 0,56 H^{0,42}$ (Alexander, 1976 ; Thulborn, 1984). Le résultat pour une hauteur de hanche de 170 cm est alors de 5 km/h. Ce résultat, fondé sur une analyse dimensionnelle, semble cohérent avec celui ob-

Tableau II. Mesures des traces de théropode.

Measurements of the theropod footprints.

	MP47	MP48	MP49	MP50	MP51	MP52	MP53	MP54	MP55	MP56	MP57	MP58	MP59
Pied	Droit	Gauche	Droit	Gauche	Droit	Gauche	Droit	Gauche	Droit	Gauche	Gauche	Droit	Gauche
Orientation	N320	N340	N315	N330	N325	N335	N329	N330	N327	N333	N353	N337	N330
FL	34	31	35	34	35	31	33	31	30	30	30	31	31
LD II	9,5	12	15	10	12	12	13	11	9	10	10	6	11
LD III	16	10	12	16	15	14	16	12	15	15	20	15	17
LD IV	10	15	3	4	10	10	13	11	10	10	6	10	n/a
DIV II-III	45	n/a	40	40	35	35	40	40	40	40	45	35	40
DIV III-IV	50	45	45	45	40	40	35	35	35	35	40	40	40
DIV TOT	95	n/a	85	85	75	75	75	75	75	75	85	75	80

FL : longueur de l'empreinte ; LD : longueur du doigt ; DIV : angle de divergence ; DIV TOT : divergence totale. Toutes les mesures sont en cm.
 FL : footprint length ; LD : digit length ; DIV : divarication ; DIV TOT : total divarication. All measurements are in cm.



Figure 2. Photographie d'une empreinte du dinosaure théropode (MP) de Muong Phalane.

Photograph of theropod footprint (MP) at Muong Phalane.

tenu à partir des travaux de Demathieu (1984, 1986) qui utilise, quant à lui, les données biologiques de la locomotion animale. En prenant comme longueur moyenne de l'enjambée 240 cm et en conservant pour la hauteur de hanche une valeur de 170 cm, on obtient une vitesse de 5,150 km/h pour un angle de marche important de 41,4° (Demathieu, 1986 ; tableau I). C'est une vitesse relativement faible pour un théropode, la moyenne de vitesse de marche de ces dinosaures étant, en effet, plus communément de l'ordre de 7 km/h (Thulborn, 1990).

Les deux empreintes (MP60 et MP61) situées sur la dalle supérieure, 1 m plus haut sur la même rive, sont en tous points semblables à celles décrites ci-dessus. Elles corres-

pondent toutes les deux au même pied de l'individu. Leurs longueurs sont de 29 cm et 25 cm pour une divergence totale de 80° et 95°. Les doigts et le bord arrière des empreintes sont de forme triangulaire, mais on n'y relève aucune trace de griffe.

Les empreintes de théropodes de Phalane présentent une certaine ressemblance avec celles décrites en Thaïlande (Buffetaut et al., 1985) dans la formation Phu Phan du plateau de Khorat et que les auteurs rapprochent de l'ichnogène *Irenesauripus* signalé dans le Crétacé inférieur de Colombie britannique (Sternberg, 1932) et du Texas (Langston, 1974).

Les empreintes d'ornithopode et de sauropodes

La dalle moyenne située sur la rive droite de la rivière Sang Soi présente 46 empreintes, dont les plus profondes sont associées à des *ripple-marks* (figure 1). Ces empreintes sont regroupées en différentes pistes, dont une d'un ornithopode et au moins deux de sauropodes. La mauvaise conservation des empreintes de sauropodes et l'impossibilité de les mesurer avec fiabilité rendent leur interprétation difficile.

Huit empreintes de cette ichnocœnose, un peu mieux conservées, se distinguent des 38 autres par le fait qu'elles sont tridactyles. Les mesures effectuées sur cette piste de huit empreintes ont été reportées dans le tableau III. La piste est dirigée vers le sud (N188), contrairement à la piste de sauropode qu'elle recoupe. Elle est moins étroite et plus zigzagante que celle du théropode de la rive opposée. La longueur des pas est relativement homogène avec des valeurs comprises entre 115 cm et 146 cm.

Tableau III. Mesures de la piste d'ornithopode.

Measurements of the ornithopod trackway.

	Pied	Orientation	FL	PL
MP20	droit (?)	—	—	—
MP21	droit	N197	35	146
MP22	gauche	N172	35	120
MP23	droit	N176	31	138
MP24	gauche	N183	36	132
MP25	droit	N196	35	135
MP26	gauche	N175	30	110
MP27	droit	N180	27	—

Les empreintes observées sont mésaxonniennes et mesurent de 27 cm à 36 cm. Elles sont légèrement plus longues que larges et les empreintes des doigts sont plus ou moins parallèles, avec une divergence totale proche des 60°. Elles diffèrent des empreintes de la dalle supérieure par trois caractères essentiels, le bout des doigts qui n'a pas laissé de traces de griffes, la forme des doigts, et le bord postérieur de l'empreinte qui a un contour plus arrondi, en U et non pas en V comme chez les théropodes. Ces observations nous ont conduits à attribuer ces empreintes à un dinosaure ornithopode. Certains des ossements fossiles exhumés plus au sud, près du village de Tang Vay, ont été attribués à un Iguanodontidé (Taquet et al., 1995). Cette piste de huit empreintes pourrait, elle aussi, avoir été laissée par des dinosaures appartenant à cette même famille.

Les valeurs mesurées *in situ* nous permettent d'estimer la hauteur de hanche de ce dinosaure à 210 cm, d'après l'équation allométrique : $H = 5,06 FL^{1,07}$ (Thulborn, 1984). Ce résultat nous donne alors la possibilité de calculer la vitesse de l'ornithopode, qui avoisine les 6 km/h. La longueur des enjambées n'est pas connue, ce qui empêche l'utilisation de la méthode de calcul de vitesse de Demathieu (1984, 1986), ainsi que l'estimation de l'allure de l'ornithopode (Thulborn, 1982). On peut néan-

moins raisonnablement penser que, là encore, ce dinosaure était en train de marcher près d'une étendue d'eau, les empreintes n'étant pas ici associées à des *ripple-marks*.

Les 38 autres empreintes, plus ou moins hétérogènes et de forme ovale à circulaire (jusqu'à 80 cm de diamètre), sont trop mal conservées pour permettre une étude précise. Elles sont, à notre sens, attribuables à des sauropodes, même s'il est impossible de différencier les traces laissées par les pattes antérieures de celles laissées par les postérieures, si tant est qu'elles aient toutes été conservées.

Le schéma des empreintes de la dalle intermédiaire (figure 1) nous a conduits, à dégager néanmoins trois pistes distinctes :

- la première piste, constituée des huit empreintes tridactyles (MP20 à MP27) et de sens opposé aux deux autres pistes (N188), a été attribuée à un ornithopode ;
- la deuxième piste (MP32 à MP45), qui doit comporter un certain nombre de hiatus, a livré les empreintes les plus profondes associées à des *ripple-marks* ; cette piste de direction N010, bien que rapportée à un sauropode, reste cependant difficilement déterminable ; la plupart des empreintes faites sous l'eau ont, en effet, été partiellement détruites par l'aspiration du sédiment au retrait du pied ; néanmoins certaines des empreintes (MP32, MP33, MP34 et MP 36) ne sont, elles, pas associées à des *ripple-marks* et leur forme circulaire nous a conduits à les attribuer à un sauropode ;
- la troisième piste (MP6 à MP17), de direction N005, est recoupée par les empreintes tridactyles d'ornithopode ; nous l'avons aussi attribuée à une espèce de sauropode ;
- toutes les autres empreintes, de plus petites tailles, posent davantage de problèmes, même si certaines d'entre elles (MP1 à MP5, et MP28 à MP31) semblent reliées entre elles.

La présence indéniable de différentes pistes de sauropodes, dont deux au moins sont orientées vers le nord, suggère qu'elles ont été laissées par un groupe de sauropodes se déplaçant ensemble. Ce comportement grégaire, loin d'être unique chez les sauropodes, a déjà été observé sur d'autres pistes (Langston, 1974). Il nous donne néanmoins une première idée du mode de vie des grands dinosaures herbivores du Laos.

IV. Paléoenvironnement du site

La dalle intermédiaire présente à sa surface, en association avec une des pistes de sauropodes, des *ripple-marks*, suggérant qu'il existait à l'époque du passage des dinosaures une étendue d'eau faiblement agitée. L'un des sauropodes, dont les traces sont beaucoup plus profondes, aurait donc marché en partie dans l'eau. Les autres sauropodes, ainsi que l'ornithopode seraient, quant à eux, restés en bordure de rivage sur un sédiment assez meuble et humide pour permettre la formation d'empreintes. De son côté, il semblerait que le théropode présent sur la rive opposée ait, lui aussi, marché sur un sol meuble et humide

puisqu'aucune trace de *ripple-marks* n'a été découverte à la surface de la dalle inférieure. La position successive des trois dalles atteste aussi la continuité du site comme lieu de passage des dinosaures à la fin du Crétacé inférieur. La présence à cet endroit d'un point d'eau, utilisable par les dinosaures pour se désaltérer, n'est sûrement pas étrangère à ce fait.

Les échantillons récoltés *in situ* sont constitués d'un sédiment finement détritique. L'étude en lames minces (C. Montenat, communication personnelle) de trois échantillons de ce sédiment a révélé le même microfaciès. On y note la présence abondante de grains de quartz hétérométriques et anguleux. Les feldspaths, assez fréquents, sont peu émoussés et modérément altérés. Les micas et les minéraux opaques sont fréquents. Tous ces minéraux sont renfermés dans une matrice constituée d'une boue micritique tachée d'argilite et de pigments ferrugineux. Cette matrice, azoïque à l'exception de quelques rares débris d'os inframillimétriques, présente une lamination interne soulignée par des lits plus boueux, et une bioturbation importante. Mis en parallèle avec la présence de *ripple-marks* et de la faune TPN d'eau douce, le faciès relatif à ce sédiment semble correspondre à celui d'une plaine d'inondation, ou de débordement de chenaux, dans une région proche d'une alimentation en matériel détritique (chaîne annamitique).

V. Conclusion

Trois types de dinosaures du Crétacé inférieur du Laos sont représentés dans les empreintes de Muong Phalane. La plupart de ces empreintes, bien que mal conservées, sont attribuables à des sauropodes. Associées à ces empreintes, on trouve huit empreintes tridactyles attribuées à un ornithopode, et sur la rive opposée, 13 empreintes portant des marques de griffes qui appartiennent indubitablement à un théropode. Cette diversité de la faune de dinosaures du Laos se retrouve également dans les restes des dinosaures exhumés un peu partout dans la cuvette de Phalane. On peut ainsi supposer, d'après les ossements découverts, que les traces d'ornithopodes sont celles d'un Iguanodontidé plutôt que celles d'un Hadrosauridé, hypothèse en parfait accord avec l'âge Aptien-Albien proposé pour les Grès supérieurs du Sud-Laos.

Remerciements

Nous tenons à remercier tout particulièrement Christian Montenat, directeur de l'Institut de géologie Albert-de-Lapparent de Cergy-Pontoise, pour avoir effectué l'analyse du sédiment récolté près de Muong Phalane.

ABRIDGED VERSION

The dinosaur footprints of Phalane, found in 1993 in Savannakhet Province, Laos (Taquet et al., 1995), are located a few hundred meters from the town of Muong Phalane, north of road n° 9, on fine-grained sandstone slabs located on both sides of the Sang Soy river (figure 1).

These slabs belong to the "Grès supérieurs" Formation dated from the end of the Triassic to the end of the Lower Cretaceous. The Grès supérieurs Formation constitutes the top of continental formations of Indochinese block, better known under the name Indosinias (Fromaget and Bonelli, 1932). This formation leans to the east on the annamitic chain, spreads up to the Boloven basaltic plateau toward the South and extends to the Khorat plateau, Thailand.

The age of the footprint slabs of Phalane could be determined as the end of the Lower Cretaceous (Aptian-Albian) by the occurrence, in many deposits, of fresh water pelecypods of the Trigonoidacea super-family (Kobayashi, 1968). It is also the age proposed for the Khok Kruat Formation of the Khorat Super-Group in Thailand (Mouret, 1994) which is the lateral equivalent of the top of the Laotian "Grès supérieurs".

The dinosaur footprints are situated on three different levels visible during the dry season, each of them being represented by a sandstone slab 0.5 m thick. The lower slab, set on the left bank of the Sang Soy river, has preserved a rectilinear trackway of 13 tridactyl footprints, 17.40 m long and pointing to N330. The measurements related to this trackway are given in Tables I and II. The average length of digits is 32 cm. They are mesaxonic, with digits II and IV subequal in length, while digit

III is markedly longer than the others (figure 2). The average total divarication is 80° with subequal interdigital angles. Sharp claw impressions, tapered imprints of digits, and rear halves of footprints which tend to be triangular lead us to assign these footprints to a theropod. On the same bank of the Sang Soy river, the upper slab displays also two theropod footprints similar to those of the lower slab. Close resemblances seem to exist with the footprints described from the Phu Phan Formation of the Khorat Super-Group in Thailand (Buffetaut et al., 1985) and are compared by the authors to the ichnogenus *Irenosauripus* reported from the Lower Cretaceous of British Columbia (Sternberg, 1932) and of Texas (Langston, 1974).

Measurements done on the trackway allowed us to establish H as 170 cm, using Thulborn's allometric equation (1984) which deduces hip-height (H) from footprint length. Then, an estimate of the speed in kilometers per hour can be obtained by using the equation $V = 0.56 H^{0.42}$ (Alexander, 1976; Thulborn, 1984). The result is 5 km/h.

We found 46 footprints on the middle slab, set on the right bank of the Sang Soy river (figure 1). These footprints belong to two different dinosaur groups. Footprints MP20 to MP27 are clearly tridactyl without claw marks, and are more rounded than those of the theropod. We have assigned them to an ornithopod dinosaur and most probably to an iguanodontid, as iguanodontid bones were excavated from the Savannakhet Province (Hoffet, 1936; 1937a, b, c; 1942; 1944a, b; Taquet et al., 1992, 1995). Measurements done on this trackway (Ta-

ble III) and Thulborn's allometric equations lead us to estimate the hip-height as 210 cm and the speed as 5.5 km/h. The 38 other footprints are too poorly preserved to allow detailed measurements. They are oval to circular in shape (up to 80 cm in diameter) and we have attributed them to a sauropod dinosaur. The footprints sketch plan of the middle slab (figure 1) has nevertheless led us to distinguish at least two sauropod trackways (MP32-MP45 and MP6-MP17) oriented toward the north. It seems likely that the sauropods were travelling together. This gregarious behaviour has been already observed elsewhere in sauropod trackways (Langston, 1974).

The middle slab displays on its surface, in association with a sauropod trackway, ripple-marks, suggesting the presence of a stretch of moderately rough water at the time of the crossing of the sauropods. One of the sauropods, whose footprints are

deeper, was walking in the water while the others would have remained on dry land.

The sediment collected in Muong Phalane is finely detritic. Its mineralogical composition is rich in angular quartz, feldspar and mica contained in a matrix composed of micritic mud with some claystone and ferruginous pigments (Montenat, personal communication). This matrix is subject to an important bioturbation. The facies of this sediment, the occurrence of ripple-marks on the slabs and the Trigonioidea fauna nearby seem to be related to a flood plain or overflowing channel in a region near a detrital material source (annamitic chain).

Three dinosaur types of the Lower Cretaceous of Laos are therefore represented by footprints of Muong Phalane: a theropod, an ornithopod and several sauropod dinosaurs. This diversity of Laotian dinosaur fauna is found equally in dinosaur remains excavated throughout the region.

RÉFÉRENCES

- Alexander R.McN. 1976. Estimates of speeds of dinosaurs. *Nature*, 261, 129, 130
- Buffetaut E. 1991. On the age of the Cretaceous dinosaur-bearing beds of southern Laos. *Newsl. Stratigr.*, Berlin 24 (1-2), 59-73
- Buffetaut E., Ingavat R., Sattayarak N. et Sutteethorn V. 1985. Les premières empreintes de pas de Dinosaures du Sud-Est asiatique : piste de Carnosaures du Crétacé inférieur de Thaïlande. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 301, série II, 643-648
- Demathieu G. 1984. Utilisation de lois de la mécanique pour l'estimation de la vitesse de locomotion des vertébrés tétrapodes du passé. *Geobios*, 17, (4), 413-517
- Demathieu G. 1986. Nouvelles recherches sur la vitesse des vertébrés, auteurs de traces fossiles. *Geobios*, 19 (3), 327-333
- Fromaget J. 1942. La question des grès supérieurs de l'Indochine. *C. R. Séanc. Cons. Rech. Sci. Indochine*, Hanoï, 167-190
- Fromaget J. et Bonelli F. 1932. A propos des matériaux d'Angkor et sur quelques points de la stratigraphie et de la structure géologique du Cambodge septentrional et oriental. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 195, 538-540
- Hoffet J.H. 1936. Découverte du Crétacé en Indochine. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 202, 1867-1868
- Hoffet J.H. 1937a. Sur le Crétacé du Bas-Laos. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 204, 1439-1441
- Hoffet J.H. 1937b. Les Lamellibranches saumâtres du Sénonien de Muong Phalane (Bas-Laos). *Bull. Serv. géol. Indochine*, Hanoï, 24 (1), 30 p.
- Hoffet J.H. 1937c. Note sur la géologie du Bas-Laos. *Bull. Serv. géol. Indochine*, Hanoï, 24 (2), 1-22
- Hoffet J.H. 1942. Description de quelques ossements de Titanosauriens du Sénonien du Bas-Laos. *C. R. Séanc. Cons. Rech. Sci. Indochine*, Hanoï, 51-57
- Hoffet J.H. 1944a. Description des ossements les plus caractéristiques appartenant à des Avipelviens du Sénonien du Bas-Laos. *Bull. Cons. Rech. Sci. Indochine*, Hanoï, 179-186
- Hoffet J.H. 1944b. L'âge des formations à Dinosaures du Bas-Laos. *Bull. Cons. Rech. Sci. Indochine*, Hanoï, 187-191
- Kobayashi T. 1968. The Cretaceous non-marine Pelecypods from the Nam Phung Dam site in the north-eastern part of the Khorat Plateau, Thailand with a note on the Trigonioidea. *In: Geology and paleontology of southeast Asia*, 4, 109-138
- Kobayashi T. 1979. The *Trigonioidea* basins and the Cretaceous paleogeography of east and southeast Asia. *Proc. Jpn. Acad.*, 55 (B), 1, 1-5
- Langston W. 1974. Non-mammalian Comanchean tetrapods. *Geosci. Man*, 8, 77-102
- Lim S-K., Yang S.Y. et Lockley M.G. 1989. Large dinosaur footprint assemblages from the Cretaceous Jindong Formation of Korea. *In: Dinosaur tracks and traces*, Gillette D.D. et Lockley M.G. (eds), Cambridge University Press, Cambridge, 333-336
- Manabe M., Hasegawa Y. et Azuma Y. 1989. Two new dinosaur footprints from the Early Cretaceous Tetori group of Japan. *In: Dinosaur tracks and traces*, Gillette D.D. et Lockley M.G. (eds), Cambridge University Press, Cambridge, 309-312
- Mouret C. 1994. Geological history of northeastern Thailand since the Carboniferous. Relations with Indochina and Carboniferous to Early Cenozoic evolution model. *In: Proc. Intern. Symp. on Correlation of Southeast Asia*, 15-20 November, Bangkok, Thailand, 132-158
- Saurin E. 1935. Sur la présence du Lias dans la Province de Phu-Yên (Sud-Annam) et sur l'âge des Grès supérieurs de l'Indochine du Sud-Est. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 200, 332-334
- Shouan Z., Chenggang R., Jianjun L., Mateer N.J. et Lockley M.G. 1989. A review of dinosaur footprints in China. *In: Dinosaur tracks and traces*, Gillette D.D. et Lockley M.G. (eds), Cambridge University Press, Cambridge, 187-197
- Sternberg C.M. 1932. Dinosaur tracks from Peace River, British Columbia. *Bull. Natl. Mus. Canada*, 68, 59-86
- Taquet P., Battail B. et Dejax J. 1992. New Discoveries of Sauropod and Ornithopod Dinosaurs in the Lower Cretaceous of Laos. *J. Vertebr. Paleontol.*, 12 (3), 55
- Taquet P., Battail B., Dejax J., Richir P. et Veran M. 1995. First discovery of dinosaur footprints and new discoveries of dinosaur bones in the lower Cretaceous of the Savannakhet Province, Laos. *In: Proceedings of the IGCP Symposium on Geology of S.E. Asia*, Hanoï, Journal of Geology B, 5-6, 167
- Thulborn R.A. 1982. Speeds and gaits of dinosaurs. *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.*, 38, 227-56
- Thulborn R.A. 1984. Preferred gaits of bipedal dinosaurs. *Alcheringa*, 8, 243-252
- Thulborn T. 1990. *Dinosaur tracks*, Chapman and Hall (eds), University of Queensland, Australia, 410 p.
- Thulborn T. et Wade M. 1984. Dinosaur trackways in the Winton Formation (mid-Cretaceous) of Queensland. *Mém. Queensland Museum*, 21, 413-417
- Wade M. 1989. The stance of dinosaurs and the Cossack Dancer syndrome. *In: Dinosaur tracks and traces*, Gillette D.D. et Lockley M.G. (eds), Cambridge University Press, Cambridge, 73-82