

รายงานฉบับสมบูรณ์  
โครงการพัฒนาการและความหลากหลายทางชีวภาพ  
ช่วงมหายุคมีโซโซอิกในประเทศไทย

โดย ดร. วราวุธ สุธีธร และคณะ

กันยายน 2548

รายงานฉบับสมบูรณ์  
โครงการพัฒนาการและความหลากหลายทางชีวภาพ  
ช่วงมหายุคมีโซโซอิกในประเทศไทย

คณะผู้วิจัย

- |                       |  |
|-----------------------|--|
| 1. ดร.วราวุธ สุธีธร   | หัวหน้าโครงการ                         |
| 2. Dr. Eric BUFFETAUT | หัวหน้าโครงการฝ่ายฝรั่งเศส             |
| 3. ดร.เรื่อน สมณะ     | หัวหน้าโครงการฝ่ายมหาวิทยาลัยมหาสารคาม |

สนับสนุนโดยโครงการพัฒนาองค์ความรู้  
และศึกษานโยบายการจัดการทรัพยากรชีวภาพ  
ในประเทศไทย (โครงการ BRT)

## กิตติกรรมประกาศ

การปฏิบัติงานของโครงการวิวัฒนาการและความหลากหลายทางชีวภาพช่วงมหายุคมีโซโซอิกในประเทศไทย ได้รับการสนับสนุนจาก กรมทรัพยากรธรณี โครงการพัฒนางานด้านความรู้และศึกษา นโยบายการจัดการทรัพยากรชีวภาพในประเทศไทย (BRT) ศูนย์พันธุวิศวกรรมและเทคโนโลยีชีวภาพแห่งชาติ (BIOTEC) สำนักงานพัฒนาวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยีแห่งชาติ (NSTDA) สำนักงานกองทุนสนับสนุนการวิจัย (TRF) และ Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS) คณะผู้เชี่ยวชาญจากต่างประเทศที่เข้าร่วมทีมสำรวจและวิจัยคือ Dr.Eric Buffetaut, Dr.Haiyan Tong Buffetaut, Dr.Lionel Cavin, Dr.Joelle Salomon Cavin, Dr.Gilles Cuny, Dr.Jean Le Loeuff, Dr.Marc Philippe, Prof.Georges Barale, Dr.Emmanuel Fara และ Dr.Julien Claude คณะปฏิบัติงานของกรมทรัพยากรธรณีประกอบด้วย ดร.อัสนี มีสุข นายนราเมศวร์ ชีระรังสิกุล นายวิโรจน์ แสงศรีจันทร์ นายสถาพร กาวินทร นางสาวกมลลักษณ์ วงษ์ไก่อ นายอุดม จำรัสไว นายสมเกียรติ ไตรศิริกุล คณะจากศูนย์วิจัยและการศึกษาบรรพชีวินวิทยา มหาวิทยาลัยมหาสารคาม ประกอบด้วย ดร.เรื่อน สมณะ Dr.Petra Lutat นายคมศร เล่าห์ประเสริฐ นายวันชัย สังข์สุข นายศักดิ์บวร ตุ่มปี่สุวรรณ และ นายภาสกร บุญชาติ คณะจากศูนย์วิทยาศาสตร์เพื่อการศึกษาท้องฟ้าจำลองประกอบด้วย นางสาวรณนา จิตรสิงห์ คณะผู้ช่วยวิจัยจากโครงการ TRF\_CNRS รหัสโครงการ BRT R\_245007 ประกอบด้วย นายพิสิทธิ์ ยวงเดชกล้า นายสายยันต์ อินทะสร้อย นายอัมพร คำชู นางสาวนิตา ตันพรหม นายสุรเวช สุธีธร นางสาวอุทุมพร ดีศรี นางสาวธิดา แสนยะมูล นางสาวสุชาดา คำหา นายพลาเดช ศรีสุข และนางสาวกัลยา มาศ สิงห์นาคลอง

สุดท้ายขอขอบคุณ ศ.ดร.พิสิทธิ์ ไปไม้ ดร.สมโภชน์ ศรีโกสามาตร คุณรังสิมา และน้องๆ ฝ่ายเลขานุการโครงการ BRT ที่ให้การสนับสนุนอย่างอบอุ่น

นอกจากนี้ยังมีผู้ที่ไม่ได้เอ่ยนามอีกมากมาย ที่ให้ความอนุเคราะห์ในการปฏิบัติงานจนสำเร็จลุล่วงด้วยดี ขอแสดงความขอบคุณในน้ำใจที่ท่านให้กับโครงการวิวัฒนาการและความหลากหลายทางชีวภาพช่วงมหายุคมีโซโซอิกในประเทศไทย ขอให้ท่านภูมิใจว่าท่านมีส่วนในงานนี้ด้วยเช่นกัน

## วิวัฒนาการและความหลากหลายทางชีวภาพช่วงมหายุคมีโซโซอิกในประเทศไทย

โครงการนี้เป็นการวิจัยและศึกษาซากดึกดำบรรพ์ในชั้นหินช่วงมหายุคมีโซโซอิกซึ่งครอบคลุมพื้นที่ส่วนใหญ่ของที่ราบสูงโคราช ฟอสซิลไดโนเสาร์พบมากในชั้นหินตอนล่างของยุคครีเตเชียส (โดยเฉพาะหมวดหินเสาขัว) และพบบางในช่วงยุคจูแรสสิกตอนปลาย (หมวดหินภูกระดึง) และช่วงยุคไทรแอสสิกตอนปลาย (หมวดหินน้ำพอง) การค้นพบฟอสซิลไดโนเสาร์เป็นสิ่งสำคัญทำให้ทราบถึงวิวัฒนาการของไดโนเสาร์แถบเอเชีย รวมทั้งของโลกด้วยเพราะฟอสซิลจากที่ราบสูงโคราชพบไดโนเสาร์ถึง 16 ชนิด ในช่วงอายุ 210 ล้านปี ถึง 100 ล้านปี และเป็นไดโนเสาร์ที่เก่าแก่ที่สุดของโลก 2 กลุ่มคือ ไทรันโนซอร์ (*สยามโมไทรันนัส*) และซอโรพอด (*อีสานโนซอรัส*) นอกจากนี้ยังพบรอยทางเดินของไดโนเสาร์ อีก 6 แหล่งใน 3 หมวดหินของยุคครีเตเชียสตอนต้น (หมวดหินพระวิหาร, ภูพานและ โคกกรวด) นอกจากนี้ยังพบสัตว์มีกระดูกสันหลังชนิดอื่นที่อยู่ร่วมยุคกับไดโนเสาร์ ได้แก่ ปลาฉลามน้ำจืด, ปลา, สัตว์สะเทินน้ำสะเทินบก, เต่า, ไฟโตซอร์, จระเข้และเทอโรซอร์ การวิจัยพืชโบราณและละอองเรณู เริ่มบอกได้ถึงวิวัฒนาการของพืช ส่วนการค้นพบที่สำคัญ คือ แหล่งฟอสซิลปลาจูแรสสิกจากเทือกเขาภูพาน กระดูกไดโนเสาร์ซอโรพอดยุคจูแรสสิกจากภาคใต้ กระดูกไดโนเสาร์ซอโรพอดยุคครีเตเชียสตอนต้น? จากภาคเหนือที่จังหวัดพะเยา และไข่นาขนาดเล็กมากของไดโนเสาร์เทอโรพอด ซึ่งหนึ่งในนั้นมีซากตัวอ่อนอยู่ด้วย จากชั้นหินหมวดเสาขัวของยุคครีเตเชียสตอนต้น

### แหล่งอำพันยุคจูแรสสิกในภาคใต้ของไทย

อำพันเป็นฟอสซิลที่หายากมากก่อนยุคครีเทเชียสตอนปลาย แต่ก็มีรายงานการค้นพบบ้างในอดีตเช่นอำพันยุคครีเทเชียสตอนต้น ที่เพิ่งจะศึกษาเมื่อเร็วๆ นี้ อำพันที่พบในชั้นหินซึ่งมีอายุเก่าถึงยุคออบเชียนหายากมากและพบเป็นก้อนเล็กๆ ขนาด เส้นผ่าศูนย์กลางน้อยกว่า 5 มม. เช่นที่พบในแอฟริกาใต้ และเวเลเดนของอังกฤษ ในยุคาลังจีนเนียน หรือที่ฝรั่งเศสในยุคบาโชเนียน ในยุคไทรแอสสิก พบร่องรอยของอำพันเป็นก้อนเล็กๆ เท่านั้น การพบแหล่งอำพันในช่วงสิ้นยุคครีเทเชียสตอนต้นไปแล้ว เพิ่มขึ้นมากมาย เนื่องจากขนาดโดยเฉลี่ยของอำพันใหญ่มากขึ้น จากการศึกษาวิจัยทางด้านอนุกรมวิธานพืชพบว่าแหล่งที่ให้อำพันมาจากสนโบราณ วงศ์สนฉัตร (*อะรอเครีเอซี*) และวงศ์สนหนามจีน (*เทกโซดไอเอซี*) ซึ่งแพร่หลายตั้งแต่เริ่มยุคจูแรสสิกตอนกลาง และยังไม่เป็นที่รู้จักตั้งแต่ยุคเพอร์เมียน ในช่วงยุคจูแรสสิก ฟอสซิลยางไม้พบได้ทั่วไปในตัวอย่างไม้จากช่วงไทรแอสสิก ทั้งส่วนที่เป็นทวิปโลเรเซียและกอนดวานา การค้นพบแหล่งอำพันในยุคจูแรสสิกทางภาคใต้ของไต้หวันน่าสนใจเป็นอย่างยิ่ง อำพันพบกระจายอยู่มากมายในชั้นหินซึ่งโผล่ให้เห็นเป็นก้อนกลมบ้างแบนบ้าง มีขนาดเส้นผ่าศูนย์กลางถึง 2 ซม. แหล่งอำพันที่พบใหม่แหล่งนี้นับเป็นป่าที่ให้อำพันเก่าแก่ที่สุด

**ไดโนเสาร์ชนิดแรกจากแผ่นทวีปฉาน – ไทย ของเอเชียตะวันออกเฉียงใต้ : ไดโนเสาร์ซอโรพอดยุคจูแรสสิก จากคาบสมุทรตอนใต้ของประเทศไทย**

ฟอสซิลกระดูกสันหลังที่พบจากชั้นหินตะกอนหมวดหินคลองมื่น ที่สะสมตัวบนแผ่นดินยุคจูแรสสิกทางภาคใต้ของไทย แสดงลักษณะของไดโนเสาร์วงศ์ ยูอีโลปิตีเด ซึ่งเป็นไดโนเสาร์ซอโรพอดที่พบอยู่เฉพาะในแถบเอเชียตะวันออกเฉียงใต้ ตลอดช่วงยุคจูแรสสิกถึงยุคครีเทเชียสตอนต้น อันเป็นเวลาทีทวีปบนโลกแยกออกจากกัน การค้นพบยูอีโลปิตีเดในยุคจูแรสสิกของแผ่นฉาน – ไทย สนับสนุนแนวความคิดเรื่อง แผ่นฉาน – ไทย ชนกับแผ่นอินโดจีนและเชื่อมต่อไปเป็นผืนเดียวกับแผ่นดินใหญ่เอเชีย ตั้งแต่ช่วงแรกของมหายุคมีโซโซอิกและน่าจะก่อนยุคจูแรสสิก

### แหล่งปลาน้ำจืดดึกดำบรรพ์แห่งใหม่อายุ 150 ล้านปีจากภาคอีสานของไทย

แหล่งปลาแห่งใหม่ “ภูน้ำจั้น” ในชั้นหินหมวดหินภูกระดึง ทางภาคตะวันออกเฉียงเหนือของไทยคาดว่าอยู่ในช่วงอายุจูแรสสิกตอนปลายถึงครีเทเชียสตอนต้น โดยเปรียบเทียบกับอายุของชั้นหินที่ปิดทับอยู่ด้านบน การขุดค้นอย่างเป็นระบบในปี พ.ศ. 2545 2546 และ 2547 โดยกรมทรัพยากรธรณีร่วมกับศูนย์บรรพชีวินวิทยา มมส. CNRS – ฝรั่งเศส พิพิธภัณฑ์ไดโนเสาร์เอสเพอราซา และการสนับสนุนจากโครงการร่วมมือไทย – ฝรั่งเศส (TRF - CNRS) ความหลากหลาย



ทางชีวภาพในช่วงมหายุคมีโซโซอิก ได้ค้นพบตัวอย่างปลาเป็นจำนวนมากกว่า 150 ตัวอย่าง เกือบทั้งหมดเป็นปลาเลปิโดเทส พุทธรูปตรเอนซิส (ชนิดใหม่) ส่วนอีกสองตัวอย่าง เป็นปลากินเนื้อพวกเคมีโอโนทิด และแผ่นหัวกระดูกโกลกพร้อมทั้งฟันกรามของปลาปอด ผลการศึกษาเบื้องต้นจาก 1) ลักษณะการกระจายตัวของตัวอย่าง 2) รูปแบบสภาพการเป็นฟอสซิลของซาก 3) ตำแหน่งที่พบปลาปอด และ 4) องค์ประกอบโดยรวมของแหล่ง ทำให้สรุปได้ว่าซากปลาเหล่านี้แห้งตายก่อนแปรเปลี่ยนเป็นฟอสซิล

### ไฮโบดอนท์กลุ่มใหม่ (คอนดริโทอิส อีลาสโมبرانคิโอ) จากชั้นหินหมวดเสาข้าว (ยุคครีเทเชียสตอนต้น) ของไทย

การศึกษาวิจัยฟันของฉลามไฮโบดอนท์ 5 ชนิด (ไฮโบดัส, พาโวดัส, ลอนคิเดียน, โคราซเอนซิส ชนิดใหม่, อีสานโนดัส พลาเตซอ) สกุลใหม่และชนิดใหม่ เขตเทอโรไทโคดัส สเดนแมนนิ) จากชั้นหินตะกอนน้ำจืดหมวดหินเสาข้าว (ยุคครีเทเชียสตอนต้น) ของไทย กลุ่มของฉลามเหล่านี้เมื่อเทียบกับพวกที่อยู่ในยุโรปแล้วมีลักษณะที่ยังใกล้เคียงกันมากกว่ากลุ่มของฉลามไฮโบดอนท์ที่พบในยุคแอปเทียน/แอลเบียนในหมวดหินโครกวดของไทยซึ่งจะมีลักษณะที่เป็นเฉพาะถิ่นปรากฏชัด อีสานโนดัส พลาเตซอ และ เขตเทอโรไทโคดัส สเดนแมนนิ แสดงถึงต้นกำเนิดของวงศ์ไทโคดอนทิเด น่าจะมาจากบางพวกของวงศ์ลอนคิเดียน ในเอเชีย

### ปลาปอดมหายุคมีโซโซอิกที่พบใหม่ในไทย (ซาโคปเทอร์ริจิ ดิพนอยด์) และวิวัฒนาการของปลาปอดที่พบหลังยุคพาลีโอโซอิก

ปลาปอดชนิดใหม่ เฟอกาโนเซอราโดดัส วิจัยโดยอาศัยตัวอย่างเพียงตัวอย่างเดียวที่พบในช่วงปลายยุคจูแรสสิก ถึงต้นยุคครีเทเชียส จากแหล่งภูน้ำจั้น ภาคตะวันออกเฉียงเหนือของไทย ตัวอย่างที่ศึกษาประกอบด้วยกระดูกส่วนคาร์วารีเยมที่ค่อนข้างสมบูรณ์ เชื่อมติดกับขากรรไกรบน ขากรรไกรล่าง รวมทั้งกระดูกที่ติดจากส่วนหัว (โพสคาร์เนียล) ตัวอย่างปลาปอดชนิดใหม่นี้แสดงลักษณะที่ไม่เคยคาดคิดและไม่เคยปรากฏในปลาปอดของมหายุคมีโซโซอิก ตัวอย่างเช่น ชิ้นส่วนของปลายจมูกที่แข็ง ลักษณะโครงสร้างขนาดเล็กของปลายจมูกที่แข็งสนับสนุนการอธิบายของ เบมิส และ นอร์ทคัท ที่กล่าวว่าเนื้อเยื่อคอสมิน ของปลาปอดมหายุคพาลีโอโซอิกเป็นลักษณะไฮโมโลกัส เดียวกันกับเนื้อเยื่อคิวทาเนียสของปลาปอดปัจจุบัน นีโอเซอราโดดัส จนกระทั่งปัจจุบัน ข้อมูลเกี่ยวกับลักษณะไฮโมโลจีของการสร้างกระดูกส่วนคาร์วารีเยมระหว่างปลาปอดกับปลาในกลุ่มซาโคปเทอร์ริเจียนยังไม่ชัดเจน จากการใช้ศัพท์เฉพาะในการบรรยายลักษณะและอภิปรายผล การศึกษากระดูกด้านบนในปลากลุ่มดิพนอยด์ที่พบหลังยุคไวเนียน เราพบลักษณะน้อยมากที่จะนำไปใช้วิเคราะห์ลำดับวิวัฒนาการทำให้ไม่สามารถอธิบายความสัมพันธ์ทางวิวัฒนาการได้ จึงเสนอสมมติฐานความสัมพันธ์ทางลำดับวิวัฒนาการของปลาที่พบหลังยุคไวเนียนโดยอาศัยลักษณะของกะโหลก ซึ่งลักษณะเด่นของปลาโบราณแสดงลักษณะไดโคโดมีระหว่าง นีโอเซอราโดดัส และปลากลุ่มอื่น ๆ ในมหายุคมีโซโซอิก รวมทั้ง เลปิโดซิเรนิเด รูปแบบของการกระจายทางภูมิศาสตร์แสดงให้เห็นถึงการมีวิวัฒนาการแบบไคเวอร์เจน (vicariant event) ระหว่างแผ่นทวีปออสเตรเลีย และแผ่นทวีปก่อนดวันาในปลายยุคไทรแอสสิกถึงต้นยุคจูแรสสิก และยังปรากฏว่ามีการเกิดวิวัฒนาการรูปแบบเดียวกันนี้อีก ระหว่างแผ่นทวีปแอฟริกาและแผ่นทวีปอเมริกาใต้ในเวลาต่อมา

### รอยตีนสัตว์มีกระดูกสันหลังของเอเชียตะวันออกเฉียงใต้ (ประเทศไทยและลาว)

รอยตีนสัตว์มีกระดูกสันหลังในเอเชียตะวันออกเฉียงใต้ ตีพิมพ์ครั้งแรกเมื่อปี ค.ศ.1985 โดย อิริก บุพโต และคณะ เป็นกลุ่มของรอยตีนพบอยู่ในชั้นหินหมวดภูพาน ที่เขตรักษาพันธุ์สัตว์ป่า ภูหลวง จังหวัดเลย มีรายงานเก่าแก่จากปี ค.ศ. 1868 โดย Henri Mouhot นักสำรวจชาวฝรั่งเศส อ้างถึงรอยตีนโบราณที่บ้านพระบาท ภาคกลางของประเทศไทยที่เขาเห็นแต่ไม่มีคำอธิบายและรูปภาพประกอบ ตั้งแต่ปี ค.ศ.1985 เป็นต้นมา พบแหล่งรอยตีนใหม่ในหลายหมวดหินของที่ราบสูงโคราช รวมทั้งในประเทศลาว รอยตีนสัตว์มีกระดูกสันหลังจะพบในหมวดหินต่าง ๆ 5 หมวดหินในภาคตะวันออกเฉียงเหนือของไทยได้แก่ หมวดหินห้วยหินลาด หมวดหินพระวิหาร หมวดหินภูพาน หมวดหินโครกวด และหมวดหินภูทอก รวมทั้งหมวดหิน Gres Supérieurs ของประเทศลาวซึ่งมีอายุใกล้เคียงกับหมวดหินโครกวดของไทย หมวดหินเหล่านี้มีอายุอยู่ระหว่าง สมัยนอร์เรียน

(หมวดหินห้วยหินลาด) จนถึงยุคเทอร์เชียรีตอนต้น (หมวดหินภูทอก) บางหมวดหินพบเฉพาะรอยดินไม่พบฟอสซิลของกระดูก ดังนั้นการศึกษาจากหลักฐานของรอยดินจึงเป็นหนทางเดียวที่สามารถอธิบายถึงความหลากหลายทางชีวภาพในแต่ละช่วงเวลา

กลุ่มของไดโนเสาร์จากหมวดหินโคกกรวดของไทยกับความต่อเนื่องและการเปลี่ยนแปลงที่เกิดขึ้นในยุคครีเตเชียสตอนต้นของเอเชียตะวันออกเฉียงใต้

การสำรวจชุดค้นไดโนเสาร์ในภาคตะวันออกเฉียงเหนือเมื่อเร็ว ๆ นี้ช่วยให้เราเห็นภาพชัดเจนขึ้นเกี่ยวกับกลุ่มไดโนเสาร์ในหมวดหินโคกกรวด อายุสมัยแอบเทียนซึ่งกำหนดด้วยฟอสซิลฟันฉลามและละอองเรณูพืชโบราณ บางกลุ่มมีลักษณะคล้ายกับกลุ่มไดโนเสาร์ที่รู้จักกันดีในหมวดหินเสาขัวซึ่งแก่กว่า เช่นไดโนเสาร์กินพืชที่คล้าย *ภูเวียงโกซอรัส* และสไปโนซอร์ (บางทีอาจเป็น *สยามโมซอรัส*) อีกตัวอย่างเป็นไดโนเสาร์กินพืชที่มีลักษณะฟันกว้างซึ่งพบในหมวดหินเสาขัว แต่ไม่พบในหมวดหินโคกกรวดเลย ส่วนไดโนเสาร์ที่พบในหมวดหินโคกกรวดแต่ไม่พบในหมวดหินเสาขัวเลยได้แก่ *ซิดดะโกซอรัส* และกลุ่มอิกัวโนดอน ที่พัฒนาแล้วคล้ายกับ *อัลติโรนัส* กลุ่มของไดโนเสาร์ในหมวดหินโคกกรวดเหล่านี้ รวมทั้งที่พบในประเทศลาว น่าจะเป็นผลมาจากการกระจายตัวของกลุ่มสิ่งมีชีวิตที่เพิ่งจะเข้ามายังบริเวณภูมิภาคเอเชียตะวันออกเฉียงใต้จึงไม่พบปรากฏในช่วงแรก ๆ ของยุคครีเตเชียส

แรกพบฟอสซิลนกจากมหายุคครีเตเชียสตอนต้นของประเทศไทย

การค้นพบครั้งแรกของฟอสซิลนกจากมหายุคมีโซโซอิกของประเทศไทย โดยตัวอย่างที่พบใหม่นี้เป็นส่วนปลายของกระดูกต้นขาซ้าย จากหมวดหินเสาขัว ยุคครีเตเชียสตอนต้น ทางภาคตะวันออกเฉียงเหนือของประเทศไทย จากหลักฐานที่ปรากฏพบว่าเป็นนกขนาดกลาง ที่สะสมตัวในชั้นหินอันเกิดสะสมตัวบนแผ่นดิน และยังเป็นครั้งแรก ที่พบนกจากมหายุคมีโซโซอิกของแผ่นดินตะวันออกเฉียงใต้

อิสานเนมิส เต่าชนิดใหม่ ในวงศ์ อะโดซิดี จากชั้นหินหมวดเสาขัว (ยุคครีเตเชียสตอนต้น) จากภาคอีสานของไทย

เต่า *อิสานเนมิส ศรีสุทธี* เป็นเต่าสกุลใหม่และชนิดใหม่ ในวงศ์ใหญ่ หรืออินโคอิด วงศ์อะโดซิดี จากการศึกษาด้วยการอธิบายลักษณะสัณฐานของฟอสซิลกระดูก ที่ขุดพบในหมวดหินเสาขัว ยุคครีเตเชียสตอนต้น ทางภาคตะวันออกเฉียงเหนือของประเทศไทย โดย *อิสานเนมิส ศรีสุทธี* แสดงลักษณะร่วมที่พัฒนาแล้วกับวงศ์อะโดซิดี คือการมีรูขนาดเล็กประดับที่ผิวของกระดูก ชุดของแผ่นกระดูกหลัง (6 neural series) 6 แผ่นไม่สมบูรณ์ และคู่ท้ายตรงด้านข้างบรรจบกันตรงกลาง แผ่นกระดูกรูปสามเหลี่ยมขนาดเล็กเป็นรูปพราพิกอล ชั้นแรก (1<sup>st</sup> suprapygal) กระดูกท้องส่วนหน้าปลายสุดเป็นเส้นตรงจรดขอบ จึงพิจารณาได้ว่ามีความสัมพันธ์ใกล้ชิด กับเต่าชนิดอื่นในวงศ์อะโดซิดี ซึ่งมีสูตรกระดูกหลังเป็น  $4 > 6 > 6 > 5$  (7) ขอบกระดูกส่วนคอใหญ่ และกว้างมากกว่าด้านยาว แต่ไม่ขยายเข้าด้านในส่วนขอบกระดูกอก จากการแสดงลักษณะร่วมกันระหว่างวงศ์อะโดซิดี และวงศ์หนานซียุงเกล็ด สนับสนุนว่าเป็นกลุ่มที่มีบรรพบุรุษร่วมกันระหว่างวงศ์ใหญ่ หรืออินโคอิด คือการปรากฏ รูปพราพิกอล (suprapygal) สองชิ้น ชั้นแรกขนาดเล็กและชั้นที่สองขนาดใหญ่กว่า มี เอนโดพลาสตรอน (entoplastron) ขนาดใหญ่ด้านกว้างยาวกว่าด้านยาวตั้งอยู่ที่ส่วนท้าย โดยขอบของกระดูกส่วนท้ายอยู่ในแนวเดียวกับ แอดซิลารี นอตช (axillary notch) ที่อยู่ระหว่างร่องขาหน้าและกระดูกอก

ฟอสซิลพืชและการกระจายตัวทางภูมิศาสตร์บนภาคพื้นทวีปของเอเชียตะวันออกเฉียงใต้ระหว่างมหายุคมีโซโซอิก

ช่วงเวลาของการชนกันระหว่างแผ่นอินโดจีนกับ แผ่นซิบูมาสุ ยังหาข้อสรุปไม่ได้ แต่ยุคไทรแอสสิกโมเดลของเมทาฟได้เป็นแรงจูงใจให้นักวิจัย ศึกษาเหตุการณ์ที่เกิดขึ้นในยุคจูแรสสิกตอนปลาย การอภิปรายผลส่วนใหญ่เกี่ยวข้องกับสิ่งมีชีวิตบนภาคพื้นทวีป ปัจจุบันยังคงใช้ข้อมูลของสัตว์โบราณเป็นตัวศึกษา นอกจากนี้เรายังศึกษาฟอสซิลไม้ในกลุ่มหินโคราชในภาคตะวันออกเฉียงเหนือของไทย (อีสาน) จากการจัดจำแนกไม่ทำให้เราทราบถึงความสัมพันธ์ในแผ่นอินโดจีนโดยเฉพาะเวียดนาม ทราบว่ามีอายุอยู่ในช่วงยุคจูแรสสิกตอนกลางถึง ยุคครีเตเชียสตอนต้น โดยพืชบางตัวจัดเป็นพืชเฉพาะถิ่นและสนับสนุนสมมุติฐานที่ว่าสิ่งมีชีวิตในพื้นทวีป เอเชียตะวันออกเฉียงใต้ได้ถูกแยกออกมาจากผืนแผ่นดินใหญ่เอเชีย

ไม่ว่าจะเป็นทางภูมิศาสตร์ (เช่นทางทะเล) หรือทางนิเวศวิทยา (เช่นทะเลทราย) ในช่วงอายุจูแรสสิกตอนกลาง ถึง ครีเตเชียสตอนต้น ซึ่งตัวอย่างไม้เหล่านี้มีความคล้ายคลึงกับไม้ที่ได้ศึกษาวิจัยแล้วทางตะวันออกเฉียงใต้ของมาเลเซียอันอยู่บนแผ่นดินทวีปอินโดจีน นอกจากนั้นยังศึกษาไม้ทางตอนใต้ของประเทศไทยในกลุ่มหินดรีม หมวดหินคลองมื่น หมวดหินลำทับ และหมวดหินสามจอม เป็นการสะสมตะกอนบนภาคพื้นทวีปที่มีอายุระหว่างจูแรสสิกตอนกลางถึงครีเตเชียสตอนต้น ได้แก่พืชในสกุล อะกาโทซีลอน และ บราซีโอซีลอน ซึ่งมีความใกล้เคียงกับตัวอย่างพืชจากกลุ่มหินโคราช ซึ่งมีเพียงพืชกลุ่มไซโลฟอร์ร่า กับพืชสกุล โปโดคาร์ปัสซิลอน เท่านั้นที่พบในตะกอนส่วนบนของกลุ่มหินโคราช โดยพืชที่พบยืนยันว่าหมวดหินคลองมื่น มีอายุจูแรสสิกตอนกลางและคล้ายคลึงกับหมวดหินภูกระดึงซึ่งมีอายุจูแรสสิกตอนกลางถึงตอนปลาย และก่อนสิ้นสุดยุคจูแรสสิก เป็นไปได้ว่าพื้นที่บริเวณเหล่านี้เกิดการเปลี่ยนแปลงของสิ่งมีชีวิตบนภาคพื้นทวีป ต่อมาแผ่นซิบูมาสุกับแผ่นอินโดจีนได้เกิดการชนกันขึ้น พร้อมกันนี้ขอขอบคุณ R. Stokes ที่ทำให้สามารถเก็บตัวอย่างฟอสซิลไม้ในยุคจูแรสสิกในภาคตะวันตกของไทยซึ่งอยู่ใกล้อำเภอแม่สอด หมวดหินห้วยหินฝน ซึ่งสะสมตัวอยู่ในแผ่น ซิบูมาสุ ในช่วงอายุจูแรสสิกตอนกลาง ผลที่ได้จากการศึกษานี้ได้ยืนยันผลการศึกษาไม้ทางตอนใต้ของประเทศไทยด้วย

## **The evolution of Mesozoic biodiversity in Thailand**

Dinosaurs are quite abundant in the non – marine Mesozoic deposits of Thailand, mostly on the Khorat Plateau. They mainly occur in the Early Cretaceous Formations (especially the Sao Khua Formation) but also in the Late Jurassic (Phu Kradung Formation) and the Late Triassic (Nam Phong Formation). The discoveries of dinosaur remains (isolated bones as well as complete articulated skeletons) are very important for the understanding of dinosaur evolution in Asia but also for reconstructing dinosaur evolutionary history as a whole. For instance, the deposits of the Khorat plateau have yielded 16 species of dinosaurs, including the oldest known tyrannosaurid (*Siamotyrannus*) and the oldest known sauropod (*Isanosaurus*) in the world. Six sites with dinosaur trackways are known in three Lower Cretaceous Formations : Phra Wihan, Phu Phan and Khok Kruat. Vertebrates other than dinosaurs also occur in the Mesozoic deposits of the Khorat plateau. Studies are currently under way in order to better understand their diversity and evolution. These vertebrates comprise freshwater sharks, bony fishes, temnospondyl amphibians, turtles, phytosaurs, crocodiles and pterosaurs. Research in the fields of palaeobotany and palynology is beginning to provide information on the evolution of plant communities in the Mesozoic of Thailand. Important new fossil vertebrate discoveries include a remarkable fossil fish locality in the Phu Kradung Formation (Late Jurassic) of northeastern Thailand, a dorsal vertebra of a sauropod dinosaur from the Jurassic of southern Thailand, a partial skeleton of a sauropod dinosaur from Payao in northern Thailand (Early Cretaceous?), and very small eggs of theropod dinosaurs, one of them containing an embryo, from the Sao Khua Formation (Early Cretaceous) of the Khorat Plateau.

### **A Jurassic amber deposit in southern Thailand**

Amber is a rare fossil before the Late Cretaceous. Although some of them were known since long, Early Cretaceous amber deposits, which are not outstandingly rare, were studied only recently. Amber in sediments that predate the Aptian are rare, and only yield small marbles of amber, generally not exceeding 5 mm in diameter. Such is the case, for example, in the Valanginian of South-Africa, the English Wealden or the Bathonian of France. There are some indications for Triassic amber, but again as small marbles and droplets. One intriguing problem is thus the explosion of the number of localities yielding amber at the end of the Early Cretaceous and its correlation with a strong increase of the average amber piece size, all the more so since the botanical taxa which are known as a source of amber, i.e. Araucariaceae and Taxodiaceae, already existed as early as the Middle Jurassic, and since resin is known in woods as early as the Permian. From our experience of the Jurassic, fossil wood resin is common in the wood samples at least from the Liassic onward, in both Laurasia and Gondwana. The discovery of an amber locality in the Jurassic of Peninsular Thailand is thus of great interest. Amber is abundant in the outcrop, and occurs as flattened spheres and biconvex lense reaching 2 cm. in diameter. This new amber locality is an exceptional witness of the very first amber forests

### **First dinosaur from the Shan-Thai Block of South-East Asia: A Jurassic sauropod from the southern peninsula of Thailand.**

A vertebra from the Jurassic non-marine Khlong Min Formation of southern Thailand is referred to the family Euhelopodidae, a group of sauropod dinosaurs which apparently was endemic to eastern Asia during the Jurassic and Early Cretaceous, at a time when that part of the world was isolated from other land masses. The occurrence of a euhelopodid in the Jurassic of the Shan-Thai block supports the idea of a collision of the Shan-Thai Block with the Indochina Block, thus establishing connections with “mainland Asia”, early in the Mesozoic, probably before the Jurassic.

### **A new fish locality from the continental Late Jurassic – Early Cretaceous of northeastern Thailand**

A new locality, called Phu Nam Jun (the “hill of the spring”), is reported from the Phu Kradung Formation, northeastern Thailand. According to age constraints provided by the overlying formations, the Phu Kradung Formation may be regarded as either Late Jurassic or basal Cretaceous in age. Systematic excavations conducted in 2002, 2003 and 2004 by the Department of Mineral Resources of Thailand, in collaboration with the Palaeontological Research Centre of Mahasarakham University, the French CNRS and the Musée des Dinosaures d'Espéraza, with support from the TRF-CNRS Mesozoic biodiversity

project, yielded more than one hundred and fifty fish specimens. All but two specimens belong to *Lepidotes buddhabutrensis*. One specimen is a semionotid-like fish and one is a skull roof with associated jaws of a lungfish. According to preliminary observations on 1) the spatial distribution of specimens, 2) the mode of preservation of carcasses, 3) the location of the lungfish and 4) the general composition of the fauna, it is suggested that the carcasses dried out prior to fossilisation.

### **A new hybodont assemblage (Chondrichthyes: Elasmobranchii) from the Sao Khua Formation (Early Cretaceous) of Thailand.**

Isolated teeth of five hybodont taxa (*Hybodus* sp., *Parvodus* sp., *Lonchidion khoratensis* nov. sp., *Isanodus paladeji* nov. gen., nov. sp., *Heteroptychodus steinmanni*) are described from the freshwater Sao Khua Formation of Thailand (Early Cretaceous). This fauna appears less endemic, with some European affinities, than the hybodont fauna found in Thailand in the Aptian/Albian Khok Kruat Formation. *Isanodus paladeji* and *Heteroptychodus steinmanni* seem to indicate an origin of the family Ptychodontidae from some Asian Lonchidiidae.

### **A new Thai Mesozoic lungfish (Sarcopterygii, Dipnoi) with an insight into post-Palaeozoic dipnoan evolution**

We describe a new species of lungfish of *Ferganoceratodus* based on a single specimen discovered in the Late Jurassic – Early Cretaceous of the Phu Nam Jun locality, north-eastern Thailand. The material comprises an almost complete calvarium with associated upper and lower jaw, as well as some postcranial remains. The new species shows characters unexpected and/or unknown in other Mesozoic lungfishes, such as pieces of a “hard snout”. The microstructure of the “hard snout” provides support to the Bemis and Northcutt’s interpretation of the cosmine tissue of Palaeozoic lungfishes as homologous to the complex cutaneous vasculature of the living *Neoceratodus*. Because the homologies of the ossifications of the calvarium among lungfishes and among piscian sarcopterygians are hitherto unsatisfactory understood, we use a topological nomenclature in the description of the specimen and in the discussion of post-Devonian dipnoans skull roof characters. We define a few characters for the cladistic analysis only, but these are regarded as assumption-free. We propose a hypothesis of phylogenetic relationships for most of the Post-Devonian forms known by skull remains. The main feature is the ancient dichotomy between the *Neoceratodus* lineage and most of the other Mesozoic forms, including the Lepidosirenids. The palaeobiogeographical pattern shows a series of vicariant events between Laurasia and Gondwana in the Late Triassic – Early Jurassic, then a vicariant event between Africa and South America.

### **Fossil vertebrate footprint of Southeast Asia (Thailand and Laos): a review**

Fossil vertebrate footprints from Southeast Asia were first noticed in 1985 when Buffetaut *et al.* described a small ichnocoenosis from the Phu Phan Formation in Phu Luang Wild Life Sanctuary (Loei Province). The same authors noticed that a much earlier albeit doubtful mention of fossil footprints from Thailand was made in 1868 by the French explorer Henri Mouhot, who travelled in Siam in the 1860s. He mentioned (but did not describe or illustrate) footprints of “antediluvian” animals seen by him at Phrabat in Central Thailand. Since 1985, several new sites have been recognized and investigated in several continental formations of the Khorat Plateau, but also in Laos. Vertebrate footprints are now known from five continental formations of northeastern Thailand (namely the Huai Hin Lat, Phra Wihan, Phu Phan, Khok Kruat and Phu Tok formations) as well as from the Grès supérieurs Formation of Laos, which is considered as an equivalent of the Thai Khok Kruat Formation. These sites are dated from the Norian (Huai Hin Lat Formation) to the Early Tertiary (Phu Tok Formation). Some of these formations have not yielded skeletal material and the study of these ichnocoenoses is the only way to approach the biodiversity of the corresponding time intervals.

### **The dinosaur assemblage from the Khok Kruat Formation of Thailand: continuity and change in the Early Cretaceous of SE Asia.**

Recent discoveries in northeastern Thailand are providing a better picture of the dinosaur assemblage from the Khok Kruat Formation (dated as Aptian on the basis of sharks and palynomorphs).

Some elements are reminiscent of the better known fauna from the older Sao Khua Formation; they include a *Phuwiangosaurus*-like sauropod and a spinosaur (probably *Siamosaurus*). Broad-toothed sauropods, which are known from the Sao Khua Formation, have not been found in the Khok Kruat Formation. Dinosaurs present in the Khok Kruat Formation but so far absent from the Sao Khua Formation include *Psittacosaurus* and an advanced iguanodontian reminiscent of *Altirhinus*. The Khok Kruat assemblage, which also occurs in Laos, may be the result of a dispersal event introducing into Southeast Asia faunal elements which apparently were not present there during earlier stages of the Cretaceous.

### **First record of a fossil bird from the Early Cretaceous of Thailand**

We present the first known occurrence of a Mesozoic fossil bird from Thailand. The new specimen is the distal end of a left humerus, from the early Cretaceous Sao Khua Formation in the Northeast of the country, and testifies to the presence of a medium sized avian in these non-marine strata. This is also the first Mesozoic bird known from the whole of Southeast Asia.

### ***Isanemys*, a new adocid turtle from the Sao Khua Formation (Early Cretaceous) of the Khorat Plateau, northeastern Thailand**

A new genus and species of trionychoid turtle of the family Adocidae, *Isanemys srisuki* n. g. n. sp. from the Early Cretaceous Sao Khua Formation of the Khorat Plateau, northeastern Thailand, is described on the basis of shells. *Isanemys srisuki* presents the following adocid synapomorphies: punctated ornamentation on shell surface, incomplete neural series of six neurals, posterior pairs of costals meeting on the midline, very reduced and triangular first suprapygal; plastron with anterior lobe truncated and straight front margin. It is considered as the sister taxon of all other adocids in having the neural formula of 4>6>6>6>6>5(7), a larger and wider than long cervical scute and a longer and not medially expanded pectoral scute. The following shell features shared by adocids and nanhsiungchelyids support that they form a monophyletic group among trionychoids: two suprapygals present, the first being small and the second much larger; a large, wider than long and posteriorly placed entoplastron, with the posterior end reaching the level of the axillary notch; a posteriorly located humeropectoral sulcus, lying posterior to the axillary notch, at least laterally.

### **Fossil wood and continental palaeobiogeography of South-East Asia during the Mesozoic**

The timing of the Sibumasu-Indochina collision is still a matter of debate, and Metcalfe's Triassic model is challenged by researchers who advocate for a Late Jurassic event. Terrestrial biota are relevant to this discussion, but up to now it is mainly their palaeozoological part which was emphasised. We sampled extensively fossil wood within the Khorat group in north-eastern Thailand (Isaan). The wood systematic reveals strong relationships with Indochina, especially Vietnam, and suggests a Middle Jurassic to Early Cretaceous age. The flora displays some endemism, a fact that is consistent with the hypothesis that South-east Asia continental biota was isolated, either geographically (e.g. by sea sounds) or ecologically (e.g. by deserts) from mainland Asia from the Middle Jurassic up to the end of the Early Cretaceous. These woods of Isaan are similar to those described from south-eastern Malaysia, which also belongs to the Indosinian block. We sampled further in southern Thailand, within the Trang Group, a set of Middle Jurassic to Late Cretaceous continental sediments. Wood was collected within the Khlong Min, Lam Thap, and Sam Chon Formations. As in Isaan the genera *Agathoxylon* and *Brachyoxylon* are highly dominant. The species come close to the ones documented from the Khorat Group. Only in the topmost sediments, those of the Sam Chom Fm., do we found a different xyloflora, with the genus *Podocarpoxylon*, mentioned for the first time in the Mesozoic of South-east Asia. As the wood content of the basal formation, the supposedly Middle Jurassic Khlong Min Formation, is similar to that of the Phu Kradung Formation, dated as Middle-Late Jurassic, it is probable that these area exchanged terrestrial biota before the end of the Jurassic, and thus that Sibumasu and Indochina already collided. Thanks to indications by R. Stokes we were recently able to collect Jurassic fossil wood in western Thailand, nearby Mae Sot, within the Huai Hin Fon Fm., which deposited in Sibumasu Terrane during the Middle Jurassic. Wood samples are currently under study, but first results provisionally confirms the results from southern Thailand.

## บทสรุปผู้บริหาร

ประเทศไทยมีชั้นหินตะกอนที่สะสมตัวในสภาพแวดล้อมที่เป็นแผ่นดินทวีปที่ติดมากแหล่งหนึ่ง โดยมีช่วงอายุตั้งแต่ยุคไทรแอสสิกถึงครีเตเชียส มีแหล่งฟอสซิลจำนวนมากกระจายตัวอยู่ทั่วทุกภาคของประเทศ และมีจำนวนมากทั้งฟอสซิลพืช ฟอสซิลสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลัง และฟอสซิลสัตว์มีกระดูกสันหลัง การสะสมตัวของตะกอนน้ำจืดซึ่งเต็มไปด้วยฟอสซิลกลุ่มของพืช และสัตว์ นี่เป็นช่วงเวลายาวนาน ตลอดมหายุคมีโซโซอิก ที่บริเวณขอบของมหาสมุทรเททิส ทำให้เข้าใจสภาพการกระจายตัวทางภูมิศาสตร์ของสิ่งมีชีวิตที่เป็นลักษณะเฉพาะของแถบเอเชียตะวันออกเฉียงใต้ หลายสมมติฐานมีการนำเสนอว่าไม่มีการอพยพย้ายถิ่นของสิ่งมีชีวิตข้ามไปยังฝั่งตะวันออกของมหาสมุทร แต่การศึกษาของ Philippe และคณะ ในรายงานประจำปีของวารสารธรณีวิทยาประเทศฝรั่งเศสปี 1999 กล่าวว่าไม่ในสกุล *ซาน็อกซิลอน* ได้มีการแพร่พันธุ์ในประเทศไทย ซึ่งเป็นหลักฐานแสดงภาพการกระจายตัวทางภูมิศาสตร์ของสิ่งมีชีวิตโบราณที่ยากแก่การยอมรับ ประเทศไทยจัดได้ว่าเป็นแหล่งที่เหมาะสมในการศึกษาสิ่งมีชีวิตบนผืนแผ่นดินที่มีการอพยพเคลื่อนย้ายข้ามมหาสมุทรเททิสฝั่งตะวันออก ไปปัจจุบันการศึกษาเกี่ยวกับละอองเรณูและไม้โบราณมหายุคมีโซโซอิกจากที่ราบสูงโคราชยังมีน้อย ทั้งที่พบตัวอย่างเป็นจำนวนมาก ผลการศึกษาหลายทฤษฎีเป็นที่น่าสนใจ จากการรวบรวมข้อมูลไม้โบราณโดยการศึกษาครอบคลุมทั้งต้นไม้ รอยพิมพ์ใบ ดอก ลูกไม้ และส่วนอื่น ๆ ที่เหลืออยู่ โดยเฉพาะอย่างยิ่งยังอยู่ในกรอบของการศึกษาร่วมกันกับนักธรณีวิทยาของไทย

จากการร่วมมือสำรวจระหว่างทีมไทย ฝรั่งเศส มากกว่า 20 ปี ได้มีการค้นพบแหล่งฟอสซิล และฟอสซิลที่สำคัญนำไปสู่การตีพิมพ์เผยแพร่เป็นจำนวนมากที่มีความโดดเด่น เช่นการค้นพบไดโนเสาร์ไทรันโนซอร์ ที่เก่าแก่ที่สุดของโลก (*สยามโมไทรันนัส อีสานแอนซิส* ตีพิมพ์ในวารสาร *Nature* ในปี 1996) ไดโนเสาร์ซอโรพอดที่เก่าแก่ที่สุดของโลก (*อีสานโนซอร์ส ออร์วีกซ์* ตีพิมพ์ในวารสาร *Nature*, ในปี 2000) และไดโนเสาร์ซอโรพอดในยุคครีเตเชียส *ภูเวียงโกซอร์ส สิริธรเน* ตีพิมพ์ในวารสาร *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* ในปี 1994) ซึ่งปัจจุบันโครงการความร่วมมือไทย - ฝรั่งเศสยังคงดำเนินการอย่างต่อเนื่อง และจะขยายงานต่อไป

## Conclusion

Thailand has an excellent record of non-marine Mesozoic environments, ranging in age from the Triassic to the Cretaceous. Many localities in several parts of the country have yielded abundant fossils, including plants, invertebrates and vertebrates. Its long sequence of non-marine deposits with rich flora and fauna, and its position during the Mesozoic, at the rim of the Tethys ocean, make it particularly suitable to register the intricate biogeographical relationships that characterize South-East Asia. Most reconstructions infer that there were no biotic exchanges across the eastern Tethys. With the wood genus *Sahnioxylon*, it has been demonstrated that such exchanges have indeed taken place (Philippe *et al.*, *Bulletin de la Société géologique de France*, 1999). This fits with other palaeontology-based hints to assert that the paleogeographical picture is not as simple as usually admitted. Thailand is definitely the best place to study the extent of terrestrial fauna and flora displacement across the eastern Tethys. Up to now, except for some palynological studies and a few woods from the Khorat Plateau, Thai Mesozoic palaeobotany has remained poorly known despite the large amount of material available. Many interesting results can be expected from an integrated palaeobotanical approach (taking into account woods, imprints and compressions), especially within the framework of a close cooperation with local geologists.

Concerning the vertebrates, Thai - French cooperation on Mesozoic vertebrates from Thailand has resulted during the past 20 years in the discovery of many important sites and specimens, and in the publication of numerous papers on the topic. Among the main results of this cooperation are the discoveries of the earliest known tyrannosaur (*Siamotyrannus isanensis*, described in *Nature* in 1996), the earliest known sauropod dinosaur (*Isanosaurus attavipachi*, described in *Nature* in 2000), and the new Cretaceous sauropod *Phuwiangosaurus sirindhornae* (described in *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* in 1994). The present project is both a continuation and an expansion of this joint work.

## สารบัญ

|   | หน้า |
|---|------|
| กิตติกรรมประกาศ   | i    |
| บทคัดย่อ  | ii   |
| บทสรุปผู้บริหาร   | ix   |
| สารบัญ  | x    |
| สารบัญรูป   | xi   |
| บทที่ 1 บทนำ  | 1    |
| วัตถุประสงค์  | 1    |
| สรุปผลการศึกษาวิจัยที่แล้วเสร็จของโครงการวิวัฒนาการและความหลากหลายทางชีวภาพ<br>ช่วงมหายุคมีโซโซอิกในประเทศไทย       | 2    |
| บทที่ 2 สรุปผลการดำเนินการในรอบ 3 ปี ของโครงการวิวัฒนาการและความหลากหลายทางชีวภาพ<br>ช่วงมหายุคมีโซโซอิกในประเทศไทย | 15   |
| บทที่ 3 บทความทางวิชาการ  | 30   |
| บทที่ 4 ข้อเสนอแนะ  | 34   |



## สารบัญรูป

| รูปที่  | หน้า |
|---|------|
| รูปที่ 1 ที่ตั้งแหล่งปลาโบราณภูน้ำจั้น จังหวัดกาฬสินธุ์                                     | 4    |
| รูปที่ 2 ลักษณะสัณฐานของฟอสซิลปลาเลปิโดเทส พุทธบุตรเอนซิส                                   | 4    |
| รูปที่ 3 ลักษณะสัณฐานของปลาในตระกูล Semionotids (คัดลอกจาก Long 1995)                       | 5    |
| รูปที่ 4 การดำเนินงานในปีแรกของแหล่งปลาโบราณภูน้ำจั้น จังหวัดกาฬสินธุ์                      | 5    |
| รูปที่ 5 การดำเนินงานในปีที่ 2 ของแหล่งปลาโบราณภูน้ำจั้น จังหวัดกาฬสินธุ์                   | 6    |
| รูปที่ 6 การดำเนินงานในปีที่ 3 ของแหล่งปลาโบราณภูน้ำจั้น จังหวัดกาฬสินธุ์                   | 6    |
| รูปที่ 7 การศึกษาวิจัยตัวอย่างจากแหล่งปลาโบราณภูน้ำจั้น จังหวัดกาฬสินธุ์                    | 7    |
| รูปที่ 8 ค้นพบรอยตีนไดโนเสาร์ขนาดเล็กในแหล่งทำอุเทน จังหวัดนครพนม                           | 10   |
| รูปที่ 9 สภาพของแหล่งรอยตีนไดโนเสาร์ทำอุเทน จังหวัดนครพนม                                   | 10   |
| รูปที่ 10 รอยรูดเส้นบริเวณที่ค้นพบรอยตีนไดโนเสาร์แสดงสภาพแวดล้อมขายน้ำ                      | 11   |
| รูปที่ 11 รอยตีนไดโนเสาร์ในกลุ่มเทอโรพอด ในแหล่งรอยตีนไดโนเสาร์ทำอุเทน จังหวัดนครพนม        | 11   |
| รูปที่ 12 รอยตีนไดโนเสาร์ในกลุ่มออร์นิโทพอด ในแหล่งรอยตีนไดโนเสาร์ทำอุเทน จังหวัดนครพนม     | 12   |
| รูปที่ 13 รอยตีนของสัตว์เลื้อยคลาน ในแหล่งรอยตีนไดโนเสาร์ทำอุเทน จังหวัดนครพนม              | 12   |
| รูปที่ 14 รอยตีนไดโนเสาร์ในชั้นหินจำนวน 200 รอย 32 แนวทางเดิน จังหวัดนครพนม                 | 13   |
| รูปที่ 15 คัดลอกรอยตีนไดโนเสาร์เพื่อทำการศึกษาวิจัย   | 14   |
| รูปที่ 16 ตัวอย่างฟอสซิลกระดูกไดโนเสาร์ซอโรพอดในแหล่งจังหวัดกระบี่                          | 16   |
| รูปที่ 17 ตัวอย่างฟอสซิลฟิชในแหล่งจังหวัดกระบี่   | 16   |
| รูปที่ 18 ค้นพบฟอสซิลไดโนเสาร์ในแหล่งเชียงม่วน จังหวัดพะเยา                                 | 17   |
| รูปที่ 19 ลักษณะการวางตัวของกระดูกไดโนเสาร์ในแหล่งเชียงม่วน จังหวัดพะเยา                    | 17   |
| รูปที่ 20 ลักษณะรอยตีนของสัตว์เลื้อยคลานพวกทีโคดอน ในแหล่งน้ำหนาว จังหวัดเพชรบูรณ์          | 18   |
| รูปที่ 21 แนวทางเดินของสัตว์เลื้อยคลานพวกทีโคดอนบนหน้าผา ในแหล่งน้ำหนาว จังหวัดเพชรบูรณ์    | 18   |
| รูปที่ 22 สืบค้น ขุดค้นกระดูกไดโนเสาร์สไปโนซอริด ในแหล่งจังหวัดขอนแก่น                      | 19   |
| รูปที่ 23 ตัวอย่างกระดูกไดโนเสาร์สไปโนซอริด ในแหล่งจังหวัดขอนแก่น ที่ทำการอนุรักษ์แล้วเสร็จ | 19   |
| รูปที่ 24 ค้นพบฟอสซิลกระดูกและฟันของไดโนเสาร์ในแหล่งจังหวัดสกลนคร                           | 21   |
| รูปที่ 25 ค้นพบฟอสซิลกระดูกและฟันของจระเข้ในแหล่ง MD - 1                                    | 21   |
| รูปที่ 26 ตัวอย่างฟันจระเข้ในแหล่ง MD - 2   | 22   |
| รูปที่ 27 ตัวอย่างฟันกรามจระเข้ในแหล่ง MD - 3   | 22   |
| รูปที่ 28 ตัวอย่างฟอสซิลเต่าในแหล่ง MD - 4  | 23   |
| รูปที่ 29 การค้นพบฟอสซิลเต่าขนาดใหญ่ในแหล่ง MD - 5  | 23   |
| รูปที่ 30 ตัวอย่างฟอสซิลเต่าขนาด 1 เมตร ที่ทำการอนุรักษ์ ในแหล่ง MD - 5                     | 24   |
| รูปที่ 31 ตัวอย่างฟอสซิลเต่าขนาด 5 เซนติเมตร ในแหล่ง MD - 5                                 | 24   |
| รูปที่ 32 ตัวอย่างฟอสซิลกระดูกไดโนเสาร์ในแหล่ง K - 20                                       | 25   |
| รูปที่ 33 ตัวอย่างฟอสซิลกระดูกไดโนเสาร์ในแหล่ง K - 21                                       | 25   |
| รูปที่ 34 การอนุรักษ์ ซ่อมแซม ทำความสะอาดตัวอย่างฟอสซิลจากแหล่งต่างๆ                        | 27   |
| รูปที่ 35 การอนุรักษ์ตัวอย่างฟอสซิลเต่าจากแหล่ง MD - 5                                      | 27   |

ชื่อโครงการ วิวัฒนาการและความหลากหลายทางชีวภาพ ช่วงมหายุคมีโซโซอิกในประเทศไทย

รหัสโครงการ BRT R\_245007

หัวหน้าโครงการ ดร.วราวุธ สุธีธร

ระยะเวลาตลอดโครงการ 3 ปี

วันเริ่มต้นโครงการ 1 สิงหาคม 2545 วันสิ้นสุดโครงการ 31 กรกฎาคม 2548

คณะผู้วิจัย

- |     |                           |  |
|-----|---------------------------|--|
| 1.  | ดร.วราวุธ สุธีธร          | หัวหน้าโครงการ                         |
| 2.  | DR. ERIC BUFFETAUT        | หัวหน้าโครงการฝ่ายฝรั่งเศส             |
| 3.  | ดร.เรื่อน สมณะ            | หัวหน้าโครงการฝ่ายมหาวิทยาลัยมหาสารคาม |
| 4.  | ดร.อัศนี มีสุข            |  |
| 5.  | DR. HAIYAN TONG BUFFETAUT |  |
| 6.  | DR. JEAN LE LOEUFF        |  |
| 7.  | DR. GILLES CUNY           |  |
| 8.  | DR. LIONEL CAVIN          |  |
| 9.  | DR. MARC PHILIPPE         |  |
| 10. | PROF. GEORGES BARALE      |  |
| 11. | DR. PETRA LUTAT           |  |
| 12. | DR. JULIEN CLAUDE         |  |

คณะผู้ร่วมวิจัย/ผู้ช่วยวิจัย

1. นางสาวศศิธร ชันสุภา
2. นายอัมพร คำชู
3. นายสมเกียรติ ไตรศิริกุล
4. นายคมศร เล่าห์ประเสริฐ
5. นายนราเมศวร์ ชีระรังสิกุล
6. นายสถาพร กาวินทร
7. นายวิโรจน์ แสงศรีจันทร์
8. นางสาวกมลลักษณ์ วงษ์โก
9. นางสาววนิดา ตันพรหม
10. นายพิสิทธิ์ ยวงเดชกล้า
11. นายสายยันต์ อินทะสร้อย
12. นายอุดม จำรัสไว
13. นางสาวประภากร มุ่งวิชา
14. นายสุรเวช สุธีธร
15. นางสาวอุทุมพร ดีศรี
16. นางสาวสุชาดา คำหา
17. นางสาววิดา แสนยะมูล

## บทที่ 1

### บทนำ

ฟอสซิลหรือซากดึกดำบรรพ์ คือ ซากหรือร่องรอยของสิ่งมีชีวิตทั้งพืชและสัตว์ที่ตายลงไปแล้วถูกเก็บรักษาโดยธรรมชาติไว้ในหิน ฟอสซิลที่เราค้นพบจากแหล่งต่าง ๆ จะทำให้สามารถเรียนรู้และศึกษาความเป็นอยู่ การเปลี่ยนแปลงของสัตว์น้ำและสัตว์บกในแถบเอเชียตะวันออกเฉียงใต้ ในระหว่างช่วงอายุมากกว่า 200 ล้านปี ซึ่งสามารถนำไปเทียบกับชีวิตความเป็นอยู่ของสัตว์ที่พบในยุโรป อเมริกาเหนือ อเมริกาใต้ และแอฟริกา ในช่วงอายุเดียวกันก็จะหาความสัมพันธ์ระหว่างกันได้ สำหรับประเทศไทยนั้นเป็นดินแดนแห่งหนึ่งในไม่กี่แห่งของโลกที่พบฟอสซิล ตั้งแต่มหายุคพาลีโอโซอิก มีโซโซอิก และ ซีโนโซอิก

ข้อมูลต่าง ๆ เหล่านี้มีประโยชน์อย่างมากทางด้านธรณีวิทยา เป็นต้นว่า บอกถึงอายุของหินที่พบฟอสซิลและยังเป็นหลักฐานแสดงถึงการเคลื่อนตัวของทวีปและการเชื่อมต่อกันของเปลือกโลก ตามข้อสมมุติฐาน ประเทศไทยประกอบด้วยแผ่นดิน 2 แผ่น มีประวัติทางธรณีวิทยาต่างกัน แผ่นดินส่วนหนึ่งเคยเป็นชายฝั่งตอนเหนือของทวีปออสเตรเลีย ที่เรียก กอนวานาแลนด์ ได้แยกตัวออกมาในช่วงปลายมหายุคพาลีโอโซอิก แล้วเคลื่อนตัวมาทางเหนือมาเชื่อมต่อกับแผ่นดินที่เรียกว่า ลอเรเชีย ซึ่งเป็นบริเวณตอนใต้ของประเทศจีน จนกลายมาเป็นเอเชียตะวันออกเฉียงใต้ โดยสามารถพิสูจน์ได้จากการค้นพบฟอสซิลของ *ซิดดะโกซอร์ส สัตว์รักษัถิ* ซึ่งเป็นไดโนเสาร์ชนิดเดียวกันกับที่เคยพบในประเทศจีน นอกจากนี้ จากการค้นพบฟอสซิลไดโนเสาร์ครั้งแรกทางภาคใต้ในจังหวัดกระบี่ และทางภาคเหนือในจังหวัดพะเยา เป็นการสนับสนุนความคิดเรื่อง แผ่นดิน - ไทย ชนกับแผ่นอินโดจีนและเชื่อมต่อเป็นผืนเดียวกับแผ่นดินใหญ่เอเชีย ตั้งแต่ช่วงแรกของมหายุคมีโซโซอิกและน่าจะก่อนยุคจูแรสสิก

### วัตถุประสงค์

1. เพื่อศึกษาวิวัฒนาการและความหลากหลายทางชีวภาพของพืชและสัตว์ในมหายุคมีโซโซอิกของประเทศไทย
2. เพื่อศึกษาสภาพแวดล้อมและสภาพภูมิอากาศในอดีต ในช่วงมหายุคมีโซโซอิกของประเทศไทย โดยอาศัยข้อมูลจากพืชและสัตว์ในการตีความหมาย
3. เพื่อทราบถึงวิวัฒนาการของไดโนเสาร์ชนิดต่าง ๆ ของไทย และความสัมพันธ์ของไดโนเสาร์ในบริเวณเอเชียตะวันออกเฉียงใต้
4. เพื่อส่งเสริมและพัฒนาความรู้แก่นักศึกษาที่สนใจในด้านวิวัฒนาการและความหลากหลายทางชีวภาพในช่วงมหายุคมีโซโซอิก

สรุปผลการศึกษาวิจัยที่แล้วเสร็จของโครงการวิวัฒนาการและความหลากหลายทางชีวภาพ ช่วงมหายุคมีโซโซอิกในประเทศไทย (ตั้งแต่ 1 สิงหาคม 2545 ถึง 31 กรกฎาคม 2548)

## 1. แหล่งฟอสซิลปลาโบราณภูน้ำจั้น จังหวัดกาฬสินธุ์

การศึกษาวิจัยฟอสซิลปลาโบราณแหล่งภูน้ำจั้น จังหวัดกาฬสินธุ์ ฟอสซิลปลาโบราณในแหล่งภูน้ำจั้น อยู่ในเขตบ้านดงเหนือ ตำบลเหล่าใหญ่ อำเภอภูผามาศ จังหวัดกาฬสินธุ์ พบครั้งแรกโดยพระอาจารย์ศักดิ์ดา ธรรมโต เจ้าอาวาสวัดป่าพุทธบุตร ตำบลภูผามาศ อำเภอภูผามาศ จังหวัดกาฬสินธุ์ เป็นชิ้นส่วนของเกล็ดลักษณะแข็งสีดำ เป็นเงาวาวรูปสี่เหลี่ยมขนมเปียกปูน แต่ไม่ทราบแน่ชัดว่าเป็นเกล็ดอะไรจึงแจ้งให้ ดร. วราวุธ สุธีธร นักธรณีวิทยา จากกรมทรัพยากรธรณี เข้ามาตรวจสอบเบื้องต้นเมื่อ วันที่ 5 เมษายน 2541 พบว่าเป็นซากปลาโบราณจำพวกปลา เลปิโดเทส ต่อมาชาวบ้านบริเวณใกล้เคียงได้เข้าไปขุดค้นบริเวณเนินเขาและพบซากดึกดำบรรพ์ปลาโบราณจำนวนหนึ่ง แต่มีเหตุอาเพศเกิดขึ้นทำให้ผู้ขุดเอาปลาโบราณไปเป็นสมบัติส่วนตัวถึงแก่วิดหลายราย ต้องนำปลาโบราณไปคืนยังแหล่งขุดค้นบางส่วนก็นำไปมอบไว้ที่วัดป่าพุทธบุตร จนกระทั่งปี 2544 คณะสำรวจไดโนเสาร์ไทย-ฝรั่งเศส นำทีมโดย ดร. วราวุธ สุธีธร และ ดร. เลียวเนล เควิน ได้เข้าไปทำการตรวจสอบและทำการขุดสำรวจอย่างเป็นระบบในแหล่งภูน้ำจั้น จังหวัดกาฬสินธุ์ มาจนถึงปัจจุบัน

### ลักษณะทางภูมิประเทศ

หลุมขุดค้นซากดึกดำบรรพ์ปลาโบราณตั้งอยู่บริเวณภูน้ำจั้น เขตบ้านดงเหนือ ต.เหล่าใหญ่ อ. ภูผามาศ จ.กาฬสินธุ์ เป็นพื้นที่ป่าสงวนแห่งชาติภูโหล่ย การวางตัวของแนวเขาอยู่ในแนวตะวันตกเฉียงเหนือ – ตะวันออกเฉียงใต้ ยอดเขามีความสูงจากระดับน้ำทะเลปานกลาง 210 เมตร ห่างจากหลุมขุดค้นไปทางทิศตะวันออกเฉียงใต้ประมาณ 300 เมตร พบน้ำซับ (Spring) ซึ่งชาวบ้านเรียกว่า “น้ำจั้น” เพราะมีน้ำซับไหลออกมาตลอดปี เป็นที่มาของชื่อแหล่งภูน้ำจั้น

### ลักษณะทางธรณีวิทยา

บริเวณภูน้ำจั้นมีลักษณะทางธรณีวิทยาเป็นภูเขาหินตะกอนที่เกิดการตกตะกอนบนบก อยู่ในกลุ่มหินโคราช ประกอบด้วย 2 หมวดหิน ได้แก่ หมวดหินพระวิหาร ซึ่งประกอบด้วยชั้นหินทรายสีน้ำตาลแดง เนื้อละเอียดถึงหยาบ บางบริเวณพบหินกรวดมนอยู่ในยุคครีเทเชียสตอนต้น อายุประมาณ 140 ล้านปี (รูปที่ 1) ชั้นหินเกิดจากการตกตะกอนและสะสมตัวของแม่น้ำแบบประสานสายและแม่น้ำโค้งวัด วางตัวปิดทับหมวดหินภูกระดึงซึ่งประกอบด้วยชั้นหินทรายแป้งสีแดงปนม่วงเนื้อละเอียดถึงละเอียดมากปนไมก้าและชั้นหินทรายสีเทาปนเขียวเนื้อละเอียดถึงหยาบอยู่ในยุคจูแรสซิกตอนปลาย อายุประมาณ 150 ล้านปี ชั้นหินเกิดจากการตกตะกอนบริเวณสองฝั่งของที่ราบลุ่มน้ำท่วมถึงเป็นหมวดหินที่พบซากดึกดำบรรพ์ปลาโบราณ ชั้นหินทั้งหมดเอียงเท ประมาณ 10 องศา ไปทางทิศตะวันตกเฉียงใต้

### ลักษณะสภาพแวดล้อมบรรพกาล

ซากปลาโบราณพบในชั้นหินทรายแป้งเนื้อละเอียดสีน้ำตาลแดง หมวดหินภูกระดึง ซึ่งมีการพุ่งสูงจากการศึกษาเบื้องต้นพบว่าเป็นปลา เลปิโดเทส ซึ่งเป็นปลาน้ำจืด กินพืชเป็นอาหาร มีความยาวประมาณ 30-60 เซนติเมตร และมีเกล็ดแข็งลักษณะรูปขนมเปียกปูน (รูปที่ 2) มีอยู่มากในช่วงมหายุคมีโซโซอิก สูญพันธุ์ไปเมื่อ 65 ล้านปีที่แล้ว สันนิษฐานว่าในอดีตบริเวณที่พบฟอสซิลน่าจะเป็นบึงโบราณที่มีขนาดใหญ่ มีปลาอาศัยอยู่เป็นจำนวนมากบางปีเกิดช่วงแล้งยาวนานกว่าปกติทำให้น้ำแห้งปลาตายและซากปลาที่ถูกโคลนทับถมไว้ ทำให้อากาศโดยเฉพาะก๊าซออกซิเจนซึ่งเป็นส่วนสำคัญในการเติบโตของแบคทีเรียไม่สามารถเข้าถึงซากปลา ซากปลาจึงถูกเก็บรักษาไว้ในชั้นหินกลายเป็นฟอสซิลเหลือมาจนถึงปัจจุบัน

### ลักษณะสัณฐานวิทยาของปลาเลปิโดเทส

ปลา เลปิโดเทส เป็นปลาในกลุ่มเซมิโอโนทิดส์ (Semionotids) ปลากลุ่มนี้มีวิวัฒนาการของ ขากรรไกร แตกต่างจากปลากลุ่มอื่นๆ ในช่วงมหายุคมีโซโซอิก โดยกระดูกขากรรไกรค่อนข้างสั้นและไม่เชื่อมต่อกับกระดูกแก้ม แต่ในอดีตกระดูกเหล่านี้เคยเชื่อมต่อกัน การเคลื่อนที่ของขากรรไกรที่มีลักษณะดังกล่าวจะทำให้ปลาสามารถอ้าปาก คล้ายรูปท้อ และสามารถดูดอาหารในระยะใกล้เข้ามาได้ ซึ่งต่างจากปลากลุ่มอื่นโดยจะดูดกลืนอาหารได้เมื่ออยู่ใกล้ๆ ปาก นอกจากนั้นปลา เลปิโดเทส ยังมีลักษณะของเกล็ดแข็งที่ช่วยในการดำรงโครงสร้างซึ่งทำหน้าที่ช่วยกระดูกแกนกลางลำตัว ที่ยังไม่พัฒนา (รูปที่ 3)

#### การดำเนินงานขุดสำรวจ

ตั้งแต่ปี 2545 ถึง 2548 ทางคณะสำรวจไทย – ฝรั่งเศส ได้ทำการขุดค้นแหล่งซากดึกดำบรรพ์ของ ปลา เลปิโดเทส อย่างเป็นระบบ โดยในปีที่ 1 ของโครงการทำการเปิดพื้นที่หลุมขุดค้นซึ่งเป็นที่ลาดไหล่เขาออกไปเป็น บริเวณกว้างประมาณ 6 เมตร ยาวประมาณ 12 เมตร และลึกจากผิวดินลงไป 4 เมตร จากการทำการเปิดหน้าดินออก ทำให้พบชิ้นการวางตัวของปลาเลปิโดเทส ในทิศทางตะวันออก – ตะวันตก ฟอสซิลของปลาเลปิโดเทส ที่พบมีทั้งตัวที่มีสภาพสมบูรณ์และไม่สมบูรณ์จำนวนประมาณ 85 ตัวอย่าง นอกจากนี้ได้ขุดสำรวจเพิ่มเติมออกไปจากแนวเดิม ไปทางด้านทิศตะวันตกเฉียงใต้ เพื่อขุดทดสอบหาแนวการวางตัวของซากดึกดำบรรพ์ปลา เลปิโดเทส และทำการเคลื่อนย้าย ฟอสซิลปลา เลปิโดเทส กลับมาทำการอนุรักษ์ ซ่อมแซมทำความสะอาด และศึกษาวิจัยที่ศูนย์ศึกษาวิจัยไดโนเสาร์ภูมูมข้าว (รูปที่ 4)

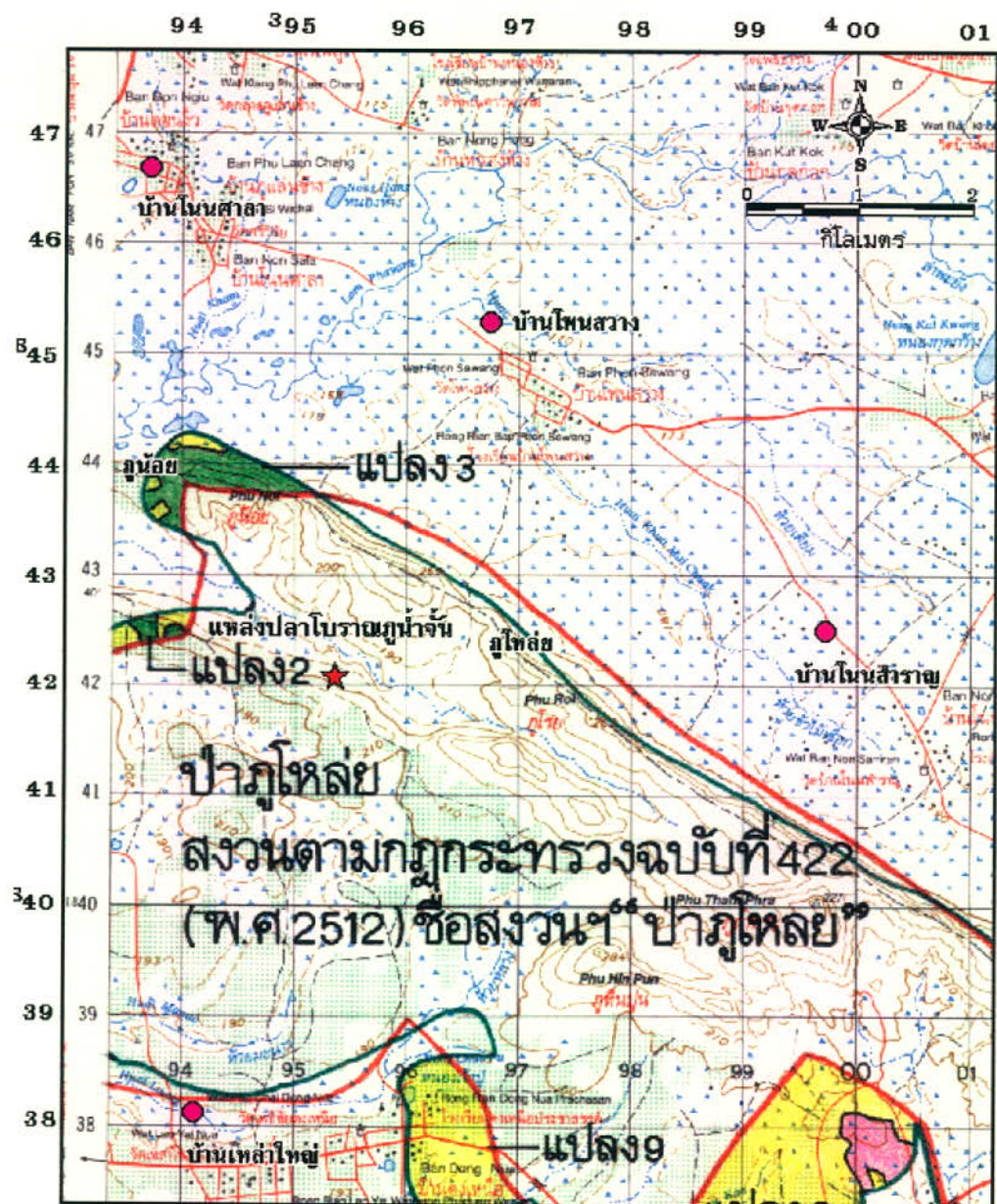
ปีที่ 2 ของโครงการคณะสำรวจไทย – ฝรั่งเศส ได้ทำการขุดเปิดหน้าดินขยายพื้นที่เพื่อหาขอบเขต ของบึงโบราณแห่งนี้ ออกไปเป็นบริเวณกว้าง 12 เมตร ยาว 16 เมตร ลึก 4 เมตร ซึ่งจากการขุดขยายผลดังกล่าวทำให้ พบฟอสซิลปลา เลปิโดเทส เพิ่มเติมอีก 80 ตัวอย่าง (พบฟอสซิลปลา เลปิโดเทส ทั้งสิ้น ประมาณ 165 ตัวอย่าง) และ ทำการอนุรักษ์ ทำความสะอาด และซ่อมแซม ในห้องปฏิบัติการแล้วเสร็จ 120 ตัวอย่าง (รูปที่ 5 )

ปีที่ 3 คณะสำรวจไทย – ฝรั่งเศส ได้ใช้เครื่องมือหนักเข้าไปทำการขุดเปิดขยายพื้นที่เป็นบริเวณกว้าง 22 เมตร ยาว 25 เมตร ลึก 7 เมตร เพื่อทำการตรวจสอบหาขอบเขตของบึงโบราณในช่วงที่ปลา เลปิโดเทส อาศัยอยู่ โดยจากการขุดขยายผลเพิ่มเติมดังกล่าวทำให้พบฟอสซิลปลา เลปิโดเทส เพิ่มเติมอีก 100 ตัวอย่าง นอกจากนี้ได้ทำการ ขุดล้อมเข้าเมื่อกลุ่มตัวอย่างปลาโบราณ ซึ่งวางตัวเรียงรายเป็นกลุ่มขนาดใหญ่ และนำกลับมาทำการศึกษาวิจัยยังศูนย์ ศึกษาวิจัยไดโนเสาร์ภูมูมข้าว (รูปที่ 6 - 7)

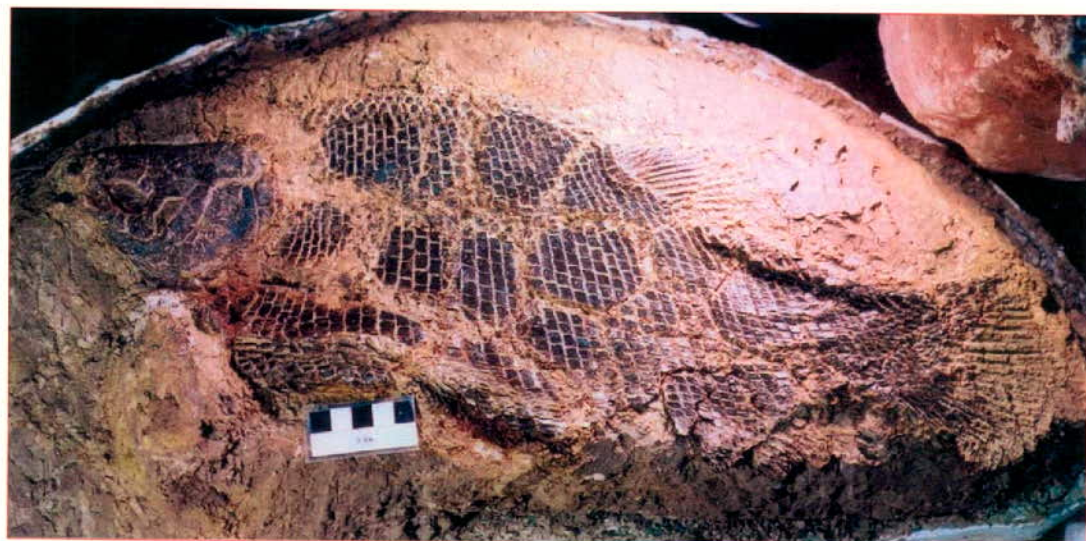
#### บทสรุปผลการศึกษาวิจัย

จากการศึกษาสัณฐานวิทยาและแทพอโฟโนมี ของประชากรปลาเลปิโดเทส พุทธบุตรเอนซิส จากแหล่งภูมูมข้าวนี้ โดยใช้สถิติทดสอบ เช่น การทดสอบนอร์มอลิตี้ การวัดแนวโน้มเข้าสู่ส่วนกลาง การวัดการกระจายตัวของข้อมูล การ ทดสอบความสัมพันธ์ระหว่างสัณฐานวิทยาของปลากับจำนวนชั้นที่ปรากฏ (เนื่องจากปลาฝังตัวในชั้นหินหลายชั้น เรา จึงทำการกำหนดชั้นเป็น 3 ชั้น โดยใช้สถิติทดสอบ ทดสอบความแปรปรวนทางเดียวที่ระดับความเชื่อมั่น 95 เปอร์เซนต์ ผลจากการทดสอบพบว่าประชากรปลาเลปิโดเทส พุทธบุตรเอนซิส มีการกระจายตัวเพียงกลุ่มประชากรเดียว หมายความว่า ปลาเหล่านี้เกิดและตายในเวลาเดียวกัน และผลจากการทดสอบความสัมพันธ์ระหว่างสัณฐานวิทยากับชั้นปลาที่ปรากฏ พบว่าไม่มีความแตกต่างทางสถิติเลย ทำให้ทราบว่าปลาดังกล่าวไม่มีการพัฒนาวิวัฒนาการ นอกจากนี้การศึกษา แทพอโฟโนมี ยังบอกให้เราทราบว่าฟอสซิลซากปลาที่พบ บริเวณภูมูมข้าวนี้ ซึ่งนอกจากปลา เลปิโดเทส พุทธบุตรเอนซิส ยังพบปลากินเนื้อวงศ์เซมิโอโนทิดส์ ปลาปอด และฟอสซิลปลาฉลามน้ำจืด เป็นผลจากบ่อนี้เกิดน้ำแห้งเป็นเวลานาน สัตว์มีกระดูกสันหลังชนิดอื่นที่มีขาสามารถหนีความแห้งแล้งที่ยาวนานนี้ได้ แต่ปลาซึ่งไม่มีอวัยวะในการเคลื่อนที่ได้จะ มุดตัวในชั้นโคลนเพื่อรอดูฝน ดังปรากฏให้เห็นหลายชั้น



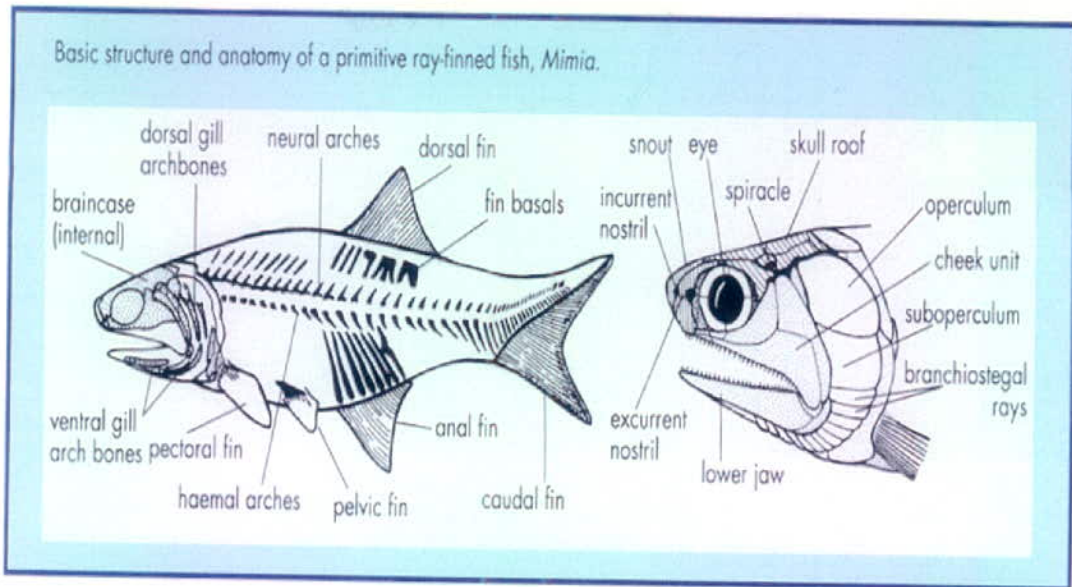


รูปที่ 1 ที่ตั้งแหล่งปลาโบราณภูน้ำจัน จ.กาฬสินธุ์



รูปที่ 2 ลักษณะสัณฐานวิทยาของฟอสซิลปลา เลปิโดเทส พุทธบุตรเอนซิส จากภูน้ำจัน จังหวัดกาฬสินธุ์





รูปที่ 3 ลักษณะสัณฐานวิทยาของปลาในตระกูล Semionotids คัดลอกจาก Long (1995)



รูปที่ 4 การดำเนินงานในปีแรกของแหล่งปลาโบราณภูน้ำจั้น จังหวัดกาฬสินธุ์





รูปที่ 5 การดำเนินงานในปีที่ 2 ของแหล่งปลาโบราณภูน้ำจั้น จังหวัดกาฬสินธุ์



รูปที่ 6 การดำเนินงานในปีที่ 3 ของแหล่งปลาโบราณภูน้ำจั้น จังหวัดกาฬสินธุ์





รูปที่ 7 ศึกษาวิจัยตัวอย่างฟอสซิลจากแหล่งปลาโบราณน้ำจืด จังหวัดกาฬสินธุ์

## 2. แหล่งรอยตีนทำอุเทน จังหวัดนครพนม

แหล่งรอยตีนไดโนเสาร์ทำอุเทน ตั้งอยู่ในเขตอำเภอดงหลวง จังหวัดนครพนม ได้รับแจ้งข่าวครั้งแรกจากนายบรรณ สัตยรักษ์ ช่วงปลายปี 2544 คณะสำรวจไทย – ฝรั่งเศส นำโดย ดร. วราวุธ สุธีธร และ Dr. Jean Le Loeuff ได้เข้าไปตรวจสอบเบื้องต้น พบรอยตีนลักษณะคล้ายรอยตีนไก่ บนก้อนหินทรายที่ถูกกระเบิดออกจากชั้นหินเป็นก้อนขนาดใหญ่เพื่อรื้อถอนงานย่อยออกเป็นก้อนเล็ก ลักษณะรอยตีนมีทั้งรอยพิมพ์ลึกและรอยพิมพ์นูน มีนิ้ว 3 นิ้ว เดินด้วย 2 ขาหลัง ขนาดของรอยตีนและช่วงของการก้าวเดินของแต่ละแนวทาง ทำให้สามารถบอกได้ว่ามีไดโนเสาร์เป็นฝูงอาศัยอยู่ด้วยกัน (รูปที่ 8)

### ลักษณะทางภูมิประเทศ

พื้นที่เป็นเนินเขาเตี้ยๆ สูงประมาณ 1-2 เมตร จากระดับถนน พื้นที่เป็นของเอกชนที่ดำเนินการทำเหมือง คือ บริษัทสหรุ่งเรือง ทำการขุดระเบิดหินเป็นบ่อขนาดกว้างประมาณ 200 เมตร ยาว 500 เมตร และ ลึกมากกว่า 15 เมตร (รูปที่ 9) สามารถเดินทางโดยรถยนต์จากตัวอำเภอดงหลวงไปทางทิศตะวันตกเฉียงเหนือ ตามทางหลวงหมายเลข 212 เส้นทางนครพนม-อำเภอบ้านแพง-หนองคาย แหล่งรอยตีนไดโนเสาร์ตั้งอยู่ริมถนน ประมาณหลักกิโลเมตรที่ 257+250 ทางทิศตะวันตกเฉียงใต้ของถนน ห่างจากอำเภอดงหลวงประมาณ 27 กิโลเมตร

### ลักษณะทางธรณีวิทยา

ลักษณะทางธรณีวิทยาแหล่งรอยตีนไดโนเสาร์ทำอุเทนเป็นเนินเขาลาดกว้างของชั้นหินหมวดโคกกรวด อายุประมาณ 97 ล้านปี อยู่ในยุคครีตเชียสตอนต้น ประกอบด้วยหินทรายสีน้ำตาลแกมแดง หินทรายแป้งสีน้ำตาลและหินโคลนสีน้ำตาลแดง มีรอยริ้วคลื่น (ripple mark) รอยระแหงโคลน (mud cracks) การคัดขนาดของเม็ดทรายอยู่ในระดับปานกลาง (รูปที่ 10)

### ลักษณะสภาพแวดล้อมบรรพกาล

จากลักษณะทางธรณีวิทยาของชั้นหิน สีของหิน การคัดขนาดของเม็ดทรายอยู่ในระดับปานกลาง และลักษณะของรอยริ้วคลื่น (ripple mark) รอยระแหงโคลน (mud cracks) สามารถบอกได้ถึงสภาพแวดล้อมบรรพกาลของแหล่งว่าเป็นบริเวณริมฝั่งแม่น้ำ มีกระแสคลื่นกระทบตลิ่งทำให้เกิดการสะสมตัวและตกตะกอนจากแม่น้ำแบบโค้งตัวสภาพภูมิอากาศก็แห้งแล้ง เนื่องจากลักษณะของสารละลายที่มีในชั้นหินอันประกอบไปด้วยแร่เหล็ก

### ลักษณะฐานวิทยาของรอยตีนไดโนเสาร์

ลักษณะรอยตีนที่พบในแหล่งรอยตีนทำอุเทนแบ่งออก 3 กลุ่ม คือ กลุ่มของไดโนเสาร์เทอโรพอด ลักษณะของรอยตีนเป็น 3 นิ้ว คล้ายรอยตีนไก่ ที่ปลายนิ้วมีร่องรอยของเล็บแหลมคม บางรอยมีรอยครูดของเล็บซึ่งเป็นการแสดงถึงลักษณะของสัตว์กินเนื้อเป็นอาหาร เดินด้วย 2 ขาหลัง (รูปที่ 11) กลุ่มของไดโนเสาร์ออร์นิโทพอด (รูปที่ 12) และ กลุ่มของสัตว์เลื้อยคลาน (รูปที่ 13)

### การดำเนินงานสำรวจ

ปี 2544 - 2545 เข้าไปทำการสำรวจเบื้องต้นพบรอยตีนของไดโนเสาร์จำนวนหนึ่งในผิวหน้าของหินทราย สีแดง ทำการวัดขนาด และช่วงก้าว และเก็บรอยตีนของไดโนเสาร์เทอโรพอดในแผ่นหินขนาดเล็กกลับมาขังศูนย์ศึกษาวิจัยไดโนเสาร์ภูกุ้มข้าว แต่ตัวอย่างรอยตีนส่วนใหญ่ไม่สามารถเก็บรักษาจากการถูกทำลายของบริษัทเอกชนได้

ปี 2546 ค้นพบรอยตีนไดโนเสาร์เทอโรพอดในแผ่นหินที่มีขนาดใหญ่เพิ่มขึ้นจำนวนมาก ลักษณะของรอยตีนมีทั้งรอยพิมพ์ลึกและรอยพิมพ์นูน นอกจากนั้นยังพบรอยตีนของไดโนเสาร์ซอโรพอดจำนวนหนึ่งซึ่งถูกสกัดออกจากผิวหน้าของแผ่นหิน ได้นำเครื่องมือหนักมาทำการเคลื่อนย้ายตัวอย่างแผ่นหินที่มีรอยตีนไดโนเสาร์กลับมาเก็บรักษาที่ศูนย์ศึกษาวิจัยไดโนเสาร์ภูกุ้มข้าวและทำการศึกษาวิจัยต่อไป ปลายปี 2546 คณะสำรวจค้นพบรอยตีน

ไดโนเสาร์ อยู่ในชั้นหินขอบบ่อ เป็นพื้นที่ประมาณ 10 ตารางเมตร และทำการคัดลอกแนวรอยตีน วัดขนาดแนวทางเดินและข้อมูลที่จำเป็นอื่นๆ เพื่อศึกษาวิจัย

ปี 2547 ดันปีได้เข้าไปทำพิมพ์แนวรอยตีนไดโนเสาร์ประมาณ 5 ตารางเมตร เนื่องจากแนวทางเดินของไดโนเสาร์บางรอยถูกลบเลือนโดยธรรมชาติ และในช่วงเดือนกุมภาพันธ์ คณะสำรวจได้เข้าไปสำรวจค้นหาอีกครั้ง ทำให้พบแนวทางเดินของไดโนเสาร์เพิ่มเติมจำนวนมากในชั้นหินขอบบ่อเป็นบริเวณกว้างประมาณ 30 ตารางเมตร ประกอบด้วยแนวทางเดิน 32 แนวทางเดิน รอยตีน 200 รอย เป็นของไดโนเสาร์ 2 ชนิด และสัตว์เลื้อยคลาน 1 ชนิด (รูปที่ 14)

ปัจจุบันได้ทำการคัดลอกแนวทางเดินทั้งหมดลงในแผ่นพลาสติกเพื่อนำกลับมาทำการศึกษาวิจัย (รูปที่ 15) และมีแผนการอนุรักษ์แนวทางเดินของไดโนเสาร์ในบริเวณดังกล่าว

#### บทสรุปผลการศึกษาวิจัย

จากการศึกษาวิจัยพบว่าฟอสซิลดังกล่าวเป็นฟอสซิลรอยตีนของไดโนเสาร์ 2 กลุ่ม คือ เทอโรพอด และออร์นิโทพอด รอยตีนไดโนเสาร์ออร์นิโทพอดจำนวน 1 แนวทางเดิน ยาว 18 ซม. กว้าง 12.12 ซม. (โดยเฉลี่ย) จากสูตรของ Thulborn (1989) สามารถคำนวณความสูงโดยเฉลี่ยได้ประมาณ 86.4 ซม. และจากสูตรของ Alexander (1976) สามารถคำนวณความเร็วของการก้าวเดินได้ประมาณ 8.07 กม./ชม. ในส่วนของรอยตีนไดโนเสาร์เทอโรพอดจำนวน 29 แนวทางเดิน กว้าง 6 ถึง 16.1 ซม. ยาว 10 ถึง 18 ซม. จากสูตรของ Thulborn (1989) สามารถคำนวณความสูงโดยเฉลี่ยได้ประมาณของเจ้าของรอยตีนได้ 48 ถึง 75.15 ซม. ส่วนความเร็วของการก้าวเดินสามารถคำนวณจากสูตรของ Alexander (1976) ได้ 4.53 ถึง 11.66 กม./ชม.





รูปที่ 8 ค้นพบรอยตีนไดโนเสาร์ขนาดเล็กในแหล่งทำอุเทน จังหวัดนครพนม



รูปที่ 9 สภาพแหล่งรอยตีนไดโนเสาร์ทำอุเทน จังหวัดนครพนม





รูปที่ 10 รอยรีวคลื่นบริเวณที่ค้นพบรอยตีนไดโนเสาร์แสดงสภาพแวดล้อมขายน้ำ



รูปที่ 11 รอยตีนไดโนเสาร์ในกลุ่มเทอโรพอด





รูปที่ 12 รอยตีนไดโนเสาร์ในกลุ่มออร์นีโทพอด



รูปที่ 13 รอยตีนของสัตว์เลื้อยคาน





รูปที่ 14 รอยตีนไดโนเสาร์ในชั้นหิน จำนวน 200 รอย 32 แนวทางเดิน จังหวัดนครพนม





รูปที่ 15 คัดลอกรอยตีนไดโนเสาร์เพื่อทำการศึกษาวิจัย



## บทที่ 2

สรุปผลการดำเนินงานในรอบ 3 ปี ของโครงการวิวัฒนาการและความหลากหลายทางชีวภาพ  
ช่วงมหายุคมีโซโซิกในประเทศไทย (ตั้งแต่ 1 สิงหาคม 2545 - 31 กรกฎาคม 2548)

### 1. การสำรวจ ค้นหา และเก็บตัวอย่างฟอสซิลในภาคสนาม

#### 1.1 แหล่งฟอสซิลจังหวัดกระบี่

ฟอสซิลที่พบประกอบด้วยกระดูกสันหลังของไดโนเสาร์ กระดูกและกระดูกงูเต่า กระดูกและฟันของ  
จระเข้ ฟันฉลาม ในส่วนของฟอสซิลพืชประกอบด้วย ซากคาร์บอนเหลือ (Carbonization) ของใบไม้ (plant debris) ซึ่ง  
พบอัดแน่นรวมอยู่ด้วย ลิกไนต์เจ็ต (Lignite jet) ฟอสซิลพืชพวกตระกูลสน ฟอสซิลเหล่านี้พบอยู่ในชั้นหินหมวดหินคลองมื่น  
(รูปที่ 16 - 17)

#### 1.2 แหล่งไดโนเสาร์เชียงม่วน จังหวัดพะเยา

ค้นพบฟอสซิลกระดูกไดโนเสาร์ประกอบด้วย กระดูกสันหลัง กระดูกหาง กระดูกซี่โครง กระดูกขา  
ฝังอยู่ในชั้นหินหมวดหิน MS - 3 อายุจูแรสสิกตอนปลาย ประมาณ 150 ล้านปี อยู่ในช่วงการขุดสำรวจอย่างเป็นระบบ  
(รูปที่ 18 - 19)

#### 1.3 แหล่งไดโนเสาร์ปางสีดา จังหวัดสระแก้ว

ฟอสซิลที่ค้นพบประกอบด้วย กระดูกสันหลัง กระดูกหาง และกระดูกซี่โครง ของไดโนเสาร์ซอโรพอด  
ในชั้นหินหมวดหินเสาขัว อายุครีเตเชียสตอนต้น ประมาณ 130 ล้านปี

#### 1.4 แหล่งรอยตีนสัตว์เลื้อยคลานน้ำหนาว จังหวัดเพชรบูรณ์

รอยตีนที่พบเป็นรอยตีนที่เก่าแก่ที่สุดเท่าที่พบในประเทศไทย ของสัตว์เลื้อยคลานพวกทีโคดอน  
จำนวน 3 แนวทางเดินบนหน้าผาหินโคลนเนื้อปูนของหมวดหินห้วยหินลาด อายุไทรแอสสิกตอนปลาย ประมาณ 210  
ล้านปี (รูปที่ 20 - 21)

#### 1.5 แหล่งไดโนเสาร์สไปโนซอริด จังหวัดขอนแก่น

ฟอสซิลที่ขุดค้นพบประกอบด้วย กระดูกไดโนเสาร์ส่วนคอและส่วนหลัง เบื้องต้นสามารถบ่งบอกถึง  
กลุ่มของไดโนเสาร์ได้ว่าเป็นกลุ่มสไปโนซอริด ปัจจุบันกำลังศึกษาในรายละเอียด นอกจากนี้ยังพบฟันไดโนเสาร์ เกล็ด  
ปลาเลปิโดเทส เศษกระดูกงูเต่า และฟันจระเข้ ในชั้นหินทรายแป้งและหินโคลน ของหมวดหินโคกกรวด อายุครีเตเชียส  
ตอนต้น ประมาณ 110 ล้านปี (รูปที่ 22 - 23)

#### 1.6 แหล่งฟอสซิลจังหวัดสกลนคร

ฟอสซิลที่ขุดค้นพบประกอบด้วย กระดูกและฟันไดโนเสาร์ เกล็ด และกระดูกสันหลังปลาเลปิโดเทส  
เศษกระดูกงูเต่า ฟันจระเข้ และฟอสซิลไข่ไดโนเสาร์ขนาดเล็กที่สมบูรณ์ที่สุดเท่าที่มีการค้นพบในประเทศไทยพบในชั้น  
หินทรายแป้ง ของหมวดหินเสาขัว อายุครีเตเชียสตอนต้น ประมาณ 130 ล้านปี (รูปที่ 24)

#### 1.7 แหล่งฟอสซิลจังหวัดอุบลราชธานี

ฟอสซิลที่ขุดค้นพบ คือ กระดูกและฟันไดโนเสาร์ เศษกระดูกงูเต่า ฟันปลาฉลามน้ำจืด เกล็ดและ  
กระดูกสันหลังปลาเลปิโดเทส ฟันจระเข้ ในชั้นหินทรายแป้งและหินโคลน ของหมวดหินโคกกรวด อายุครีเตเชียสตอนต้น  
ประมาณ 110 ล้านปี

#### 1.8 แหล่งฟอสซิล MD - 1 จังหวัดมุกดาหาร

ฟอสซิลที่ขุดค้นพบ คือ กระดูกและฟันไดโนเสาร์ เศษกระดูกงูเต่า เกล็ดปลาเลปิโดเทส ฟันจระเข้  
ในชั้นหินทรายแป้งและหินโคลน สีม่วงแดง ของหมวดหินภูกระดึง อายุจูแรสสิกตอนปลาย ประมาณ 150 ล้านปี (รูปที่ 25)



รูปที่ 16 ตัวอย่างฟอสซิลกระดูกไดโนเสาร์ซอโรพอดในแหล่งจังหวัดกระบี่



รูปที่ 17 ตัวอย่างฟอสซิลพืชในแหล่งจังหวัดกระบี่





รูปที่ 18 ค้นพบฟอสซิลไดโนเสาร์ในแหล่งเชียงม่วน จังหวัดพะเยา



รูปที่ 19 ลักษณะการวางตัวของกระดูกไดโนเสาร์ในแหล่งเชียงม่วน จังหวัดพะเยา





รูปที่ 20 ลักษณะรอยตีนของสัตว์เลื้อยคลานพวกที่โคดอนในหมวดหินห้วยหินลาด บริเวณจังหวัดเพชรบูรณ์



รูปที่ 21 แนวทางเดินของสัตว์เลื้อยคลานพวกที่โคดอนบนหน้าผา จังหวัดเพชรบูรณ์





รูปที่ 22 สํารวจจุดค้นกระดูกไดโนเสาร์สไปโนซอริต ในแหล่งจังหวัดขอนแก่น

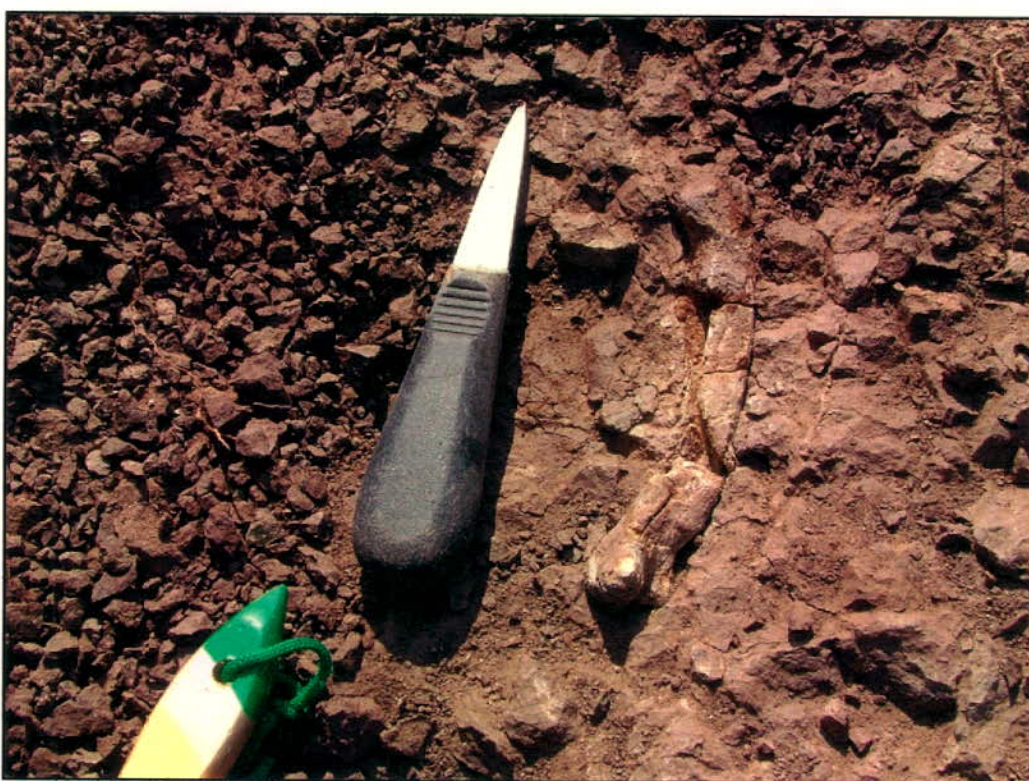


รูปที่ 23 ตัวอย่างกระดูกไดโนเสาร์สไปโนซอริตในแหล่งจังหวัดขอนแก่นที่ทำการอนุรักษ์แล้วเสร็จ





รูปที่ 24 ค้นพบฟอสซิลกระดูกและฟันของไดโนเสาร์ในแหล่งจังหวัดสกลนคร



รูปที่ 25 ค้นพบฟอสซิลกระดูกและฟันจระเข้ในแหล่ง MD- 1



### 1.9 แหล่งฟอสซิล MD – 2 จังหวัดมุกดาหาร

ฟอสซิลที่ขุดค้นพบ คือ กระดุกและฟันไดโนเสาร์ เศษกระดูกงูเต่า เปลือกปลาเลปิโดเทส ฟันจะเข้ในชั้นหินทรายแป้งและหินโคลน ของหมวดหินภูกระดึง อายุจูแรสสิกตอนปลาย ประมาณ 150 ล้านปี (รูปที่ 26)

### 1.10 แหล่งฟอสซิล MD – 3 จังหวัดมุกดาหาร

ฟอสซิลที่ขุดค้นพบ คือ กระดุกและฟันไดโนเสาร์ กระดุกงูเต่า ฟันจะเข้ในชั้นหินโคลน ของหมวดหินภูกระดึง อายุจูแรสสิกตอนปลาย ประมาณ 150 ล้านปี (รูปที่ 27)

### 1.11 แหล่งฟอสซิล MD – 4 จังหวัดมุกดาหาร

ฟอสซิลที่ขุดค้นพบ คือ เศษกระดูกงูเต่า กระดุกและ ฟันจะเข้ในชั้นหินทรายแป้งเนื้อปูน ของหมวดหินภูกระดึง อายุจูแรสสิกตอนปลาย ประมาณ 150 ล้านปี (รูปที่ 28)

### 1.12 แหล่งฟอสซิล MD – 5 จังหวัดมุกดาหาร

ฟอสซิลที่ขุดค้นพบ คือ กระดุกและฟันไดโนเสาร์ เปลือกปลาเลปิโดเทส ฟันและกรามของจะเข้ และค้นพบฟอสซิลเต่าที่สมบูรณ์จำนวน 2 ตัว ในชั้นหินทรายแป้งและหินโคลน ของหมวดหินภูกระดึง อายุจูแรสสิกตอนปลาย ประมาณ 150 ล้านปี ลักษณะของเต่าทั้ง 2 ตัว อยู่ในท่าหงายท้อง คณะสำรวจได้ดำเนินการขุดอย่างเป็นระบบเพื่อทำการปิดล้อมเปลือก และเคลื่อนกลับมาทำการอนุรักษ์ ซ่อมแซม ทำความสะอาดยังศูนย์ศึกษาวิจัยไดโนเสาร์ภูกุ่มข้าว และทำการศึกษาวิจัยต่อไป นอกจากนั้นยังพบลูกเต่าขนาด 5 เซนติเมตร ในสภาพสมบูรณ์ (รูปที่ 29 - 31)

### 1.13 แหล่งฟอสซิลช่องชาด จังหวัดหนองบัวลำภู

ฟอสซิลที่ขุดค้นพบ คือ กระดุกและฟันไดโนเสาร์ เศษกระดูกงูเต่า ฟันปลาฉลามน้ำจืด ฟันจะเข้ เปลือกและส่วนกลางตัวของปลาเลปิโดเทส ในชั้นหินทรายแป้งสีม่วงแดงและหินโคลนเขียวเทา ของหมวดหินภูกระดึง อายุจูแรสสิกตอนปลาย ประมาณ 150 ล้านปี

### 1.14 แหล่งฟอสซิล K – 3 จังหวัดกาฬสินธุ์

ฟอสซิลที่ขุดค้นพบ คือ กระดุกและฟันไดโนเสาร์ เศษกระดูกงูเต่า เปลือกปลาเลปิโดเทส และฟันจะเข้ในชั้นหินทรายแป้ง ของหมวดหินเสาขัว อายุครีเตเชียสตอนต้น ประมาณ 130 ล้านปี

### 1.15 แหล่งฟอสซิล K – 7 จังหวัดกาฬสินธุ์

ฟอสซิลที่ขุดค้นพบ คือ กระดุกและฟันไดโนเสาร์ เศษกระดูกงูเต่า เปลือกและกระดูกปลาเลปิโดเทส ฟันปลาฉลามน้ำจืด ฟันจะเข้ และไม้กลายเป็นหิน ในชั้นหินทรายแป้งสีม่วงแดงและหินโคลนสีเขียวเทา ของหมวดหินภูกระดึง อายุจูแรสสิกตอนปลายประมาณ 150 ล้านปี

### 1.16 แหล่งฟอสซิล K – 19 จังหวัดกาฬสินธุ์

ฟอสซิลที่ขุดค้นพบ คือ กระดุกไดโนเสาร์ และเศษกระดูกงูเต่า ในชั้นหินทรายแป้งและหินโคลน ของหมวดหินเสาขัว อายุครีเตเชียสตอนต้น ประมาณ 130 ล้านปี

### 1.17 แหล่งฟอสซิล K – 20 จังหวัดกาฬสินธุ์ (ภูด่านม้า)

ฟอสซิลที่ขุดค้นพบ คือ กระดุกสันหลังและฟันไดโนเสาร์ เศษกระดูกงูเต่า และเปลือกปลาเลปิโดเทส ในชั้นหินทรายแป้งและหินกรวดมน ของหมวดหินภูกระดึง อายุจูแรสสิกตอนปลาย ประมาณ 150 ล้านปี (รูปที่ 32)

### 1.18 แหล่งฟอสซิล K - 21 จังหวัดกาฬสินธุ์

ฟอสซิลที่ขุดค้นพบ คือ กระดุกขาหลังท่อนบนของไดโนเสาร์ซอโรพอด และหอยสองฝา น้ำจืดในชั้นหินทรายแป้งและหินโคลน ของหมวดหินเสาขัว อายุครีเตเชียสตอนต้น ประมาณ 130 ล้านปี (รูปที่ 33)

### 1.19 แหล่งฟอสซิลไม้กลายเป็นหินจังหวัดกาฬสินธุ์

ฟอสซิลไม้ที่ค้นพบ คือ ไม้กลายเป็นหินจำพวกสน ในหมวดหินภูกระดึง อายุจูแรสสิกตอนปลาย ประมาณ 150 ล้านปี





รูปที่ 26 ตัวอย่างฟันจระเข้ในแหล่ง MD - 2



รูปที่ 27 ตัวอย่างฟอสซิลพืชมวลของจระเข้ ในแหล่ง MD - 3



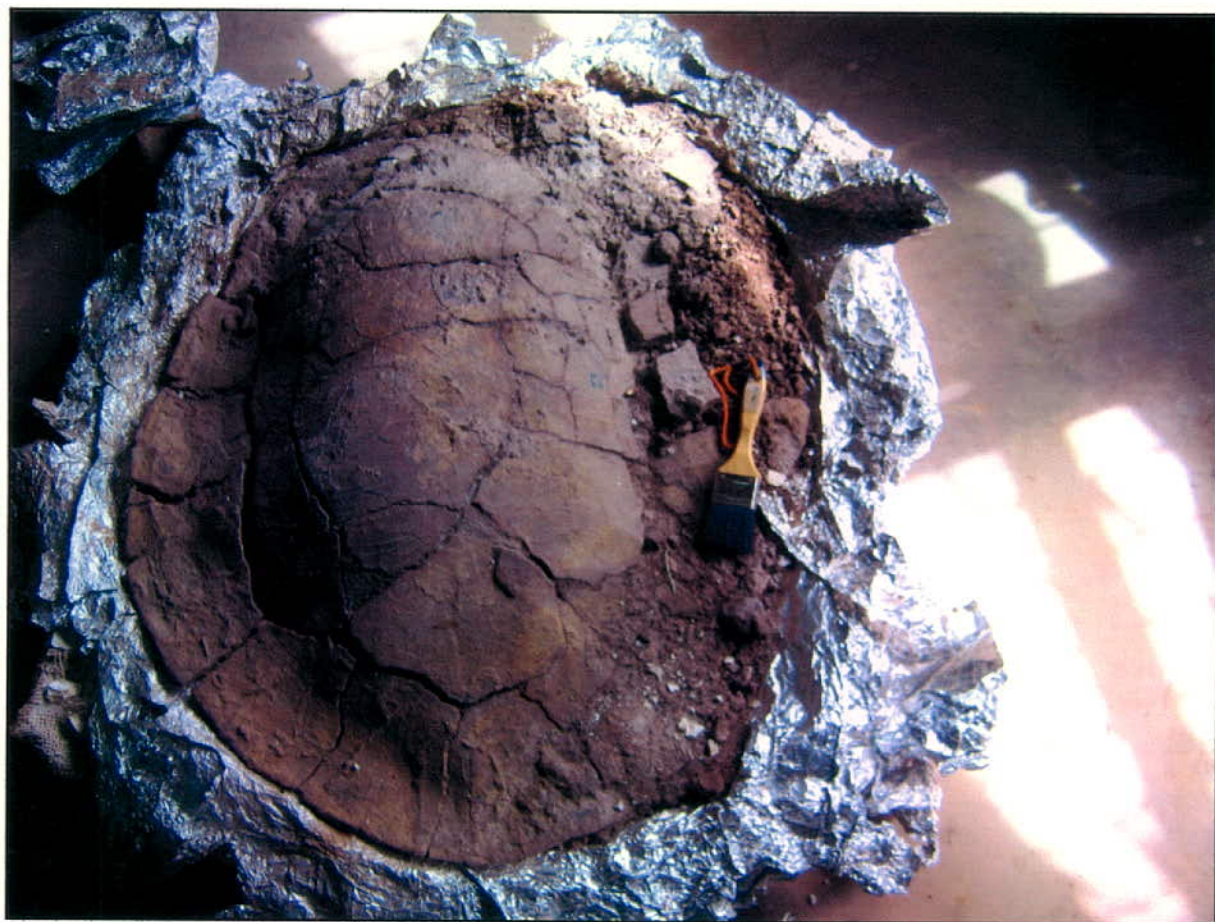


รูปที่ 28 ตัวอย่างฟอสซิลกระดูกง่าในแหล่ง MD - 4



รูปที่ 29 ค้นพบฟอสซิลเต้านขนาดใหญ่ในแหล่ง MD - 5





รูปที่ 30 ตัวอย่างฟอสซิลเต้านขนาด 1 เมตร ที่ทำการอนุรักษ์แล้วเสร็จในแหล่ง MD - 5



รูปที่ 31 ตัวอย่างฟอสซิลเต้านขนาด 5 เซนติเมตร ในแหล่ง MD - 5



### 1.20 แหล่งฟอสซิลพืชภาคเหนือ

ฟอสซิลไม้ที่ค้นพบ คือ เศษไม้ในหินโคลน หมวดหินภูกระดึง อายุจูแรสสิกตอนปลาย ประมาณ 150 ล้านปี นอกจากนี้ยังค้นพบปีกแมลงในชั้นหินทรายสีเทา

### 1.21 แหล่งฟอสซิลจังหวัดพิษณุโลก

ฟอสซิลที่ค้นพบ คือ เศษกระดูกงูเต่า ฟันจระเข้และเกล็ดปลา*เลปิโดเทส* ในชั้นหินทรายแป้ง ของ หมวดหินภูกระดึง อายุจูแรสสิกตอนปลาย ประมาณ 150 ล้านปี

## 2. การดำเนินการในห้องปฏิบัติการ

ทำการอนุรักษ์ ซ่อมแซมชิ้นตัวอย่างจากแหล่งต่างๆ ดังนี้ แหล่งปลาโบราณภูน้ำจั้น จำนวน 120 ตัวอย่าง แหล่งไดโนเสาร์เชียงม่วน จำนวน 10 ตัวอย่าง แหล่งไดโนเสาร์ขอนแก่น จำนวน 15 ตัวอย่าง แหล่งไดโนเสาร์ภูต่าน้ำ จำนวน 5 ตัวอย่าง แหล่งเต่าจังหวัดมุกดาหาร จำนวน 3 ตัวอย่าง โดยการทำความสะอาดชิ้นตัวอย่าง สกัดหินออกจากตัวอย่าง ซ่อมแซมชิ้นตัวอย่าง เคลือบน้ำยารักษาสภาพ และลงทะเบียนจัดเก็บตัวอย่าง (รูปที่ 34 - 35)

## 3. การจัดกิจกรรมเผยแพร่ความรู้ด้านวิชาการ

1. ค่ายตะลุยแดนไดโนเสาร์ร่วมกับชมรมรักไดโนเสาร์ ระหว่าง วันที่ 2 – 6 พฤษภาคม 2546 มีเยาวชนอายุระหว่าง 8 – 12 ปี เข้าร่วมกิจกรรม จำนวน 33 คน
2. กิจกรรมการฝึกอบรมเจ้าหน้าที่ป่าไม้ ณ เขตรักษาพันธุ์สัตว์ป่าภูหลวง จังหวัดเลย ในหัวข้อธรณีวิทยาทั่วไป และโบราณชีววิทยา 19 กันยายน 2546 มีผู้เข้าร่วมกิจกรรมจำนวน 40 คน
3. ค่ายเยาวชนรักไดโนเสาร์ร่วมกับโรงเรียนเพลินพัฒนา ระหว่าง 3 – 6 ตุลาคม 2546 มีเยาวชนและผู้ปกครอง เข้าร่วมกิจกรรม จำนวน 38 คน
4. ค่ายเยาวชนรักไดโนเสาร์ ระหว่างวันที่ 20 – 24 ตุลาคม 2546 มีเยาวชนอายุระหว่าง 8 – 12 ปี เข้าร่วมกิจกรรม จำนวน 35 คน
5. ร่วมกับสำนักงานกองทุนสนับสนุนการวิจัย (สกว.) จัดกิจกรรมค่ายเยาวชนยุวบรรพชีวิน "สำรวจกับนักวิจัย สืบต่อลมหายใจนักคิด ครั้งที่ 8 ตอนไขปริศนาฟอสซิล" ระหว่างวันที่ 26 – 29 เมษายน 2547 มีเยาวชนเข้าร่วมกิจกรรม จำนวน 23 คน
6. ร่วมกับบริษัท SE – ED จัดกิจกรรมค่ายเยาวชนตะลุยถิ่นไดโนเสาร์ ระหว่างวันที่ 20 – 24 ตุลาคม 2547 มีเยาวชนอายุระหว่าง 8 – 12 เข้าร่วมกิจกรรม จำนวน 134 คน
7. ร่วมกับกรมทรัพยากรธรณีวิทยาจัดกิจกรรมค่ายยุวมัคคุเทศก์ ระหว่าง วันที่ 4 – 6 พฤศจิกายน 2547 มีเยาวชนอายุระหว่าง 13 – 17 ปี เข้าร่วมกิจกรรม จำนวน 80 คน
8. ร่วมกับสำนักงานกองทุนสนับสนุนการวิจัย (สกว.) จัดกิจกรรมโครงการค่ายเรียนรู้อัศจรรย์วิทยาจากฟอสซิล ไดโนเสาร์ ระหว่าง วันที่ 7 - 12 ธันวาคม 2547 มีครูและนักเรียนจากทั่วประเทศ เข้าร่วมกิจกรรม จำนวน 34 คน
9. ค่ายเยาวชนรักไดโนเสาร์ ระหว่างวันที่ 26 – 30 มีนาคม 2548 มีเยาวชนอายุ 8 – 12 ปี เข้าร่วมกิจกรรม จำนวน 9 คน
10. ร่วมกับสำนักงานกองทุนสนับสนุนการวิจัย (สกว.) จัดกิจกรรมโครงการ การเรียนรู้อัศจรรย์วิทยาจากฟอสซิล ไดโนเสาร์ ระหว่างวันที่ 9 – 10 กรกฎาคม 2548 มีประชาชนเข้าร่วมกิจกรรมจำนวนมาก จัดกิจกรรมที่ Central world ชั้น 6 อุทยานการเรียนรู้





รูปที่ 34 การอนุรักษ์ ช่อมแซม ทำความสะอาดตัวอย่างฟอสซิลจากแหล่งต่างๆ



รูปที่ 35 การอนุรักษ์ตัวอย่างฟอสซิลต่างจากแหล่ง MD - 5

#### 4. การเดินทางไปทำการศึกษาวิจัยที่ประเทศฝรั่งเศส

1. ดร.วราวุธ สุธีธร เดินทางไปฝรั่งเศส เมื่อวันที่ 19 ธันวาคม 2545 – 16 มกราคม 2546 เพื่อทำการศึกษาวิจัยตัวอย่างฟอสซิล EVA และวางแผนการสำรวจในประเทศไทย ปีต่อไป ณ Musée des Dinosaures, 11260 Espérazza, France และ กรุงปารีส
2. นายอุดม จำรัสไว นายพิสิทธิ์ ยวงเดชกล้า และ นายสายยันต์ อินทะสร้อย เดินทางไปฝรั่งเศส เมื่อวันที่ 15 สิงหาคม – 19 กันยายน 2547 เพื่อร่วมปฏิบัติงานการขุดสำรวจและปฏิบัติการในห้องปฏิบัติการ ณ Musée des Dinosaures, 11260 Espérazza, France
3. นายสุรเวช สุธีธร เดินทางไปฝรั่งเศส เมื่อวันที่ 19 พฤษภาคม – 11 กันยายน 2548 เพื่อทำการศึกษาวิจัยตัวอย่างฟอสซิลไดโนเสาร์ซอโรพอด ทำการขุดสำรวจและปฏิบัติการในห้องปฏิบัติการ ณ กรุงปารีส และ Musée des Dinosaures, 11260 Espérazza, France

#### 5. ผู้เชี่ยวชาญฝรั่งเศสที่มาร่วมงานศึกษาวิจัยในประเทศไทย

ผู้เชี่ยวชาญฝรั่งเศสที่มาร่วมงานศึกษาวิจัยในประเทศไทยได้แก่ Dr. Eric Buffetaut, Dr. Gills Cuny, Dr. Lionel Cavin, Dr. Jean le Ioeuff, Dr. Haiyan Tong, Dr. Marc Philippe, Dr. Julien Claude, Prof. Georges Barale, Petra Lutat, Dr. Emmanuel Fara, Dr. Ute Richter and Dr. Peter Giffith

#### 6. นักวิจัยภายนอกที่เข้ามาเพื่อทำวิจัยในสถาบัน

คณะนักวิจัยภายนอกที่เข้ามาทำการศึกษาวิจัยได้แก่ Mr. Romain Amiot นักศึกษาปริญญาเอก มหาวิทยาลัยลิยอง (Lyon University) Mr. Vincent Fernandez นักศึกษาปริญญาโท มหาวิทยาลัยปารีส 11 (Paris 11 University) Mr. Jeffrey A. Wilson นักวิจัยอิสระ มหาวิทยาลัยรัฐมิชิแกน

#### 7. การเข้าร่วมในการประชุมสัมมนา

1. เข้าร่วมประชุม ICPSEA (International Conference on Palaeontology of South – East Asia) ครั้งที่ 1 ณ มหาวิทยาลัยมหาสารคาม วันที่ 27 – 30 ตุลาคม 2546
2. เข้าร่วมสัมมนาเรื่อง Recent Advances and Methods in Paleobiology ณ มหาวิทยาลัยมหาสารคาม วันที่ 23 – 24 มิถุนายน 2547
3. เข้าร่วมประชุมสัมมนาเรื่อง โครงการ “การจัดทำแผนแม่บทการจัดการทรัพยากรธรณี (แผนแม่บทการบริหารจัดการซากดึกดำบรรพ์)” ณ โรงแรมเดอะ ทวิน ทาวเวอร์ วันที่ 13 กรกฎาคม 2548

## บทที่ 3

### ผลงานทางวิชาการ

#### 3.1 การตีพิมพ์ผลงานระดับนานาชาติ

1. Buffetaut, E., Suteethorn, V., Le Loeuff, J., Cuny, G., Tong, H. and Khansubha, S. (2002). The first giant dinosaur: a large sauropod from Late Triassic of Thailand. *Comptes Rendus Palevol*, 1, pp. 103-109.
2. Le Loeuff, J., Khansubha, S., Buffetaut, E., Suteethorn, V., Tong, H. and Souillat, C. (2002). Dinosaur footprints from the Phra Wihan Formation (Early Cretaceous of Thailand). *Comptes Rendus Palevol*, 1, 287 -292.
3. Tong, H., Buffetaut, E. and Suteethorn, V. (2002). Middle Jurassic turtles from Southern Thailand. *Geological Magazine*, 139(6), 678-697.
4. Buffetaut, E., Suteethorn, V., Le Loeuff, J., Cuny, G., Tong, H. and Khansubha, S. (2002). A review of the sauropod dinosaur of Thailand. In *Proceeding of the Symposium on Geology of Thailand* (N. Mantajit, ed.), DMR, Bangkok. pp. 95 - 101
5. Buffetaut, E., Suteethorn, V., Cuny, G., Khansubha, S., Tong, H. Le Loeuff, J., & Cavin, L. Dinosaurs in Thailand. *Maharakham University Journal* Vol 22 Special Issue, 2003 *Proceeding of 1st International Conference on Palaeontology of Southeast Asia* Oct. 27-30 2003. pp. 69-81.
6. Buffetaut, E., Suteethorn, V., Tong, H., Cuny, G. and Cavin, L. (2003). A Pterodactylid tooth from the Sao Khua Formation (Lower Cretaceous) of Thailand. *Maharakham University Journal* Vol 22 Special Issue, 2003 *Proceeding of 1st International Conference on Palaeontology of Southeast Asia* Oct. 27-30 2003. pp. 92-98.
7. Cavin, L., Suteethorn, V., Khansubha, S., Buffetaut, E., Tong, H. (2003). A new Semionotid (Actinopterygii, Neopterygii) from the Late Jurassic-Early Cretaceous of Thailand. *C.R. Palevol* 2, pp. 291-297.
8. Cavin, L., Suteethorn, V., Buffetaut, E., Lauprasert, K., Loeuff, J. Le., Lutat, P., Philippe, M., Richter, U. and Tong, H. (2003). Palaeobiogeographical affinities of the fishes from Phu Nam Jun, Jurassic – Early Cretaceous of North- Eastern Thailand. *Maharakham University Journal* Vol 22 Special Issue, 2003 *Proceeding of 1st International Conference on Palaeontology of Southeast Asia* Oct. 27-30 2003. pp. 217-227.
9. Cuny, G., Buffetaut, E., Suteethorn, V. and Philippe, M. (2003). Hybodont sharks from the Mesozoic Khorat group of Thailand. *Maharakham University Journal* Vol 22 Special Issue, 2003 *Proceeding of 1st International Conference on Palaeontology of Southeast Asia* Oct. 27-30 2003. pp. 49 – 68.
10. Le Loeuff, J., Suteethorn, V., Buffetaut, E., Wongko, K., Tong, H., Tonprom, W., Souillat, C. and Cavin, L. (2003). The first dinosaur footprints from the Khok Kruat Formation (Aptian of Northeastern Thailand). *Maharakham University Journal* Vol 22 Special Issue, 2003 *Proceeding of 1st International Conference on Palaeontology of Southeast Asia* Oct. 27-30 2003. pp. 83-91.
11. Tong, H., Buffetaut, E. and Suteethorn, V. (2003). Mesozoic turtles of Thailand. *Maharakham University Journal*. Vol 22 Special Issue, 2003 *Proceeding of 1st International Conference on Palaeontology of Southeast Asia* Oct. 27 - 30 .pp. 251-252.
12. Philippe, M., Suteethorn, V., Lutat, P., Buffetaut, E., Cavin, L., Cuny, G. and Barale, G. 2004. Stratigraphical and palaeobiogeographical significance of fossil wood from the Khorat Group (Mesozoic of Thailand). *Geol. Mag.* 141 (3), pp. 319-329.
13. Martin Sander, P., Klein, N., Buffetaut, E., Cuny, G., Suteethorn, V. and Le Loeuff, J. 2004. Adaptive radiation in sauropod dinosaur: bone histology indicates rapid evolution of giant body size through acceleration. *Organisms Diversity & Evolution* 4 (2004), pp. 165 – 173.
14. Buffetaut, E., Dyke, G., Suteethorn, V. and Tong, H. 2005. First record of a fossil bird from the Early Cretaceous of Thailand. *C.R. Palevol* 4 (2005). Pp. 681 – 686.

### 3.2 การตีพิมพ์ผลงานระดับประเทศ

1. วราวุธ สุธีธร, อัมพร คำชู, อุดม จำรัสไว, เสกสรร ใจวังโลก, กมลลักษณ์ วงษ์โก, วนิดา ตันพรหม, สายยันต์ อินะสร้อย, พิสิทธิ์ ยวงเดชกล้า และ สถาพร กาวินทร. (2546). รายงานเบื้องต้นการจัดการซากดึกดำบรรพ์เชียงใหม่. การประชุมเสนอผลงานทางวิชาการ สำนักธรณีวิทยา กรมทรัพยากรธรณี ประจำปี 2546 วันที่ 22 – 23 กันยายน 2546 หน้า 53 – 54
2. วราวุธ สุธีธร, อัมพร คำชู, อุดม จำรัสไว, เสกสรร ใจวังโลก, กมลลักษณ์ วงษ์โก, วนิดา ตันพรหม, สายยันต์ อินะสร้อย, พิสิทธิ์ ยวงเดชกล้า และ สถาพร กาวินทร. (2546). รายงานเบื้องต้นการศึกษาวิจัยซากปลาโบราณแหล่ง ภูน้ำจั้น จังหวัดกาฬสินธุ์. การประชุมเสนอผลงานทางวิชาการ สำนักธรณีวิทยา กรมทรัพยากรธรณี ประจำปี 2546 วันที่ 22 – 23 กันยายน 2546 หน้า 51 – 52
3. กมลลักษณ์ วงษ์โก, วราวุธ สุธีธร, อุดม จำรัสไว, วนิดา ตันพรหม, สายยันต์ อินะสร้อย, พิสิทธิ์ ยวงเดชกล้า และ Jean Le Loeuff. (2547). รายงานเบื้องต้นการศึกษาวิจัยแหล่งรอยตีนไดโนเสาร์ อำเภอกำแพงแสน จังหวัด นครพนม. การประชุมเชิงปฏิบัติการ เรื่อง การเพิ่มสมรรถนะการปฏิบัติงานธรณีวิทยา : ข้อมูลฐานธรณีวิทยาไทย มิติใหม่ กรมทรัพยากรธรณี วันที่ 3 – 7 กันยายน 2547 หน้า 71 – 74 .

### 3.3 การตีพิมพ์ผลงานใน Proceeding

1. Buffetaut, E., Suteethorn, V. 2002. (oral communication) Comparative dental anatomy of Jurassic and Cretaceous Sauropod Dinosaurs from Thailand. 3rd Cuvier Symposium, Munbeliard, France.
2. Cavin, L., Suteethorn, V., Buffetaut, E., Bunchalee, P., Cuny, G., Lauprasert, K., Lutat, P., and Tong, H. 2002. The first Halecomorph fish from Southeast Asia: A sinamiidae (Amiiformes) from the Lower Cretaceous Sao Khua Formation of Thailand. 7th European Workshop of Vertebrate palaeontology, Sibiu, Romania.
3. Cuny, G., Suteethorn, V., and Buffetaut, E. 2002. (oral communication) Palaeobiology of hybodont sharks from the Lower Cretaceous of Thailand. 3th Cuvier Symposium, Munbeliard, France.
4. Suteethorn, V., Cavin, L., Lauprasert, K., and P. Lutat. 2002. (oral communication) A new fish locality from the Continental Late Jurassic - lower Cretaceous of northeastern Thailand. 3th Cuvier Symposium, Munbeliard, France.
5. Tong, H., Buffetaut, E., Suteethorn, V. And Srisuk, P. (2004). First carettochelyid turtle from the Lower Cretaceous of Thailand. 2nd meeting of EAVP, Brno. URRS.

### 3.4 การตีพิมพ์ในวารสาร

1. วราวุธ สุธีธร (2543) ความหลากหลายของไดโนเสาร์ในบริเวณภาคตะวันออกเฉียงเหนือ. Biodiversity, ISSN 1513 – 3044 ปีที่ 2 ฉบับที่ 5 เดือนพฤษภาคม – มิถุนายน 2543. ไทย, หน้า 3 – 4
2. Suteethorn, V. (2004). ประวัติกำเนิดชีวิตในประเทศไทย. กำเนิดชีวิตบนพื้นพิภพ. National Geographic, Thailand. pp. 8 – 15.
3. จุมพล เหมะคิรินทร์. (2547). ปริศนาซากปลาโบราณเลปีโดเทส อายุ 150 ล้านปี ที่กาฬสินธุ์. Update, SE-ED Book. ไทย. หน้า 1 – 7.
4. วราวุธ สุธีธร. (2547). บรรพชีวินศึกษา เกล็ดพญานาค (พบปลาชนิดใหม่ยุคไดโนเสาร์). National Geographic ไทย. หน้า 20.
5. วราวุธ สุธีธร. (2547). ร่องรอยดึกดำบรรพ์บันทึกจากธรรมชาติ. อนุสาร อสท. ปีที่ 45 ฉบับที่ 1 สิงหาคม 2547. ไทย. หน้า 108 – 109.
6. วราวุธ สุธีธร. (2548). ไดโนเสาร์จากบันทึกธรรมชาติ. พระมิ่งขวัญ. หนังสือวันเด็กแห่งชาติ ปี 2548. สำนักงานคณะกรรมการการศึกษาขั้นพื้นฐาน กระทรวงศึกษาธิการ, ไทย. หน้า 45 – 52.

### 3.5 การตีพิมพ์ในหนังสือต่างประเทศ

1. Gee, H. and Rey, V. L. ( 2003). Isanosaurus. A Field guide to Dinosaurs. Barron's, Canada. pp. 42 – 43.
2. Dixon, D. and Malam, J. (2004). Dating fossil. Dinosaur. Dorling Kindersley Limited, London. pp. 38 – 39.
3. Coenraads, R. R. (2004). Things long extinct. Rock & fossils. The Macmillan visual guide, Australia. pp.

### 3.6 การผลิตหนังสือ แบบเรียน

1. สสวท.(2548).วิวัฒนาการชีววิทยา เล่ม 5. สถาบันส่งเสริมการสอนวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยี,กระทรวงศึกษาธิการ,ไทย.หน้า 115 – 117.

### 3.7 การนำเสนอโปสเตอร์ผลงานวิจัย

1. เรื่อง วิวัฒนาการและความหลากหลายทางชีวภาพช่วงมหายุคมีโซโซอิก ในการประชุมประจำปี BRT ณ. โรงแรมโลตัสปางสวนแก้ว เชียงใหม่ วันที่ 13 – 16 ตุลาคม 2546
2. เรื่อง The Phu Nam Jun locality, Late Jurassic – Early Cretaceous of northeastern Thailand การประชุม BRT ครั้งที่ 8 ระหว่างวันที่ 14 – 17 ตุลาคม 2547 ณ. โรงแรมโดมอนพาลีส จ.สุราษฎร์ธานี
3. เรื่อง Fossil vertebrate footprint of Southeast Asia (Thailand and Laos) การประชุม BRT ครั้งที่ 8 ระหว่างวันที่ 14 – 17 ตุลาคม 2547 ณ. โรงแรมโดมอนพาลีส จ.สุราษฎร์ธานี
4. เรื่อง แหล่งปลาน้ำจืดดีตกด้าบรพพ์แหล่งใหม่อายุ 150 ล้านปี จากภาคอีสานของไทยการประชุม BRT ครั้งที่ 8 ระหว่างวันที่ 14 – 17 ตุลาคม 2547 ณ. โรงแรมโดมอนพาลีส จ.สุราษฎร์ธานี
5. เรื่อง Fossil turtles of Thailand การประชุม BRT ครั้งที่ 9 ระหว่างวันที่ 14 – 17 ตุลาคม 2547 ณ. โรงแรม โดมอนพาลีส จ.สุราษฎร์ธานี
6. เรื่อง ไอโซตอนท์กลุ่มใหม่ ในชั้นหินเสาขัวของประเทศไทย การประชุม BRT ครั้งที่ 9 ระหว่างวันที่ 14 – 17 ตุลาคม 2547 ณ. โรงแรมโดมอนพาลีส จ.สุราษฎร์ธานี

### 3.8 รายงานผลงานทางวิชาการ

1. Meesook, A., Teerarungsigul, N. & Sanengsrichan, W. (2003) Stratigraphy and faunal aspects of Mesozoic rocks in the Mae Sot and Umphang Areas of Tak Province, Northwestern Thailand.
2. Meesook, A., Teerarungsigul, N. & Sanengsrichan, W. (2003) Stratigraphy and faunal aspects of Mesozoic rocks in the Thung Song and Khlong Thom areas of Nakhon Si Thammarat and Krabi Province, Peninsular Thailand.
3. Meesook, A., Teerarungsigul, N. & Sanengsrichan, W. (2004) Stratigraphy and faunal aspects of Mesozoic rocks in the Ao Luk and Plai Pharaya areas Krabi Province, Peninsular Thailand.
4. Meesook, A., Teerarungsigul, N. & Sanengsrichan, W. (2004) Stratigraphy and faunal aspects of Mesozoic rocks in the Pathiu, Tha Sae and Langsuan areas of Province, Peninsular Thailand.
5. Meesook, A., Teerarungsigul, N. & Sanengsrichan, W. (2005) Stratigraphy and faunal aspects of Mesozoic rocks in the Phop Phra area of Phop Phra District, Tak Province, western Thailand.

### 3.9 การสร้างองค์ความรู้ใหม่

#### New genus จำนวน 4 new genus ประกอบด้วย

1. *Isanosaurus attavipachi* n.g., n.sp.(2545)
2. *Siamochelys peninsularis* n.g., n.sp.(2545)
3. *Isanodus paladeji* n. g, n. sp (2547)
4. *Isanemys srisuki* n. g. n. sp.(2548)

#### New species จำนวน 2 new species ประกอบด้วย

1. *Lepidotes buddhabutrensis*.n.sp. (2547)
2. *Lonchidion khoratensis* nov. sp. (2547)



**นักศึกษาปริญญาโท – นักศึกษาปริญญาเอก จำนวน 10 คน ประกอบด้วย**

1. นายคมสร เล่าห์ประเสริฐ (ปี 2545)
2. นายภาสกร บุญชาติ (ปี 2545)
3. นายวันชัย สังข์สุข (ปี 2545)
4. นางสาวศศิธร ชันสุภา (ปี 2545)
5. นายสุรเวช สุธีธร (ปี 2546)
6. นางสาวธิดา แสนยะมูล (ปี 2546)
7. นางสาวอุทุมพร ดีศรี (ปี 2546)
8. นางสาวสุชาดา คำหา (ปี 2546)
9. นายธีรพร กฤตาสตร์ (ปี 2546)
10. นางสาววิไลลักษณ์ นาคศรี (ปี 2547)

## บทที่ 4

### ข้อเสนอแนะ

#### การพัฒนาเครือข่ายในระดับชาติและท้องถิ่น

ร่วมก่อตั้งชมรมรักชาติโนเสาร์และจัดกิจกรรมค่ายเยาวชนในช่วงปิดเทอม จำนวน 11 โครงการ โดยมีผู้เข้าร่วมกิจกรรมทั้งสิ้น 456 คน ซึ่งทำให้เกิดโครงการย่อยขึ้นคือ ในพื้นที่อำเภอสหัสขันธ์ เกิดชมรมยุวมัคคุเทศก์ เพื่อเผยแพร่ข้อมูลของไดโนเสาร์ให้กับประชาชนที่มาเยี่ยมชมได้รับทราบความเป็นมาของแหล่ง และเป็นเครือข่ายในการค้นหาฟอสซิลในพื้นที่ ทำให้พบแหล่งฟอสซิลใหม่คือ แหล่งภูสิงห์ หากได้รับการสนับสนุนอย่างต่อเนื่องจะส่งผลให้มีการมีการพัฒนางานในด้านบรรพชีวินวิทยา ในระบบรากหญ้าของไทย

#### การพัฒนาหลักสูตรในสถาบันการศึกษาต่าง ๆ

ปัจจุบันโดยความร่วมมือระหว่างโครงการวิวัฒนาการและความหลากหลายทางชีวภาพช่วงมหายุคมีโซโซอิก และโครงการสภาพภูมิศาสตร์บรรพกาลของฟอสซิลพืชยุคเพอร์เมียนในประเทศไทย: ความสัมพันธ์กับเพลทเทคโทนิก โดยการเปรียบเทียบกับข้อมูลซากดึกดำบรรพ์ กับคณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยมหาสารคามเปิดหลักสูตรวิทยาศาสตร์มหาบัณฑิต สาขาวิชาบรรพชีวิน (หลักสูตรนานาชาติ) แต่เดิมสาขาดังกล่าวอยู่ในสาขาชีววิทยา

#### การพัฒนาและการจัดการความรู้

เพิ่มความร่วมมือระหว่างองค์กรทางมหาวิทยาลัยที่มีการสอนด้านบรรพชีวินวิทยา ทั้งในระดับปริญญาตรี ปริญญาโท ปริญญาเอก ประกอบด้วย มหาวิทยาลัยเชียงใหม่ มหาวิทยาลัยเทคโนโลยีสุรนารี จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย มหาวิทยาลัยมหาสารคาม ฯลฯ ซึ่งจะทำให้เกิดองค์ความรู้ที่ครอบคลุมพื้นที่ทั่วประเทศไทย โดยเห็นได้ว่ามหาวิทยาลัยต่างๆ ที่มีการเรียนการสอนด้านบรรพชีวินวิทยาจะไม่มีการขอรับทุนสนับสนุนการวิจัยด้านฟอสซิลจากโครงการบิอาร์ที่ซึ่งอาจเนื่องมาจากการได้รับการสนับสนุนเงินทุนจากต่างประเทศ ไม่ว่าจะเป็นประเทศญี่ปุ่น จีน ฝรั่งเศส หรือ อเมริกา โดยเป็นทุนที่สนับสนุนทั้งด้านการวิจัยและการศึกษาต่อในระดับสูง และทุนดังกล่าวยังไม่มีการผูกมัดจากเจ้าของทุน

#### การพัฒนากำลังคน

เสริมกำลังด้านการวิจัยโดยเพิ่มปริมาณของผู้ช่วยวิจัยให้มากขึ้น ซึ่งในอนาคตผู้ช่วยวิจัยเหล่านั้นจะเป็นกำลังสำคัญในการวิจัยและทำการศึกษาต่อในระดับสูง ในส่วนของผู้ช่วยวิจัยเดิมทำการเพิ่มศักยภาพในการทำงานโดยส่งไปศึกษาและฝึกอบรมยังต่างประเทศเพื่อเรียนรู้การทำงานในภาคสนาม การสำรวจ ขุดค้น เก็บตัวอย่างและเทคนิค การอนุรักษ์ ซ่อมแซม ทำความสะอาดตัวอย่างในห้องปฏิบัติการ

#### การเชื่อมโยงและการใช้ประโยชน์ในระดับชาติ

การศึกษาด้านฟอสซิลทำให้เกิดประโยชน์ในระดับชาติทั้งในด้านการศึกษา และ เศรษฐกิจ ซึ่งในด้านการศึกษาทำให้เกิดทฤษฎีใหม่ และมีการค้นพบฟอสซิลชนิดใหม่ สกุลใหม่ขึ้น เป็นที่ยอมรับในระดับนานาชาติ ส่วนในด้านเศรษฐกิจทำให้แหล่งที่มีการค้นพบฟอสซิลได้รับพัฒนาเป็นแหล่งท่องเที่ยวเชิงอนุรักษ์ เกิดรายได้สู่ชุมชน

#### งานที่ BRTน่าจะสนับสนุนเพิ่มเติม

เพิ่มพื้นที่ในการศึกษาให้ครอบคลุมทั่วประเทศ โดยแบ่งการศึกษาออกเป็นช่วงมหายุค ประกอบด้วยมหายุคพาลีโอโซอิก มีโซโซอิก และซีโนโซอิก ซึ่งจะต้องทำการศึกษาถึงวิวัฒนาการและความหลากหลายทางชีวภาพของพืชและสัตว์เริ่มจากช่วงมหายุคพาลีโอโซอิก มีโซโซอิก และซีโนโซอิก ในพื้นที่ส่วนที่ยังไม่ได้สำรวจ และสนับสนุนการวิจัยของนักศึกษาทั้งระดับปริญญาตรี โท ถึง เอก ให้เพิ่มขึ้น

รายงานฉบับสมบูรณ์  
เอกสารผลงานทางวิชาการ  
โครงการพัฒนาการและความหลากหลายทางชีวภาพ  
ช่วงมหายุคมีโซโซอิกในประเทศไทย

คณะผู้วิจัย

- |                       |  |
|-----------------------|--|
| 1. ดร.วรารุณ สุธีธร   | หัวหน้าโครงการ                         |
| 2. Dr. Eric BUFFETAUT | หัวหน้าโครงการฝ่ายฝรั่งเศส             |
| 3. ดร.เรื่อน สมณะ     | หัวหน้าโครงการฝ่ายมหาวิทยาลัยมหาสารคาม |

สนับสนุนโดยโครงการพัฒนาองค์ความรู้  
และศึกษานโยบายการจัดการทรัพยากรชีวภาพ  
ในประเทศไทย (โครงการ BRT)

## สารบัญ

|  | หน้า |
|--|------|
| กิตติกรรมประกาศ  | i    |
| สารบัญ   | ii   |
| <b>ผลงานทางวิชาการ</b>   |      |
| <b>การตีพิมพ์ผลงานระดับนานาชาติ</b>  |      |
| The first giant dinosaur: a large sauropod from Late Triassic of Thailand  | 1    |
| Middle Jurassic turtles from Southern Thailand   | 2    |
| Dinosaur footprints from the Phra Wihan Formation (Early Cretaceous of Thailand)   | 3    |
| A review of the sauropod dinosaur of Thailand  | 4    |
| Dinosaurs in Thailand  | 5    |
| A Pterodactyloid tooth from the Sao Khua Formation (Lower Cretaceous) of Thailand  | 6    |
| A new Semionotid (Actinopterygii, Neopterygii) from the Late Jurassic-Early Cretaceous of Thailand                               | 7    |
| Palaeobiogeographical affinities of the fishes from Phu Nam Jun, Jurassic – Early Cretaceous of North- Eastern Thailand          | 8    |
| Hybodont sharks from the Mesozoic Khorat group of Thailand   | 9    |
| The first dinosaur footprints from the Khok Kruat Formation (Aptian of Northeastern Thailand).                                   | 10   |
| Mesozoic turtles of Thailand   | 11   |
| Stratigraphical and palaeobiogeographical significance of fossil wood from the Khorat Group (Mesozoic of Thailand)               | 12   |
| Adaptive radiation in sauropod dinosaur: bone histology indicates rapid evolution of giant body size through acceleration        | 13   |
| First record of a fossil bird from the Early Cretaceous of Thailand  | 14   |
| <b>ผลงานทางวิชาการ ข.</b>  |      |
| <b>การตีพิมพ์ผลงานระดับประเทศ</b>  |      |
| รายงานเบื้องต้นการจัดการซากดึกดำบรรพ์เชียงใหม่   | 15   |
| รายงานเบื้องต้นการศึกษาวิจัยซากปลาโบราณแหล่งภูน้ำจั้น จังหวัดกาฬสินธุ์   | 16   |
| รายงานเบื้องต้นการศึกษาวิจัยแหล่งรอยตีนไดโนเสาร์ อำเภอกำแพงแสน จังหวัดนครพนม.  | 17   |
| <b>ผลงานทางวิชาการ ค.</b>  |      |
| <b>การตีพิมพ์ผลงานใน Proceeding</b>  |      |
| Comparative dental anatomy of Jurassic and Cretaceous Sauropod Dinosaurs from Thailand   | 18   |
| The first Halecomorph fish from Southeast Asia A sinamidae (Amiiformes) from the Lower Cretaceous Sao Khua Formation of Thailand | 19   |
| Palaeobiology of hybodont sharks from the Lower Cretaceous of Thailand   | 20   |
| A new fish locality from the Continental Late Jurassic - lower Cretaceous of northeastern Thailand                               | 21   |
| First carettochelyid turtle from the Lower Cretaceous of Thailand  | 22   |

**ผลงานทางวิชาการ ก.**  
**การตีพิมพ์ผลงานระดับนานาชาติ**



# The first giant dinosaurs: a large sauropod from the Late Triassic of Thailand

Eric Buffetaut<sup>a,\*</sup>, Varavudh Suteethorn<sup>b</sup>, Jean Le Loeuff<sup>c</sup>, Gilles Cuny<sup>d,e</sup>, Haiyan Tong<sup>a</sup>, Sasidhorn Khansubha<sup>b</sup>

<sup>a</sup> CNRS, 16, cour du Liégar, 75013 Paris, France

<sup>b</sup> Geological Survey Division, Department of Mineral Resources, Rama VI Road, Bangkok 10400, Thailand

<sup>c</sup> Musée des Dinosauriens, 11260 Espéraza, France

<sup>d</sup> Geological Museum, University of Copenhagen, Øster Voldgade 5-7, 1350 Copenhagen K, Denmark

<sup>e</sup> Faculty of Science, Mahasarakham University, Mahasarakham 44150, Thailand

Received 28 January 2002; accepted 5 March 2002

Communicated by Yves Coppens

**Abstract** – Newly discovered sauropod material from the Upper Triassic of northeastern Thailand reveals that some of the earliest sauropods had already reached a very large size. A 1 m long humerus is within the size range of large Jurassic sauropods such as *Camarasaurus* and suggests an animal reaching a length of 12 to 15 m. It took sauropodomorph dinosaurs some 20 million years to produce giant forms, a rapid size increase when compared with that observed in the evolution of other dinosaurs, such as ornithischians. *To cite this article: E. Buffetaut et al., C. R. Palevol 1 (2002) 103–109.* © 2002 Académie des sciences / Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

**Thailand / Upper Triassic / Dinosauria / Sauropoda / giantism**

**Résumé** – Les premiers dinosaures géants : un grand sauropode du Trias de Thaïlande. De nouveaux restes de sauropodes du Trias supérieur du Nord-Est de la Thaïlande révèlent que certains de ces très anciens sauropodes atteignaient déjà une très grande taille. Un humérus long de 1 m est comparable par la taille aux grands sauropodes du Jurassique, tels que *Camarasaurus*, et suggère un animal atteignant 12 à 15 m de longueur. Il fallut aux sauropodomorphes quelque 20 Ma pour produire des formes géantes, ce qui indique un accroissement de taille rapide par rapport à ce que l'on observe dans d'autres groupes de dinosaures, comme les ornithischiens. *Pour citer cet article : E. Buffetaut et al., C. R. Palevol 1 (2002) 103–109.* © 2002 Académie des sciences / Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

**Thaïlande / Trias supérieur / Dinosauria / Sauropoda / gigantisme**

## Version abrégée

Les plus grands des dinosaures étaient les sauropodes, avec des poids estimés atteignant 90 t [18] et des longueurs dépassant en général 10 m. Jusqu'à une date récente, les plus anciens sauropodes connus remontaient au Jurassique inférieur, mais des sauropodes du Trias ont maintenant été découverts en Thaïlande [3]. Le spécimen décrit ci-dessous montre que certaines de ces formes triasiques atteignaient déjà une taille gigantesque. La comparaison avec d'autres groupes de dinosaures suggère que l'évolution vers une taille gigantesque fut relativement rapide chez les sauropodomorphes.

Le plus ancien sauropode actuellement connu a récemment été signalé dans la Formation Nam Phong (Trias supérieur de Thaïlande) [3], sur la base d'un squelette incomplet, décrit sous le nom d'*Isanosaurus attavipachi*, qui appartient apparemment à un individu n'ayant pas atteint le stade adulte. La longueur du type d'*Isanosaurus attavipachi* a été estimée à environ 6,50 m, ce qui est peu pour un sauropode.

Un deuxième spécimen de sauropode a été découvert récemment dans un site proche de celui qui a livré le premier squelette, près du village de Ban Non Thaworn (Province de Chaiphum, Nord-Est de la Thaïlande). Ce nouveau gisement, appelé Khok Hin Poeng, se trouve, lui

\* Correspondence and reprints.

E-mail address: Eric.Buffetaut@wanadoo.fr (E. Buffetaut).

aussi, dans les grès rouges continentaux de la formation Nam Phong, qui est rapportée au Norien supérieur ou au Rhétien sur des arguments palynologiques [20]. Les ossements trouvés à Khok Hin Poeng sont plus ou moins érodés et appartiennent, semble-t-il, à un seul individu. Il s'agit d'un humérus droit assez bien conservé, de fragments de l'humérus gauche, d'un possible fragment de tête de fémur, d'un possible fragment de l'extrémité proximale d'un tibia, d'un centrum de vertèbre caudale du milieu de la queue et d'un centrum caudal distal.

La vertèbre caudale de la région moyenne de la queue est amphicoele, avec des faces articulaires ovales. L'arc neural, cassé, s'insérerait sur la partie antérieure du centrum. Les processus transverses étaient aussi en position assez antérieure. Il existe ventralement une arête médiane et des facettes articulaires bien marquées pour les chevrons. Longueur totale du centrum : 110 mm. Hauteur de la face articulaire antérieure : 120 mm.

L'humérus (CH5-1), presque complet mais érodé dans la région distale, est de grande taille et clairement de type sauropode. Il montre une expansion proximale marquée. La diaphyse, relativement étroite, est aplatie craniocaudalement et de section ovale. Il existe une forte crête deltopectorale, qui débute sur le bord latéral, à peu près à mi-longueur de l'os, et a son apex dans la moitié proximale. Le contour proximal de l'os paraît avoir été régulièrement arrondi. L'expansion distale est dans le même plan que l'expansion proximale.

Cet humérus montre tous les caractères des sauropodes. Il diffère des humérus de prosauropodes par le fait que ses expansions proximale et distale sont dans le même plan, de sorte que l'os apparaît droit, alors qu'il est tordu chez les prosauropodes, chez lesquels les expansions sont dans des plans différents faisant un angle d'environ 45° [7] – caractère présent aussi chez le sauropode *Diplodocus* [8]. La crête deltopectorale du spécimen thaïlandais est moins proéminente que celle des prosauropodes et se trouve en position plus proximale ; chez les prosauropodes, elle forme une crête très saillante et anguleuse en forme d'aile, avec l'apex à mi-longueur de l'os [7]. Le seul caractère du spécimen de Khok Hin Poeng rappelant les prosauropodes est une dépression plus ou moins circulaire bien marquée sur la face craniale de l'expansion distale. Une telle dépression, pour l'insertion du *m. brachialis* [5], est peu fréquente chez les sauropodes, mais présente chez les prosauropodes.

Sa présence chez la forme de Thaïlande peut être considérée comme un caractère plésiomorphe. Dans l'ensemble, cependant, l'humérus de Khok Hin Poeng est nettement différent des humérus de prosauropodes et confirme la présence de sauropodes dans le Trias supérieur de Thaïlande. Malheureusement, le matériel de Khok Hin Poeng ne permet pas de comparaisons significatives avec le type d'*Isanosaurus attavipachi*, chez lequel, notamment, l'humérus n'est pas connu. Il n'est donc pas possible d'établir si le nouveau sauropode triasique de grande taille appartient ou non à *Isanosaurus attavipachi*. Comme le type de ce dernier est un squelette incomplet d'un individu non adulte

[3], la différence de taille entre les deux spécimens n'exclut pas l'appartenance à un même taxon, mais aucune conclusion définitive n'est possible actuellement.

Des comparaisons peuvent être faites avec les humérus de divers sauropodes [15, 16]. L'os de Khok Hin Poeng diffère à la fois des humérus très longs et grêles des Brachiosauridae, et de ceux très courts et robustes d'*Apatosaurus* et *Opisthocoelicaudia*. Les comparaisons avec les sauropodes les plus anciens ne sont pas très significatives. Chez *Vulcanodon karibaensis*, du Jurassique inférieur du Zimbabwe [5], l'humérus est incomplètement connu, et ne paraît pas aussi élargi proximale que chez le spécimen de Thaïlande. Chez *Shunosaurus lii*, du Jurassique moyen de Chine [26], les proportions de l'humérus ne sont pas très différentes de celles de la forme thaïlandaise, bien que les expansions proximale et distale apparaissent un peu plus vastes, mais la diaphyse semble être moins aplatie craniocaudalement. *Kotasaurus yamanpalliensis*, de la formation Kota (Jurassique inférieur ?) de l'Inde, rappelle la forme de Thaïlande par la présence apparente d'une dépression sur la face craniale de l'expansion distale [24].

### Dimensions de l'humérus de Khok Hin Poeng

Longueur : 1040 mm.

Largeur (estimée) de l'expansion proximale : 360 mm (34% de la longueur).

Largeur minimale : 180 mm (17% de la longueur).

Largeur de l'expansion distale : 310 mm (29% de la longueur).

Ces proportions sont généralement comparables à celles des humérus de plusieurs espèces de *Camarasaurus* fournies par McIntosh et al. [17], dont les longueurs varient de 435 à 1130 mm. Avec une longueur d'un peu plus de 1 m, cet humérus appartient clairement à un sauropode de grande taille. Pour comparaison, le Tableau 1 présente la longueur de l'humérus chez divers prosauropodes et sauropodes. Le spécimen thaïlandais est beaucoup plus long que les humérus des plus grands des prosauropodes mélanorosauridés. Parmi les sauropodes, les Brachiosauridae, qui ont des membres antérieurs particulièrement longs, ont des humérus nettement plus longs, jusqu'à deux fois la longueur du spécimen de Thaïlande.

Il n'est pas facile d'estimer la longueur totale d'un sauropode à partir de la longueur de l'humérus, car les proportions des membres varient notablement au sein de ce groupe. Comme on l'a vu, les proportions de l'humérus de Khok Hin Poeng rappellent celles de *Camarasaurus*. En supposant que le sauropode de Thaïlande ait eu les mêmes proportions que le spécimen de *Camarasaurus grandis* GMNH 101 décrit par McIntosh et al. [17], qui est long de 13,70 m, sa longueur totale serait d'environ 12,60 m. Cette estimation est évidemment hypothétique, car les proportions du sauropode thaïlandais peuvent avoir été différentes de celles de *Camarasaurus*. Des estimations fondées sur d'autres types de sauropodes, aux membres antérieurs relativement plus courts, comme *Diplodocus* [8] ou *Apatosaurus* [9], donnent une longueur d'une vingtaine de mètres.

Cependant, à en juger par ce que l'on sait d'*Isanosaurus attavipachi* [3], il est peu probable que les sauropodes du Trias supérieur aient eu des proportions semblables à celles de *Diplodocus* ou *Apatosaurus*, qui possèdent des cous et des queues particulièrement longs. Le sauropode primitif *Shunosaurus lii*, du Jurassique moyen de Chine, qui a des vertèbres cervicales relativement courtes et un humérus rappelant celui de Khok Hin Poeng, peut aussi servir de point de départ à une estimation de la longueur. D'après Zhang [26], le spécimen T5402 indique un animal de 11 m de longueur, dont l'humérus mesure 740 mm. Si l'on prête les mêmes proportions au spécimen thaïlandais, sa longueur totale dépasserait 15 m. Une estimation de longueur plus fiable devra attendre la découverte de squelettes plus complets dans le Trias de Thaïlande, mais il semble bien que ces très anciens sauropodes aient pu atteindre une longueur considérable, dépassant nettement 10 m. Ils étaient donc plus longs que les plus grands des prosauropodes (les Melanorosauridae), qui ne dépassaient pas 10 m de longueur. Cette grande taille est relativement inattendue chez des sauropodes aussi anciens. *Vulcanodon karibaensis*, de l'Hettangien du Zimbabwe, qui était le sauropode le plus ancien et le plus primitif jusqu'à la découverte des sauropodes du Trias de Thaïlande, était relativement petit pour un sauropode : la longueur estimée de son humérus [5] représente environ les deux tiers de celle de l'humérus de Khok Hin Poeng, tandis que sa longueur totale n'excédait sans doute pas 9 m. Le spécimen thaïlandais montre que l'acquisition d'une très grande taille s'est produite plus tôt dans l'histoire des sauropodes que ne le suggérait *Vulcanodon*. Bien que la découverte d'*Isanosaurus attavipachi* suggère qu'au Norien/Rhétien les sauropodes aient déjà

connu une longue histoire évolutive [3], la date d'apparition du groupe est incertaine. Les plus anciens sauropodes connus étant ceux de la formation Nam Phong, on ne peut pas dire grand chose sur l'accroissement de la taille chez les sauropodes avant le Norien supérieur ou le Rhétien. Toutefois, il semble que les premiers sauropodomorphes aient été de petits animaux, qu'il s'agisse des prosauropodes du Carnien inférieur (voire Ladinien) de Madagascar [6], qui sont les plus anciens sauropodomorphes connus (longueur totale estimée : environ 1 m), ou de *Saturnalia tunipiquim*, du Carnien du Brésil [14] (longueur environ 1,50 m). Dès le Norien supérieur ou le Rhétien, soit environ 20 Ma plus tard, certains sauropodes avaient atteint une taille gigantesque. L'accroissement de taille chez les sauropodomorphes du Trias semble donc s'être effectué assez rapidement. Il fallut beaucoup plus longtemps aux ornithischiens, l'autre groupe de dinosaures herbivores, pour atteindre des dimensions approchant celles des sauropodes. Les plus grands ornithischiens connus sont des hadrosaures, comme *Shantungosaurus* [12], long de 14 m ; de telles formes gigantesques n'apparaissent qu'au Crétacé supérieur.

Les raisons de la taille gigantesque des sauropodes (protection contre les prédateurs, régulation thermique ?) sont encore discutées [4, 19]. Quels que soient les facteurs en cause, il semble clair cependant qu'une rapide augmentation de taille fut un trait notable des débuts de l'histoire du groupe et qu'à cet égard, leur évolution fut plus rapide que celle d'autres groupes de dinosaures. Non seulement les sauropodes devinrent les plus grands des dinosaures, mais ils atteignirent cette grande taille plus vite que tout autre groupe.

## 1. Introduction

The largest of all dinosaurs were the sauropods, with estimated weights reaching up to 90 t [18], and lengths usually in excess of 10 m, with the longest forms possibly reaching 40 m. Until recently, the earliest known sauropods were Early Jurassic in age. Triassic sauropods have now been found in Thailand [3], and the specimen described below indicates that some of these early forms had already reached a gigantic size, comparable to that of some of the large and massive Late Jurassic forms. Comparisons can thus be made between rates of size increase in sauropodomorphs and other dinosaurs, suggesting a comparatively rapid evolution towards giant size in the former.

## 2. Geological setting

The earliest currently known sauropod dinosaur was recently reported from the Late Triassic Nam

Phong Formation of Thailand [3]. This first report of a Triassic sauropod was based on a fragmentary skeleton, described as *Isanosaurus attavipachi*, apparently belonging to an individual that was not fully grown, to judge from the unfused neurocentral sutures of some of the vertebrae. The length of the type specimen of *Isanosaurus attavipachi* was estimated to have been about 6.5 m, which is small for a sauropod.

A second Triassic sauropod specimen was recently discovered at a locality about 1 km distant from the first, near the village of Ban Non Thaworn, Chaiyaphum Province, northeastern Thailand. Like the first site, this new locality, called Khok Hin Poeng, is in the continental red sandstones of the Nam Phong Formation. The age of the Nam Phong Formation is well constrained by palynological data, showing that it is older than Jurassic and not earlier than Norian, indicating a Late Norian or Rhaetian age [20]. The material found at Khok Hin Poeng consists of more or less badly weathered bones, which appear to belong to a single individual (there is no indication of non-sauropod material, no duplication of skeletal



elements, and no size discrepancy). The bones include a fairly well preserved right humerus, fragments of the left humerus, a possible fragment of a femoral head, a possible fragment of the proximal end of a tibia, a caudal centrum from the middle part of the tail, and a distal caudal centrum.

### 3. Description and comparisons

The only skeletal elements from Khok Hin Poeng worth describing are the centrum of a mid-caudal vertebra, and a fairly complete right humerus (Fig. 1).

The caudal vertebra is amphicoelous, with oval articular faces. The neural arch, which is broken, arose from the anterior part of the centrum. The transverse processes were also located in a rather anterior position. Ventrally, there is a median ridge and well-marked articular facets for the chevron bones. The total length of the centrum is 110 mm, the height of the anterior articular face is 120 mm. The length of the centrum is comparable to that of mid-caudal centra in the *Camarasaurus* skeleton (GMNH 101) described by McIntosh et al. [17].

The humerus (palaeontological collection, Department of Mineral Resources, n° CH5-1) is remarkable for both its typically sauropod-like appearance and its large size. It is nearly complete, except for the missing lateral corner of the proximal expansion. Its distal end has been subjected to rather severe weathering. The bone shows a marked proximal expansion, so that it is noticeably wider proximally than distally. The relatively narrow shaft is craniocaudally flattened and oval in cross-section. The cranial surface of the proximal expansion is concave because of the presence of a strong deltopectoral crest, which arises on the lateral edge near mid-length of the bone and has its apex in the proximal half. The proximal outline of the bone seems to have been smoothly rounded. The distal expansion is in the same plane as the proximal one. The distal condyles have been destroyed by weathering. This humerus shows all the characteristics of the Sauropoda. In particular, it differs from the humeri of the Prosauropoda in having its proximal and distal expansions in the same plane, so that the bone appears straight, whereas it is twisted in prosauropods, in which the proximal and distal expansions are in different planes making a well-marked angle (about 45°) relative to each other [7] – a feature also present in the sauropod *Diplodocus* [8]. The deltopectoral crest of the Thai specimen differs from that of the prosauropods in being less sharply prominent and in having its apex in a relatively proximal position, whereas in prosauropods it forms a very prominent, wing-shaped and sharply angled crest, with its apex usually at about mid-length of the bone [7]. The

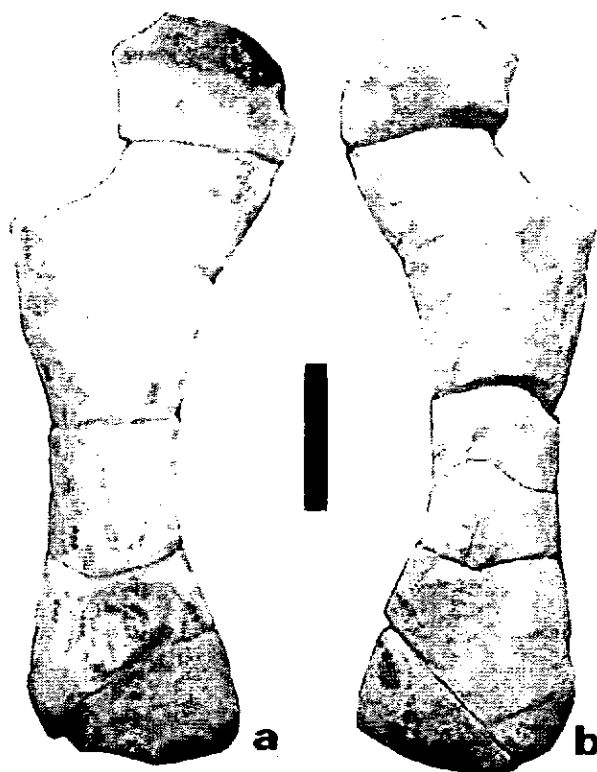


Figure 1. Right humerus of a sauropod dinosaur from the Nam Phong Formation (Late Triassic) at Khok Hin Poeng, Chaiyaphum Province, northeastern Thailand, in cranial (a) and caudal (b) views. Palaeontological collection of the Thai Department of Mineral Resources, No. CH5-1. Scale bar: 250 mm.

Figure 1. Humérus droit de dinosaure sauropode de la formation Nam Phong (Trias supérieur) de Khok Hin Poeng, province de Chaiyaphum, Nord-Est de la Thaïlande, en vues craniale (a) et caudale (b). Collection paléontologique du Department of Mineral Resources, Bangkok, n° CH5-1. Barre d'échelle : 250 mm.

only significant feature in which the Thai specimen is reminiscent of the Prosauropoda is a well-marked depression on the cranial face of the distal expansion; this more or less circular, basin-like depression is about 130 mm in diameter and its greatest depth is 30 mm. Such a depression is usually not developed in sauropods, but is present in prosauropods, where it marks the insertion of the *m. brachialis* [5]. By comparison with prosauropods, its occurrence in the Thai form can be considered as a plesiomorphic feature. On the whole, however, the humerus from Khok Hin Poeng is quite distinct from prosauropod humeri and confirms the occurrence of sauropods in the Late Triassic Nam Phong Formation of Thailand, already revealed by the discovery of *Isanosaurus atavipachi* [3]. Unfortunately, the newly discovered material from Khok Hin Poeng does not allow significant comparisons with the type of *Isanosaurus atavipachi*; the humerus, in particular, is not known

in the latter. Consequently, it is not possible to decide whether the newly found large sauropod belongs to *Isanosaurus attavipachi*. Considering that the type of the latter is an incomplete skeleton of a not fully grown individual [3], the size discrepancy between the two specimens would not preclude inclusion in the same taxon, but at the moment no definite conclusion can be reached in this respect.

The humerus is not an especially useful bone for systematic assignment in sauropods. Nevertheless, some comparisons can be made, using, for instance, the comparative drawings provided by McIntosh [16] and Martin et al. [15]. The bone from Khok Hin Poeng differs from both the very long and slender humeri of the brachiosaurids and from the very short and robust ones of *Apatosaurus* and, especially, *Opisthocoelicaudia*. Comparisons with early sauropods are not particularly revealing. In *Vulcanodon karibaensis*, from the basal Jurassic of Zimbabwe [5], the humerus is incompletely known, and does not seem to be as much expanded proximally as the specimen from Thailand. In *Shunosaurus lili*, from the Middle Jurassic of China [26], the proportions of the humerus are not very different from those of the Thai form, although the proximal and distal expansions appear somewhat greater, but the shaft appears to be less craniocaudally flattened. *Kotasaurus yamanpalliensis*, from the possibly Early Jurassic Kota Formation of India, resembles the Thai form in that its humerus apparently has a depression on the cranial face of the distal expansion [24].

#### 4. Size estimates and comparisons

Although the shape of the humerus from Khok Hin Poeng does not provide much evidence as to the position of this dinosaur within the Sauropoda, its size is worth a brief discussion. Its dimensions are as follows:

Length: 1040 mm.

Width of proximal expansion (estimated): 360 mm (34% of length).

Minimum width: 180 mm (17% of length).

Width of distal expansion: 310 mm (29% of length).

The proportions of this humerus are generally similar to those of the humeri of several species of *Camarasaurus* given by McIntosh et al. [17], the lengths of which range from 435 to 1130 mm.

With a length of slightly more than 1 m, this humerus clearly belongs to a large sauropod. Table 1 shows the length of the humerus in various large prosauropods and sauropods, for comparison.

The Thai specimen thus turns out to be much longer than the humeri of even the largest melanosaurid

**Table 1.** Length of the humerus in various prosauropods and sauropods. When measurements for several specimens were given by the authors listed, the greatest length was chosen.

**Tableau 1.** Longueur de l'humérus chez divers prosauropodes et sauropodes. Quand les mesures de plusieurs spécimens sont données par les auteurs, la plus grande a été retenue.

| <b>Prosauropoda</b>                       |              |
|---|--------------|
| <i>Euskelosaurus browni</i> [23]          | 453 mm       |
| <i>Jingshanosaurus xinwaensis</i> [27]    | 470 mm       |
| <i>Melanorosaurus readi</i> [10]          | 500 mm       |
| <i>Riojasaurus incertus</i> [1]           | 783 mm       |
| <b>Sauropoda</b>                          |              |
| <i>Apatosaurus louisae</i> [9]            | 1150 mm      |
| <i>Barosaurus africanus</i> [13]          | 990 mm       |
| <i>Brachiosaurus altithorax</i> [22]      | 2040 mm      |
| <i>Brachiosaurus brancai</i> [13]         | 2130 mm      |
| <i>Camarasaurus grandis</i> [17]          | 1130 mm      |
| <i>Diplodocus longus</i> [8]              | 1010 mm      |
| <i>Euhelopus zdanskyi</i> [25]            | 910 mm       |
| <i>Kotasaurus yamanpalliensis</i> [24]    | 770 mm       |
| <i>Omeisaurus tianfuensis</i> [11]        | 1080 mm      |
| <i>Opisthocoelicaudia skarzynskii</i> [2] | 1000 mm      |
| <i>Phuwiangosaurus sirindhornae</i> [15]  | 990 mm       |
| <i>Shunosaurus lili</i> [26]              | 720 mm       |
| <i>Tehuelchesaurus benitezii</i> [21]     | 1140 mm      |
| <i>Vulcanodon karibaensis</i> [5]         | circa 700 mm |

prosauropods. Among the sauropods, the Brachiosauridae, which had exceptionally long front limbs, have noticeably longer humeri, up to twice the length of the Thai specimen.

Estimating the total length of a sauropod on the basis of the length of the humerus is not easy, since limb proportions vary rather widely among sauropods. To judge from the shape of the bone from Khok Hin Poeng, there is no reason to use the Brachiosauridae, with their very long forelimbs and slender humeri, as a model. As mentioned above, the proportions of the Thai humerus fall within the range of *Camarasaurus*. Assuming that the Thai sauropod had the same proportions as the specimen of *Camarasaurus grandis* GMNH 101 (Gunma Museum) described by McIntosh et al. [17], which is 13.7 m long, its estimated length was about 12.6 m. This estimate is based on *Camarasaurus*, because of general morphological resemblance between the Thai specimen and humeri of *Camarasaurus*, and of course does not imply any close phylogenetic relationship. Moreover, the skeletal proportions of the Thai form may have been different from those of *Camarasaurus*, so that the total length estimate must be considered as tentative. It should also be considered as relatively conservative: estimates based on other types of sauropods with relatively shorter front limbs, such as *Diplodocus* or *Apatosaurus*, would suggest a greater

overall length; estimates based on the measurements of the *Diplodocus longus* skeleton in the US National Museum [8], or on those of the *Apatosaurus louisae* skeleton in the Carnegie Museum [9], thus give a length of about 20 m. However, it is unlikely that Late Triassic sauropods had proportions reminiscent of *Diplodocus* or *Apatosaurus*, which had especially long necks and tails. What is known of *Isanosaurus attavipachi* [3] indicates that this early and primitive sauropod had relatively short cervical vertebrae. The primitive sauropod *Shunosaurus lüi*, from the Middle Jurassic of China, which has relatively short cervical vertebrae and a humerus not unlike the Thai one, can also be used as a basis for a length estimate. According to Zhang [26], the well-preserved specimen T5402 indicates an animal 11 m long, with a humerus 740 mm long. Assuming similar proportions in the Thai specimen, its total length would have been more than 15 m. A more reliable length estimate for the Triassic sauropods of Thailand will have to wait for the discovery of more complete skeletons, but both the estimates based on *Camarasaurus* and those based on *Shunosaurus* indicate that they could reach quite a considerable length, well in excess of 10 m.

## 5. Conclusions: Size increase in sauropodomorph evolution

The large humerus from Khok Hin Poeng indicates that Late Triassic sauropods had already reached considerable sizes, approaching that of some of the large and robust forms of the Late Jurassic, such as *Camarasaurus*. They appear to have been larger than the largest Late Triassic prosauropods (the Melanorosauridae), which barely reached 10 m in length. This large size is relatively unexpected in such early sauropods. *Vulcanodon karibaensis*, from the Hettangian of Zimbabwe, which was the earliest and most primitive known sauropod prior to the discovery of the Triassic sauropods from Thailand, was a fairly small form by sauropod standards. The estimated length of its humerus [5] is about two thirds that of the humerus from Khok Hin Poeng, and its overall length was probably under 9 m. The Thai specimen shows that the acquisition of very large body size took place earlier in sauropod evolution than was suggested by *Vulcanodon*. Although the dis-

covery of *Isanosaurus attavipachi* suggests that by the Late Norian/Rhaetian the sauropods already had gone through a fairly long evolutionary history [3], the date of appearance of the first sauropods is uncertain. The earliest currently known sauropods being those from the Nam Phong Formation of Thailand, little can be said about size increase in sauropods prior to the Late Norian or the Rhaetian. However, it appears that early sauropodomorphs were small animals: the possibly Early Carnian, or even Ladinian, prosauropods from Madagascar described by Flynn et al. [6], which are the earliest currently known sauropodomorphs, are small animals, with tooth rows about 5 cm in length, suggesting an overall length of about 1 m. *Saturnalia tupiniquim*, from the Carnian of Brazil, was about 1.5 m in length [14]. By Late Norian or Rhaetian times, i.e., some 20 Myr later, some sauropods had reached giant size, as exemplified by the specimen from Khok Hin Poeng. Size increase in Triassic sauropodomorphs thus appears to have proceeded at a comparatively fast pace. It took the other group of herbivorous dinosaurs, the ornithischians, much longer to reach giant, sauropod-like dimensions. The largest known ornithischians were giant hadrosaurs such as the 14 m long *Shantungosaurus* [12], and such gigantic forms did not appear until the Late Cretaceous. Among carnivorous dinosaurs (Theropoda), very large forms appeared in the Late Jurassic, and even larger ones in the Cretaceous, but theropods never became as bulky as large sauropods. The reasons for the giant size of sauropods are still a matter of discussion [4, 19]. A possible advantage of extremely large size may have been the relative protection it afforded against predators, in animals that had no protective 'weapons' such as horns or (except in the case of some titanosaurids) armour. The ability to maintain a relatively stable body temperature thanks to a low surface to volume ratio has also been considered as an advantage of very large size. Whatever the exact physiological and/or ecological factors involved, it seems clear that rapid size increase was a notable feature of the early history of sauropods, and that in this respect their evolution was more rapid than that of other groups of dinosaurs. Although many groups of dinosaurs tended toward large size in the course of their evolutionary history, sauropods not only reached the largest size, but also attained it faster than any other group.

**Acknowledgements.** This work was supported by the Thai Department of Mineral Resources, the Jurassic Foundation, the Esperanza Dinosaur Museum, the 'Institut national des sciences de l'Univers' (CNRS, Paris, France), and the 'Direction des relations internationales' (CNRS, Paris, France).



## References

- [1] J.F. Bonaparte, Los tetrapodos del sector superior de la Formación Los Colorados, La Rioja, Argentina (Triásico superior). I Parte, *Opera Lilloana* 22 (1971) 1–183.
- [2] M. Borsuk-Bialynicka, A new camarasaurid sauropod *Opisthocoeleicaudia skarzynskii* gen. n., sp. n. from the Upper Cretaceous of Mongolia, *Palaeont. Polonica* 37 (1977) 5–64.
- [3] E. Buffetaut, V. Suteethorn, G. Cuny, H. Tong, J. Le Loeuff, S. Khansubha, S. Jongautchariyakul, The earliest sauropod dinosaur, *Nature* 407 (2000) 72–74.
- [4] E.H. Colbert, Size, in: P.J. Currie, K. Padian (Eds.), *Encyclopedia of Dinosaurs*, Academic Press, San Diego, 1997, pp. 663–665.
- [5] M.R. Cooper, A reassessment of *Vulcanodon karibaensis* Raath (Dinosauria: Saurischia) and the origin of the Sauropoda, *Palaeont. Africana* 25 (1984) 203–231.
- [6] J.J. Flynn, J.M. Parrish, B. Rakotosamimanana, W.F. Simpson, R.L. Whatley, A.R. Wyss, A Triassic fauna from Madagascar, including early dinosaurs, *Science* 286 (1999) 763–765.
- [7] P.M. Galton, Basal Sauropodomorpha, in: D.B. Weishampel, P. Dodson, H. Osmolska (Eds.), *The Dinosauria*, University of California Press, Berkeley, 1990, pp. 318–344.
- [8] C.W. Gilmore, On a newly mounted skeleton of *Diplodocus* in the United States National Museum, *Proc. US Natl. Mus.* 81 (1932) 1–21.
- [9] C.W. Gilmore, Osteology of *Apatosaurus* with special reference to specimens in the Carnegie Museum, *Mem. Carnegie Mus.* 11 (1936) 175–300.
- [10] S.H. Houghton, The fauna and stratigraphy of the Stormberg Series, *Ann. S. Afr. Mus.* 12 (1924) 323–497.
- [11] X. He, K. Li, K. Cai, Sauropod Dinosaurs (2). *Omeisaurus tianfuensis*, The Middle Jurassic Dinosaur Fauna from Dashanpu, Zigong, Sichuan, Vol. IV, Sichuan Publishing House of Science and Technology, Chengdu, China, 1988.
- [12] C.C. Hu, A new hadrosaur from the Cretaceous of Chucheng, Shantung, *Acta Geol. Sinica* 2 (1973) 179–206.
- [13] W. Janensch, Die Gliedmaszen und Gliedmaszengürtel der Sauropoden der Tendaguru-Schichten, *Palaeontographica*, Suppl. VII, Erste Reihe III 4 (1961) 177–240.
- [14] M.C. Langer, F. Abdala, M. Richter, M.J. Benton, A sauropodomorph dinosaur from the Upper Triassic (Carnian) of southern Brazil, *C. R. Acad. Sci. Paris, série IIa* 329 (1999) 511–517.
- [15] V. Martin, V. Suteethorn, E. Buffetaut, Description of the type and referred material of *Phuwiangosaurus sirindhornae* Martin, Buffetaut & Suteethorn, 1994, a sauropod from the Lower Cretaceous of Thailand, *Oryctos* 2 (1999) 39–91.
- [16] J.S. McIntosh, Sauropoda, in: D.B. Weishampel, P. Dodson, H. Osmolska (Eds.), *The Dinosauria*, University of California Press, Berkeley, 1990, pp. 345–401.
- [17] J.S. McIntosh, C.A. Miles, K.C. Cloward, J.R. Parker, A new nearly complete skeleton of *Camarasaurus*, *Bull. Gunma Mus. Nat. Hist.* 1 (1996) 1–87.
- [18] R. McNeill Alexander, *Dynamics of Dinosaurs and other Extinct Giants*, Columbia University Press, New York, 1989.
- [19] F.V. Paladino, J.R. Spotila, P. Dodson, A blueprint for giants: modeling the physiology of giant dinosaurs, in: J.O. Farlow, M.K. Brett-Surman (Eds.), *The Complete Dinosaur*, Indiana University Press, Bloomington and Indianapolis, 1997, pp. 491–504.
- [20] A. Racey, M.A. Love, A.C. Canham, J.G.S. Goodall, S. Polachan, P.D. Jones, Stratigraphy and reservoir potential of the Mesozoic Khorat Group, NE Thailand, *J. Petrol. Geol.* 19 (1996) 5–40.
- [21] T.H. Rich, P. Vickers-Rich, O. Gimenez, R. Cuneo, P. Puerta, R. Vacca, A new sauropod dinosaur from Chubut Province, Argentina, *Nat. Sci. Mus. Monogr.* 15 (1999) 61–84.
- [22] E.S. Riggs, *Brachiosaurus altithorax*, the largest known dinosaur, *Am. J. Sci.* 15 (1903) 299–306.
- [23] J. Van Heerden, The morphology and taxonomy of *Euskelosaurus* (Reptilia: Saurischia; Late Triassic) from South Africa, *Nav. Nas. Mus. Bloemfontein* 4 (1979) 21–84.
- [24] P. Yadagiri, The osteology of *Kotasaurus yamanpalliensis*, a sauropod dinosaur from the Early Jurassic Kota Formation of India, *J. Vert. Paleontol.* 21 (2001) 242–252.
- [25] C.C. Young, Dinosaurian remains from Mengyin, Shantung, *Bull. Geol. Soc. China* 14 (1935) 519–533.
- [26] Y. Zhang, Sauropod Dinosaur (1). *Shunosaurus*, The Middle Jurassic Dinosaur Fauna from Dashanpu Zigong, Sichuan., Vol. I, Sichuan Publishing House of Science and Technology, Chengdu, 1988.
- [27] Y. Zhang, Z. Yang, A New Complete Osteology of Prosauropoda in Lufeng Basin, Yunnan, China, *Jingshanosaurus*, Yunnan Publishing House of Science and Technology, Kunming, 1994.

# Middle Jurassic turtles from southern Thailand

HAIYAN TONG\*§, ERIC BUFFETAUT\* & VARAVUDH SUTEETHORN†

\*16 cour du Liégat, 75013 Paris, France

†Geological Survey Division, Department of Mineral Resources, Rama VI Road, Bangkok, 10400, Thailand

(Received 20 November 2001; accepted 20 June 2002)

**Abstract** – A new genus and species of primitive cryptodiran turtle, *Siamochelys peninsularis* n. g. n. sp., from the Middle Jurassic Mab Ching locality, in the southern peninsula of Thailand, is described on the basis of complete shells. They are characterized by a combination of primitive features (the presence of a pair of mesoplastra meeting on the midline) and a series of derived characters (loose plastron–carapace attachment, short diamond-shaped entoplastron, dorsal thickening of the lateral edge of the second to seventh peripheral plates, expanded seventh to eleventh peripheral plates, extension of the anal scute to the hyo-hyoplastral suture or onto the hypoplastron, midline sulcus sinuoidal), and thus closely resemble *Chengyuchelys*, from the Middle Jurassic of China, and more particularly *Xinjiangchelys* and its relatives from the Middle and Late Jurassic of China and Central Asia. This supports a Middle Jurassic age for the locality and suggests that the Sibumasu (Shan-Thai) block was in contact with the Asian mainland by that time.

**Keywords:** Chelonia, Jurassic, Thailand, palaeogeography.

## 1. Introduction

The Mab Ching locality was discovered by L. Raksaskulwong in 1993. Field work there in 1993, 1994 and 1996 yielded abundant vertebrate remains. The turtle remains from Mab Ching, including complete shells, girdle and limb bones, were reported in preliminary papers (Buffetaut *et al.* 1994b; Tong, Buffetaut & Suteethorn, 1996). The purpose of the present paper is to describe the Mab Ching turtles in detail and to examine their systematic position more accurately. In addition, we discuss the stratigraphic position of the locality and its palaeogeographical significance. The specimens studied in this paper are housed in the collection of the Geological Survey Division, Department of Mineral Resources (DMR), Bangkok, Thailand.

## 2. Geological setting

The turtle remains described below were found in a road cutting near Mab Ching village, west of the town of Thung Song (Amphoe Thung Song, Changwat Nakhon Si Thammarat) in the southern peninsula of Thailand (Fig. 1). There, a good section exposes alternating grey and brown clays and limestone beds. According to M. Feist (Montpellier), charophytes from that locality (including *Porochara sublaevis*) suggest a Middle Jurassic age (Buffetaut *et al.* 1994a,b). In addition to the turtle remains, vertebrate remains

from Mab Ching include temnospondyl intercentra (Buffetaut *et al.* 1994a), a spine of a large hybodont shark, scales of *Lepidotes*-like actinopterygian fish, lungfish toothplates, and vertebrae, scutes and teeth of mesosuchian crocodiles. The whole assemblage is suggestive of a lacustrine environment.

## 3. Systematic palaeontology

Order TESTUDINES Linnaeus, 1758

Megaorder CRYPTODIRA Cope, 1868

Capaxorder SELMACRYPTODIRA Gaffney *et al.* 1987

*Siamochelys* n. g.

*Derivatio nominis.* From *Siam*, the ancient name of Thailand, and *chelys*, Greek for turtle.

*Diagnosis.* Primitive Cryptodira with one pair of mesoplastra meeting on the midline and lying on both pectoral and abdominal scutes, and narrow vertebral scutes. Differing from *Chengyuchelys* in having a clear ornamentation, consisting of ridges and tubercles, on the shell surface, a pair of mesoplastra lying on the anterior part of the bridge, a nearly straight posterior sulcus of the intergulars not cutting onto the short diamond-shaped entoplastron, and a loose plastron–carapace attachment. Differing from *Xinjiangchelys* in having one pair of mesoplastra, an ornamented shell surface, no dorsal process of epiplastron, a short diamond-shaped entoplastron and musk ducts included in the plastron.

§ Author for correspondence: Dr H. Tong, e-mail: eric.buffetaut@wanadoo.fr

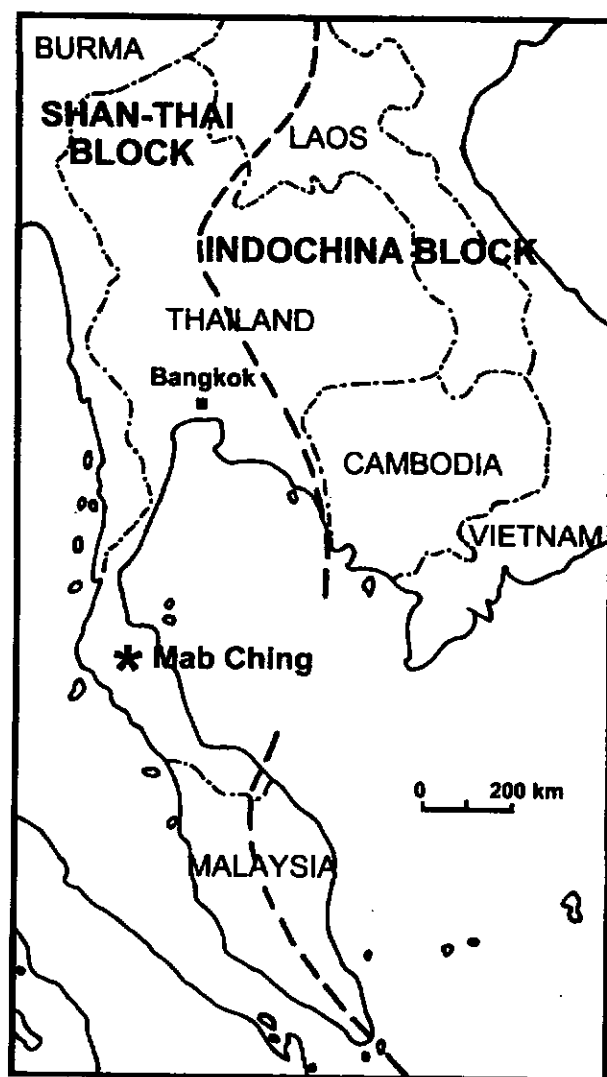


Figure 1. Sketch map of part of southeast Asia showing the position of the Mab Ching locality and the approximate limits of the main continental blocks (broken lines).

*Type species.* *Siamochelys peninsularis* n. sp.

*Distribution.* Middle Jurassic of southern Thailand.

*Siamochelys peninsularis* n. sp.  
Figures 2–4

*Derivatio nominis.* Because the specimens are from the peninsula of Thailand.

*Holotype.* An almost complete shell containing the carapace and plastron in connection, pelvis and limb bones, all preserved together (TF 7635, DMR, Bangkok, Thailand).

*Hypodigm.* A complete shell (carapace and plastron in connection) (TF 7636, DMR, Bangkok, Thailand), an incomplete shell (TF 7637, DMR, Bangkok, Thailand).

Table 1. Measurements of *Siamochelys peninsularis* n. g. n. sp. (in mm)

|                                     | TF 7635 | TF 7636 | TF 7637 |
|-------------------------------------|---------|---------|---------|
| Length of carapace                  | 315     | 318     |         |
| Width of carapace                   | (282)   | 294     |         |
| Length of plastron                  | 242     | 244     | (212)   |
| Length of anterior lobe             | 65      | 64      | 65      |
| Width of anterior lobe at the base  | 134     | 125     | 108     |
| Length of bridge                    | 73      | 86      | 71      |
| Length of posterior lobe            | 104     | 94      | (76)    |
| Width of posterior lobe at the base | 136     | 115     | (118)   |

( ): estimated

*Stratum typicum.* Middle Jurassic.

*Locus typicus.* Mab Ching, Changwat Nakhon Si Thammarat, southern Thailand.

*Diagnosis.* same as for the genus (only known species).

*Measurements.* See Table 1.

### 3.a. Preservation

The holotype (TF 7635) is the best preserved specimen, lacking only the right fourth to tenth peripheral plates. TF 7636 is the most complete specimen but the sutures between the plates, especially those on the carapace, are not distinguishable and some plates along the midline have been pushed outside. TF 7637 is fragmentary and not complete, lacking the posterior part of both the carapace and plastron.

### 3.b. Description

All specimens are crushed dorso-ventrally, so the original curvature of the carapace is unknown, but it seems to have been low.

The surface of both the carapace and plastron bears a fine ornamentation. The ornamentation consists of a vermiculate pattern of light ridges and tubercles, which are less pronounced than in *Glyptops* (Gaffney, 1979). They are concentrated on the nuchal, the neurals and the medial two thirds of the costals, whereas all peripherals and the lateral margin of the costal plates are nearly smooth. On the plastron, the ornamentation is the same as on the carapace, but weaker.

The carapace has a roughly rounded outline and lacks midline or lateral keels. In spite of the dorso-ventral crushing of the shell, a shallow longitudinal depression of the neural region can be observed. This midline depression is better preserved on TF 7635 and TF 7637, which show flat neurals at the bottom of the depression and slightly dorsally convex costal plates. In TF 7636, although the neurals have been pushed



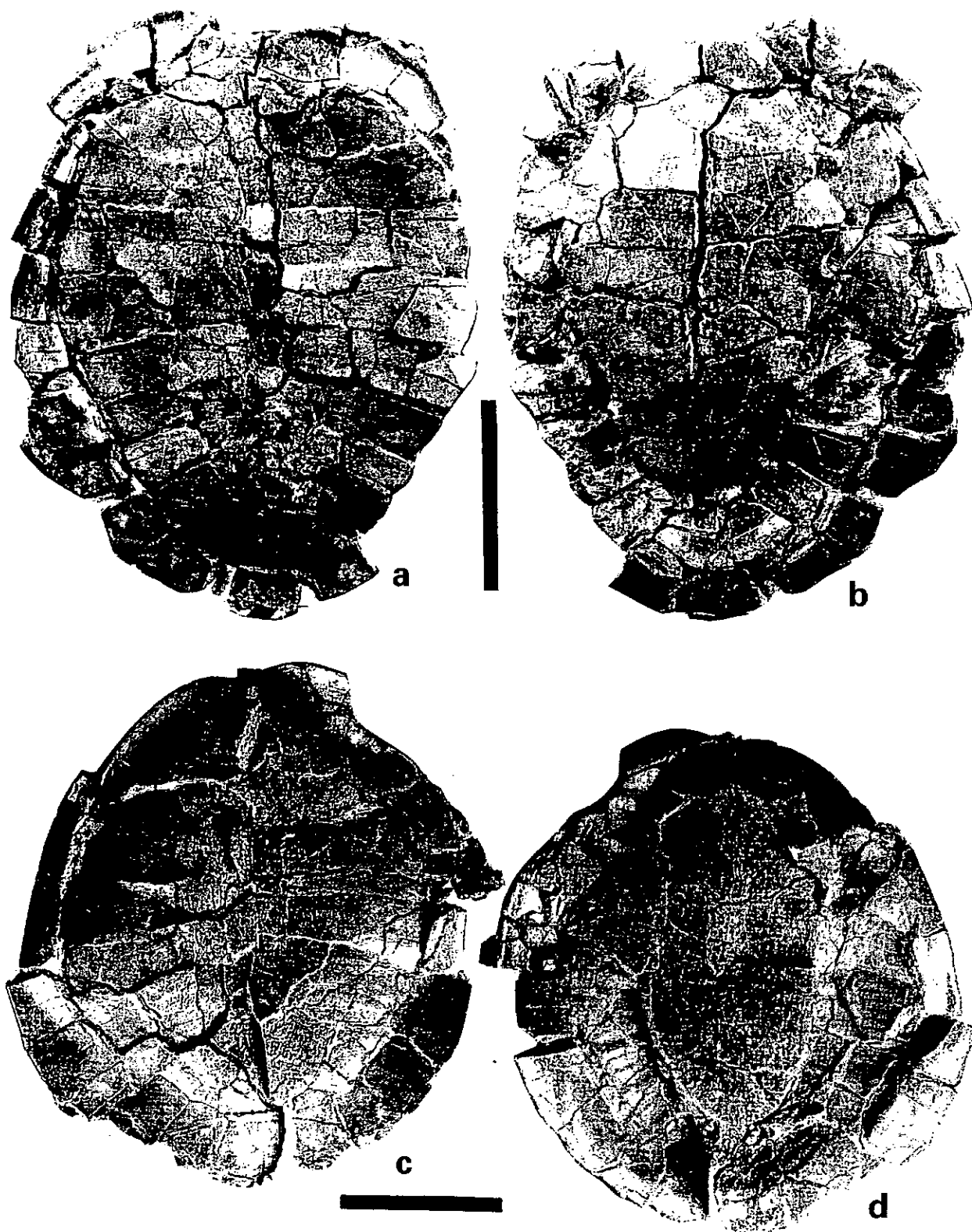


Figure 2. *Siamochelys peninsularis* n. g. n. sp. from the middle Jurassic of Mab Ching, southern Thailand. (a, b) TF 7635 (holotype); (c, d) TF 7636. (a, c) dorsal views; (b, d) ventral views. Scale bar: 10 cm (vertical scale for a, b; horizontal scale for c, d).

outside, the dorsal convexity of the costal plates is preserved. The nuchal emargination is better preserved in TF 7635, where it is large and wide. The antero-lateral margin is thickened and upturned, forming a

gutter along the antero-lateral edge of the carapace. This structure can be observed in all specimens, but its development is variable: in TF 7635 and 7636, it begins at the posterior half of the first peripheral plate

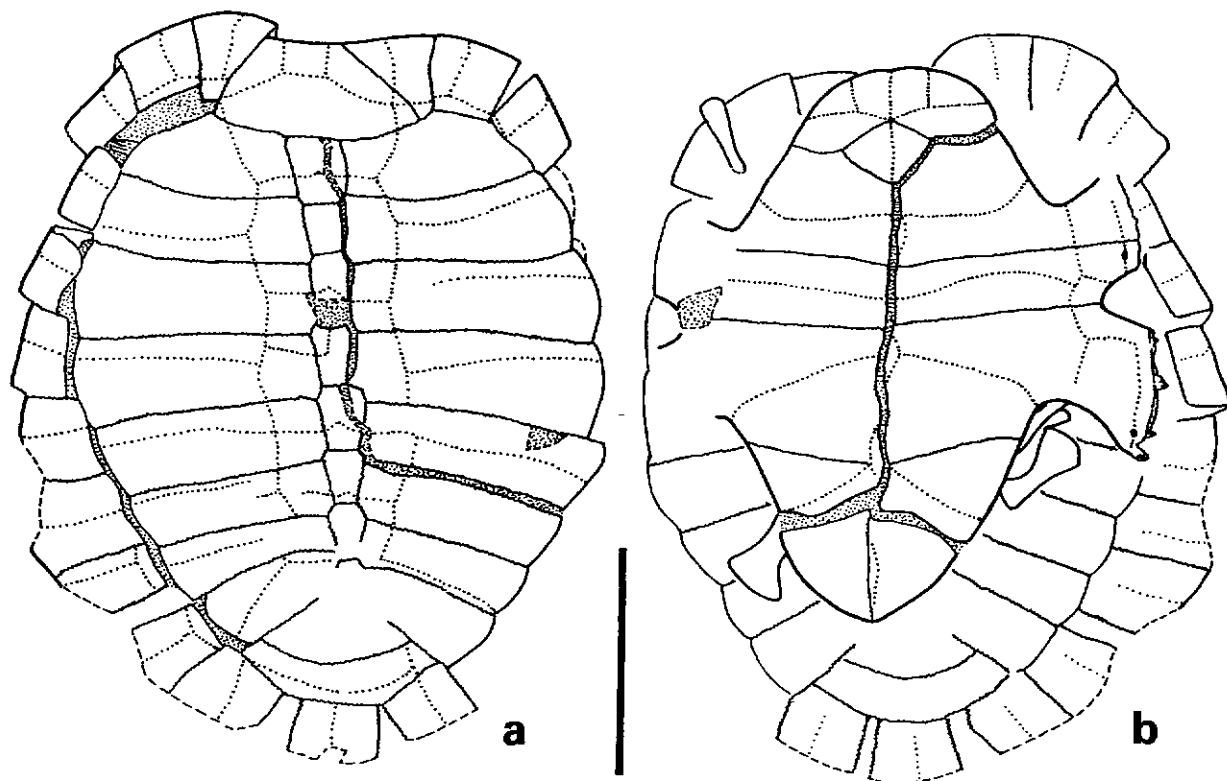


Figure 3. *Siamochelys peninsularis* n. g. n. sp., holotype (TF 7635). (a) dorsal view; (b) ventral view. Solid lines represent the free margins of plates; serrated lines represent sutures; dotted lines represent scute sulci. Scale bar: 10 cm.

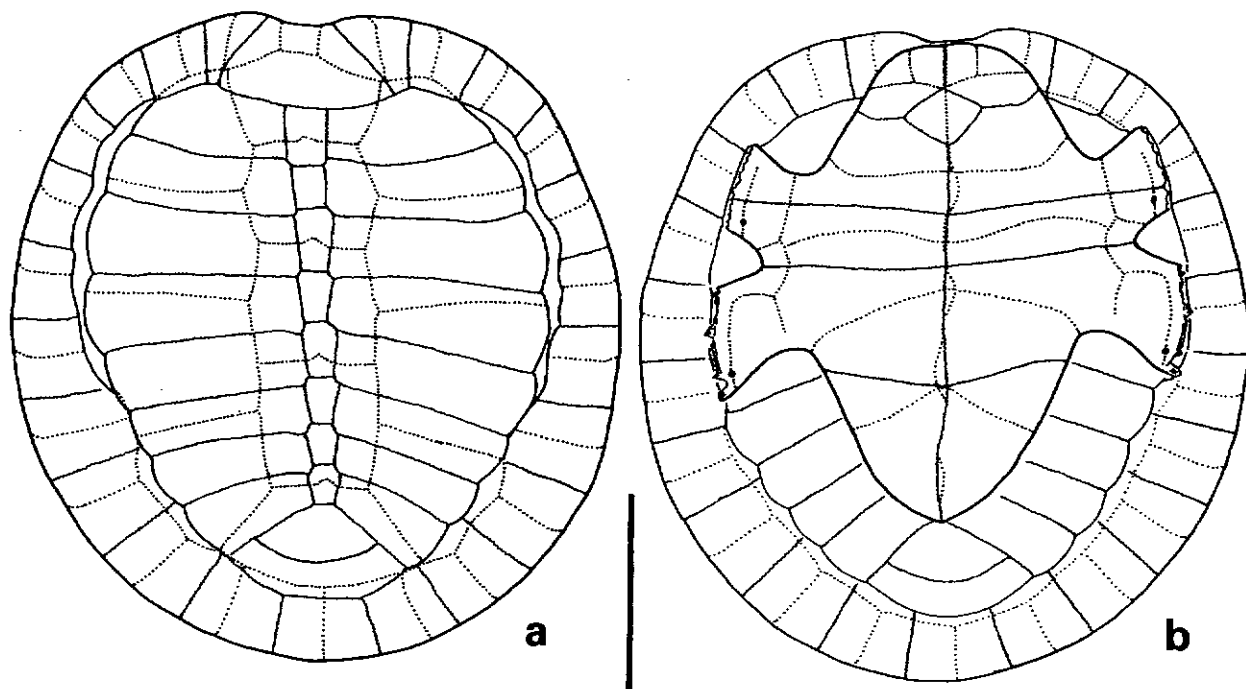


Figure 4. Restored shell of *Siamochelys peninsularis* n. g. n. sp., based on TF 7635. (a) dorsal view; (b) ventral view. Scale bar: 10 cm.

and goes on through to the seventh peripheral plate. It is more marked in TF 7635 than in TF 7636. In TF 7637, although only the anterior part of the gutter is preserved on the left side, it begins on the second

peripheral plate. It thus appears that this structure was more marked in young individuals than in adults. The postero-lateral and posterior margins of the carapace are thin, forming a sharp edge.

The nuchal plate is complete only in TF 7635. It is trapezoidal in shape and wide, with its width about 2.3 times its length.

The neural series is best preserved in TF 7635 in which seven neural bones are well visible. The eighth one is damaged, but its anterior limit can be made out by the posterior suture of the seventh neural and the medial suture of the seventh and eighth pairs of costal plates. The first neural is the largest and hexagonal in shape, with short postero-lateral sides, in TF 7635, while it is rectangular in TF 7637. The second neural is rectangular in shape and smaller than the first one. The third to sixth neurals are antero-posteriorly elongated and hexagonal, with short antero-lateral sides. The seventh and eighth neurals are not complete; their size and shape seem to be similar to those of the sixth. In TF 7635, there is a small hole between the third and fourth neurals, about 9 mm in length and 10 mm in width, which seems to be due to *post mortem* damage.

Posterior to the neural series, the suprapygial region is rather damaged in TF 7635; two or three suprapygial plates may be present. The outline of the posterior suprapygial is well visible. It is wider than the anterior one, with its anterior and posterior margins convex posteriorly; it contacts posteriorly the eleventh peripherals and the pygal. Anterior to it, there is a large and rather damaged triangular plate which does not contact the peripheral plates. A small anterior suprapygial plate may be present. The pygal is nearly complete; it is rectangular in shape and wider than long, with the posterior edge slightly upturned.

Eight pairs of costal plates are present. All the left costal plates are separated from the right ones by neurals. The first costal plate has a strong ridge on its ventral surface, extending from the medial end to the axillary buttress. The first thoracic rib is visible in TF 7637, reaching about half way to the buttress.

There are eleven pairs of peripheral plates. In TF 7635, the first and second peripheral plates are sutured to the first costal plates and the eleventh peripheral plate is sutured to the suprapygial. The medial margin of the third to tenth peripherals bears a series of small holes to receive the pegs on the lateral end of the second to eighth costal plates; both costals and peripherals have a smooth margin in this region. This suggests a long lateral fontanelle on the carapace. This lateral fontanelle is present also in TF 7636, as indicated by the smooth medial margin of the left fourth to seventh peripherals. The first to third peripherals contact the first costal plate. The first peripheral is reduced and roughly triangular in shape; its contact with the first costal plate is very short. The second peripheral plate is large and square in shape. The second to sixth peripherals are narrow medio-laterally, and the first to seventh peripherals have a thickened and upturned lateral edge forming a gutter. The seventh to eleventh peripherals are mediolaterally expanded.

The sulci are shallow but easily distinguishable, and visible on all specimens. The cervical scute is preserved

only in TF 7635. It is a single rectangular scute which is wider than long. Five vertebral scutes are present. The first vertebral scute is narrower than the nuchal plate and wider than long. The second to fifth vertebral scutes are nearly as long as wide. The anterior sulcus of the second to fourth vertebral scutes forms a forwardly directed arrow on the midline, and lies respectively on the first, third and fifth neural plates. In specimen TF 7635, there is a small additional scute on the left antero-lateral quarter of the third vertebral scute; another additional scute may be observed on the fourth vertebral scute.

Six pleural scutes are present on each side in TF 7635; they are not symmetrical, which is presumably an individual anomaly. There are twelve pairs of marginal scutes. The first to third and the ninth to tenth marginal scutes are restricted to the peripheral plates, whereas the fourth to eighth marginal scutes are not limited to the peripheral plates. In TF 7635, except for the eighth marginal scute which extends onto the fifth costal plate, most of them do not extend onto the costal plates because of the lateral carapacial fontanelle. In TF 7636, the medial tip of marginal scutes can be seen on the lateral margin of the first to third left costal plates. The twelve pairs of marginal scutes have their anterior sulcus cutting the posterior part of the posterior suprapygial.

The plastron is reduced compared to *Glyptos* and *Kayentachelys*. It is more like that of *Xinjiangchelys*, being much shorter than the carapace and well ossified. The bridge is fan-shaped and moderately developed in length; it is longer than the anterior lobe but shorter than the posterior one. A large lateral plastral fontanelle can be observed on both sides of TF 7635. It is better preserved on the left side, whereas the right one is damaged, only its medial margin being preserved. Lying on the bridge and medial to the fifth peripheral plate, the fontanelle is large and trapezoidal in shape, measuring about 25 mm in width and 12 mm in length at its medial margin, and 25 mm at its lateral margin. Although the bridge region is not well preserved in TF 7636, it appears that the plastral fontanelle is absent in this specimen. In specimen TF 7635, anterior and posterior to the fontanelle, the plastron attaches to the carapace by a series of pegs fitting into the sockets on the ventral edge of the third, fourth, and then sixth and seventh peripheral plates. In TF 7636, one peg is visible on the postero-lateral end of the right hypoplastron. Two musk ducts are included in the plastron. They are well preserved on the left side of TF 7635, lying near the lateral margin of the bridge, one on the mesoplastron and one on the hypoplastron. In TF 7636, only the posterior musk duct is preserved, on both sides.

The axillary buttress contacts the third peripheral and seems to reach the first costal plate. The inguinal buttress meets the seventh peripheral plate and does not reach the costal plates.



The anterior lobe is wider but shorter than the posterior one, with a rounded anterior margin. The posterior lobe of TF 7635 is wide at the base and strongly narrowed posteriorly, without an anal notch. The posterior lobe of TF 7636 is slightly different; it is narrower at the base but has a more rounded posterior end.

The epiplastra are large, compared to those of *Kayentachelys* and *Indochelys*. They are subrectangular in shape and have a rounded anterior edge. The two epiplastra meet each other on the midline and their suture is slightly shorter than the entoplastral length. The epiplastra contact the entoplastron with a slightly anterolaterally convex suture, and the hyoplastra posteriorly with a slightly posteriorly convex suture. The dorsal surface of the epiplastra is concave. The epiplastra do not bear a dorsal process, unlike what is seen in *Proganochelys* (Gaffney, 1990), *Kayentachelys* (Gaffney *et al.* 1987) and *Xinjiangchelys* (Peng & Brinkman, 1993), but a small and short posteriorly directed process is present, lying on the posterior margin of the epiplastron, near the midline suture. This process is visible in TF 7635 and TF 7637.

The entoplastron is a diamond-shaped plate which does not reach the anterior margin of the plastron. It is wider than long in TF 7635, but slightly longer than wide in TF 7637. The entoplastron is much smaller than the epiplastron. The hyoplastra are sutured to each other and contact the mesoplastra posteriorly. The mesoplastra are well distinguishable in specimens TF 7635 and TF 7637. Although most sutures in TF 7636 are not visible, the anterior suture of the mesoplastra is distinguishable, and is consistent with what is seen in both other specimens. The mesoplastra are large and meet each other along the midline. They lie on both the pectoral and abdominal scutes, at the anterior part of the bridge, and are not narrowed on the midline. Both the anterior and posterior sutures of the mesoplastra are slightly convex posteriorly. The hypoplastra are the largest plates of the plastron. The hypo-xiphiplastral suture is slightly convex posteriorly in TF 7635, but much more strongly convex posteriorly in TF 7636.

Ten pairs of plastral scutes are present. The gulars and intergulars are restricted to the epiplastra. The gulars are large and triangular in shape, with a straight posterior sulcus. The pair of intergulars is large; their size is smaller than that of the gulars. The sulcus between the intergulars lies on the midline suture of the epiplastra, and their posterior sulcus is slightly convex posteriorly, and ends at the anterior suture of the entoplastron. Posterior to the gulars, the humeral scutes occupy a large part of the anterior lobe of the plastron; the humero-pectoral sulcus is placed at the level of the base of the anterior lobe, with its lateral end turned anteriorly. The pectoral scutes are shorter than the humeral scutes. The pectoro-abdominal sulcus is slightly convex posteriorly. The abdominal

scutes are even shorter than the pectoral scutes along the midline, with the abdomino-femoral sulcus strongly convex anteriorly. In TF 7635, the femoro-anal sulcus is shaped like an inverted V and reaches the hypoxiphiplastral suture, but does not cut it. In TF 7636, the femoro-anal sulcus is shaped like an inverted U, and extends onto the hypoplastron. From the posterior tip of the entoplastron until the posterior end of the plastron, the midline sulcus is slightly sinusoidal. Three large inframarginal scutes are present on each side of the plastron, and restricted to the bridge, the most posterior one being the largest. They are preserved in both TF 7635 and TF 7636.

No vertebra can be observed.

Some limb and girdle bones are preserved in TF 7635, including a nearly complete right ulna, a disarticulated pelvis and an incomplete left tibia and fibula. The ulna is a dorso-ventrally flattened bone with a long groove on the proximal part of the ventral side for contact with the radius. The ilium has a well-developed dorsal blade with a rugose anterior edge for muscle attachment. The posterior end of the dorsal iliac blade is rounded, and thus different from the pointed one of *Xinjiangchelys* (Peng & Brinkman, 1993).

### 3.c. Comparisons and discussion

The three specimens described above are assigned to the same species. Specimen TF 7635 is presumably a sub-adult individual, because of the presence of the lateral fontanelles on the carapace and plastron. The obliteration of most sutures in TF 7636 indicates that it is a fully grown adult individual, in which the plastral fontanelles are absent, but the carapacial ones, however small, remain. However, the shells of TF 7635 and 7636 are very similar in size. Thus, the presence of the lateral plastral fontanelles can be interpreted as a juvenile feature, which persisted late in sub-adult individuals. The differences between TF 7635 and 7636 in the shape of the posterior lobe of the plastron and anal scute may be interpreted as the result of sexual dimorphism or individual variation.

We follow here the systematic terminology of Gaffney & Meylan (1988) and Gaffney (1996). *Siamochelys* is clearly a cryptodire since its pelvis is not sutured to the shell. It belongs to the Capaxorder Selmacryptodira because the epiplastra are broadly in contact along the midline. The lack of a dorsal process of the epiplastron, seen in *Siamochelys*, is a synapomorphy of the Hyperorder Daiocryptodira according to these authors, but this process is considered as highly homoplastic (Gaffney, 1996) and may be present in some members of the group (e.g. *Xinjiangchelys*: Peng & Brinkman, 1993, and meiolaniids: Gaffney, 1996).

The oldest known cryptodire is *Kayentachelys aprix*, from the Early Jurassic Kayenta Formation of Arizona (Gaffney *et al.* 1987). Recently, another cryptodiran

turtle, *Indochelys spatulata*, has been described from the Early Jurassic Kota Formation of India (Datta *et al.* 2000). *Siamochelys* shares with these two Early Jurassic turtles the presence of one pair of mesoplastra meeting on the midline and lying on both pectoral and abdominal scutes. However, both *Kayentachelys* and *Indochelys* share primitive characters, which are lacking in *Siamochelys*, such as nine neural plates, very wide vertebral scutes, and a spatulate entoplastron which reaches the anterior margin of the plastron and completely separates the epiplastra. *Siamochelys* is thus more advanced than *Kayentachelys* and *Indochelys* in having only eight neurals, much narrower vertebral scutes and a shorter entoplastron which does not reach the anterior margin of the plastron. *Kayentachelys* has a dorsal process of the epiplastron which is absent in *Siamochelys*. *Kayentachelys* and *Indochelys* have been placed in two distinct families, Kayentachelyidae and Indochelyidae respectively, the former being based on both skull and shell material, while the skull is unknown in the latter.

The presence of one pair of mesoplastra meeting on the midline in *Siamochelys* is a primitive feature which leads to the exclusion of the Mab Ching turtle from the Eucryptodira (Gaffney & Meylan, 1988; Gaffney, 1996). *Siamochelys* can be compared with Middle and Late Jurassic turtles in which one pair of mesoplastra is present, such as *Glyptops* Marsh, 1890 and *Dinochelys* Gaffney, 1979, from the Late Jurassic of North America (Gaffney, 1979), *Pleurosternon* Owen, 1853, from the Late Jurassic and Early Cretaceous of western Europe (Owen, 1853; Lydekker, 1889; Gaffney, 1979), and *Chengyuchelys* from the Middle Jurassic of China. A comparison has also been attempted with the Cretaceous *Kallokibotion* Nopcsa, 1923, from Europe (Gaffney & Meylan, 1992), and *Mongolochelys* Khozatskii, 1997, from Mongolia (Khozatskii, 1997; Sukhanov, 2000). The comparison shows that the similarity between *Siamochelys*, *Glyptops plicatulus* (Cope, 1877), from the Late Jurassic Morrison Formation of North America (Gaffney, 1979), and *Chengyuchelys*, from the Middle Jurassic of China, is greater than with any other Mesozoic North American and European cryptodiran turtles. *Siamochelys*, *Glyptops* and *Chengyuchelys* all have one pair of mesoplastra meeting on the midline and relatively narrow vertebral scutes. Both *Siamochelys* and *Glyptops* have an ornamentation on the shell surface consisting of small raised ridges and tubercles, however, the surface ornamentation on the carapace of *Siamochelys* is less pronounced than that of *Glyptops*. *Siamochelys* differs from *Glyptops* by its more reduced plastron, loose carapace-plastron attachment and the presence of a sinusoidal midline sulcus on the plastron.

In having one pair of mesoplastra, a reduced plastron, a wide fan-shaped bridge and an anal scute extending to the hyo-hyoplastral suture or onto the

hypoplastron, *Siamochelys* is similar to *Chengyuchelys*, from the Middle Jurassic of China. Another character shared by *Siamochelys* and *Chengyuchelys* is the presence of a midline depression along the neural region. This feature is present on the type specimen of *Chengyuchelys baenoides* and on other taxa of chengyuchelyids (Fang, 1987; Ye, 1990; Ye & Pi, 1997). The genus *Chengyuchelys* was erected by Young & Chow in 1953 for the first Chinese turtle having one pair of mesoplastra (Young & Chow, 1953). In 1990, Ye erected the family Chengyuchelyidae, including *Chengyuchelys* and *Xinjiangchelys* (Ye, 1990). Later, Peng & Brinkman (1993) pointed out that *Xinjiangchelys* has no mesoplastron and removed it from the Chengyuchelyidae. According to Ye (1990, 1994), the genus *Chengyuchelys* includes three species: *C. baenoides* Young & Chow, 1953, *C. zigongensis* Ye, 1982 and *C. dashanpuensis* Fang, 1987, all from the Middle Jurassic of Sichuan province in southern China. Recently, a new genus and new species of chengyuchelyid, *Sichuanchelys chowi* Ye & Pi, 1997 has been described from the Middle Jurassic of Sichuan, China. *Sichuanchelys* differs from *Chengyuchelys* by its very broad vertebral scutes (Ye & Pi, 1997). It is very likely that *Chengyuchelys dashanpuensis* may be referred to *Sichuanchelys* since both have wide vertebral scutes.

*Siamochelys* differs from *Chengyuchelys* by the clear ornamentation consisting of ridges and tubercles on the shell surface, the pair of mesoplastra lying on the anterior half of the bridge, the short and wide diamond-shaped entoplastron and the posterior sulcus of gulars and intergulars almost straight and lying before the anterior tip of the entoplastron but not cutting it. In *Chengyuchelys*, the surface of the shell is smooth or decorated with tiny pits or light radiating folds (Young & Chow, 1953; Ye, 1982); the mesoplastra are included in the abdominal scute or lying on both pectoral and abdominal scutes as in *Siamochelys*, but on the mid-length of the bridge, and the entoplastron is antero-posteriorly elongated, and the intergulars extend deeply onto the entoplastron (Ye, 1982, 1990).

One important feature that separates *Siamochelys* from *Chengyuchelys* is the carapace-plastron attachment. In *Chengyuchelys*, the plastron is sutured to the carapace (Ye, 1982), whereas *Siamochelys* has the plastron loosely attached to the carapace, with pegs on the hyoplastron and hypoplastron fitting in sockets on the peripherals, which is typical of a ligamentous carapace-plastron attachment (Gaffney, 1990). By this character and the intergulars extending onto the entoplastron, *Chengyuchelys* is clearly more primitive than *Siamochelys*. The loose carapace-plastron attachment is considered as a derived character (Gaffney, 1996), and was used by Peng & Brinkman (1993) to suggest a close relationship between *Xinjiangchelys* and the Macrobaenidae.

Peng & Brinkman (1993) pointed out seven derived features separating *Xinjiangchelys* from the Late

Jurassic European marine turtle *Plesiochelys*: (1) presence of a loose connection between the plastron and carapace, with pegs on the plastron fitting in sockets on the peripherals; (2) extension of the marginal scutes onto the first to fifth costal plates; (3) significant dorsal thickening of the lateral edge of the second to seventh peripheral plates; (4) expanded seventh to eleventh peripheral plates; (5) extension of the anal scute to the hyo-hypoplastral suture or onto the hypoplastron; (6) reduction in length of the first thoracic rib and (7) midline sulcus sinusoidal. All these derived features are present in *Siamochelys*. Two derived characters can be added to the above-mentioned ones, shared between *Siamochelys* and *Xinjiangchelys*: narrow vertebral scutes and posterior sulcus of gulars and intergulars almost straight and not cutting the entoplastron.

The primitive eucryptodiran turtle genus *Xinjiangchelys* was erected by Ye in 1986 on the basis of a nearly complete shell with associated pectoral and pelvic girdles and limb bones from the upper Middle or lower Upper Jurassic beds of the Junggar Basin, Xinjiang province, northwestern China. Additional material of *Xinjiangchelys* has been reported from the Fergana depression, Kirgizstan (Kaznyshkin, 1988; Kaznyshkin, Nalbandyan & Nessonov, 1990). In 1993, Peng & Brinkman reviewed the genus *Xinjiangchelys* and described new material including about a dozen specimens (more or less complete shells, cervical vertebrae and appendicular skeleton) from the Late Jurassic of the Junggar Basin. Some Late Jurassic turtles from Sichuan, southern China, previously assigned to *Plesiochelys*, have been synonymized with *Xinjiangchelys* by these authors. So far, *Xinjiangchelys* includes four species known from the Middle to Late Jurassic of South and North China and Kirgizstan (Peng & Brinkman, 1993). Recently, some new forms related to *Xinjiangchelys* have been reported from the Middle and Late Jurassic of Mongolia (Sukhanov, 2000).

*Xinjiangchelys* and related forms differ from *Siamochelys* by absence of a mesoplastron and an antero-posteriorly elongated entoplastron. Moreover, *Xinjiangchelys* has a smooth shell surface and a dorsal process of the epiplastron. One of the diagnostic features of *Xinjiangchelys* is musk ducts present between the plastron and carapace (Peng & Brinkman, 1993). In *Siamochelys*, at least two musk ducts are included in the plastron.

It thus appears that the Mab Ching turtles differ from all Jurassic turtles by their shell characters (Table 2), and the erection of a new genus and new species is therefore justified. It appears that *Siamochelys* is most closely related to *Chengyuchelys*, and, especially, *Xinjiangchelys*, from the Middle and Late Jurassic of China and Central Asia. *Siamochelys*, *Chengyuchelys* and *Xinjiangchelys* share the anal scute extending to the hyo-hypoplastral suture or onto the hypoplastron. This character is considered as derived (Peng &

Brinkman, 1993). It is worth noting that the midline depression on the neural region seen in *Siamochelys* and *Chengyuchelys* is also present in *Xinjiangchelys latimarginalis* (IVPP V7648, Ye, 1994), although it is not mentioned by Peng & Brinkman (1993). In some Macrobaenidae, such as *Ordosemys*, 'a central depression runs anteroposteriorly along the midline of the shell from the nuchal to the first suprapygal' (Brinkman & Peng, 1993), although the significance of this feature is unknown. *Siamochelys* is more derived than *Chengyuchelys* in the loose attachment of the carapace and plastron and its short diamond-shaped entoplastron. It is more primitive than *Xinjiangchelys* mainly in the presence of one pair of mesoplastra. Thus, *Siamochelys* can be considered as the sister group of the Eucryptodira. However, *Xinjiangchelys* has primitive features such as the presence of a dorsal process on the epiplastron, which is absent in *Siamochelys*. Following Gaffney (1975), the tentative interrelationships among the Cryptodira have recently been reinvestigated (Gaffney & Meylan, 1988; Gaffney, 1996; Brinkman & Wu, 1999; Hirayama, Brinkman & Danilov, 2000). *Xinjiangchelys*, which is the best studied Asian Jurassic turtle, is generally considered as the sister group of Centrocryptodira (including Sinemydidae, Chelydroidea, Chelonioidea, Trionychoidea and Testudinoidea). *Chengyuchelys* has usually not been considered in these works because it is poorly known.

In a preliminary paper, these Mab Ching turtles were referred to the family Chengyuchelyidae (Buffetaut *et al.* 1994b). Chengyuchelyid material is rather abundant, but only shells are reported and they are usually poorly preserved. Thus, the descriptions are usually not detailed or informative enough for an analysis of systematic relationships. Because of the important differences between *Siamochelys* and *Chengyuchelys* and of the insufficient diagnosis of the family Chengyuchelyidae, we prefer to assign *Siamochelys* to a family *incertae sedis*, pending the discovery of more complete material.

#### 4. Conclusions

*Siamochelys* is most closely related to *Chengyuchelys*, from the Middle Jurassic of southern China, and particularly to *Xinjiangchelys*, known from the Middle to Late Jurassic of China and Central Asia. It is considered as the sister group of Eucryptodira. This interpretation is solely based on shell characters. Further discovery of more complete material, especially skull and vertebrae, could lead to a revision of this tentative interpretation. The combination of primitive and derived characters seen in *Siamochelys*, as compared to Chinese and Central Asian Middle and Late Jurassic turtles, is in good agreement with a Middle Jurassic age suggested by charophytes for the vertebrate-bearing beds of Mab Ching (Buffetaut *et al.* 1994a).



been an isolated land mass in the Jurassic. The logical palaeobiogeographical conclusion to be drawn from the Asian affinities of *Siamochelys peninsularis* is therefore that by Middle Jurassic times Sibumasu was connected with the Chinese blocks, which themselves had already become linked to Eurasia, possibly as early as the Late Permian (Zhao *et al.* 1996). This is in good agreement with reconstructions showing Sibumasu in contact with Indochina, itself accreted to the South China block, in the Late Triassic (Metcalf, 1996, 1998), and part of the southern margin of mainland Asia in the Late Jurassic (Besse & Courtillot, 1988; Metcalfe, 1996, 1998). Palaeobiogeographical data based on the Mab Ching turtles thus confirm the tentative suggestions previously put forward on the basis of temnospondyl remains from the same locality (Buffetaut & Suteethorn, 1998).

**Acknowledgements.** The authors thank the other members of the Thai-French vertebrate palaeontology team for their help during field work, E. S. Gaffney (American Museum of Natural History, New York), R. Hirayama (Teikyo Heisei University, Ichihara), and D. Brinkman (Royal Tyrrell Museum of Palaeontology, Drumheller) for helpful discussions, and C. Abrial for photographs. This work was supported by the Department of Mineral Resources, Bangkok, the French Ministry of Foreign Affairs (Paris), and the Centre National de la Recherche Scientifique (Paris).

## References

- BESSE, J. & COURTILOT, V. 1988. Paleogeographic maps of the continents bordering the Indian Ocean since the Early Jurassic. *Journal of Geophysical Research* **93**, 11791–808.
- BRINKMAN, D. B. & PENG, J. H. 1993. *Ordosemys leios*, n. gen., n. sp., a new turtle from the Early Cretaceous of the Ordos Basin, Inner Mongolia. *Canadian Journal of Earth Sciences* **30**, 2128–38.
- BRINKMAN, D. B. & WU, X. C. 1999. The skull of *Ordosemys*, an Early Cretaceous turtle from Inner Mongolia, People's Republic of China, and the interrelationships of Eucryptodira (Chelonia, Cryptodira). *Paludicola* **2**, 134–47.
- BUFFETAUT, E., RAKSASKULWONG, L., SUTEETHORN, V. & TONG, H. 1994a. First post-Triassic temnospondyl amphibians from the Shan-Thai Block: intercentra from the Jurassic of peninsular Thailand. *Geological Magazine* **131**, 837–9.
- BUFFETAUT, E. & SUTEETHORN, V. 1998. The biogeographical significance of the Mesozoic vertebrates from Thailand. In *Biogeography and Geological Evolution of SE Asia* (eds R. Hall and J. D. Holloway), pp. 83–90. Leiden: Backhuys.
- BUFFETAUT, E., TONG, H., SUTEETHORN, V. & RAKSASKULWONG, L. 1994b. Jurassic vertebrates from the southern peninsula of Thailand and their implications. A preliminary report. *Proceedings of the International Symposium on Stratigraphic Correlation of Southeast Asia, Bangkok*, 253–6.
- COPE, E. D. 1868. On the origin of genera. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* **20**, 242–300.
- COPE, E. D. 1877. On reptilian remains from the Dakota beds of Colorado. *Proceedings of the American Philosophical Society* **17**, 193–6.
- DATTA, P. M., MANNA, P., GHOSH, S. C. & DAS, D. P. 2000. The first Jurassic turtle from India. *Palaeontology* **43**, 99–110.
- FANG, Q. R. 1987. A new species of Middle Jurassic turtle from Sichuan. *Acta Herpetologica Sinica* **6**(1), 65–9.
- GAFFNEY, E. S. 1975. A phylogeny and classification of the higher categories of turtles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **155**, 387–436.
- GAFFNEY, E. S. 1979. The Jurassic turtles of North America. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **162**, 91–135.
- GAFFNEY, E. S. 1990. The comparative osteology of the Triassic turtle *Proganochelys*. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **194**, 1–263.
- GAFFNEY, E. S. 1996. The postcranial morphology of *Meiolania platyceps* and a review of the Meiolaniidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **229**, 1–166.
- GAFFNEY, E. S., HUTCHISON, J. H., JENKINS, F. A. & MEEKER, L. J. 1987. Modern turtle origins: The oldest known Cryptodire. *Science* **237**, 289–91.
- GAFFNEY, E. S. & MEYLAN, P. 1988. A phylogeny of turtles. In *The phylogeny and classification of the tetrapods. Vol. 1, Amphibians, reptiles, birds* (ed. M. J. Benton), pp. 157–219. Systematics Association Special Volume 35A. Oxford: Clarendon Press.
- GAFFNEY, E. S. & MEYLAN, P. 1992. The Transylvanian turtle, *Kallokibotion*, a primitive Cryptodire of Cretaceous age. *American Museum Novitates* **3034**, 1–37.
- HIRAYAMA, R., BRINKMAN, D. B. & DANILOV, I. G. 2000. Distribution and biogeography of non marine Cretaceous turtles. *Russian Journal of Herpetology* **7**, 181–98.
- KAZNYSHKIN, M. N. 1988. Late Jurassic turtles of Northern Fergana (Kirghiz SSR). *Vestnik Zoologii [Herald of Zoology]* **5**, 26–32 (in Russian).
- KAZNYSHKIN, M. N., NALBANDYAN, L. A. & NESSOV, L. A. 1990. Middle and Late Jurassic turtles of Fergana (Kirghiz SSR). *Yezhegodnik Vsesoyuznogo paleontologicheskogo obshchestva [Annual of the All-union Palaeontological Society]* **32**, 185–204 (in Russian).
- KHOZATSKII, L. I. 1997. Large turtles from the Late Cretaceous of Mongolia. *Russian Journal of Herpetology* **4**, 148–54.
- LINNAEUS, C. 1758. *Systema naturae*. 10th ed., vol. 1. Stockholm, 824 pp.
- LYDEKKER, R. 1889. *Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History). Part III. The Order Chelonia*. The British Museum (Natural History) by order of the Trustees, London, 239 pp.
- METCALFE, I. 1996. Gondwanaland dispersion, Asian accretion and evolution of eastern Tethys. *Australian Journal of Earth Sciences* **43**, 605–23.
- METCALFE, I. 1998. Palaeozoic and Mesozoic geological evolution of the SE Asian region: multidisciplinary constraints and implications for biogeography. In *Biogeography and Geological Evolution of SE Asia* (eds R. Hall and J. D. Holloway), pp. 25–41. Leiden: Backhuys.
- MARSH, O. C. 1890. Notice of some extinct Testudinata. *American Journal of Science, Ser. 3* **40**, 177–9.
- NOPCSA, F. 1923. On the geological importance of the primitive reptilian fauna of the Upper-most Cretaceous of Hungary; with a description of a new tortoise (*Kallokibotion*). *Quarterly Journal of the Geological Society of London* **79**, 100–16.

- OWEN, R. 1853. A monography of the fossil chelonian of the Wealden Clays and Purbeck Lime-stones. *Palaeontographical Society Monograph* 7, 1–12.
- PENG, J. H. & BRINKMAN, D. B. 1993. New material of *Xinjiangchelys* (Reptilia: Testudines) from the Late Jurassic Qigu Formation (Shishugou Group) of the Pingfengshan locality, Junggar Basin, Xinjiang. *Canadian Journal of Earth Sciences* 30, 2013–26.
- SUKHANOV, V. B. 2000. Mesozoic turtles of Middle and Central Asia. In *The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia* (eds M. J. Benton, M. A. Shishkin, D. M. Unwin and E. N. Kurochkin), pp. 309–67. Cambridge: Cambridge University Press.
- TONG, H., BUFFETAUT, E. & SUTEETHORN, V. 1996. Jurassic turtles from southern Thailand. Abstract. 56th Annual Meeting, Society of Vertebrate Paleontology. *Journal of Vertebrate Paleontology*, suppl. no. 3, 69A.
- YE, X. K. 1982. Middle Jurassic turtles from Sichuan, SW. China. *Vertebrata Palasiatica* 20, 282–90.
- YE, X. K. 1986. A Jurassic turtle from Junggar, Xinjiang. *Vertebrata Palasiatica* 24, 171–81.
- YE, X. K. 1990. Fossil turtles from Dashanpu, Zigong, Sichuan. *Vertebrata Palasiatica* 28, 304–11.
- YE, X. K. 1994. *Fossil and recent turtles of China*. Science Press, Beijing, 112 pp.
- YE, Y. & PI, X. Z. 1997. A new genus of Chengyuchelyidae from Dashanpu, Sichuan. *Vertebrata Palasiatica* 35, 182–8.
- YOUNG, C. C. & CHOW, M. C. 1953. New fossil reptiles from Szechuan, China. *Acta Scientia Sinica* 2(3), 216–29.
- ZHAO, X., COE, R. S., GILDER, S. A. & FROST, G. M. 1996. Palaeomagnetic constraints on the palaeogeography of China: implications for Gondwanaland. *Australian Journal of Earth Sciences* 43, 643–72.

# Dinosaur footprints from the Phra Wihan Formation (Early Cretaceous of Thailand)

Jean Le Lœuff<sup>a\*</sup>, Sasidhorn Khansubha<sup>b</sup>, Eric Buffetaut<sup>c</sup>, Varavudh Suteethorn<sup>b</sup>, Haiyan Tong<sup>c</sup>, Christel Souillat<sup>a</sup>

<sup>a</sup> Musée des Dinosaures, GIS « Paléontologie et sédimentologie continentales », 11260 Espéraza, France

<sup>b</sup> Geological Survey Division, Department of Mineral resources, Rama VI Road, Bangkok 10400, Thailand

<sup>c</sup> CNRS, 16, cour du Liégar, 75013 Paris, France

Received 30 April 2002; accepted 27 August 2002

Presented by Yves Coppens

---

**Abstract** – The ichnological assemblage of the Phra Wihan Formation (early Early Cretaceous of northeastern Thailand) includes the first sauropod tracks ever found in Thailand. It is reminiscent of the fauna of the underlying Jurassic Phu Kradung Formation with theropods, small ornithischians of uncertain affinities (possibly *Hypsilophodon*-like ornithopods) and sauropods. It suggests that, in southeastern Asia, an important faunal change occurred in the Early Cretaceous among continental vertebrates, whereas little happened at the Jurassic–Cretaceous boundary. *To cite this article: J. Le Lœuff et al., C. R. Palevol 1 (2002) 287–292.* © 2002 Académie des sciences / Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

Dinosauria / footprints / Early Cretaceous / Thailand

**Résumé** – Les empreintes de pas de dinosaures de la formation Phra Wihan (Crétacé inférieur de Thaïlande). L'assemblage ichnologique de la formation Phra Wihan (Crétacé basal de Thaïlande) comprend les premières traces de sauro-pode découvertes en Thaïlande. Il rappelle la faune de la formation sous-jacente, la formation Phu Kradung avec des théropodes, des sauro-podes et de petits ornithischiens aux affinités incertaines (peut-être des ornithopodes de type *Hypsilophodon*). Cette composition faunique suggère qu'un remplacement de faune important est survenu en Thaïlande au début du Crétacé, plutôt qu'à la limite Jurassique–Crétacé. *Pour citer cet article: J. Le Lœuff et al., C. R. Palevol 1 (2002) 287–292.* © 2002 Académie des sciences / Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

Dinosauria / empreintes de pas / Crétacé inférieur / Thaïlande

## Version abrégée

### 1. Introduction

Datée du Crétacé basal [11, 12], la formation Phra Wihan est exposée sur le plateau de Khorat, dans le Nord-Est de la Thaïlande. Si plusieurs formations du groupe de Khorat (les formations Phu Kradung, Sao Khua et Khok Kruat) ont livré des ossements rapportés à différents groupes de vertébrés [3], la formation Phra Wihan (située entre les formations Phu Kradung et Sao Khua) ne contient que des empreintes de pas de dinosaures [1, 7]. Deux gisements sont évoqués ici : Phu

Faek, dans la province de Kalasin et Hin Lat Pa Chad, dans la province de Khon Kaen (Fig. 1).

### 2. Phu Faek

Plusieurs pistes de théropodes et deux empreintes de pieds de sauro-podes (Fig. 3) ont été identifiées sur ce site. La principale piste (Fig. 2) a été laissée par un grand théropode (hauteur estimée au bassin : 205 cm) se déplaçant au pas (environ 4 km h<sup>-1</sup>).

---

\*Correspondence and reprints.

E-mail address: jean.leloeff@dinosauria.org (J. Le Lœuff).



### 3. Hin Lat Pa Chad

Cette localité est située dans les collines de Phu Wiang, à l'est de la ville de Khon Kaen.

À côté d'empreintes de théropodes, plusieurs pistes de ce gisement peuvent être rapportées à de petits dinosaures ornithischiens. La plus longue d'entre elles a été laissée par un petit dinosaure quadrupède ; elle comprend 25 empreintes de pied et 15 empreintes de mains. Le pied était fonctionnellement tridactyle et la main apparemment tétradactyle (Fig. 4). Le doigt interne du pied (II) est le plus petit, le doigt III étant le plus long. La longueur moyenne des empreintes de pied est de 109,5 mm, pour une largeur moyenne de 83 mm. Une des caractéristiques les plus remarquables de cette piste est la position très latérale des empreintes de mains par rapport aux empreintes de pieds.

La piste présente un mélange de caractères communs chez les théropodes (présence de griffes relativement pointues), les ornithopodes (main en forme d'étoile, largeur des doigts) et même les marginocéphales (empreintes de mains situées latéralement par rapport aux empreintes de pieds : [9]).

Il paraît raisonnable de rapporter ces traces à un petit dinosaure ornithopode de type *Hypsilophodon*. Les empreintes de mains sont très semblables à celles d'*Anomoepus intermedius* et d'*Anomoepus scambius* (Jurassique inférieur du Connecticut : [16]), qui sont interprétées comme des

empreintes d'ornithopode. La formule phalangienne d'un animal comme *Hypsilophodon* (main : 2–3–4–3?–1? ; pied : 2–3–4–5–0 [14]), au pied fonctionnellement tridactyle et aux griffes modérément acérées, est compatible avec les empreintes d'Hin Lat Pa Chad. La position très latérale des mains suggère une posture semi-érigée dans la démarche quadrupède. La hauteur de l'animal, au niveau du bassin, peut être estimée aux environs de 53 cm [16], ce qui est très proche d'un petit ornithopode, connu par un fémur provenant de la formation sous-jacente, la formation Phu Kradung [2].

### 4. Conclusions

L'assemblage faunique déduit des empreintes de la formation Phra Wihan (sauropodes, théropodes, petits ornithopodes) paraît finalement plus proche de celui de la formation Phu Kradung (théropodes, sauropodes euhelopodidés, petits ornithopodes, stégosaures : [6–8]) que de l'assemblage plus récent de la formation Sao Khua (théropodes tyrannosauridés, ornithomimidés et ?spinosauridés, sauropodes nemegtosauridés [5, 10]), qui n'a livré aucun reste d'ornithopode à ce jour.

Les modifications de la faune continentale du Sud-Est asiatique se seraient donc produites au début du Crétacé (entre le dépôt de la formation Phra Wihan et celui de la formation Sao Khua), plutôt qu'à la limite Jurassique–Crétacé.

## 1. Introduction

The Early Cretaceous continental formations of the Khorat Group of Northeastern Thailand [2–4] fill a gap in our knowledge of Asian continental vertebrates, between the Chinese Late Jurassic Upper Shaximiao Formation and Barremian Yixian Formation [15]. They are therefore of considerable importance for our understanding of the evolution of Asian non-marine faunas across the Jurassic–Cretaceous boundary. While several formations of the Khorat Group (namely, the Phu Kradung, Sao Khua and Khok Kruat formations) have yielded abundant bones and teeth belonging to various groups of vertebrates (see [3] for a recent review), other formations have yielded footprints only. Although theropod footprints have been reported from the possibly Barremian Phu Phan Formation [5], the main track-bearing formation of the Khorat Group is the older Phra Wihan Formation. So far, only preliminary reports of the dinosaur footprints from the Phra Wihan Formation, which is referred to the early Early Cretaceous on the basis of palynomorphs [11, 12] have been given [1, 7]. Two main localities are described below: the Phu Faek site in Kalasin province and the Hin Lat Pa Chat site in the Phu Wiang hills, in Khon Kaen province (Fig. 1).



Fig. 1. Location map of the Phu Faek (P) and Hin Lat Pa Chad (H) localities.

Fig. 1. Carte de situation des gisements de Phu Faek (P) et Hin Lat Pa Chad (H).

## 2. Phu Faek

The dinosaur footprints were discovered in 1996 by two schoolgirls in a dry riverbed. The site is an outcrop

of the Phra Wiha formation. Tracks are preserved as impressions on the upper surface of a sandstone bar. A preliminary account of this discovery was given by Buffetaut et al. [7]. Casts of some footprints are available for study at the Dinosaur Museum in Sahatsakhan (Kalasin Province). At least 25 dinosaur footprints form seven trackways. Large and small theropods are present, as well as a sauropod.

### 2.1. Theropods

The main trackway at Phu Faek includes seven tridactyl prints of a theropod (Fig. 2). The length of the pes varies from 38 to 43 cm and its width from 34 to 40 cm. Digit III is by far the longest (23 to 26 cm). Large claw marks are observable on the best-preserved prints. This trackway was left by a fairly large theropod (calculated height at the hip using Thulborn (1990) formula: 205 cm). The ratio  $SL/h$  (where  $SL$  represents stride length and  $h$  the height at the hip) is quite low (1.08), indicating a walking gait (about  $4 \text{ km h}^{-1}$ ). Other theropod tracks at Phu Faek are less complete. They were made by smaller animals.

### 2.2. Sauropod

Two large elongated pes prints (length: 52 cm; width: 40 cm) are preserved in an overlying bed, just above the main track-bearing slab. They can be referred to a sauropod (Fig. 3). Poorly preserved prints in front of the two pes prints might represent manus prints. The two large footprints are probably successive pes prints. The track-bearing slab being broken, nothing else is preserved of this track. This very partial track constitutes the first sauropod track discovered in Thailand. It is far too incomplete to allow any tentative assessment to a sauropod family. Other isolated tracks in Phu Faek might represent sauropod manus prints.

## 3. Hin Lat Pa Chad

The Hin Lat Pa Chad site is located in the hills of Phu Wiang. This locality is also situated in a riverbed, and tracks are preserved as impressions on the upper surface of a sandstone layer. A preliminary account of this discovery was given by Buffetaut and Suteethorn [1]. The locality shows eight different trackways of small theropods, a large theropod, and several small ornithischians described below. Other very small footprints at Hin Lat Pa Chad are of indeterminate origin.

### Ornithischians

The longest trackway at Hin Lat Pa Chad (trackway 1; Fig. 4) was left by a small quadrupedal animal. It

comprises 25 pes prints and 15 manus prints. Casts of the best-preserved footprints are available for study at the Phu Kum Kao Dinosaur Museum (Thailand) and at the 'Musée des Dinosaures' in Espéraza (France; MDE-D.247).

## 4. Description

Pes impressions indicate a functionally tridactyl and mesaxonic foot, with the inner digit II smaller than the others. Digit III is the longest. Distinctive claw marks can be observed at the tip of the toes, in the form of 'retro-scratches' indicating sharp claws rather than rounded hooves. Total length of pes prints ( $FL$ ) varies from 80 to 130 mm (mean  $FL$ : 109.5 mm) and total width ( $FW$ ) from 70 to 95 mm (mean  $FW$ : 83 mm).  $FW/FL = 0.76$ , which fits the range in theropods and some small ornithopods [16]. Stride length varies

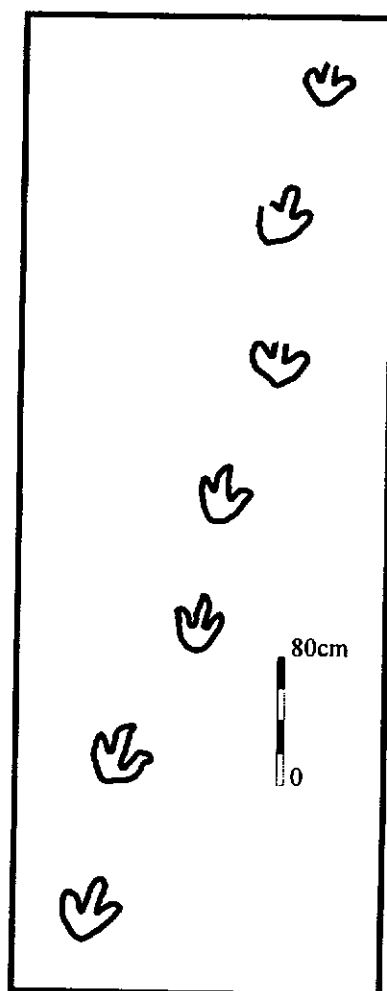


Fig. 2. Theropod trackway in Phu Faek.

Fig. 2. Piste de théropodes à Phu Faek.

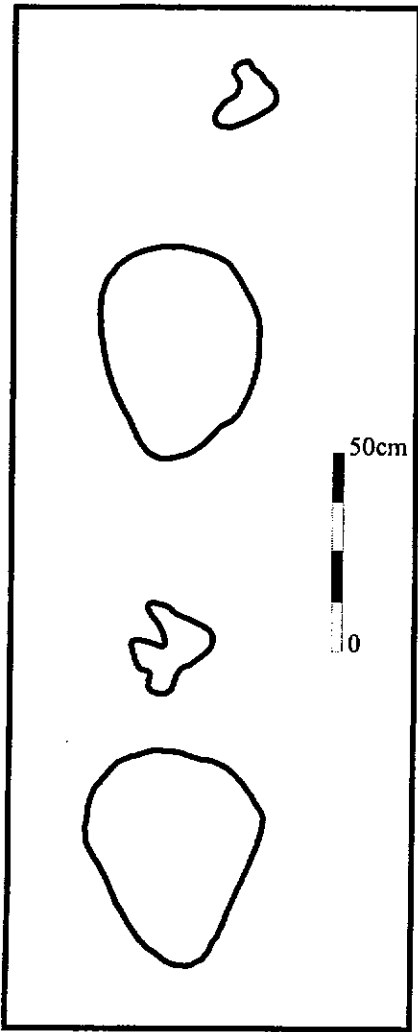


Fig. 3. Sauropod tracks in Phu Faek.

Fig. 3. Empreintes de sauropodes à Phu Faek.

between 48 and 68 cm (mean *SL*: 55.8 cm). Pace length varies from 25 to 31 cm (mean *PL*: 28.7 cm). Pace angulation is rather high (152.8°).

Manus prints are apparently tetradactyl, with the external digit pointing outwards (considering that this feature is not linked to the preservation of the manus prints). The manus prints are situated laterally to the pes prints. They also show claw marks at the extremity of the toes. Total length of manus varies from 40 to 70 mm (mean manus length: 57 mm).

Stride length varies between 52 and 60 cm (mean *SL*: 56.4 cm); pace length varies from 28.5 to 38 cm (mean *PL*: 34.1 cm). Pace angulation is 111.6°.

A remarkable characteristic of the Hin Lat Pa Chad trackway is that the manus trackway width is much larger than the pes trackway width.

## 5. Discussion

The foot was functionally tridactyl and the manus apparently tetradactyl. The trackway presents a puzzling mixture of features common in theropods (claws, low divarication), ornithopods (star-shaped manus, pace angulation, broad toes), and even marginocephalians (manus trackway width larger than pes trackway width).

The distinct claw marks are reminiscent of theropods; the pace angulation (152.8°) is rather low for small theropods (usual range between 160° and 170°,

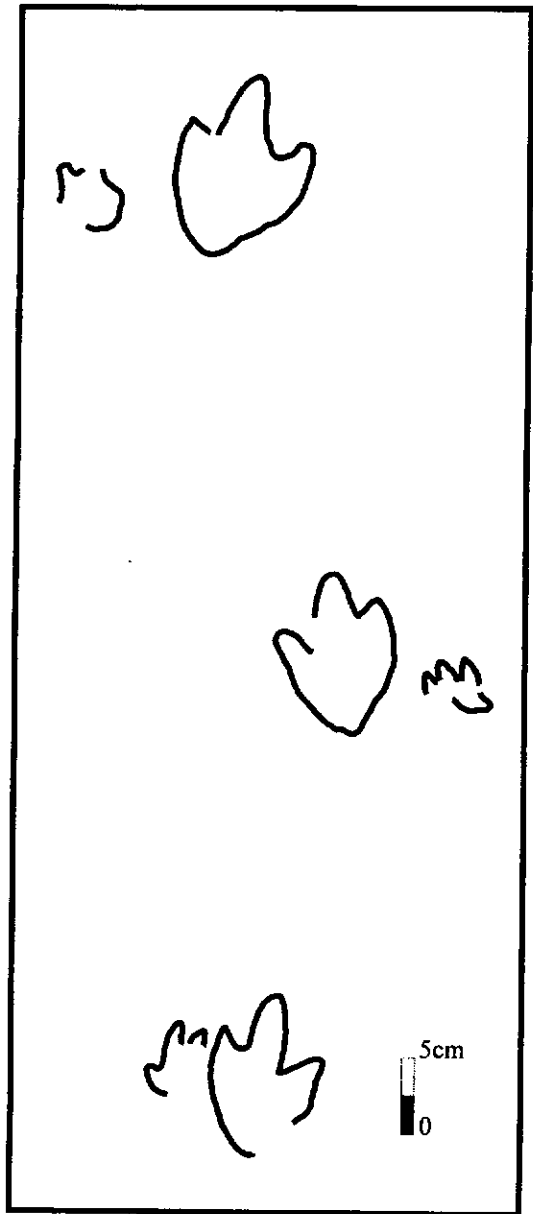


Fig. 4. Ornithopod tracks in Hin Lat Pa Chad.

Fig. 4. Traces d'ornithopodes à Hin Lat Pa Chad.



occasionally as low as  $150^\circ$  or as high as  $180^\circ$ ; cf. [16]). The ratio  $SL/FL$  is also rather low (5.1) for small theropods (usual range 7 to 8, but it can vary between 4 and 16, according to Thulborn [16]). The ratio  $FW/FL$  is rather low (0.76) and consistent with the usual pattern of theropod footprints. The total divarication is very low (footprints longer than wide), which is typical for theropods. The rather broad toes are nevertheless different from usual narrow toes of theropods. Anyhow, the tetradactyl manus would indicate very primitive theropods (ceratosaurs); such trackways attributed to quadrupedal theropod have been referred to the ichnogenus *Atreipus*. However, these tracks consistently show manus prints anterior to pes prints, or slightly antero-medially or antero-laterally placed, and the fingers are roughly parallel. The lateral position of the manus prints, suggesting a sprawling posture, and the very divergent digit IV are hardly consistent with a theropod origin.

An alternative explanation is an ornithischian origin of the tracks; some small ornithischians had relatively sharp claws (e.g., *Hypsilophodon*, *Psittacosaurus*, *Microceratops*). The pace angulation ( $151.8^\circ$ ) of our tracks and the  $SL/FL$  ratio are in the range for quadrupedal small ornithopods (pace angulation varies from  $120$  to  $150^\circ$  with a  $SL/FL$  ratio about 5:1). Total divarication is low, but fits within the range of variation observed in ornithopods ( $62^\circ \pm 9^\circ$ , cf. [16]). Star-shaped or fan-shaped manus prints are characteristic of small ornithopods and the manus of *Anomoepus intermedius* is very similar to the manus described above. In their general morphology, the manus prints from Hin Lat Pa Chad are reminiscent of *Anomoepus intermedius* and *Anomoepus scambus* (Lower Jurassic of Connecticut, figs 6.28d and 6.28h in [16]), which are interpreted as ornithopod tracks. Pace angulation of manus trackway is usually about  $100^\circ$  for small ornithopods. However, the laterally positioned manus prints suggesting semi-erect, sprawling front limbs, are different from *Anomoepus* manus prints, which are situated anteromedially to the footprints. The inferred semi-erect posture of the track maker casts some doubt on its ornithopod affinities. Nevertheless, several trackways with laterally positioned manus prints have been interpreted as ornithopod trackways.

A sprawling posture seems to have been widespread among marginocephalians [9]. Among this group, the strong development of the lateral digit of the manus does not fit psittacosaurids, which have a very reduced digit IV [13]. A neoceratopsian origin cannot be completely excluded: the Late Cretaceous *Microceratops* has a very reduced pes digit I and its foot may have been functionally tridactyl; the hand of *Leptoceratops*

*gracilis* was functionally tetradactyl. Therefore, an Early Cretaceous ancestral neoceratopsian would likely produce tracks similar to those from Hin Lat Pa Chad.

However, the phalangeal formulae of the small ornithopod *Hypsilophodon foxii* (manus: 2–3–4–3?–1+?; pes: 2–3–4–5–0; see [14]) would also fit our tracks. Because of their unusual nature, we suggest that the Hin Lat Pa Chad trackways described above should be referred to small ornithischians, considering that all their characters, including the moderately sharp claws, are consistent with small ornithopods.

Their height at hip ( $h$ ) can be estimated from the foot length ( $FL$ ) using Thulborn's equation ( $h = 4.8 \times FL$ ). This gives a height of 53 cm for an estimated speed of  $0.68 \text{ m s}^{-1}$ . Such a small dinosaur is very close (at least in size) to a small ornithopod described on the basis of a femur from the underlying Phu Kradung Formation [4].

## 6. Conclusions

The Phra Wihan Formation has, so far, yielded no fossil bones. Footprints are thus the only way to approach the biodiversity of the corresponding time interval. The dinosaur assemblage is diverse, with large and small theropods (Phu Faek and Hin Lat Pa Chat), sauropods (Phu Faek), and small ornithischians (Hin Lat Pa Chat). The presence of large sauropods is not surprising, as both the underlying Phu Kradung Formation and the overlying Sao Khua Formation have a good skeletal record of these dinosaurs (euhelopodids in the Phu Kradung Formation versus nemegtosaurids and possible euhelopodids in the Sao Khua Formation: [4, 10]). Theropods are also known from both formations.

On the basis of the presence of small ornithischians, the Phra Wihan track assemblage seems closer to the fauna of the underlying Phu Kradung Formation, which includes small and large theropods, euhelopodid sauropods, small ornithopods, and stegosaurs [8]; this assemblage, which also includes temnospondyl amphibians [6] and tritylodonts, is reminiscent of that from Late Jurassic formations in China. The overlying Sao Khua Formation has yielded tyrannosaurid, ornithomimid and ?spinosaurid theropods, and nemegtosaurid sauropods [2] but, so far, no ornithischian among thousands of bones from many localities.

The ichnological record of the Phra Wihan Formation would thus be closer to the dinosaur assemblage of the Phu Kradung Formation than to that of the Sao Khua Formation. It should be noted that many of the Phu Kradung vertebrate sites are located at the top of that thick formation, not far below the footprint levels of the

Phra Wihan Formation. The resemblance in the vertebrate assemblages may suggest that the Phu Kradung Formation is basal Cretaceous rather than Late Jurassic in age, a possibility already suggested by palynological evidence. This would mean that Jurassic vertebrates are still unknown in Thailand. However that may be, a

notable change within Southeast Asian dinosaur assemblages seems to have occurred during the Early Cretaceous, posterior to the deposition of the Phra Wihan Formation and before the deposition of the Sao Khua Formation, rather than at the Jurassic–Cretaceous boundary.

**Acknowledgements.** This work was supported by the Department of Mineral Resources (Bangkok), the CNRS (Paris), the Jurassic Foundation (Drumheller, Canada), and the 'Association Dinosauria' (Espéraza, France). We are grateful to all the Thai and French participants who took part in our fieldwork in Thailand. Thanks to Christian Meyer (Basel, Switzerland) for his comments on an earlier draft of this manuscript.

## References

- [1] E. Buffetaut, V. Suteethorn, The dinosaurs of Thailand, *J. Southeast Asian Earth Sci.* 8 (1993) 77–82.
- [2] E. Buffetaut, V. Suteethorn, Early Cretaceous Dinosaurs from Thailand and their bearing on the early evolution and biogeographical history of some groups of dinosaurs, in: S.G. Lucas, J.I. Kirkland, J.W. Estep (Eds.), *Lower and Middle Cretaceous Terrestrial Ecosystems*, N. M. Mus. Nat. Hist. Sci. Bull. 14 (1998) 205–210.
- [3] E. Buffetaut, V. Suteethorn, The biogeographical significance of the Mesozoic vertebrates from Thailand, in: R. Hall, J.D. Holloway (Eds.), *Biogeography and Geological Evolution of SE Asia*, Backhuys Publishers, Leiden, 1998, pp. 83–90.
- [4] E. Buffetaut, V. Suteethorn, The dinosaur fauna of the Sao Khua Formation of Thailand and the beginning of the Cretaceous radiation of dinosaurs in Asia, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 150 (1999) 13–23.
- [5] E. Buffetaut, R. Ingavat, N. Sattayarak, V. Suteethorn, First dinosaur footprints from South-East Asia: carnosaur tracks from the Lower Cretaceous of Thailand, *C.R. Acad. Sci. Paris, Ser. II* 301 (1985) 643–648.
- [6] E. Buffetaut, H. Tong, V. Suteethorn, First post-Triassic labyrinthodont amphibian in South-East Asia: a temnospondyl intercentrum from the Jurassic of Thailand, *N. Jb. Geol. Paläontol. Mh.* 7 (1994) 385–390.
- [7] E. Buffetaut, V. Suteethorn, H. Tong, Y. Chaimanee, S. Khansubha, New dinosaur discoveries in the Jurassic and Cretaceous of Thailand, *Int. Conf. Stratigraphy and Tectonic Evolution of Southeast Asia and the South Pacific*, Bangkok, Thailand, 1997, pp. 177–187.
- [8] E. Buffetaut, V. Suteethorn, H. Tong, The first thyreophoran from Southeast Asia: a stegosaur vertebra from the Late Jurassic Phu Kradung Formation of Thailand, *N. Jahrb. Geol. Paläontol. Mh.* 2 (2001) 95–102.
- [9] P. Dodson, J.O. Farlow, The forelimb carriage of ceratopsid dinosaurs, in: D.L. Wolberg, E. Stump, G.D. Rosenberg (Eds.), *Dinofest International*, The Academy of Natural Sciences, 1997, pp. 393–398.
- [10] V. Martin-Rolland, V. Suteethorn, E. Buffetaut, Description of the type and referred material of *Phuwiangosaurus sirindhornae* Martin, Buffetaut et Suteethorn, 1994, a sauropod from the Lower Cretaceous of Thailand, *Oryctos* 2 (1999) 39–91.
- [11] A. Racey, J.G.S. Goodall, M.A. Love, S. Polachan, P.D. Jones, New age data for the Mesozoic Khorat Group of northeast Thailand, in: Angsuwathana, et al. (Eds.), *Proc. Int. Symp. Stratigraphic Correlation of Southeast Asia*, 1994, pp. 245–256.
- [12] A. Racey, M.A. Love, A.C. Canham, J.G.S. Goodall, S. Polachan, P.D. Jones, Stratigraphy and reservoir potential of the Mesozoic Khorat Group, northeastern Thailand: part I, stratigraphy and sedimentary evolution, *J. Petrol. Geol.* 19 (1996) 5–40.
- [13] P.C. Sereno Psittacosauridae, in: D.B. Weishampel, P. Dodson, H. Osmolska (Eds.), *The Dinosauria*, University of California Press, 1990, pp. 579–592.
- [14] H.D. Sues, D.B. Norman, Hypsilophodontidae, *Tenontosaurus*, Dryosauridae, in: D.B. Weishampel, P. Dodson, H. Osmolska (Eds.), *The Dinosauria*, University of California Press, 1990, pp. 498–509.
- [15] C.C. Swisher, Y.Q. Wang, X.L. Wang, X. Xu, Y. Wang, Cretaceous age for the feathered dinosaurs of Liaoning, China, *Nature* 400 (1999) 58–61.
- [16] T. Thulborn, *Dinosaur tracks*, Chapman and Hall, London, 1990, 410 p.

## A Review of the Sauropod Dinosaurs of Thailand

Eric Buffetaut<sup>1</sup>, Varavudh Suteethorn<sup>2</sup>, Jean Le Loeuff<sup>3</sup>, Gilles Cuny<sup>4</sup>, Haiyan Tong<sup>1</sup> and Sasidhorn Khansubha<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Centre National de la Recherche Scientifique, 16 cour du Liégat, 75013 Paris, France

<sup>2</sup>Geological Survey Division, Department of Mineral Resources, Rama VI Road, Bangkok 10400, Thailand.

<sup>3</sup>Musée des Dinosauriens, 11260 Espéraza, France

<sup>4</sup>Geological Museum, University of Copenhagen, Øster Voldgade 5-7, 1350 Copenhagen K, Denmark; Geological Museum, University of Copenhagen, Øster Voldgade 5-7, 1350 Copenhagen K, Denmark & Department of Biology, Faculty of Science, Maha Sarakham University, Tambon Kamriang, Kantharawichai District, Maha Sarakham 44150, Thailand  
E-mail: Eric.Buffetaut@wanadoo.fr

### ABSTRACT

The record of sauropod dinosaurs from northeastern Thailand begins in the Late Triassic and ends in the mid-Cretaceous. The earliest known sauropods, including *Isanosaurus attavipachi*, are from the Late Triassic Nam Phong Formation. In the Phu Kradung Formation (Late Jurassic ?), spoon-shaped teeth reminiscent of the Chinese euhielopodid sauropods have been found. Sauropod footprints are known from the Phra Wihan Formation (Early Cretaceous). Sauropods are especially well represented in the Sao Khua Formation (Early Cretaceous), with the early nemegtosaurid *Phuwangosaurus sirindhornae* and a possible euhielopodid. A single sauropod limb bone is known from the Phu Phan Formation (Early Cretaceous). The Khok Kruat Formation (Albian ?) has yielded teeth and bones of a *Phuwangosaurus*-like nemegtosaurid, which is apparently also present in rocks of the same age in Laos.

**Key words:** Dinosaur, Sauropod, Mesozoic.

### INTRODUCTION

The first dinosaur bone to have been reported from Thailand was found in 1976 by Mr Sutham Yaemniyom, from the Department of Mineral Resources, in the course of an uranium survey at Phu Wiang (Khon Kaen Province). It was subsequently identified as the distal end of the femur of a large sauropod dinosaur (Ingavat *et al.*, 1978; Ingavat and Taquet, 1978). Since then, dinosaur discoveries have multiplied in the non-marine Mesozoic rocks of northeastern Thailand, and sauropods make up a large part of the material found by our Thai-French group, in formations which range in age from Late Triassic to mid-Cretaceous. The purpose of the present paper is to briefly review the sauropods of Thailand, in stratigraphic succession, with the emphasis on recent discoveries. We generally accept the stratigraphic arrangement of the Mesozoic formations of the Khorat Plateau put forward by Racey *et al.* (1994 and 1996), which is based largely on palynological evidence. The Nam Phong Formation is thus considered as late Norian to Rhaetian in age, and the Phra Wihan, Sao Khua, Phu Phan and Khok Kruat Formations are all placed in the Early Cretaceous, the Khok Kruat Formation being in all likelihood of Aptian/Albian age. The age of the Phu Kradung Formation is still slightly uncertain. We consider it here as Late Jurassic, while accepting that a basal Cretaceous age cannot be excluded.

All the sauropod fossils from Thailand described and illustrated in the present paper belong to the

collections of the Department of Mineral Resources, Bangkok.

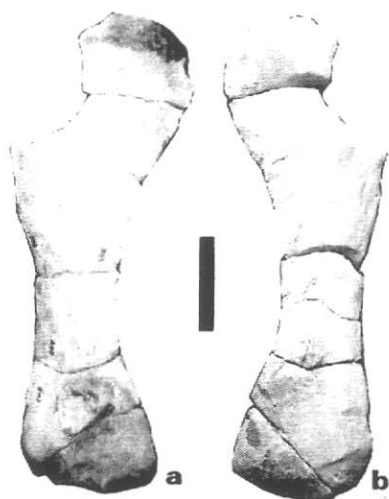
### THE EARLIEST KNOWN SAUROPODS, FROM THE NAM PHONG FORMATION (LATE TRIASSIC)

For a long time, the earliest known sauropods were from the Early Jurassic, although controversial footprints from the Triassic had been referred to that group. This has changed with the discovery of sauropod bones in the Late Triassic Nam Phong Formation of Chaiyaphum Province, first reported by Buffetaut *et al.* in 2000. A first specimen, found at Phu Nok Khian, near the village of Ban Non Thaworn, consisting of vertebrae, pectoral girdle elements and a femur belonging to a single individual, was described as *Isanosaurus attavipachi* (Buffetaut *et al.*, 2000). This taxon clearly belongs to the Sauropoda rather than to the Prosauropoda because of opisthocoelous cervical vertebrae, an incipient system of laminae on dorsal neural spines, and a straight and massive femur without a lesser trochanter. On the other hand, it shows many features which are primitive for a sauropod, such as relatively short cervical vertebrae without real pleurocoels, a moderate proximal expansion of the scapula, and a prominent fourth trochanter on the femur. The phylogeny of early sauropods is still poorly understood and the systematic position of *Isanosaurus attavipachi* among them is still uncertain. The type

specimen of *Isanosaurus attavipachi* indicates a fairly small animal by sauropod standards, perhaps not more than 6.5 m in length, but unfused neurocentral sutures on the vertebrae suggest that it was not a fully grown individual.

Subsequently, a second sauropod specimen was found at Khok Hin Poeng, a locality close to Phu Nok Khian (Buffetaut *et al.*, 2002). It consists of a group of bones belonging to a single individual, many of which were unfortunately badly weathered by the time the specimen was found. There are no skeletal elements in common with the type of *Isanosaurus attavipachi* so that it is not possible to decide whether both specimens belong to the same taxon. The most remarkable feature about this second specimen is its size: the best preserved bone, a humerus with clear sauropod characteristics (Fig.1), is slightly over one metre in length, which is comparable to the size of the humerus in large Late Jurassic sauropods such as *Camarasaurus*. Estimating the total length of the animal on the basis of the humerus alone is not easy, but our estimates suggest a length of 13 to 15 metres. The specimen from Khok Hin Poeng thus shows that by Late Triassic times some sauropods had already reached a considerable size, which probably points to a fairly long and still unknown evolutionary history of the group during the Triassic.

The sauropods from the Nam Phong Formation are of special importance because they are the first (and so far the only) skeletal remains of Sauropoda to have been found in the Triassic. The existence of Triassic sauropods had been predicted for phylogenetic reasons, and the finds from the Nam Phong Formation clearly confirm this prediction. They are also an incentive to reinterpret fossil footprints of uncertain origin found in Triassic formations in various parts of the world, which may turn out to have been made by sauropods.



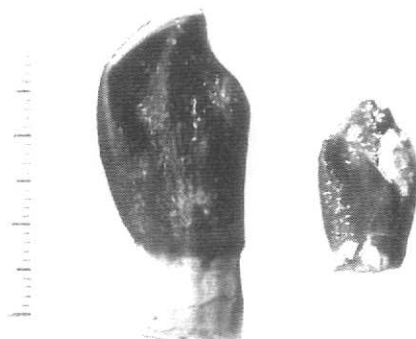
**Figure 1** Humerus of a large Late Triassic sauropod from the Nam Phong Formation at Khok Hin Poeng, Chaiyaphum Province, in cranial (a) and caudal (b) views. Scale bar: 250 mm.

## EUHELOPODID SAUROPODS FROM THE PHU KRADUNG FORMATION (LATE JURASSIC ?)

The dinosaur fauna of the Phu Kradung Formation is still incompletely known, although it is known to contain theropods, small ornithopods, and stegosaurs (Buffetaut *et al.*, 2001). Sauropod teeth have been found at some localities in the Phu Kradung Formation, notably Ban Khok Sanam in Kalasin Province, and Dan Luang in Mukdahan Province. All the teeth belong to the same general type: they have a spoon-shaped crown with a concave lingual face and a convex labial face, and their enamel is finely wrinkled (Fig.2). On newly erupted teeth, coarse serrations can be seen on the cranial edge of the crown, close to the apex, but they seem to have worn away quickly, since most teeth show wear facets instead. This is a relatively plesiomorphic type of sauropod tooth, found in various families. The greatest resemblances seem to be with the Euhelopodidae, a family of sauropods from the Jurassic (and possibly the basal Cretaceous) of China (see Martin, 1999, for a review). The teeth of the genera *Omeisaurus* and *Mamenchisaurus*, in particular, closely resemble the specimens found in Thailand. It seems reasonable to refer the latter, at least provisionally, to the Euhelopodidae.

A few poorly preserved sauropod bones have been collected at Dan Luang. They indicate the occurrence of large animals, but provide no useful systematic information.

The occurrence of euhelopodid sauropods in the Phu Kradung Formation of Thailand, indicating resemblances with faunas from the Jurassic of China, is easily understandable in biogeographical terms, since the Indochina Block, to which the Khorat Plateau belongs, came in contact with the South China Block well before the Late Jurassic (Buffetaut and Suteethorn, 1998a).



**Figure 2** Spatulate teeth of a probable euhelopodid sauropod from the Phu Kradung Formation (Late Jurassic ?) at Dan Luang, Mukdahan Province. Scale bar: 30 mm.



# SAUROPOD FOOTPRINTS FROM THE PHRA WIHAN FORMATION (EARLY CRETACEOUS)

No dinosaur bones have yet been reported from the Phra Wihan Formation, but dinosaur footprints are known at several sites on sandstone surfaces. The Phu Faek site (Kalasin Province) was briefly described by Buffetaut *et al.* (1997) as containing theropod trackways. During a subsequent visit to the site, prints of a very different type, which apparently are sauropod footprints, were discovered in an overlying bed, just above the main track-bearing slab. Two large elongated pes prints (length : 52 cm ; width : 40 cm) are preserved. Poorly preserved prints in front of the two pes prints may represent manus prints (Fig.3). The two large footprints are probably successive pes prints. The sauropod trackway at Phu Faek is far too incomplete to allow any tentative assignment to a sauropod family.

## NEMEGTOSAURIDS AND POSSIBLE EUHELOPODIDS FROM THE SAO KHUA FORMATION (EARLY CRETACEOUS)

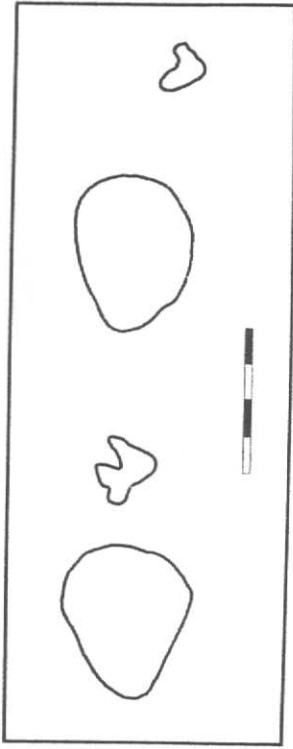
The Sao Khua Formation has yielded more dinosaur remains than any other formation on the Khorat Plateau, and most of them belong to sauropods. As mentioned above, the first dinosaur bone reported from Thailand was a fragment of a sauropod femur from the Sao Khua Formation at Phu Wiang. Sauropod remains occur in the Sao Khua Formation both as more or less complete articulated skeletons (at sites such as Phu Wiang 1, Phu Kum Kao, Ban Na Krai) and as accumulations of disarticulated bones (several sites at Phu Wiang, Phu Peng, Phu Pha Ngo). Isolated theropod teeth are frequently associated with the skeletons, indicating that predators or scavengers fed on the carcasses (Buffetaut and Suteethorn, 1989).

In 1994, a new sauropod taxon, *Phuwiangosaurus sirindhornae*, was erected on the basis of a partial skeleton from Phu Wiang by Martin *et al.* The exact affinities of this form within the Sauropoda were at first unclear, so that it was not referred to a particular family. The type material of *Phuwiangosaurus sirindhornae* was described in detail, together with additional material from various other localities, by Martin *et al.* (1999). Juvenile specimens, including very small ones, mainly from locality Phu Wiang 5, were described by Martin (1994). Recently, more bones of small, juvenile *Phuwiangosaurus* have been found, in association with bones of adults, at Phu Peng (Kalasin Province).

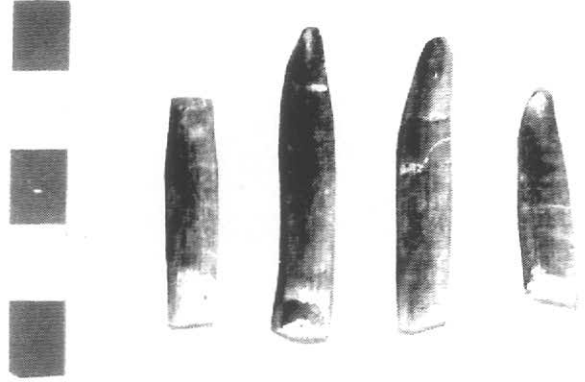
Our knowledge of *Phuwiangosaurus* has improved considerably with the discovery of the remarkable locality at Phu Kum Kao, which contains the well preserved, partly articulated remains of several individuals, and where for the first time jaw elements were found in association with skeletons of this sauropod (Suteethorn *et al.*, 1995), as well as peculiarly preserved groups of teeth which are no longer inserted in the jaw bone but have kept their original position (Buffetaut & Suteethorn, 1998b, Fig.2). This showed that

*Phuwiangosaurus sirindhornae* had slender, peg-like teeth (Fig.4) which are quite different from the spoon-shaped teeth of the Euhelopodidae (including those from the Phu Kradung Formation), but resemble those of the Nemegtosauridae, a group of sauropods mainly known from skulls from the Upper Cretaceous of Mongolia (Upchurch, 1995), with the closely allied genera *Nemegtosaurus* Nowinski, 1971 and *Quaesitosaurus* Kurzanov & Bannikov, 1983 (see Upchurch, 1999, for a discussion). Because of this resemblance in tooth morphology, Buffetaut and Suteethorn (1999, p.19) suggested that "*Phuwiangosaurus* may be close to the ancestry of *Nemegtosaurus* and related Late Cretaceous forms". This suggestion has been reinforced by the discovery of a well preserved skeleton of a not fully grown *Phuwiangosaurus sirindhornae* at Ban Na Krai (Kalasin Province). Several elements of the skull of this specimen (including the braincase, Fig.5) are preserved, and this has allowed comparisons with the skulls of *Nemegtosaurus mongoliensis* and *Quaesitosaurus orientalis*. They clearly show that *Phuwiangosaurus* is very similar to those Late Cretaceous forms in its skull anatomy, and that it can be placed in the family Nemegtosauridae. Resemblances include narrow premaxillae, a broad quadrate fossa (Fig.6), a very small supratemporal fenestra, a quadrangular frontal, and a postorbital with a very long anteroventral ramus. The general skull morphology of *Phuwiangosaurus* must have been very similar to that of the Late Cretaceous forms, although some details suggest that the Thai form is more primitive; for instance, its teeth sometimes show faint serrations which are not present in *Nemegtosaurus*, and they have more flattened crowns, which may suggest derivation from more spatulate teeth. In these respects, the teeth of *Phuwiangosaurus sirindhornae* show resemblances with those of *Mongolosaurus haplodon*, a very poorly known sauropod from the Lower Cretaceous of Mongolia (Gilmore, 1933).

These resemblances in skull anatomy are supported by comparisons, based on the teeth and postcranial skeleton, with a sauropod from the Late Cretaceous of Shanxi, in northern China, described as *Huabeisaurus allocotus* by Pang and Cheng (2000). Although this dinosaur was placed in a family of its own (Huabeisauridae) by Pang and Cheng, both its teeth and its postcranial skeleton closely resemble those of *Phuwiangosaurus*. The teeth of *Huabeisaurus allocotus* are also very similar to those of *Nemegtosaurus mongoliensis*. It therefore seems that *Nemegtosaurus*, *Quaesitosaurus*, *Huabeisaurus* and *Phuwiangosaurus* can all be included in the family Nemegtosauridae, which ranges in time from Early Cretaceous (*Phuwiangosaurus*) to Late Cretaceous (*Nemegtosaurus*, *Quaesitosaurus*, *Huabeisaurus*; the latter may turn out to be a junior synonym of *Nemegtosaurus* or *Quaesitosaurus*). As mentioned below, *Tangvayosaurus*, an Early Cretaceous sauropod from Laos, is very similar to *Phuwiangosaurus* and therefore should be placed in the family Nemegtosauridae.



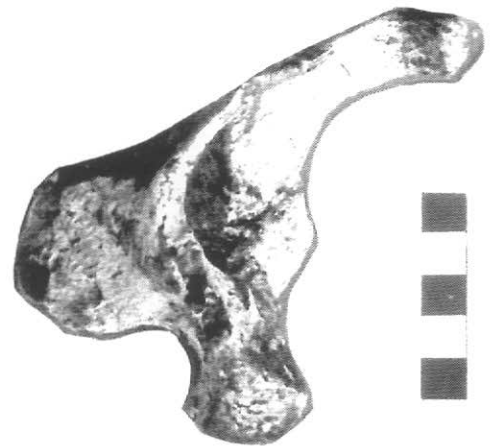
**Figure 3** Sauropod footprints from the Phra Wihan Formation (Early Cretaceous) at Phu Faek, Kalasin Province. Scale bar: 800 mm.



**Figure 4** Peg-like teeth of *Phuwiangosaurus sirindhornae* from the Sao Khua Formation (Early Cretaceous) at Phu Kum Kao, Kalasin Province. Scale bar: 50 mm.



**Figure 5** Braincase of *Phuwiangosaurus sirindhornae* from the Sao Khua Formation (Early Cretaceous) at Ban Na Krai, Kalasin Province. Occipital view. Scale bar: 50 mm.

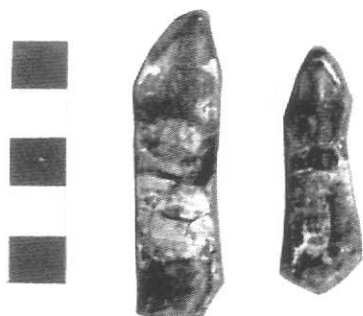


**Figure 6** Left quadrate of *Phuwiangosaurus sirindhornae*, showing a broad quadrate fossa, from the Sao Khua Formation (Early Cretaceous) at Ban Na Krai, Kalasin Province. Lateral view. Scale bar: 50 mm

Besides the nemegtosaurid *Phuwiangosaurus*, a second sauropod is clearly present in the Sao Khua Formation, as shown by teeth and skull bones found at Phu Kum Kao. The teeth are remarkably different from those of *Phuwiangosaurus*, having a spoon-shaped and rather elongated crown (Fig.7), which is somewhat reminiscent of brachiosaurid teeth, but also resembles the teeth of the euhelopodid *Euhelopus zdanskyi*, from the Upper Jurassic (or possibly Lower Cretaceous) of Shandong, China (Wiman, 1929). A large premaxilla containing teeth of that kind has also been found at Phu Kum Kao. From the same locality, a large sauropod braincase also appears to be different from that of *Phuwiangosaurus* (especially in the greater width of the frontal, the larger supraoccipital fenestra, and the recurved and blade-like basioccipital processes). There is thus no doubt that a second sauropod taxon, different from *Phuwiangosaurus*, is present in the Sao Khua Formation. Although its systematic position is still unclear, affinities with the Euhelopodidae seem likely on the basis of tooth morphology.

#### A SAUROPOD BONE FROM THE PHU PHAN FORMATION (EARLY CRETACEOUS)

The massive sandstones of Phu Phan Formation generally contain very few fossils. Recently, however, a large dinosaur limb bone (possibly a humerus) has been found in a cliff face at Phu Kum Kao (Sahat Sakhan, Kalasin Province). The cliff consists of sandstones belonging to the lower part of the Phu Phan Formation (overlying the red siltstones of the Sao Khua Formation, which contain a rich sauropod locality at the bottom of Phu Kum Kao hill). Because of its position in the cliff and its preservation, it has not been possible to collect this bone, which is currently protected *in situ*. Because of this, a precise identification is difficult, but on the basis of its large size and generally massive build, this bone can clearly be referred to a sauropod.

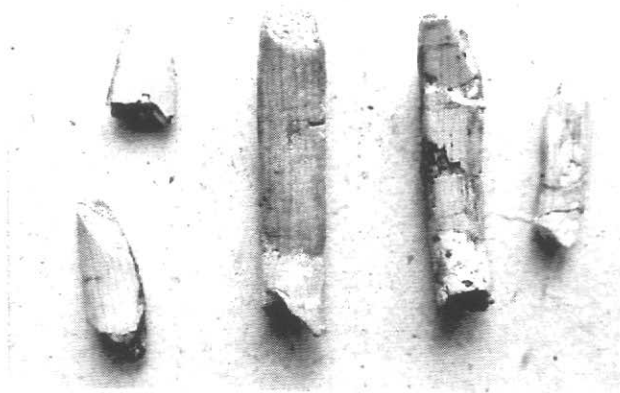


**Figure 7** Spatulate teeth of a possible euhelopodid sauropod from the Sao Khua Formation (Early Cretaceous) at Phu Kum Kao, Kalasin Province. Scale bar: 50 mm.

#### NEMEGTOSAURIDS FROM THE KHOK KRUAT FORMATION (ALBIAN ?) AND THEIR COUNTERPARTS FROM LAOS

Vertebrate remains, including those of dinosaurs, are abundant at several localities in the conglomerates, sandstones and clays of the Khok Kruat Formation. Sauropods, so far, tend to be relatively rare in that formation, however, the most frequent herbivorous dinosaurs being iguanodontids. Nevertheless, a number of sauropod teeth have been found at Khok Pa Suam, a rich vertebrate locality in Ubon Ratchathani Province (Fig.8). They are peg-like and strongly resemble the teeth of *Phuwiangosaurus* from the Sao Khua Formation. At the Khok Pia locality, near the city of Khon Kaen, a large, poorly preserved sauropod pubis has been discovered in sandstones of the Khok Kruat Formation. It resembles the pubis of *Phuwiangosaurus*. All this strongly suggests that a *Phuwiangosaurus*-like nemegtosaurid is present in the Khok Kruat Formation.

This view is supported by discoveries made in southern Laos, near the town of Muong Phalane, east of the city of Savannakhet. On geological grounds, the dinosaur-bearing beds (the so-called "Grès supérieurs") of this area appear to be in an equivalent of the Khok Kruat Formation (Buffetaut, 1991), and this conclusion is borne out by faunal resemblances (the dinosaur assemblages from the Khok Kruat Formation and the "Grès supérieurs" contain both sauropods and iguanodontids, while the latter are unknown from earlier formations on the Khorat Plateau). Sauropods were first reported from Muong Phalane by the French geologist Hoffet (1936), who later described this material as *Titanosaurus falloti* (Hoffet, 1944). As pointed out by Buffetaut (1991), attribution of the Lao material to the genus *Titanosaurus* was unfounded. Allain *et al.* (1999) have described new sauropod material from Tang Vay, in Savannakhet Province, as a new taxon, *Tangvayosaurus hoffeti*. *Tangvayosaurus hoffeti* differs from *Phuwiangosaurus sirindhornae* only in some minor details.



**Figure 8** Peg-like teeth of a nemegtosaurid sauropod from the Khok Kruat Formation (Albian ?) at Khok Pa Suam, Ubon Ratchathani Province. Scale bar: the black bar on the left is 10 mm long.

of pelvis morphology, and closer comparisons may indicate that *Tangvayosaurus* is simply a junior synonym of *Phuwiangosaurus*. Although Allain *et al.* (1999) rejected the idea of close relationships between *Phuwiangosaurus* and the Nemegtosauridae, the above-mentioned skull bones from the Sao Khua Formation clearly show that *Phuwiangosaurus* is a nemegtosaurid, and there is no doubt that the *Phuwiangosaurus*-like sauropod material from Laos also belongs to that family. Sauropod footprints have also been reported from the "Grès supérieurs" of the Muong Phalane region (Allain *et al.*, 1997).

## CONCLUSIONS

The Thai record of sauropod dinosaurs is thus remarkable for both its richness and its stratigraphic range. Thailand is the only part of the world so far where bones of Triassic sauropods have been found, and the sauropods from the Nam Phong Formation clearly are of considerable importance for our understanding of the early stages in the evolution of the group.

The probably Late Jurassic sauropods from the Phu Kradung Formation are still poorly known, but seem to be referable to the family Euhelopodidae. More material is needed before their closer relationships with the Chinese euhelopodid genera can be investigated.

The ichnological record of sauropods from Thailand is currently restricted to a few footprints from a single site in the Phra Wihan Formation. Little can therefore be said about the identity of the trackmaker, beyond the fact that it was a sauropod.

The sauropods from the Sao Khua Formation are of great interest because they partly fill a stratigraphic gap in the Asian sauropod record, between the well-known Jurassic faunas from China, which are dominated by euhelopodids (Martin, 1999), and the Cretaceous assemblage from Mongolia and China, in which nemegtosaurids seem to have played a large part, together with the enigmatic possible titanosaur *Opisthocoelicaudia* (Borsuk-Bialynicka, 1977). The assemblage from the Sao Khua Formation appears somewhat transitional in its composition. It is clearly dominated by the nemegtosaurid *Phuwiangosaurus*, but a euhelopodid also seems to be present, although more material of the latter is needed to ascertain its systematic position. As to *Phuwiangosaurus*, it provides hitherto unavailable information about the postcranial skeleton of the Nemegtosauridae, and this is important for our understanding of the phylogenetic and systematic position of this family within the Sauropoda, which has long been unclear (Upchurch, 1999). What we now know about the postcranial skeleton of the Nemegtosauridae clearly shows that they are not closely related to the diplodocoids, and are more probably related to titanosaurs, thus confirming the conclusions drawn by Rogers and Forster (2001) from their study of a titanosaurid from the Upper Cretaceous of Madagascar.

The latest sauropods currently known from Thailand are those from the Khok Kruat Formation. The

available material is not very abundant, but it can be referred to the family Nemegtosauridae, a conclusion which is borne out by the occurrence of a *Phuwiangosaurus*-like nemegtosaurid in beds of the same age in Laos. The nemegtosaurids appear to be a predominantly Asian group of sauropods, which is attested as early as the Early Cretaceous in Southeast Asia (and possibly in Mongolia with *Mongolosaurus*), and was widespread in northern Asia in the Late Cretaceous.

It is hoped that continued field work in the Mesozoic non-marine formations of the Khorat Plateau will help to fill the remaining gaps in our knowledge of sauropod evolutionary history in Southeast Asia.

## Acknowledgments

Our field work in Thailand is supported by the Department of Mineral Resources, Bangkok, the Centre National de la Recherche Scientifique, Paris, and the Jurassic Foundation (Drumheller). We thank Halszka Osmolska (Palaeontological Institute, Warsaw) and Igor Novikov (Palaeontological Institute, Moscow) for access to sauropod material from Mongolia in their care.

## REFERENCES

- Allain, R., Taquet, P., Battail, B., Dejax, J., Richir, P., Véran, M., Sayarath, P., Khenthavong, B., Thamvirith, P., and Hom, B., 1997. Pistes de dinosaures dans les niveaux du Crétacé inférieur de Muong Phalane, province de Savannakhet (Laos). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Earth and planetary sciences*, 325: 815-821.
- Allain, R., Taquet, P., Battail, B., Dejax, J., Richir, P., Véran, M., Limon-Duparcmeur, F., Vacant, R., Mateus, O., Sayarath, P., Khenthavong, B., and Phouyavong, S., 1999. Un nouveau genre de dinosaure sauropode de la formation des Grès supérieurs (Aptien-Albien) du Laos. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Earth and planetary sciences*, 329: 609-616.
- Borsuk-Bialynicka, M., 1977. A new camarasaurid sauropod *Opisthocoelicaudia skarzynskii* gen.n., sp.n. from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Palaeontologia Polonica*, 37: 5-64.
- Buffetaut, E., 1991. On the age of the dinosaur-bearing beds of southern Laos, *Newsletters on Stratigraphy*, 24: 59-73.
- Buffetaut, E. and Suteethorn, V., 1989. A sauropod skeleton associated with theropod teeth in the Upper Jurassic of Thailand: remarks on the taphonomic and palaeoecological significance of such associations. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 73: 77-83.
- Buffetaut, E. and Suteethorn, V., 1998a. The biogeographical significance of the Mesozoic vertebrates from Thailand, in R.Hall and J.D. Holloway (eds), *Biogeography and Geological Evolution of SE Asia*, Leiden, 83-90.



- Buffetaut, E. and Suteethorn, V., 1998b. Early Cretaceous dinosaurs from Thailand and their bearing on the early evolution of and biogeographical history of some groups of Cretaceous dinosaurs, in S.G. Lucas, J.I. Kirkland and J.W. Estep (eds.). *Lower and Middle Cretaceous Terrestrial Ecosystems, New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 14: 205-210.
- Buffetaut, E. and Suteethorn, V., 1999. The dinosaur fauna of the Sao Khua Formation of Thailand and the beginning of the Cretaceous radiation of dinosaurs in Asia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 150: 13-23.
- Buffetaut, E., Suteethorn, V., Tong, H., Chaimanee, Y., and Khansubha, S., 1997. New dinosaur discoveries in the Jurassic and Cretaceous of northeastern Thailand. *International Conference on Stratigraphy and Tectonic Evolution of Southeast Asia and the South Pacific*, Bangkok, 177-187.
- Buffetaut, E., Suteethorn, V., Cuny, G., Tong, H., Le Loeuff, J., Khansubha, S. and Jongautchariyakul, S., 2000. The earliest known sauropod dinosaur. *Nature*, 407: 72-74.
- Buffetaut, E., Suteethorn, V., Le Loeuff, J., Cuny, G., Tong, H., and Khansubha, S., 2002. The first giant dinosaurs: a large sauropod from the Late Triassic of Thailand. *Comptes Rendus Palevol*, 1: 103-109.
- Gilmore, C.W., 1933. Two new dinosaurian reptiles from Mongolia with notes on some fragmentary specimens. *American Museum Novitates*, 679:1-20.
- Hoffet, J.H., 1936. Découverte du Crétacé en Indochine. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 202: 1867-1868.
- Hoffet, J.H., 1942. Description de quelques ossements de Titanosauriens du Sénonien du Bas-Laos. *Comptes Rendus des Séances du Conseil des Recherches Scientifiques de l'Indochine*, 51-57.
- Ingavat, R., Janvier, P., and Taquet, P., 1978. Découverte en Thaïlande d'une portion de fémur de Dinosaur saurope. *Comptes Rendus sommaires de la Société géologique de France*, 3: 140-141.
- Ingavat, R. and Taquet, P., 1978. First discovery of dinosaur remain in Thailand. *Journal of the Geological Society of Thailand*, 3: 1-6.
- Kurzanov, S.M. and Bannikov, A.M., 1983. A new sauropod from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Paleontological Journal*, 2, 90-96 (in Russian).
- Martin, V., 1994. Baby sauropods from the Sao Khua Formation of (Lower Cretaceous) of northeastern Thailand. *Gaia*, 10: 147-153.
- Martin-Rolland, V., 1999. Les sauropodes chinois. *Revue de Paléobiologie*, 18: 287-315.
- Martin, V., Buffetaut, E., and Suteethorn, V., 1994. A new genus of sauropod dinosaur from the Sao Khua Formation (Late Jurassic or Early Cretaceous) of northeastern Thailand. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 319, II, 1085-1092.
- Martin, V., Suteethorn, V., and Buffetaut, E., 1999. Description of the type and referred material of *Phuwiangosaurus sirindhornae* Martin, Buffetaut and Suteethorn, 1994, a sauropod from the Lower Cretaceous of Thailand. *Oryctos*, 2: 39-91.
- Nowinski, A., 1971. *Nemegtosaurus mongoliensis* n.gen., n.sp. (Sauropoda) from the uppermost Cretaceous of Mongolia. *Palaeontologia Polonica*, 25: 57-81.
- Pang, Q. and Cheng, Z., 2000. A new family of sauropod dinosaur from the Upper Cretaceous of Tianzhen, Shanxi Province, China. *Acta Geologica Sinica*, 74: 117-125.
- Racey, A., Goodall, J.G.S., Love, M.A., Polachan, S., and Jones, P.D., 1994. New age data for the Mesozoic Khorat Group of northeast Thailand, in P. Angsuwathana et al. (eds.). *Proceedings of the International Symposium on Stratigraphic Correlation of Southeast Asia*, Bangkok, 245-252.
- Racey, A., Love, M.A., Canhal, A.C., Goodall, J.G.S., Polachan, S., and Jones, P.D., 1996. Stratigraphy and reservoir potential of the Mesozoic Khorat Group, NE Thailand. Part 1: Stratigraphy and sedimentary evolution. *Journal of Petroleum Geology*, 19: 5-40.
- Rogers, K.C. and Forster, C.A., 2001. The last of the dinosaur titans: a new sauropod from Madagascar. *Nature*, 412: 530-533.
- Suteethorn, V., Martin, V., Buffetaut, E., Triamwichanon, S., and Chaimanee, Y., 1995. A new dinosaur locality in the Lower Cretaceous of northeastern Thailand. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, IIA, 321: 1041-1047.
- Upchurch, P., 1995. The evolutionary history of sauropod dinosaurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B, 349: 365-390.
- Upchurch, P., 1999. The phylogenetic relationships of the Nemegtosauridae (Saurischia, Sauropoda). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19: 106-106.
- Wiman, C., 1929. Die Kreide-Dinosaurier aus Shantung. *Palaeontologia Sinica*, C, 6: 1-67.



## DINOSAURS IN THAILAND

Eric Buffetaut<sup>1</sup>, Varavudh Suteethorn<sup>2</sup>, Gilles Cuny<sup>3</sup>,

Sasidhorn Khansubha<sup>2</sup>, Haiyan Tong<sup>4</sup>, Jean Le Loeuff<sup>5</sup>, Lionel Cavin<sup>6</sup>

### Abstract

Dinosaur remains have been found in abundance in many of the non-marine Mesozoic formations of Thailand. Although most of the material comes from the Khorat Plateau, dinosaurs are now known both from the Jurassic of the southern peninsula (Krabi Province) and from the Cretaceous (?) of northern Thailand (Phayao Province). The dinosaur record from the Khorat Plateau begins with early sauropods from the Late Triassic Nam Phong Formation. Various dinosaurs (theropods, euhielopodid sauropods, ornithomimids, stegosaurs) are known from the probably Late Jurassic Phu Kradung Formation. The Phra Wihan Formation (basal Cretaceous) contains theropod and sauropod footprints. Dinosaurs are especially abundant in the Sao Khua Formation (Early Cretaceous), with various theropods (tyrannosaurs, ornithomimosaurs, compsognathids ?, spinosaurids ?) and sauropods (nemegtosaurids and euhielopodids). The Phu Phan Formation (Early Cretaceous) has yielded theropod footprints and rare sauropod bones. The Khok Kruat Formation (Aptian-Albian) contains theropods, nemegtosaurid sauropods, ceratopsians (*Psittacosaurus*) and iguanodontids. The succession of dinosaur assemblages from Thailand thus provides evidence about faunal change in South-East Asia during crucial periods of the Mesozoic.

**Key words.** – Dinosauria, Thailand, Triassic, Jurassic, Cretaceous.

<sup>1</sup>CNRS, 16 cour du Liégat, 75013 Paris, France, and Palaeontological Research and Education Centre, Mahasarakham University. E-mail : Eric.Buffetaut@wanadoo.fr

<sup>2</sup>Department of Mineral Resources, Rama VI Road, Bangkok 10400, Thailand.

<sup>3</sup>Geologisk Museum, Øster Voldgade 5-7, 1350 Copenhagen K, Denmark.

<sup>4</sup>16 cour du Liégat, 75013 Paris, France.

<sup>5</sup>Musée des Dinosauriens, 11260 Espéraza, France.

<sup>6</sup>Department of Palaeontology, The Natural History Museum, Cromwell Road, London SW7 5BD, UK.



## INTRODUCTION

Since the first discoveries in the 1970s, our knowledge of the dinosaurs of Thailand has increased considerably, and it now appears that the Thai record is highly significant for our understanding of dinosaur evolution in Asia – and more generally on a global scale. The aim of this brief review is to highlight the most interesting aspects of what we currently know about Thai dinosaurs, thus complementing earlier reviews (Suteethorn *et al.*, 1995; Buffetaut & Suteethorn, 2001), using a stratigraphical presentation to describe the succession of dinosaur assemblages in that part of Southeast Asia.

### Geological setting: The Khorat plateau

Until recently, all the dinosaur specimens found in Thailand were from the Khorat Plateau, in the northeastern part of the country, where a thick succession of non-marine Mesozoic rocks contains abundant vertebrate remains. From a geotectonic and palaeogeographical point of view, the Khorat Plateau is part of the Indochina Block or microcontinent, which is generally regarded as having separated from Gondwana in the Palaeozoic, to eventually collide with South China as early as the late Permian (Metcalf, 1998). This means that during the time span covered by dinosaur evolution, northeastern Thailand was geographically part of mainland Asia, even though the configuration of that part of the world has since then been profoundly modified by the collision of India and the subsequent extrusion of Southeast Asia. Dinosaur remains are currently known from most of the non-marine Mesozoic formations of the Khorat Plateau, as summarised below:

**Nam Phong Formation** (Late Triassic: Rhaetian): sauropods, prosauropods (?).

**Phu Kradung Formation** (Late Jurassic or basal Cretaceous): sauropods, theropods, ornithopods, stegosaurs.

**Phra Wihan Formation** (Early Cretaceous): footprints of theropods and sauropods.

**Sao Khua Formation** (Early Cretaceous): sauropods, theropods, dinosaur eggs.

**Phu Phan Formation** (Early Cretaceous): theropod footprints, sauropod bones.

**Khok Kruat Formation** (Aptian-Albian): sauropods, theropods, ornithopods, ceratopsians, theropod footprints.

It should be noted that the age attributions given above are based mainly on palynology, and that the accuracy of these attributions is variable according to the quality of the palynological record from each formation (see Racey *et al.*, 1994, 1996, for details).



### Dinosaurs From The Shan-Thai Block (Western Thailand)

Until recently, all known Thai dinosaurs were from the Khorat Plateau, although remains of other Mesozoic vertebrates were known from the southern peninsula (Buffetaut *et al.*, 1994, Buffetaut, Tong *et al.*, 1994, Tong *et al.*, 2002).

Very recently, dinosaur bones have been discovered in the western part of Thailand, both in the southern peninsula and in the northern part of the country. That part of Thailand belongs to a different terrane, the Shan-Thai Block, or Sibumasu, which had an independent palaeogeographical history until it collided with the Indochina Block and with South China sometime during the Mesozoic, presumably by Triassic times (Metcalf, 1998).

In 2002, dinosaur bones, including a large sauropod dorsal vertebra (Fig.1), were found on a coastal outcrop of the Khlong Min Formation in Krabi Province, on the southern peninsula. The Khlong Min Formation is probably of Middle to Late Jurassic age, and comparisons of the sauropod remains with what is known from the Phu Kradung Formation of northeastern Thailand (and from the Jurassic of China) may yield important palaeobiogeographical results.



Fig.1 – Opisthocoelous dorsal vertebra (in right lateral view) of a large sauropod dinosaur in a block of limestone of the Khlong Min Formation (Middle to Late Jurassic), Krabi Province, southern peninsula of Thailand. Scale bar: 50 mm. Collection of the Sahatsakhan Dinosaur Research Centre.





In addition, dinosaur bones have also been found in red beds near Chiang Muan, in Phayao Province, in northern Thailand. The age of the red beds is uncertain, but a well preserved sauropod vertebra resembling *Phuwiangosaurus* suggests that they may belong to the Early Cretaceous. Detailed comparisons with the abundant sauropod material from the Sao Khua Formation of the Khorat Plateau are needed to ascertain the significance of the dinosaur finds from Chiang Muan.

Both those discoveries from western Thailand are extremely promising and it is hoped that more detailed information will soon be forthcoming about those dinosaurs from the Shan-Thai (Sibumasu) Block.

### TRIASSIC DINOSAURS FROM THE NAM PHONG FORMATION

Dinosaur remains are known from the Nam Phong Formation of the Khorat Plateau, which is well dated from the Rhaetian (or possibly late Norian) by palynomorphs (Racey *et al.*, 1994, 1996). The first record was that of the fused ischia of a large and massive sauropodomorph, which was originally identified as a prosauropod (Buffetaut *et al.*, 1995). In view of subsequent discoveries of early sauropods from the same formation, it may be asked whether this specimen could also belong to a sauropod. As no ischia have yet been found in association with the sauropod material from the Nam Phong Formation, the question remains unanswered.

The sauropod material from the Nam Phong Formation consists of two partial skeletons from Chaiyaphum Province. The first specimen to be discovered, corresponding to a not fully grown individual, was described as *Isanosaurus attavipachi* (Buffetaut *et al.*, 2000), and was the first well-attested sauropod to be reported from the Triassic. It shows an interesting combination of derived sauropod characters and primitive features. Slightly older sauropods have now been reported from the Norian of South Africa (Yates & Kitching, 2003). However, a second sauropod specimen from the Nam Phong Formation is important because of its large size (Buffetaut *et al.*, 2002b). Although it is far from complete, its well preserved humerus suggests that the animal was 13 to 15 metres in length, thus showing that sauropods had already attained giant size by the Late Triassic. The Nam Phong Formation thus appears to be extremely promising for our knowledge of early stages in sauropod evolution.



### **Late Jurassic (?) dinosaurs from the Phu Kradung Formation**

The age of the Phu Kradung Formation is somewhat uncertain, being either latest Jurassic or basal Cretaceous on the basis of palynomorphs (Racey *et al.*, 1994, 1996). Dinosaur remains are fairly abundant at several localities in the Phu Kradung Formation, but most of the material consists of disarticulated bones and teeth.

Theropods are represented by teeth and postcranial elements which have not yet been studied in detail.

The few sauropod bones hitherto discovered are rather poorly preserved, but some of them clearly indicate very large forms. Teeth are more informative. All the teeth hitherto collected are spoon-shaped, with a rugose enamel and, on unworn specimens, coarse serrations along the edges (Buffetaut *et al.*, 2002c). They closely resemble the teeth of euhelopodid sauropods, such as *Omeisaurus* from the Late Jurassic of China, and can probably be referred to the family Euhelopodidae.

Ornithopods are represented by a few postcranial elements, including a small femur. Stegosaurids are represented by a single very typical dorsal vertebra (Buffetaut, Suteethorn & Tong, 2002a).

On the whole, the dinosaur assemblage from the Phu Kradung Formation is generally reminiscent of Late Jurassic assemblages from China, for instance those from the Upper Shaximiao Formation of Sichuan. However, more complete material from Thailand is needed before more thorough comparisons are possible.

### **Early Cretaceous dinosaur footprints from the Phra Wihan Formation**

No skeletal remains of dinosaurs have yet been reported from the Phra Wihan Formation (ascribed to the Early Cretaceous on the basis of palynomorphs), but at several localities it contains dinosaur footprints (Le Loeuff *et al.*, 2002). Most of them are three-toed prints referable to theropods of various sizes. At the Phu Faek locality (Kalasin Province), sauropod footprints occur together with those of theropods. Footprints from the Phra Wihan Formation found in Khao Yai National Park have been described by Lockley *et al.* (2002).

### **Early Cretaceous dinosaurs from the Sao Khua Formation**

The Sao Khua Formation, consisting of red clays, siltstones and sandstones, contains abundant dinosaur remains (Buffetaut & Suteethorn, 1999), including fairly complete articulated



skeletons. According to its stratigraphic position, it can be considered as ante-Aptian and probably not basal Cretaceous. Sauropods are the most common forms. Spoon-shaped teeth reminiscent of Chinese forms such as *Euhelopus* and *Mamenchisaurus*, and a few skeletal elements apparently indicate the occurrence of a euhelopodid (Buffetaut *et al.*, 2002c). The most abundant sauropod, however, is *Phuwiangosaurus sirindhornae* (Martin *et al.*, 1994, 1999), known by several relatively complete skeletons (one of the most important localities being Phu Kum Kao, near the town of Sahatsakhan, Kalasin Province: see Suteethorn *et al.*, 1995) and numerous disarticulated elements. Finds of skull elements at several localities have shown that *Phuwiangosaurus* must be referred to the family Nemegtosauridae (Buffetaut *et al.*, 2002c), which was originally erected for Late Cretaceous sauropods from Mongolia known by isolated skulls (*Nemegtosaurus*, *Quaesitosaurus*). *Phuwiangosaurus* thus provides important evidence about the post-cranial skeleton of the Nemegtosauridae, showing that, despite their peg-like teeth, they are not closely related to the Diplodocidae, as had been suggested, and cannot be considered simply as titanosaurs either (although relationships with the Titanosauroida *sensu lato* cannot be excluded). Juvenile specimens of *Phuwiangosaurus*, including very small individuals, have also been described (Martin, 1994).

Theropods are represented in the Sao Khua Formation by several taxa. *Siamosaurus suteethorni* is an enigmatic form known only by peculiar isolated teeth which have a tall, only slightly compressed crowns, a ribbed enamel, and very faint or non-existent serrations (Buffetaut & Ingavat, 1986). The closest resemblances seem to be with spinosaurids, but more material is needed to confirm possible affinities. A tooth closely resembling those of *Siamosaurus* has recently been described from the Lower Cretaceous of Japan (Hasegawa *et al.*, 2003).

Theropod teeth of a more usual type (blade-like, compressed and serrated) also occur in the Sao Khua Formation (Buffetaut & Ingavat, 1986). Some of them at least probably belong to *Siamotyrannus isanensis*, described on the basis of a pelvis and partial vertebral column (Buffetaut *et al.*, 1996). On the basis of various derived features of the pelvis, *Siamotyrannus* is considered as a very early representative of the tyrannosaurs. Possible earlier tyrannosaurs have since then been reported from the Early Cretaceous of England (Hutt *et al.*, 2001) and even from the Late Jurassic of North America and Portugal (Rauhut, 2000).

Another interesting theropod from the Sao Khua Formation is an early ornithomimosaur, represented by various post-cranial elements (Buffetaut & Suteethorn, 1998, 1999). Its metatarsus is remarkably advanced for such an early form, the third metatarsal being more reduced than in the primitive ornithomimosaurs *Harpymimus* and *Garudimimus*, from the Cretaceous of Mongolia.



A very small theropod has also been reported from the Sao Khua Formation on the basis of a few limb bones (Buffetaut & Ingavat, 1984). It has been tentatively referred to the Compsognathidae, an assumption which may be supported by the discovery of well preserved skeletons of the compsognathid *Sinosauropteryx* in the Yixian Formation of northeastern China, which is of roughly the same age as the Sao Khua Formation.

Recently, tiny fossil eggs (Fig.2) have been discovered in the Sao Khua Formation at Phu Phok (Sakon Nakhon Province). Despite their very small size (greatest diameter about 20 mm), the prismatic microstructure of the shell strongly suggests that they were laid by theropod dinosaurs, a conclusion which may be confirmed by the ongoing study of embryo remains inside one of the eggs.

Surprisingly enough, despite the abundance of dinosaur remains in the Sao Khua Formation, no evidence of ornithischians has yet been found in it.

#### EARLY CRETACEOUS FOOTPRINTS AND BONES FROM THE PHU PHAN FORMATION

The massive sandstones of the Phu Phan Formation contain very few fossils. Theropod footprints have been reported from Phu Luang, Loei Province (Buffetaut *et al.*, 1985a,b). Bones are extremely rare and usually very fragmentary. An exception is a large sauropod limb bone visible in a cliff face at Phu Kum Kao, Kalasin Province (Buffetaut *et al.*, 2002c).

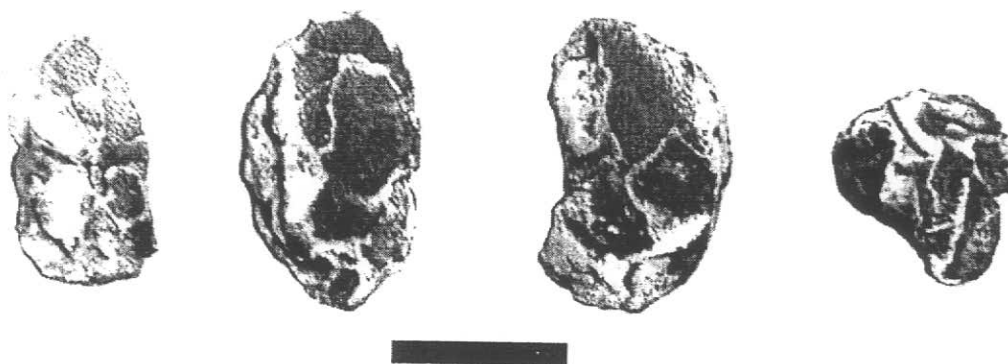


Fig.2 – Four small dinosaur eggs, showing various states of completeness and crushing, from the Sao Khua Formation at Phu Phok, Sakon Nakhon Province. Scale bar: 10 mm. Collection of the Sahatsakhon Dinosaur Research Centre, SDRC 1 to 4.





### Aptian-Albian dinosaurs from the Khok Kruat Formation

The Khok Kruat Formation is well dated as late Early Cretaceous (Aptian-Albian) on the basis of palynomorphs (Racey *et al.*, 1994, 1996) and freshwater sharks (Cappetta *et al.*, 1990). It has yielded a diverse dinosaur assemblage.

Theropods are represented mainly by isolated teeth, probably indicating several species of different sizes. A *Siamosaurus*-like form is also present.

Sauropods are still poorly known, but peg-like teeth resembling those of *Phuwiangosaurus* and *Nemegtosaurus* apparently indicate the presence of a nemegtosaurid (Buffetaut *et al.*, 2002c), a conclusion supported by a few post-cranial bones. *Tangvayosaurus hoffeti*, from beds of the same age in neighbouring Laos (Allain *et al.*, 1999), very closely resembles *Phuwiangosaurus* and in all likelihood should be considered as a junior synonym of the latter.

Contrary to the Sao Khua Formation, the Khok Kruat Formation contains abundant ornithischian remains. The most common forms are iguanodontids (Fig.3), represented mainly by teeth and post-cranial bones (Buffetaut & Suteethorn, 1998). Recently, a good specimen comprising well preserved cranial elements has been discovered near Nakhon Ratchasima.

The Khok Kruat Formation also contains a ceratopsian, *Psittacosaurus sattayarakii*, described on the basis of jaws from Chaiyaphum Province (Buffetaut *et al.*, 1989; Buffetaut & Suteethorn, 1992). The genus is common in more northerly parts of Asia (northeastern China, Mongolia, Siberia), and its discovery in Southeast Asia has come as a surprise to some palaeontologists, but despite unwarranted doubts (Sereno, 2000), the Thai specimens clearly belong to *Psittacosaurus* and show characters justifying the erection of a distinct species (Buffetaut & Suteethorn, 2002). Recently, postcranial elements apparently belonging to *Psittacosaurus* have been found in Khon Kaen Province.



Fig. 3 – Isolated dentary tooth of an iguanodontid, from the Khok Kruat Formation at Khok Pa Suam, Ubon Ratchathani Province. Lingual view. Scale bar: 10 mm. Collection of the Sahatsakhan Dinosaur Research Centre.

Abundant dinosaur footprints, made by middle-sized theropods (Fig.4), have recently been discovered in a quarry opened in sandstones of the Khok Kruat Formation near Tha Uthen (Nakhon Phanom Province).

The Khok Kruat Formation is currently the stratigraphically latest formation in Thailand to have yielded dinosaur remains.



Fig.4 – Dinosaur footprints on a slab of sandstone of the Khok Kruat Formation in a quarry at Huai Dan Chum, Nakhon Phanom Province. This set of trackways was apparently made by a group of medium-sized theropods walking together in the same direction. Scale bar: 50 mm.



## Conclusions

Thailand has a remarkable record of dinosaurs, ranging in age from Late Triassic to mid-Cretaceous (Fig.5). Although this record is far from being continuous, it nevertheless illustrates key stages in the evolutionary history of South-East Asian dinosaurs. The sauropods from the Nam Phong Formation illustrate a very early stage in the evolution of that group, already marked by very large size. Later dinosaur assemblages, of Late Jurassic to mid-Cretaceous age, reveal gradual changes among sauropods, with only broad-toothed forms in the Phu Kradung Formation, both broad-toothed and slender-toothed forms in the Sao Khua Formation, and only slender-toothed forms in the Khok Kruat Formation. This may reflect changing dietary adaptations in response to changes in the plant world (rise of the angiosperms?). The fauna from the Sao Khua Formation is especially important, in that it apparently includes early representatives of groups which were to play an important part in

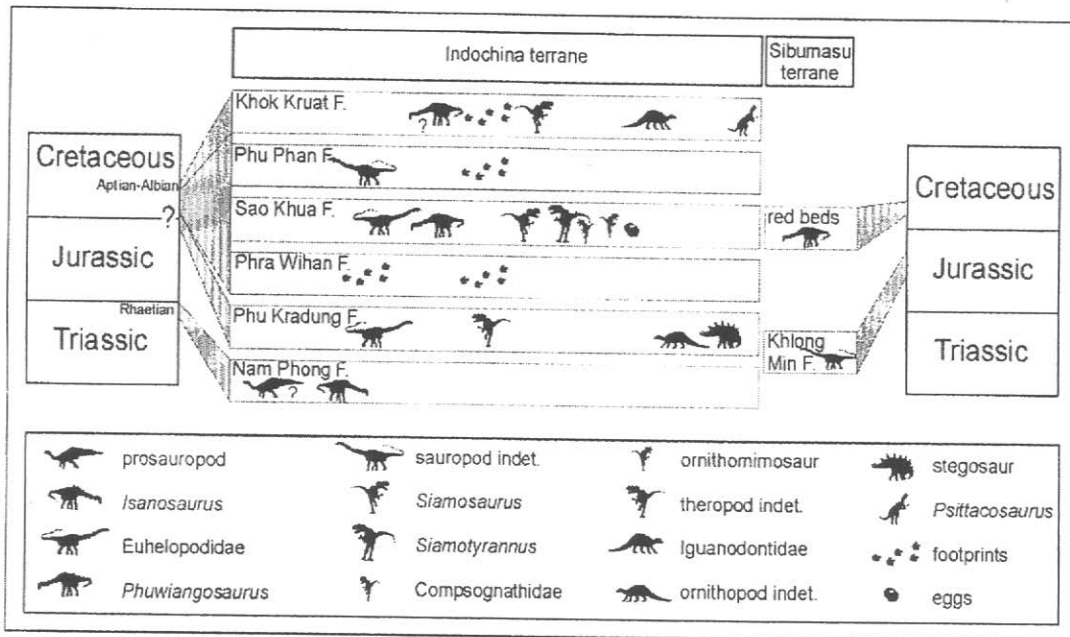


Fig.5 – A summary of dinosaur distribution in the Mesozoic of Thailand.

Late Cretaceous faunas in Asia (nemegtosaurid sauropods) or in both Asia and North America (ornithomimosaur and tyrannosaurs), thus suggesting a possible Asian origin for these groups. The assemblage from the Khok Kruat Formation probably reflects immigration from other parts of the world, with the appearance of iguanodontids which are not present in earlier formations; this is probably a result of important palaeobiogeographical events ending the faunal isolation of eastern Asia.



Moreover, recent dinosaur discoveries outside the Khorat Plateau, both in northwestern Thailand and in the southern peninsula, show that those parts of Thailand also have a considerable potential for interesting finds, and deserve to be more thoroughly explored.

*Acknowledgments.* – Our work on Thai dinosaurs is supported by the TRF-CNRS Special Programme for Biodiversity Research and Training (BRT/BIOTEC/NSTDA), Grant BRT R-245007, the Department of Mineral Resources (Bangkok), the Institut National des Sciences de l'Univers (Paris), the Jurassic Foundation, the Danish Natural Science Research Council, the Carlsberg Foundation, and the Musée des Dinosaures (Espéraza).

### References

- Allain, R., Taquet, P., Battail, B., Dejax, J., Richir, P., V  ran, M., Limon-Duparcmeur, F., Vacant, R., Mateus, O., Sayarath, P., Khenthavong, B. and Phouyavong, S., 1999 – Un nouveau genre de dinosaure sauropode de la formation des Gr  s sup  rieurs (Aptien-Albien) du Laos. *Comptes Rendus de l'Acad  mie des Sciences de Paris, Earth and planetary sciences*, 329, 609-616.
- Buffetaut, E. & Ingavat, R. 1984 - A very small theropod dinosaur from the Upper Jurassic of northeastern Thailand. *C.R.Acad.Sc.Paris*, 298,11: 915-918.
- Buffetaut, E. & Ingavat, R. 1986 - Unusual theropod dinosaur teeth from the Upper Jurassic of Phu Wiang, northeastern Thailand. *Rev.Pal  obiologie*, 5, 2: 217-220.
- Buffetaut, E., Ingavat, R., Sattayarak, N. & Suteethorn, V. 1985a - First dinosaur footprints from South-East Asia: carnosaur tracks from the Lower Cretaceous of Thailand. *C.R.Acad.Sc.Paris*, 301, II: 643 648.
- Buffetaut, E., Ingavat, R., Sattayarak, N. & Suteethorn, V. 1985b - Early Cretaceous dinosaur footprints from Phu Luang Loei Province, northeastern Thailand) and their significance. In *Proc. Conf. Geol. Min. Res. Dev. Northeast Thailand*, Thanvarachorn *et al.* (eds), Khon Kaen, 71-76.
- Buffetaut, E., Martin, V., Sattayarak, N. & Suteethorn, V. 1995 - The oldest known dinosaur from southeast Asia: a prosauropod from the Nam Phong Formation (late Triassic) of northeastern Thailand. *Geol. Mag.*, 132, 6, 739-742.
- Buffetaut, E., Raksaskulwong, L., Suteethorn, V. & Tong, H. 1994 - First post-Triassic temnospondyl amphibians from the Shan-Thai block: intercentra from the Jurassic of peninsular Thailand. *Geol.Mag.*, 131, 6: 837-839.





- Buffetaut, E., Sattayarak, N. & Suteethorn, V. 1989 - A psittacosaurid dinosaur from the Cretaceous of Thailand and its implications for the palaeogeographical history of Asia. *Terra nova*, 1, 4: 370-373.
- Buffetaut, E. & Suteethorn, V. 1992 - A new species of the ornithischian dinosaur *Psittacosaurus* from the Early Cretaceous of Thailand. *Palaeontology*, 35, 4: 801- 812.
- Buffetaut E. & Suteethorn V. 1998 - The biogeographical significance of the Mesozoic vertebrates from Thailand. In *Biogeography and Geological Evolution of SE Asia*, R.Hall & J.D. Holloway, ed., Leiden, 83-90.
- Buffetaut, E. & Suteethorn, V. 1998 - Early Cretaceous dinosaurs from Thailand and their bearing on the early evolution and biogeographical history of some groups of Cretaceous dinosaurs. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 14, 205-210.
- Buffetaut E. & Suteethorn V. 1999 - The dinosaur fauna of the Sao Khua Formation of Thailand and the beginning of the Cretaceous radiation of dinosaurs in Asia. - *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 150, 13-23.
- Buffetaut, E. & Suteethorn, V. 2001 - A short review of the dinosaurs of Thailand. In *Actas de las I Jornadas Internacionales sobre Paleontologia de Dinosaurios y su Entorno*, Colectivo Arqueologico y Paleontologico de Salas, Salas de los Infantes, 19-24.
- Buffetaut, E. & Suteethorn, V. 2002 - Remarks on *Psittacosaurus sattayarak* Buffetaut & Suteethorn, 1992, a ceratopsian dinosaur from the Lower Cretaceous of Thailand. *Oryctos*, 4, 71-73.
- Buffetaut, E., Suteethorn, V. & Tong, H. 1996 - The earliest known tyrannosaur from the Lower Cretaceous of Thailand. *Nature*, 381, 689-691.
- Buffetaut, E., Suteethorn, V., Cuny, G., Tong, H., Le Loeuff, J., Khansubha, S. & Jongautchariyakul, S. 2000 - The earliest known sauropod dinosaur. *Nature*, 407, 72-74.
- Buffetaut, E., Suteethorn, V. & Tong, H. 2002a - The first thyreophoran dinosaur from Southeast Asia: a stegosaur vertebra from the Late Jurassic Phu Kradung Formation of Thailand. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 2, 95-102.
- Buffetaut, E., Suteethorn, V., Le Loeuff, J., Cuny, G., Tong, H. & Khansubha, S. 2002b - The first giant dinosaurs: a large sauropod from the Late Triassic of Thailand. *Comptes Rendus Palevol*, 1, 103-109.



- Buffetaut, E., Suteethorn, V., Le Loeuff, J., Cuny, G., Tong, H. & Khansubha, S. 2002c – A review of the sauropod dinosaurs of Thailand. In *Proceedings of the Symposium on Geology of Thailand* (N.Mantajit, ed.), Department of Mineral Resources, Bangkok, 95-101.
- Buffetaut, E. Tong, H., Suteethorn, V. & Raksaskulwong, L. 1994 - Jurassic vertebrates from the southern peninsula of Thailand and their implications. A preliminary report. In *Proceedings of the International Symposium on Stratigraphic Correlation of Southeast Asia*, P. Angsuwathana, T. Wongwanich, W. Tansathien, S. Wongsomsak & J. Tulyatid, ed., 253-256.
- Cappetta, H., Buffetaut, E. & Suteethorn, V. 1990 - A new hybodont shark from the Lower Cretaceous of Thailand. *N.Jb.Geol.Palaont.Mh.*, 11: 659-666.
- Hasegawa, Y., Buffetaut, E., Manabe, M. & Takakuwa, Y. 2003 – A possible spinosaurid tooth from the Sebayashi Formation (Lower Cretaceous), Gunma, Japan. *Bulletin of the Gunma Museum of Natural History*, 7, 1-5.
- Hutt, S., Naish, D.W., Martill, D.M., Barker, M.J. & Newbery, P. 2001 – A preliminary account of a new tyrannosauroid theropod from the Wessex Formation (Early Cretaceous) of southern England. *Cretaceous Research*, 22, 227-242.
- Le Loeuff, J., Khansubha, S., Buffetaut, E., Suteethorn, V., Tong, H. & Souillat, C. 2002 – Dinosaur footprints from the Phra Wihan Formation (Early Cretaceous of Thailand). *Comptes Rendus Palevol*, 1, 287-292.
- Lockley, M., Sato, Y. & Matsukawa, M. 2002 – A new dinosaurian ichnogenus from the Cretaceous in Thailand. In *Proceedings of the Symposium on Geology of Thailand* (N.Mantajit, ed.), Department of Mineral Resources, Bangkok, 117-119.
- Martin, V. 1994 – Baby sauropods from the Sao Khua Formation (Lower Cretaceous) in northeastern Thailand. *Gaia*, 10, 147-153.
- Martin, V., Buffetaut, E. & Suteethorn, V. (1994) - A new genus of sauropod dinosaur from the Sao Khua Formation (Late Jurassic or Early Cretaceous) of northeastern Thailand. *C.R.Acad.Sc.Paris*, 319, II: 1085-1092.
- Martin, V., Suteethorn, V. & Buffetaut, E. 1999 - Description of the type and referred material of *Phuwiangosaurus sirindhornae* Martin, Buffetaut and Suteethorn, 1994, a sauropod from the Lower Cretaceous of Thailand. - *Oryctos*, 2, 39-91.



- Metcalf, I 1998 – Palaeozoic and Mesozoic geological evolution of the SE Asian region: multidisciplinary constraints and implications for biogeography. In *Biogeography and Geological Evolution of SE Asia*, R.Hall & J.D. Holloway, ed., Leiden, 25-41.
- Racey, A., Goodall, J.G.S., Love, M.A., Polachan, S. & Jones, P.D. 1994 – New age data for the Mesozoic Khorat Group of northeast Thailand. In *Proceedings of the International Symposium on Stratigraphic Correlation of Southeast Asia*, Angsuwathana *et al.* (eds), 245-256.
- Racey A., Love M.A., Canham A.C., Goodall J.G.S, Polachan, S. & Jones P.D. 1996 - Stratigraphy and reservoir potential of the Mesozoic Khorat Group, NE Thailand. Part1: Stratigraphy and sedimentary evolution. - *Journal of Petroleum Geology*, 19, 5-40.
- Rauhut, O.W.M. 2000 – The dinosaur fauna from the Guimarota mine. In *Guimarota. A Jurassic ecosystem*, T. Martin & B. Krebs (eds), Verlag Dr Friedrich Pfeil, 76-82.
- Sereno, P. 2000 – The fossil record, systematics and evolution of pachycephalosaurs and ceratopsians. In *The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia*, M.J. Benton, M.A. Shushkin, D.M. Unwin & E.N. Kurochkin (eds), Cambridge University Press, 480-516.
- Suteethorn, V., Buffetaut, E., Martin, V., Chaimanee, Y., Tong, H. & Triamwichanon, S. 1995 - Thai dinosaurs: an updated review. In *Sixth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota*, A. Sun & Y. Wang, eds, China Ocean Press, 133-136.
- Suteethorn, V., Martin, V., Buffetaut, E., Triamwichanon, S. & Chaimanee, Y. 1995 – A new dinosaur locality in the Lower Cretaceous of northeastern Thailand. *C.R.Acad.Sc.Paris*, IIa, 321, 1041-1047.
- Tong, H., Buffetaut, E. & Suteethorn, V. 2002 - Middle Jurassic turtles from southern Thailand. *Geological Magazine*, 139, 687-697.
- Yates, A.M. & Kitching, J.W. 2003 – The earliest known sauropod dinosaur and the first steps towards sauropod locomotion. *Proceedings of the Royal Society of London, B*, 270, 1755-1758.



## A PTERODACTYLOID TOOTH FROM THE SAO KHUA FORMATION (EARLY CRETACEOUS) OF THAILAND

Eric Buffetaut<sup>1</sup>, Varavudh Suteethorn<sup>2</sup>, Haiyan Tong<sup>1</sup>, Gilles Cuny<sup>3</sup> and  
Lionel Cavin<sup>4</sup>

### Abstract

An isolated tooth from the Sao Khua Formation (Early Cretaceous) of northeastern Thailand is identified as belonging to a pterodactyloid pterosaur, and referred to the family Ornithocheiridae. It is the first undisputable pterosaur fossil to be reported from Southeast Asia.

**Key words:** Thailand, early cretaceous, pterosauria, ornithocheiridae.

### INTRODUCTION

The Mesozoic continental formations of Thailand have yielded a large array of fossil vertebrates, including sharks, bony fishes, temnospondyl amphibians, turtles, crocodilians and dinosaurs (see Buffetaut and Suteethorn, 1998, 1999, for reviews), but pterosaurs have long been lacking from those assemblages. Long and slender teeth from the Sao Khua and Phu Kradung Formations were ascribed to pterosaurs by Srisuk (2002a,b); however, these poorly preserved specimens lack undisputable pterosaur characters and their real systematic position must be considered as dubious. We report here an isolated tooth from the Early Cretaceous Sao Khua Formation of Thailand which can apparently be referred to the family Ornithocheiridae and is the first well attested record of a pterosaur from Southeast Asia.

<sup>1</sup>CNRS, 16 cour du Liégat, 75013 Paris, France.

E-mail : Eric.Buffetaut@wanadoo.fr

<sup>2</sup>Department of Mineral Resources, Rama VI Road, Bangkok 10400, Thailand.

<sup>3</sup>Geologisk Museum, Øster Voldgade 5-7, 1350 Copenhagen K, Denmark.

<sup>4</sup>Department of Palaeontology, The Natural History Museum, Cromwell Road, London SW7 5BD, UK.





### Geological setting

The tooth described in the present paper was found in the course of surface collecting at Phu Phok, a fossil locality in the red beds of the Sao Khua Formation in Sakon Nakhon Province, northeastern Thailand. The Sao Khua Formation is especially rich in vertebrate remains, having yielded thousands of specimens. The fauna includes freshwater sharks, actinopterygian fishes, turtles, crocodylians, and various types of dinosaurs. Although it was long considered as Jurassic in age, the Sao Khua Formation is now known to be underlain and overlain by formations containing Early Cretaceous palynomorphs (Racey *et al.*, 1996). A Berriasian to Aptian age bracket has been suggested (Racey *et al.*, 1996). Stratigraphical and palaeontological evidence suggests that the Sao Khua Formation probably lies in the later part of this time span (Hauterivian to Barremian ?). It is hoped that new palynological investigations currently in progress will provide a more accurate age.

According to (Mouret *et al.* 1993), the depositional environment of the Sao Khua Formation was a very extensive flood plain with low energy meandering rivers..

### DESCRIPTION

The pterosaur specimen from Phu Phok (Fig.1) is an isolated tooth crown (Sahatsakhan Museum of Palaeontology, n° SMP25) which has suffered some abrasion, resulting in some damage to its surface and apex. The crown is not recurved, but it is labiolingually compressed and curved, the labial face being convex and the lingual one concave. The anterior and posterior edges are thin but not sharp. One of the most characteristic features of this tooth is the enamel pattern on the crown. On the lingual surface, enamel covers only the apical part of the tooth and extends farther down the crown, as thin stripes, only along the edges. The limit between the enamel and the dentine thus depicts a parabola, with the convexity facing toward the apex. On the labial surface, the enamel cover is much more extensive. The base of the crown is concave, suggesting the existence of a hollow root.

Height of crown: 14 mm

Antero-posterior width of crown at its base: 4 mm

Labiolingual width of crown at its base: 2 mm



## Comparisons

The characteristic enamel pattern on the tooth from Phu Phok, forming an apical cap continued by stripes along the edges on the lingual surface, is characteristic of pterosaurs (Wellnhofer, 1978), and is sufficient to refer this isolated specimen to that group of flying vertebrates. A more accurate identification is more difficult on the basis of a single tooth, although the specimen from Phu Phok does not resemble the long, recurved teeth of most "rhamphorhynchoids", nor those of specialised pterodactyls with comb-like dentitions, such as ctenochasmids. Comparisons with other pterodactyls indicate close resemblances with teeth attributed to the family Ornithocheiridae.

The closest resemblances appear to be with isolated teeth referred to ornithocheirids from the Cambridge Greensand of England (in the collections of the Sedgwick Museum, Cambridge – see Unwin, 2001, for a review of the probably latest Albian Cambridge Greensand pterosaurs) and the Cenomanian Kem

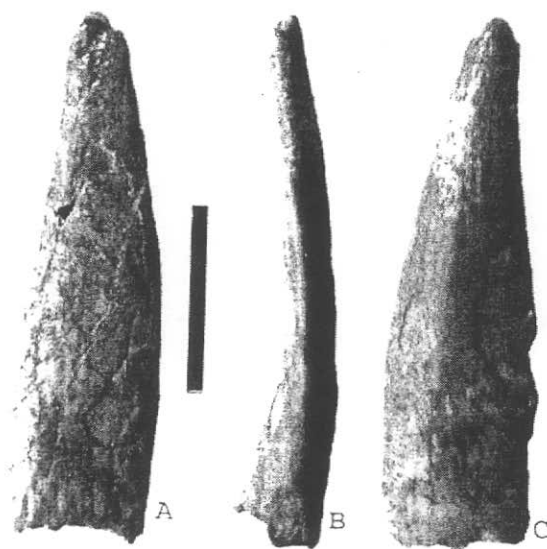


Fig.1 – Pterosaur tooth (SMP-25) from the Sao Khua Formation at Phu Phok, Sakon Nakhon Province, northeastern Thailand, in lingual (A), anterior or posterior (B) and labial (C) views. Scale bar: 5 mm.

Kem beds of Morocco (Wellnhofer & Buffetaut, 1999). In its general shape and enamel pattern, the tooth from Phu Phok is especially reminiscent of the teeth from Morocco described as "morphotype II" and tentatively attributed to ornithocheirids by (Wellnhofer and Buffetaut 1999). A very similar morphotype is also present among the Cambridge Greensand teeth (Fig.2), which,



like those from Morocco, exhibit some variability in terms of curvature and compression. In view of these resemblances, it seems legitimate to tentatively refer the Thai specimen to the Ornithocheiridae.

The specimen from Thailand is the first evidence of a pterosaur from Southeast Asia, and an addition to the list of Early Cretaceous pterosaur specimens from Asia. It is noticeably different from the short and stubby teeth of the Central Asian dsungaripterids (Young, 1973), and from the long and slender teeth of *Huanhepterus quingyangensis*, a ctenochasmatid (Dong, 1982) from the Zhidan Group of Gansu, China, which is probably Early Cretaceous rather than Late Jurassic in age (Sun *et al.*, 1992; Dong, 1992). Comparisons with the recently described pterosaurs from the Lower Cretaceous (Yixian and Jiufotang Formations) of Liaoning, in northeastern China (see reviews by Unwin *et al.*, 2000, and Wang and Zhou, 2003a), are potentially interesting because the Sao Khua Formation is probably close in age to the Chinese formations (radiometric dating suggests that the Yixian Formation is Hauterivian/Barremian in age: see review by Zhou *et al.*, 2003). The tapejarid *Sinopterus dongi* (Wang & Zhou, 2003a) and the nyctosaurid *Chaoyangopterus zhangii* (Wang & Zhou, 2003b) are toothless, and the skull is not known in the pterodactyloid *Eosipterus yangi* (Ji & Ji, 1997), so that no comparisons are possible. The anurognathids *Dendrorhynchoides curvidentatus* (Ji & Ji, 1998) and *Jeholopterus ningchengensis* (Wang *et al.*, 2002), and the anhanguerid *Liaoningopterus gui* (Wang & Zhou, 2003b)



Fig.2 – Pterosaur tooth (*Ornithocheirus* ?) from the Cambridge Greensand (latest Albian) of the Cambridge area (England), in lingual view, for comparison. Note typical enamel pattern. Scale bar: 5 mm. Specimen in the Sedgwick Museum, Cambridge.



have recurved teeth which are not similar to the specimen from Phu Phok. *Haopterus gracilis*, from the Yixian Formation, was described by (Wang and Lü 2001) as a pterodactylid, but (Unwin 2001) has suggested that it may in fact be an early ornithocheirid. However, because of the different types of preservation (the Liaoning fossils being preserved on slabs), precise comparisons with the Thai fossil are very difficult, although the teeth of *Haopterus* may be more recurved than the specimen from Phu Phok. In any case, the occurrence of ornithocheirids in the Early Cretaceous of Asia is attested by remains of a large form from the Aptian/Albian of Khuren-Dukh, in Mongolia (Bakhurina & Unwin, 1995; Unwin & Bakhurina, 2000).

## CONCLUSION

The Ornithocheiridae were widely distributed during the Early Cretaceous and the beginning of the Late Cretaceous, and, in view of their presence in Central Asia and possibly northeastern China, their occurrence in the Early Cretaceous of South-East Asia cannot be considered as surprising. It is hoped that the isolated pterosaur tooth from Phu Phok will be complemented by future discoveries of more complete pterosaur material, which would allow a more accurate identification.

*Acknowledgments.* - This work was supported by the TRF-CNRS Special Programme for Biodiversity Research and Training (BRT/BIOTEC/NSTDA), Grant BRT R-245007. We thank all those who took part in our researches at Phu Phok, and David Norman and Mike Dorling (Sedgwick Museum, Cambridge) for access to pterosaur material from the Cambridge Greensand.

## References

- Bakhurina N.N. & Unwin D.M. 1995 - A survey of pterosaurs from the Jurassic and Cretaceous of the former Soviet Union and Mongolia. - *Historical Biology*, 10, 197-245.
- Buffetaut E. & Suteethorn V. 1998 - The biogeographical significance of the Mesozoic vertebrates from Thailand. In *Biogeography and Geological Evolution of SE Asia*, R.Hall & J.D. Holloway, ed., Leiden, 83-90.
- Buffetaut E. & Suteethorn V. 1999 - The dinosaur fauna of the Sao Khua Formation of Thailand and the beginning of the Cretaceous radiation of dinosaurs in Asia. - *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 150, 13-23.
- Dong Z. 1982 - On a new Pterosauria (*Huanhepterus quingyangensis* gen. et sp. nov.) from Ordos, China. - *Vertebrata Palasiatica*, 20, 115-121.





- Dong Z. 1992. – Dinosaurian faunas of China. - China Ocean Press, Beijing, Springer Verlag, Berlin, 188 p.
- Ji S. & Ji Q. 1997 – Discovery of a new pterosaur in western Liaoning, China. – *Acta Geologica Sinica*, 71, 1-6 [in Chinese].
- Ji S. & Ji Q. 1998 – A new fossil pterosaur (Rhamphorhynchoidea) from Liaoning – *Jiangsu Geology*, 22, 199-206 [in Chinese].
- Mouret C., Heggemann H., Gouadain J. & Krisadasima S. 1993 – Geological history of the siliciclastic Mesozoic strata of the Khorat Group in the Phu Phan Range area, northeastern Thailand. – In *Biostratigraphy of mainland Southeast Asia: facies and palaeontology*, T. Thanasuthipitak, ed., Chiang Mai, 1, 23-49.
- Racey A., Love M.A., Canham A.C., Goodall J.G.S, Polachan, S. & Jones P.D. 1996 - Stratigraphy and reservoir potential of the Mesozoic Khorat Group, NE Thailand. Part1: Stratigraphy and sedimentary evolution. - *Journal of Petroleum Geology*, 19, 5-40.
- Srisuk, P. 2002a – First pterosaur from Thailand. – *Bulletin of the Srisuk's House Museum*, A, 4, 16-23.
- Srisuk, P. 2002b – Vertebrates of the Wang Din So locality (Phu Kradung Formation, Late Jurassic), north-central Thailand. *Bulletin of the Srisuk's House Museum*, A, 4, 24-53.
- Sun A., Li J., Ye X., Dong Z. & Hou L. 1992 – The Chinese fossil reptiles and their kins. – Science Press, Beijing, New York, 260 p.
- Unwin D.M. 2001 – An overview of the pterosaur assemblage from the Cambridge Greensand (Cretaceous) of eastern England. – *Mitt.Mus.Naturk.Berlin Geowiss.Reihe*, 4, 189-221.
- Unwin D.M. & Bakhurina N.N. 2000 – Pterosaurs from Russia, Middle Asia and Mongolia. – In *The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia*, M.J. Benton, M.A. Shishkin, D.M. Unwin & E.N. Kurochkin, eds, Cambridge University Press, Cambridge, 420-433.
- Unwin D.M., Lü J. & Bakhurina N.N. 2000 – On the systematic and stratigraphic significance of pterosaurs from the Lower Cretaceous Yixian Formation (Jehol Group) of Liaoning, China. - *Mitt.Mus.Naturk.Berlin Geowiss.Reihe*, 3, 181-206.
- Wang X. & Lü J.C. 2001 – Discovery of a pterodactylid pterosaur from the Yixian Formation of western Liaoning, China. – *Chinese Science Bulletin*, 46, 1112-1117.



- Wang X. & Zhou Z. 2003a – A new pterosaur (Pterodactyloidea, Tapejaridae) from the Early Cretaceous Jiufotang Formation of western Liaoning, China and its implications for biostratigraphy. – *Chinese Science Bulletin*, 48, 16-23.
- Wang, X. & Zhou, Z. 2003b – Two new pterodactyloid pterosaurs from the Early Cretaceous Jiufotang Formation of western Liaoning. – *Vertebrata Palasiatica*, 41, 34-41.
- Wang X., Zhou Z., Zhang F. & Xu X. 2002 – A nearly completely articulated rhamphorhynchoid pterosaur with exceptionally well-preserved wing membrane and “hairs” from Inner Mongolia, northeast China. – *Chinese Science Bulletin*, 47, 226-230.
- Wellnhofer P. 1978 - Pterosauria. - *Handbuch der Paläoherpetologie*, 19, 1-82. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York.
- Young C.C. 1973 – Pterosaurs from Wuerho. – *Mem.Inst.Vert.Paleont.Paleoanthrop.Acad.Sin.*, 11, 18-35.
- Zhou Z., Barrett P.M. & Hilton J. 2003 – An exceptionally preserved Cretaceous ecosystem. - *Nature*, 421, 807-814.

Systematic Palaeontology (Vertebrate Palaeontology)

## A new Semionotid (Actinopterygii, Neopterygii) from the Late Jurassic–Early Cretaceous of Thailand

Lionel Cavin <sup>a,\*</sup>, Varavudh Suteethorn <sup>b</sup>, Sasidhorn Khansubha <sup>c</sup>,  
Eric Buffetaut <sup>d</sup>, Haiyan Tong <sup>d</sup>

<sup>a</sup> *Gis PalSédCo, Espéraza–Toulouse, musée des Dinosaurés, 11260 Espéraza, France*

<sup>b</sup> *Geological Survey Division, Department of Mineral Resources, Rama VI Road, Bangkok 10400, Thailand*

<sup>c</sup> *Geological Survey Division, Department of Mineral Resources, Rama VI Road, Bangkok 10400, Thailand*

<sup>d</sup> *CNRS, 16, cour du Liégar, 75013 Paris, France*

Received 1 July 2002; accepted 16 June 2003

Presented by Yves Coppens

### Abstract

A new semionotid fish, *Lepidotes buddhabutrensis* n. sp., is described from the continental Late Jurassic–Early Cretaceous Phu Kradung Formation, Phu Nam Jun, Kalasin Province. *L. buddhabutrensis* is characterized notably by the pattern of its cheek bones, by its short preorbital region, and by its numerous and well-developed premaxillary teeth. *L. buddhabutrensis* is provisionally placed in the genus *Lepidotes*; it shares, however, derived characters with other semionotids, such as *Araripelepidotes* and *Pliodetes*. **To cite this article:** *L. Cavin et al., C. R. Palevol 2 (2003).*

© 2003 Académie des sciences. Published by Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. All rights reserved.

### Résumé

Un nouveau Semionotidae (Actinopterygii, Neopterygii) du Jurassique terminal–Crétacé basal de Thaïlande. Un nouveau sémionotidé, *Lepidotes buddhabutrensis* n. sp., est décrit en provenance du Jurassique terminal–Crétacé basal de la formation continentale de Phu Kradung à Phu Nam Jun, province de Kalasin. *L. buddhabutrensis* se caractérise notamment par la disposition des os de la joue, par une région pré-orbitaire réduite, par de nombreuses dents prémaxillaires bien développées. *L. buddhabutrensis* est provisoirement placé dans le genre *Lepidotes*, bien qu'il présente des caractères dérivés d'autres sémionotidés tels qu'*Araripelepidotes* et *Pliodetes*. **Pour citer cet article :** *L. Cavin et al., C. R. Palevol 2 (2003).*

© 2003 Académie des sciences. Published by Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. All rights reserved.

**Keywords:** New taxon; Asia; Pisces; Semionotidae

**Mots clés :** Taxon nouveau ; Asie ; Pisces ; Semionotidae

\* Corresponding author.

E-mail address: [l.cavin@nhm.ac.uk](mailto:l.cavin@nhm.ac.uk) (L. Cavin).

<sup>†</sup> Current address: Department of Palaeontology, The Natural History Museum, Cromwell Road, London SW7 5BD, UK.

### Version française abrégée

Les sédiments mésozoïques du plateau de Khorat (groupe de Khorat), dans le Nord-Est de la Thaïlande, ont fourni de riches assemblages de vertébrés entre le Trias supérieur et le Crétacé inférieur (voir [4] pour une revue récente des découvertes). Peu de restes de poissons osseux ont été découverts à ce jour dans ces dépôts [2, 8, 9]. La nouvelle espèce de semionotidé décrite dans ce travail repose sur des spécimens collectés dans la formation Phu Kradung, sur le versant de la colline Phu Nam Jun, Tambon Laoyai, province de Kalasin. Des dizaines de spécimens fragmentaires ont été déposés au Wat (temple) voisin de Buddhabut. Cinq spécimens ont été sélectionnés dans ce lot pour servir à la description du nouveau taxon. Ils sont déposés dans la collection du département des Ressources minérales (DMR) à Sahat Sakhan, province de Kalasin.

Les dépôts post-triasiques du groupe de Khorat ont longtemps été considérés comme étant d'âge Jurassique. Des études palynologiques ont fourni des âges Crétacé inférieur [11, 12]. La formation la plus inférieure, la formation Phu Kradung, n'a cependant produit aucun palynomorphe datable et son âge, contraint par les formations sus-jacentes, est, soit Jurassique terminal, soit Crétacé basal. La formation Phu Kradung contient une faune de vertébrés diversifiée, généralement préservée sous forme d'éléments isolés. La faune comprend des dinosaures (théropodes, sauroptères, ornithomèles et stégosaures), ainsi que des crocodiles, des tortues et des temnospondyles [4]. Les milieux de dépôts varient entre des chenaux fluviaux et des environnements lacustres [3].

*Lepidotes buddhabutensis* n. sp. se caractérise par une région pré-orbitaire raccourcie ; le toit crânien est légèrement concave en vue latérale (K12–3, Fig. 1B) ; les frontaux sont courts, approximativement rectangulaires ; il y a plus d'une paire d'extrascapulaires ; les dermosphéniques sont grands, les infraorbitaires et les suborbitaires sont peu nombreux (respectivement 8/9 et 2/3) ; une partie de la joue est occupée par un infraorbitaire élargi qui entre en contact avec le préopercule ; le prémaxillaire porte de nombreuses (environ 12) et fortes dents légèrement recourbées ; les deux branches du préopercule sont disposées approximativement à angle droit, la branche horizontale étant légèrement plus courte que la verticale.

D'autres caractères significatifs sont les suivants : les os crâniens sont lisses, à l'exception de quelques rides longitudinales sur la partie postérieure du toit crânien et de quelques tubercules sur les dermosphéniques de grandes tailles, un prémaxillaire avec un processus nasal bien développé, des vomers pairs (Fig. 2A). Le maxillaire, la mandibule et l'écaillure sont incomplètement préservés sur les spécimens décrits ici. Le nombre de rangées d'écaillures situées juste à l'arrière de la ceinture pectorale est d'environ 18. Les écaillures faitières portent une arête médiane peu développée, mais elles n'ont pas d'épine pointée postérieurement.

Olsen et McCune [10] ont réduit la famille des Semionotidés à deux genres : *Semionotus* et *Lepidotes*. Deux apomorphies les réunissent : la présence (1) d'une série dorsale d'écaillures faitières et (2) d'un processus postérieur sur l'épiotique bien développé. La famille des Semionotidae a ensuite été élargie en y incluant *Araripelepidotes* du Crétacé du Brésil [7, 19], *Paralepidotes* du Trias d'Europe [16], et *Pliodotes* du Crétacé inférieur du Niger [18]. Thies [15] a proposé une diagnose élargie de *Lepidotes* : semionotidé fusiforme avec (3) un vomer impair ou co-ossifié chez l'adulte, (4) plus d'un suborbital, (5) le dentalosplénial présente un long processus postérieur, atteignant le bord postérieur de la mandibule, (6) deux chambres sont creusées dans l'épiotique et (7) les écaillures faitières dorsales sont simples, sans épine postérieure.

*L. buddhabutensis* présente les caractères (1), (4) et (7). Le caractère (3) est absent chez K12–6, mais les vomers ne fusionnent que chez les *Lepidotes* de grande taille et une suture médiane est toujours visible [15]. Le vomer est pair chez les genres *Pliodotes* et *Paralepidotes* ; il est possible que la fusion des vomers se produise uniquement chez les formes à dentition broyeuse [18].

Cette revue des caractères permet d'attribuer les spécimens décrits ici à la famille des Semionotidae, et de les inclure provisoirement dans le genre *Lepidotes*.

L'arrangement des os de la joue (suborbitaux) est considéré par Jain et Robinson [6] comme un caractère permettant des regroupements d'espèces au sein du genre *Lepidotes*. Ces auteurs reconnaissent deux groupes : l'un comprend les espèces avec deux à six suborbitaux, disposés en une seule rangée entre l'anneau circumorbitaire et la série operculaire (*L. elvensis*, *L. semiserratus*, *L. laevis*, *L. pustulosus*,



*L. leedsi*, *L. notopterus*, *L. toombsi*, *L. minor*, *L. lennieri*, *L. yaoanensis*, *L. xinjinensis*, *L. luchowensis*, *L. tendaguruensis* et *L. alagoensis*), l'autre comprend les espèces avec sept suborbitaux ou plus. Deux sous-groupes sont reconnus au sein de ce dernier ensemble : les espèces à suborbitaux disposés sur une rangée unique (*L. mantelli*), et celles à suborbitaux nombreux disposés en mosaïque (*L. maximus*, *L. latifrons*, *L. roxoi* et *L. souzai*). Wenz [18] utilise également ce caractère, mais élargit sa définition aux différents genres de Semionotidae. Elle reconnaît un groupe incluant *Semionotus* et *Paralepidotus*, avec un suborbital anastomotique unique, un groupe incluant *Araripelepidotes* et certaines espèces de *Lepidotes*, avec deux à dix suborbitaux disposés en une seule rangée et un groupe incluant *Pliodetes* et certains *Lepidotes* avec des suborbitaux disposés en mosaïque.

Selon ce caractère, *L. buddhabutrensis* est inclus dans le groupe rassemblant *Araripelepidotes* et certaines des espèces de *Lepidotes* (celles possédant de deux à six suborbitaux disposés en une seule rangée). Il est cependant important de noter que le nombre et l'arrangement des suborbitaux sont variables à l'intérieur d'une même espèce et peuvent varier légèrement d'un côté à l'autre d'un même crâne [6]. *L. buddhabutrensis* et *Araripelepidotes* ont un infraorbitaire postéroventral élargi postérieurement, qui entre en contact avec le préopercule. *Lepidotes tendaguruensis* présente également un infraorbitaire dans le coin postéro-ventral de l'orbite, qui est élargi ; mais, dans cette espèce, il n'atteint pas le développement observé chez *L. buddhabutrensis* et ne remplit pas la lacune de la joue [1]. *Paralepidotus* possède également un grand infraorbitaire postéroventral [16].

La combinaison des caractères observés sur les spécimens de Thaïlande montre clairement que nous sommes en présence d'une espèce nouvelle. L'arrangement des os de la joue la rapproche de certaines des espèces de *Lepidotes* (voir ci-dessus). Cependant, d'autres caractères, tels qu'une région antorbitaire réduite et la présence de deux paires d'extrascapulaires, rappellent les genres *Araripelepidotes* et *Pliodetes*. En conséquence, l'inclusion de la nouvelle espèce de Thaïlande dans le genre *Lepidotes* doit être considérée comme provisoire. Une comparaison plus détaillée avec d'autres espèces, notamment avec les formes dulçaquicoles du Jurassique terminal–

Crétacé inférieur de Chine (*Lepidotes*, *Sinolepidotus*, *Neolepidotes*), doit être maintenant effectuée.

## 1. Introduction

The Mesozoic sediments from the Khorat Plateau forming the Khorat Group, northeastern Thailand, have yielded abundant vertebrate assemblages, ranging in age from Late Triassic to Early Cretaceous (see [4] for a recent overview). However, the Thai record of Mesozoic bony fishes is scarce [2, 8, 9]. We describe herein a new species of semionotid from the Phu Kradung Formation. The material was collected by local people on the slope of a hill (Phu Nam Jun), Tambon Laoyai, Kalasin Province. Scores of specimens are now housed at Buddhabut temple. Five specimens have been selected from this set in order to describe the new taxon, and are now kept in the collection of the Department of Mineral Resources (DMR) in Sahat Sakhan.

## 2. Geological setting

Post-Triassic Mesozoic deposits of the Khorat Group have long been regarded as Jurassic in age. However, palynological studies [11, 12] have provided younger ages for most of the formations. The Phu Kradung Formation, which is the lowest formation of the Khorat Group, as currently defined, however, yielded inconclusive palynological evidence. According to age constraints provided by the overlying formations, the Phu Kradung Formation may be regarded as Late Jurassic or basal Cretaceous in age. The Phu Kradung Formation contains a diverse vertebrate assemblage, although most of the fossils are preserved as isolated elements. Among dinosaurs, remains of theropods, sauropods, ornithomimids and stegosaurs have been recovered. Non-dinosaurian tetrapods comprise crocodiles, turtles and temnospondyls. The sediments of the Phu Kradung Formation were deposited in continental environments, varying from river channels to lacustrine environments [3].

## 3. Systematic Palaeontology

Division NEOPTERYGII Regan, 1923

Order SEMIONOTIFORMES Arambourg & Bertin, 1958

Family SEMIONOTIDAE Woodward, 1890

Genus *Lepidotes* Agassiz, 1832

Type-species *Lepidotes elvensis* (Blainville, 1818)

*Lepidotes buddhabutrensis* n. sp.

**Diagnosis.** *Lepidotes*, characterized by a reduced preorbital region; skull roof slightly concave in lateral view; frontal short, almost quadrangular in shape; more than one pair of extrascapulars; large dermosphenotic, few infraorbitals (circa 8 or 9) and few suborbitals (2/3); cheek region filled with an enlarged infraorbital, which connects the preoperculum; numerous strong (circa 12), slightly recurved teeth on the well developed premaxilla; preoperculum with two limbs arranged at an approximately right angle, the horizontal branch is slightly shorter than the vertical one.

**Holotype.** K12–2, collection of the DMR, Sahat Sakhan, Kalasin Province, Thailand (Fig. 1A).

**Other material.** K12–1, K12–3, K12–4, K12–6, isolated heads; K12–1 shows the anterior half of the trunk with squamation, and with left pectoral and pelvic fins partially preserved. The specimens are laterally compressed except K12–4, which is dorsoventrally compressed. Small differences are observed in the pattern of cranial bones among the available sample; these differences are regarded herein as intraspecific variations.

**Horizon and locality.** Phu Kradung Formation, Late Jurassic–Early Cretaceous, Phu Nam Jun, Tambon Laoyai, Kalasin Province.

**Derivation of name.** From the Wat Buddhabut (temple of the son of Buddha), where are housed numerous specimens.

### 3.1. Description

The skull bones are smooth, except for some shallow longitudinal ridges on the posterior part of the skull roof, and few tubercles on the large dermosphenotic. The outline of the skull roof in lateral view was slightly concave during life, as shown by the less crushed specimen (K12–3, Fig. 1B). Anteriorly, the frontal ends just in front of the level of the anterior extremity of the anterior supraorbital. Although the anterior tip of the skull is poorly preserved on the available specimens, the frontals are almost quadrangular in shape, contrary to the condition in most other semionotids in which the frontals become narrower anteriorly. Short and almost rectangular frontals are present however in *Pliodetes nigeriensis* [18] and *Araripilepidotes temnurus* [7]. The dermopterotic sutures with the frontal, as opposed to the condition in *Araripilepidotes* in which the two bones are separated by the dermosphenotic [7]. In addition to the lateral extrascapulars, there is one, possibly two (K12–2, K12–3), small median extrascapular on each side of the head. Only one pair of extrascapular bones is present in *L. tendaguruensis*, *L. elvensis*, *L. deccanensis*, *L. leedsi* and *L. notopterus* [1], but two pairs are present in *Pliodetes nigeriensis* [18] and *Araripilepidotes temnurus* [7].

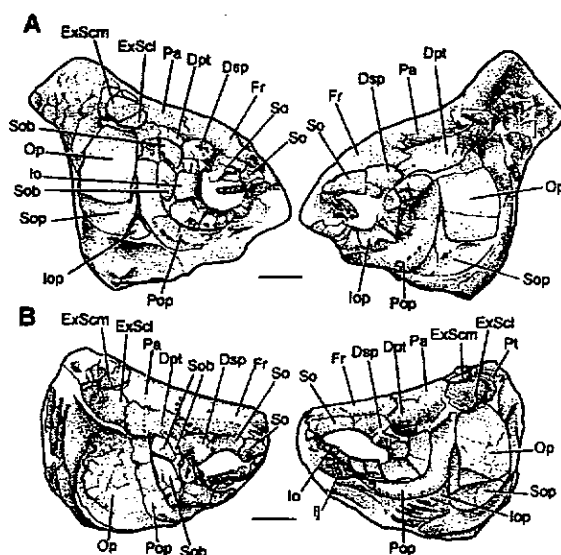


Fig. 1. *Lepidotes buddhabutrensis*. (A) K12–2, holotype. Right and left lateral views, scale bar: 20 mm. (B) K12–3. Right and left lateral views, scale bar: 20 mm. Abbreviations: Ch, ceratohyal; Dpt, dermopterotic; Dsp, dermosphenotic; ExScl, lateral extrascapular; ExScm, median extrascapular; Fr, frontal; Io, infraorbital; Iop, interoperculum; Ij, lower jaw; Op, operculum; Pa, parietal; Pop, preoperculum; Pt, post-temporal; So, supraorbital; Sob, suborbital; Sop, suboperculum.

Fig. 1. *Lepidotes buddhabutrensis*. (A) K12–2, holotype. Vues latérales droite et gauche, barre d'échelle : 20 mm. (B) K12–3. Vues latérales droite et gauche, barre d'échelle : 20 mm. Abréviations : Ch, cératohyal; Dpt, dermoptérotique; Dsp, dermosphénotique; ExScl, extrascapulaire latéral; ExScm, extrascapulaire médian; Fr, frontal; Io, infraorbitaire; Iop, interopercule; Ij, mandibule; Op, opercule; Pa, pariétal; Pop, préopercule; Pt, posttemporal; So, supraorbitaire; Sob, suborbitaire; Sop, subopercule.

gular in shape, contrary to the condition in most other semionotids in which the frontals become narrower anteriorly. Short and almost rectangular frontals are present however in *Pliodetes nigeriensis* [18] and *Araripilepidotes temnurus* [7]. The dermopterotic sutures with the frontal, as opposed to the condition in *Araripilepidotes* in which the two bones are separated by the dermosphenotic [7]. In addition to the lateral extrascapulars, there is one, possibly two (K12–2, K12–3), small median extrascapular on each side of the head. Only one pair of extrascapular bones is present in *L. tendaguruensis*, *L. elvensis*, *L. deccanensis*, *L. leedsi* and *L. notopterus* [1], but two pairs are present in *Pliodetes nigeriensis* [18] and *Araripilepidotes temnurus* [7].

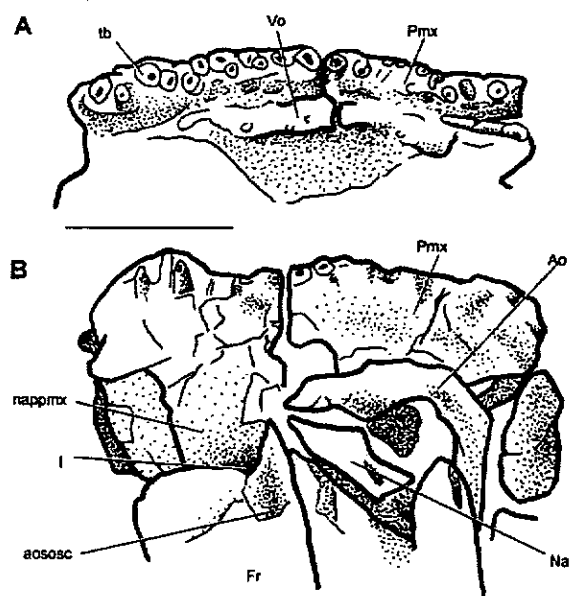


Fig. 2. *Lepidotes buddhabutrensis*. Camera-lucida drawings of the snout region of K12–6, scale bar: 10 mm. (A) ventral view. (B) dorsal view. Abbreviations: Ao, antorbital; aososc, anterior opening of the supraorbital sensory canal; Fr, frontal; Na, nasal; nappmx, nasal process of the premaxillary; Pmx, premaxilla; tb, tooth base; Vo, vomer; I, opening for the olfactory nerve.

Fig. 2. *Lepidotes buddhabutrensis*. Dessins à la chambre claire de la région éthmoïdienne de K12–6, barre d'échelle: 10 mm. (A) vue ventrale. (B) vue dorsale. Abréviations: Ao, antorbitaire; aososc, ouverture antérieure du canal sensoriel supraorbitaire; Fr, frontal; Na, nasal; nappmx, processus nasal du prémaxillaire; Pmx, prémaxillaire; tb, base des dents; Vo, vomer; I, ouverture pour le nerf olfactif.

K12–6 shows in ventral view poorly preserved paired vomers (Fig. 2A).

The circumorbital ring is complete, to the contrary of *Lepidotes lenneri* [18], *L. xinjinensis* [14], *Paralepidotus* [16] and apparently *L. tendaguruensis* [1]. The dermosphenotic is the largest bone of the ring. The posteroventral edge of the orbit is formed by one elongated infraorbital extending backward alongside the ventral margin of the large suborbital and connecting the preoperculum. There are seven infraorbitals forming the posterior and ventral margins of the orbit, possibly two infraorbitals extending toward the snout without contact with the orbit, and a small bone forms the anterior margin of the orbit (Fig. 1A). There is one small dorsal suborbital, possibly two on K12–3 (Fig. 1B) and a large ventral one is located between the circumorbital ring and the preoperculum.

The paired premaxillae show a well-developed nasal process (nappmx) extending below the frontal (K12–6, Fig. 2B). The oral margin of the premaxilla bears circa 12 toothbases and complete, laterally compressed, pointed and slightly recurved teeth. The premaxillae of *L. buddhabutrensis* are larger and bear more teeth than in other semionotids.

The mandible is poorly preserved and no salient characters may be observed.

The preoperculum has a relatively well-developed horizontal limb, by opposition with *Semionotus* and most of the species of *Lepidotes*, but recalling what is observed in *Pliodetes nigeriensis* [18]. In the later species, however, the posteroventral edge of the preoperculum is sharp, while it is gently rounded in *L. buddhabutrensis* (K12–3, K12–2).

On K12–1, the squamation is incomplete, partially displaced and partially covered by matrix. We can however estimate that a row situated just posterior to the pectoral girdle has circa 18 scales. The dorsal ridge scales are poorly preserved: they bear a shallow ridge medially, but no pronounced spine.

#### 4. Discussion

Olsen and McCune [10] retained only two genera, *Semionotus* and *Lepidotes*, within the family Semionotidae. They define the family by the occurrence of two synapomorphies: the presence of (1) dorsal ridge scales and (2) a large posteriorly directed process on the epiotic. The family was subsequently enlarged by the inclusion of the genera *Araripelapidotes* from the Early Cretaceous of Brazil [7, 19], *Paralepidotus* from the Late Triassic of Europe [16], and *Pliodetes* from the Early Cretaceous of Niger [18]. Thies [15] proposed a revised diagnosis for *Lepidotes*: fusiform semionotids with (3) an unpaired or co-ossified vomer in adults, (4) more than one suborbitals present on the cheek, (5) dentalosplenic with a long posterior process reaching the posterior border of the mandible, (6) two pockets present in the epiotic, and (7) dorsal ridge scales inconspicuous, without a posterior spine.

The Thai specimens show characters (1), (4) and (7). Character (3) is not present on K12–6 but, as mentioned by Thies [15], the vomers became co-ossified in larger individuals only, and still show a median suture. Moreover, the vomer is paired in *Plio-*

*detes* and *Paralepidotus*; an unpaired vomer is possibly correlated with the presence of crushing teeth [18].

These characters allow us to attribute the Thai specimens to the family Semionotidae, and to include it provisionally in the genus *Lepidotes*.

The pattern of 'cheek bones' (suborbitals) has been regarded by Jain and Robinson [6] as a key character to distinguish the different species of *Lepidotes*. These authors recognised two groups: one group of species with two to six suborbitals arranged in a single row between the circumorbital ring and the opercular series (*L. elvensis*, *L. semiserratus*, *L. laevis*, *L. pustulosus*, *L. leedsi*, *L. notopterus*, *L. toombsi*, *L. minor* (see discussion on the generic status of the last two species in [15]), to which one can add *L. lennieri*, *L. yaoanensis* [13], *L. xinjinensis* [14], *L. luchowensis* [17], *L. tendaguruensis* [1] and *L. alagoensis* [5]), and another group with seven or more suborbitals. The later group is divided into two subgroups: those with the suborbitals arranged in a single row (*L. mantelli*), and those with suborbitals numerous and forming a mosaic of bones (*L. maximus*, *L. latifrons*, *L. roxoi* and *L. souzai*). Wenz [18] also used this character, but extended its use to the other genera of semionotids. She distinguished a group including *Semionotus* and *Paralepidotus* with a single anamestic suborbital, a group including *Araripelepidotes* and some species of *Lepidotes* with two to ten suborbitals arranged in one row, and a group including *Pliodetes* and some species of *Lepidotes* with a mosaic of suborbitals. According to this character, *L. buddhabutrensis* may be included in the group gathering *Araripelepidotes* and some species of *Lepidotes* (those with two to six suborbitals arranged in a single row mentioned above). However, we should keep in mind that the number and arrangement of suborbitals are variable within a species, and sometimes even on the two sides of the head of a single individual, although the variation occurs within certain limit [6]. *L. buddhabutrensis* shares with *Araripelepidotes* a cheek region filled by one posteriorly expanded posteroventral infraorbital. *Lepidotes tendaguruensis* shows an infraorbital at the posteroventral corner of the orbit, which is enlarged and slightly expanded posteroventrally, but not reaching the development shown in *L. buddhabutrensis* and not filling completely the gap in the cheek region [1]. *Paralepidotus* also has a very large posteroventral infraorbital [16].

## 5. Conclusion

The combination of characters of the Thai specimens clearly shows that they belong to a new species. The cheek pattern puts it together with some *Lepidotes* species (see above), but other characters, such as a reduced preorbital region and the presence of two pairs of extrascapulars, are reminiscent of the genera *Araripelepidotes* and *Pliodetes*. Consequently, the inclusion of this species into the genus *Lepidotes* is provisional, pending "a world-wide revision of the species included in the genus [...] in order to provide unambiguous synapomorphies for the genus and to define its composition" [1]. A precise comparison with other forms, notably with those from the Late Jurassic–Lower Cretaceous of China (*Lepidotes*, *Sinolepidotus*, *Neolepidotes*), should now be performed.

## Acknowledgements

We are grateful to the head of the Wat Buddhabut, Phra Sakda Thammaratho, for his help and for the donation of some specimens. L. Cavin's research was partially supported by a Marie Curie Individual Fellowship funded by the Swiss Federal Office for Education and Science (grant No. 02.0335) and by the Palaeontological Research and Educational Centre of Mahasarakham University. We thank Komsorn Lauprasert for providing useful information and an anonymous referee. Fieldwork in Thailand was supported by the Thai Department of Mineral Resources, the Palaeontological Research and Educational Centre of Mahasarakham University and the 'Centre national de la recherche scientifique' (Paris).

## References

- [1] G. Arratia, H.-P. Schultze, Semionotiform Fish from the Upper Jurassic of Tendaguru (Tanzania), Mitt. Mus. Nat. kd. Berl., Geowiss., Reihe 2 (1999) 135–153.
- [2] E. Buffetaut, R. Ingavat, M. Martin, Fossil vertebrates and the Late Triassic age of the Lom Sak Formation of Central Thailand, J. Geol. Soc. Thailand 7 (1) (1984) 19–24.
- [3] E. Buffetaut, H. Tong, V. Suteethorn, First post-Triassic labyrinthodont amphibian in South East Asia: a temnospondyl inter centrum from the Jurassic of Thailand, N. Jahrb. Geol. Paläont., Mh. 7 (1994) 385–390.

- [4] E. Buffetaut, V. Suteethorn, H. Tong, Y. Chaimanee, S. Khan-subha, New dinosaur discoveries in the Jurassic and Cretaceous of northeastern Thailand, The International Conference on Stratigraphy and Tectonic Evolution of Southeast Asia and the South Pacific, Bangkok, Thailand, 1997.
- [5] V. Gallo, First occurrence of *Lepidotes* (Actinopterygii: Semionotiformes: Semionotidae) in the Coqueiro Seco Formation, Early Aptian of the Sergipe-Alagoas Basin, Northeastern Brazil, Boletim do Museu Nacional, Geologia 51 (2000) 1–14.
- [6] S.L. Jain, P.L. Robinson, Some new specimens of the fossil fish *Lepidotes* from the English Upper Jurassic, Proc. Zool. Soc. Lond. 141 (1) (1963) 119–135.
- [7] J.G. Maisey, *Araripelipidotes* Silva Santos, 1985, in: J.G. Maisey (Ed.), Santana Fossils, An illustrated Atlas, T.F.H. Publications, Neptune City, 1991, pp. 117–123.
- [8] M. Martin, The actinopterygian scales and teeth (Pisces) from the continental Upper Triassic of Thailand, their paleogeographical significance, Mém. Soc. géol. France, N.S. (No. 147) (1984) 101–105.
- [9] M. Martin, R. Ingavat, First record of an Upper Triassic Ceratodontid (Dipnoi, Ceratodontiformes) in Thailand and its paleogeographical significance, Geobios 15 (1) (1982) 111–114.
- [10] P.E. Olsen, A.R. McCune, Morphology of the *Semionotus elegans* group from the Early Jurassic part of the Newark Supergroup of Eastern North America with comments on the family Semionotidae (Neopterygii), J. Vert. Paleontol. 11 (3) (1991) 269–292.
- [11] A. Racey, J.G.S. Goodall, M.A. Love, S. Polchan, P.D. Jones, New age data for the Mesozoic Khorat Group of Northeast Thailand, Proc. Int. Symp. on Stratigraphic Correlation of Southeast Asia, Bangkok, DMR, 1994, pp. 245–252.
- [12] A. Racey, M.A. Love, A.C. Canham, J.G.S. Goodall, S. Polchan, P.D. Jones, Stratigraphy and reservoir potential of the Mesozoic Khorat Group, NE Thailand. Part 1: Stratigraphy and sedimentary evolution, J. Pet. Geol. 19 (1996) 5–40.
- [13] D.Z. Su, Note on a new Cretaceous *Lepidotes* from Yunnan, China, Vert. Palasiatica 18 (4) (1980) 281–285.
- [14] D.Z. Su, Note on a new *Lepidotes* from the Cretaceous of Sichuan, Vert. Palasiatica 21 (3) (1983) 177–187.
- [15] D. Thies, *Lepidotes gloriae*, sp. nov. (Actinopterygii: Semionotiformes) from the Late Jurassic of Cuba, J. Vert. Paleontol. 9 (1) (1989) 18–40.
- [16] A. Tintori, *Paralepidotus ornatus* (Agassiz 1833–43): a semionotid from the Norian (Late Triassic) of Europe, in: G. Arratia, H.-P. Schultze (Eds.), Mesozoic Fishes 2 – Systematics and Palaeology, Dr. Friedrich Pfeil Verlag, München, 1996, pp. 167–179.
- [17] N.C. Wang, A new species of *Lepidotes* from Luchow, Sichuan, Vert. Palasiatica 12 (1) (1974) 21–24.
- [18] S. Wenz, *Pliodetes nigeriensis*, gen. nov. et sp. nov., a new semionotid fish from the Lower Cretaceous of Gadoufaoua (Niger Republic): phylogenetic comments, in: G. Arratia, H.-P. Schultze (Eds.), Mesozoic Fishes 2 – Systematics and Fossil Record, Dr. Friedrich Pfeil Verlag, München, 1999, pp. 107–120.
- [19] S. Wenz, P. M. Brito, New data about the lepisosteids and semionotids from the Early Cretaceous of Chapada do Araripe (NE Brazil): phylogenetic implications, in: G. Arratia, G. Viehl (Eds.), Mesozoic Fishes – Systematics and Palaeology, Dr. Friedrich Pfeil Verlag, München, 1996, pp. 153–165.





## PALAEOBIOGEOGRAPHICAL AFFINITIES OF THE FISHES FROM PHU NAM JUN, LATE JURASSIC – EARLY CRETACEOUS OF NORTH-EASTERN THAILAND

L. Cavin<sup>1</sup>, Varavudh Suteethorn<sup>2</sup>, Eric Buffetaut<sup>3</sup>, K. Lauprasert<sup>4</sup>,  
J. Le Locuff<sup>5</sup>, P. Lutat<sup>4</sup>, M Philippe<sup>6</sup>, U. Richter<sup>4</sup>, H. Tong<sup>3</sup>

**Keywords:** south-east asia, mesozoic, semionotiformes, dipnoi, paleobiogeography

### Introduction

The Mesozoic sediments from the Khorat Plateau, North-eastern Thailand, have yielded abundant vertebrate assemblages ranging in age from Late Triassic to Early Cretaceous (Fig. 1, see Buffetaut *et al.* 1997 for an overview). However, the Thai record of Mesozoic bony fishes is scarce, comprising mainly isolated teeth, scales and tooth plates (Martin 1984, Martin & Ingavat 1982). The situation has recently changed after the discovery of the rich locality of Phu Nam Jun (the “hill of the spring”), Tambon Laoyai, Kalasin Province (Cavin *et al.* in press).

Some years ago, Phu Nam Jun villagers conducted excavations and collected pieces of semionotid fishes, which are easily recognisable thanks to the presence of ganoid scales and thick dermal bones. Scores of specimens were brought to the local temple or re-buried at the excavation area. The specimens housed at Wat (temple) Buddhabut are curated by the head of the monastery, Phra Sakda Thammaratho. The Department of Mineral Resources of Thailand, in collaboration with the Palaeontological Research Centre of Mahasarakham University, the French CNRS (Centre National de la Recherche Scientifique) and the Musée des Dinosaures d’Espéraza, France, undertook systematic excavations during two fieldtrips in spring 2002 and winter 2003. The specimens were mechanically prepared with air-pens and are housed in the Sahatsakhan Dinosaurs Research Centre (SDRC), Kalasin Province.

<sup>1</sup> Department of Palaeontology, The Natural History Museum, Cromwell Road, London SW7 5BD - UK.  
E-mail : L.cavin@nhm.ac.uk

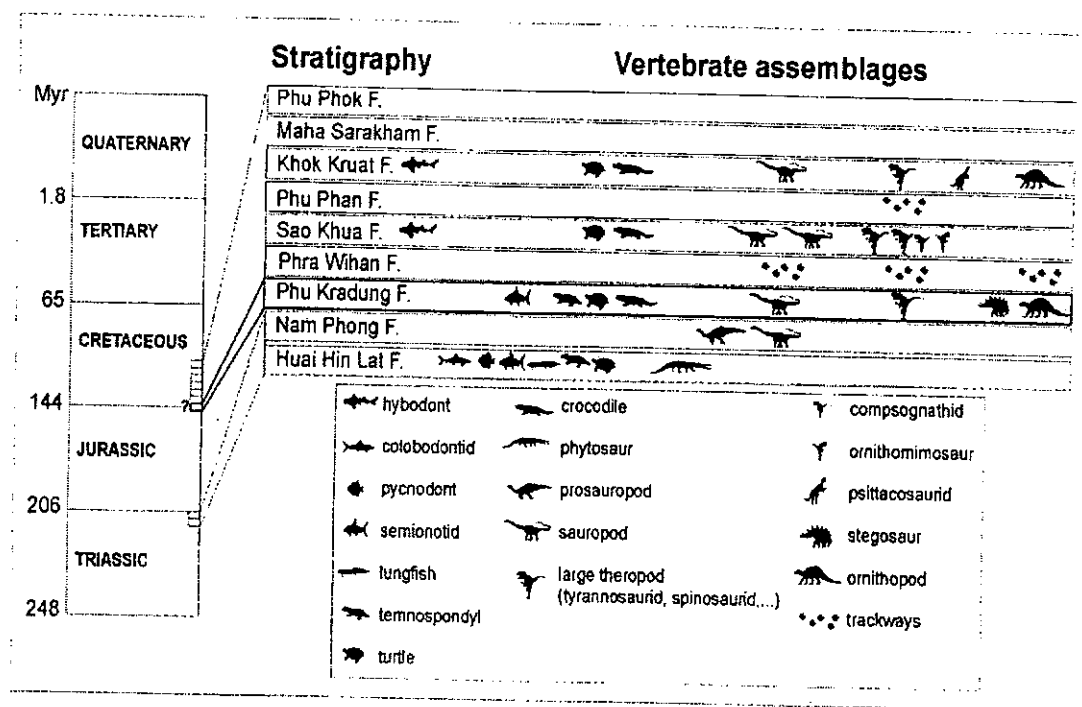
<sup>2</sup> Geological Survey Division, Department of Mineral Resources

<sup>3</sup> CNRS, 16 Cour du Liégat, 75013 Paris – France

<sup>4</sup> Palaeontological Research and Educational Centre, Faculty of Science, Mahasarakham University.

<sup>5</sup> Musée des dinosaures, 11260 Espéraza – France

<sup>6</sup> UMR5125 du CNRS & Université Claude Bernard Lyon 1, 7 rue Dubois F 69622 Villeurbanne – France



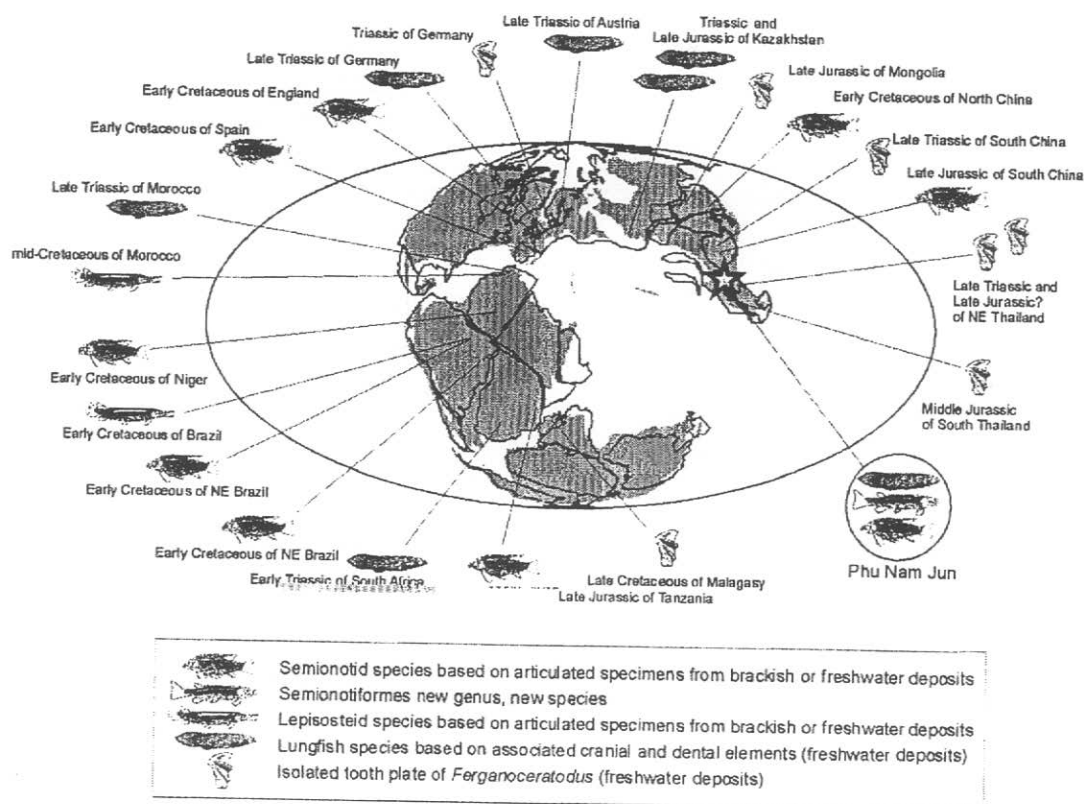
**Figure 1** The Mesozoic formations of the Khorat Plateau, northeastern Thailand, with their vertebrate assemblages.

The Phu Nam Jun locality is situated in the upper part of the Phu Kradung Formation, which is regarded by some authors as a separate formation, the Waritchaphum Formation (Mouret, 1994), particularly because of its wood content (Philippe *et al.* submitted). The Phu Kradung Formation, here including the Waritchaphum Formation, is the lowest formation of the Khorat Group as currently defined. However, this formation has so far yielded inconclusive evidence for a precise dating. According to age constraints provided by the overlying formations, which are regarded as Berriasian to Aptian in age thanks to palynological studies (Racey *et al.* 1994, 1996), the Phu Kradung Formation may be regarded as either Late Jurassic or basal Cretaceous in age. The sediments of the Phu Kradung Formation were deposited in continental environments, varying from river channels to lacustrine settings. The presence of large silicified logs in the Phu Kradung Formation and their near-absence in the Waritchaphum and following formations may indicate a shift from a subarid to a wetter climate (Philippe *et al.*, submitted). According to taphonomical evidence observed at Phu Nam Jun, it is suggested that the fish lived in a body of freshwater, and that carcasses then dried out prior to fossilisation (Cavin *et al.*, in press).



## Palaeobiogeographic affinities (Fig. 2)

Only three taxa of bony fishes have been recorded so far at Phu Nam Jun. One taxon is represented by more than one hundred specimens and two other taxa are represented by a single specimen each. However, both the latter are reasonably complete and well preserved enough to allow precise descriptions and comparisons. The phylogenetic relationships of the three taxa are currently under study. The purpose of the present paper



**Figure 2** Palaeogeographical distribution of fossil occurrences worthy of comparisons with the Phu Nam Jun taxa. The map shows the palaeogeography in the Late Jurassic with the shape of the continental blocks and the surface above the sea level in grey. Note that some of the fossil occurrences are older or younger than the Late Jurassic. Map slightly modified from the palaeogeographic atlas project, University of Chicago (<http://pgap.uchicago.edu/>). is to draw a general overview of the occurrences of these three taxa in other localities worldwide, and to provide preliminary data for more thorough paleobiogeographical studies. Because the Phu Nam Jun locality is poorly dated, and because localities containing sufficiently well preserved fossil fishes from fresh water deposits are scarce, we include in the discussion occurrences from various ages, ranging from the Triassic to the mid-Cretaceous.



### *Lepidotes buddhabutrensis* Cavin *et al.*, 2003

This species is by far the commonest at Phu Nam Jun. It is represented by numerous specimens, which are sometimes very well preserved. A preliminary comparison of *Lepidotes buddhabutrensis* showed that the pattern of "cheek bones" (suborbitals) of this species shows similarities with the pattern in the following species: *Lepidotes elvensis*, *L. semiserratus*, *L. laevis*, *L. pustulosus*, *L. leedsi*, *L. notopterus*, *L. toombsi*, *L. minor*, *L. lennieri*, *L. yaoanensis*, *L. xinjinensis*, *L. luchowensis*, *L. tendaguruensis*, *L. alagoensis* and *Araripelepidotes temnurus* (Jain & Robinson 1963, Wang 1974, Su 1983, Maisey 1991, Wenz 1999, Gallo 2000, Arratia & Schultze 2001). It is likely that *L. buddhabutrensis*, as well as other species mentioned above, are not closely related to the type species of *Lepidotes*, *L. elvensis*, and deserve to be included in other genera.

Although we do not exclude that the closest relatives of *L. buddhabutrensis* may be marine forms, we focus here *a priori* on the freshwater occurrences in order to emphasize the possible continental relationships only. It is noteworthy that among the set of species mentioned above, several were freshwater or brackish dwellers (*L. minor* [English Weald, Woodward 1916], *L. xinjinensis* [Early Cretaceous of the Jiaguan Formation, Sichuan, China, Dezao 1983], *L. tendaguruensis* [Late Jurassic of Tendaguru, Arratia, & Schultze 2001, Heinrich 1999], *L. alagoensis* [Early Aptian of the Coqueiro Formation, Brazil, Gallo 2000] and *Araripelepidotes temnurus* [Albian of the Santana Formation, Brazil, Maisey 1999]).

This first glimpse shows that freshwater semionotid fishes, with a comparable cheek pattern, occurred worldwide during the Late Jurassic – Early Cretaceous, and consequently they do not show any strong biogeographic affinities. We should point out that one of this species, *L. xinjinensis*, has been found in Sichuan, South China. Further studies should focus on the comparison between the Thai and the Chinese forms, which are geographically close. An understanding of the phylogenetic relationships of these species, together with the marine forms, is necessary to sort out the palaeogeographical affinities of the semionotids.

### Semionotiformes new species & new genus

A single specimen of an elongated fish with ganoid scales represents a new genus and new species. It shows a mixture of semionotid-like characters and lepisosteid-like characters, such as the body shape and fin insertions. The Lepisosteidae, or gars, are still living today in North and Central America. They were traditionally gathered with the Semionotidae into the



Semionotiformes. In 1973, however, Patterson suggested that both groups were not related, and this view has been generally accepted since, except by some authors who still regarded the Lepisosteidae and Semionotidae as sister groups (Olsen & McCune 1991, Brito 1997). Current phylogenetic studies conducted by two of us (LC & VS) show firstly that the Semionotiformes (Lepisosteidae and Semionotidae) form a monophyletic group and, secondly, that within this order the Semionotidae *sensu lato* (*Semionotus*, *Lepidotes*, *Paralepidotus*, *Pliodetes*, *Araripelepidotes*) form an unresolved polytomy. The new fish appears to belong to the Semionotiformes, but occupies an unclear position within this group, being either the sister group of gars or the sister group of Semionotidae *sensu stricto* (*Semionotus*, *Lepidotes*).

This result leads us to include in the paleobiogeographic discussion of the new taxon the semionotids, as well as the fossil lepisosteids. To the occurrences of semionotids mentioned above, some others can be added, such as *Pliodetes* from the Early Cretaceous of Niger (Wenz 1999) and *Neolepidotes* from the Early Cretaceous of Liaoning and Zhejiang (Jin 1987). As to the Mesozoic fossil gars, very few are represented by specimens complete enough to allow accurate comparisons. One can mention *Obaichthys*, from the Early Cretaceous of Brazil (Wenz and Brito 1992) and *Oniichthys*, from the mid-Cretaceous of Morocco (Cavin and Brito 2001). Here again, the picture shows a worldwide distribution of the taxa under discussion, which provides no biogeographical information. It is likely that the common ancestor of gars and semionotids, the first Semionotiformes, was more ancient, maybe Early Triassic in age. In that case the phylogenetic history of the group is closely linked with the fragmentation of Pangaea, and the geographic distribution pattern of the different lineages could be the result of vicariant events rather than dispersals.

#### **Cf. *Ferganaceratodus***

A single isolated lungfish skull roof, with the pterygopalatine tooth plates still attached, accompanied by the associated mandible and a few pieces of axial elements, has been discovered in 2002. Isolated tooth plates of lungfish, or dipnoi, are relatively common and occur worldwide in Mesozoic freshwater deposits, but cranial remains, especially with associated tooth plates, are very rare. Skull remains in association with tooth plates are recorded from the Triassic of Austria, Kyrgyzstan, Germany, South America and Morocco (see Kemp 1996 and 1998 for an overview). Some specimens have been described from the Triassic of Angola (Thomson 1990) and Australia (Kemp 1982), but they are not well preserved enough to provide characters on both skull and tooth plates morphology. As far as we know, the single post-Triassic Mesozoic lungfish occurrence





showing well preserved skull roof bones and tooth plates is *Ferganaceratodus jurassicus* from the Late Jurassic of Fergana, Kyrgyzstan (Nessov & Kaznyshkin 1985). The Phu Nam Jun specimen shares characters with the Kyrgyzstan species. These characters concern the pattern and relative size of ossification of the skull roof, which is overall broad with two unpaired medial bones and two paired mediolateral bones, and the tooth plates, which bear few (5) sharp and straight radiating ridges (a precise anatomical description of the specimen is beyond the scope of this paper). In Thailand, an isolated tooth plate has been described from the Late Triassic Huai Hin Lat Formation and was referred to '*Ceratodus*' cf. *szechuanensis* (Martin and Ingavat 1982). Then, a small complete tooth plate from Mab Ching (Changwat Nakhon Si Thammarat Province in the southern peninsula of Thailand), supposedly Middle Jurassic in age (Buffetaut *et al.* 1994, Tong *et al.* 2002), and an incomplete tooth plate discovered in the Phu Kradung Formation of northeastern Thailand (Ban Khok Sanam, Kalasin province), have been described (Martin *et al.* 1997). Both of them were referred to the same species as the Triassic one, which was then included in the genus *Ferganaceratodus* (Martin *et al.* 1997). Based on tooth plate morphology, *Ferganaceratodus jurassicus* differs from *F. szechuanensis* by the first notch of the tooth plate, which is much deeper in the former species than in the latter one. Thus, the discovery of bone remains and tooth plates at Phu Nam Jun confirms the previous observations made on the isolated tooth plates, i.e. that a form closely related to *Ferganaceratodus jurassicus* occurs in the Triassic, Jurassic and maybe Early Cretaceous of Thailand.

Several species of dipnoi, based on isolated tooth plates, have been referred to *Ferganaceratodus*. These are *F. concinnus*, from the Triassic of Germany, *F. sharategensis*, from the from the Upper Jurassic of Mongolia (Martin *et al.* 1997) and *F. madagascariensis*, from the Late Cretaceous of Malagasy (Martin *et al.* 1999). Accordingly, although the genus *Ferganaceratodus* seems to occur preferentially in Asia, the occurrences of a European and a Malagasy species alter its palaeogeographic significance.

### Discussion and conclusion

The palaeogeographic significance of the three fish taxa known so far at the Phu Nam Jun locality is weak. Two of them, *Lepidotes buddhabutrensis* and cf *Ferganaceratodus*, show relationships with taxa from Central Asia and China, which is an expected result since both the Shan-Thai and the Indochina blocks have been in contact with Laurasia since the Late Triassic at least. Other vertebrates from the Phu Kradung Formation also show affinities with Eastern Asia (Buffetaut & Suteethorn 1998). However, the fishes also show similarities with taxa recorded from



much more distant locations. The palaeogeographic signals that these relationships could provide will be understood only once the phylogenetic relationships between the different forms have been sorted out. Patterns of vicariant events or dispersal events could then be proposed to explain the faunal composition.

The Phu Nam Jun fish assemblage exemplifies a trend in the evolution of actinopterygians, which is still poorly understood and underestimated. We have increasing pieces of evidence that the freshwater semionotiformes undertook an important radiation event in the Late Jurassic, and especially in the Early Cretaceous. New semionotiform taxa, based on articulated material, are regularly described worldwide and these forms, although still poorly known and without a phylogenetic history, apparently show a wide range of morphologies. This event was overlooked in the past, probably because the diversity of semionotiforms is difficult to assess on the basis of isolated elements, mostly scales, as they regularly occur in freshwater deposits. Such radiations have been shown to occur in the semionotids of the Early Jurassic lake system of the Newark Supergroup, eastern North America (McCune 1996). Today, radiations within freshwater taxonomic groups of fishes are common, such as for instance the Cichlidae in East Africa, the Characidae in South America or the Cyprinidae in Asia.

As a final general comment, we point out the marginal location of Thailand on a palaeogeographic map of the Late Jurassic, at the eastern tip of the Laurasia. Actually, since the collision of the Shan-Thai and Indochina blocks with mainland Asia more than 200 millions years ago, Thailand, regarded as a component Southeast Asia as a whole and more exactly as a component of the whole Sundaland, was always located on the margin of the landmass to which it was connected. This relative isolation was even more pronounced during the Tertiary when Southeast Asia became a peninsula attached to mainland Asia as a consequence of the collision of the Indian plate with Asia. The peripheral location of Thailand was strengthened by a complex topography controlled first by the Indosinian orogeny, when the Shan-Thai block and the Indochina block welded together, then by the Himalayan orogeny. These orogenies caused the rise of mountain ranges dividing the surface into areas with their own climatic and topographic features, thus facilitating the partition of animal and plant species into isolated populations. This feature could explain why Southeast Asia has been recognized as a place of early diversification for several groups of land vertebrates since the Late Triassic up to the Miocene. Among these groups are the tyrannosaurids, and possibly the ornithomimids, the Nemegtosauridae (Buffetaut & Suteethorn 1999) and the basal sauropods (Buffetaut *et al.* 2000) for the dinosaurs, the suids



(Ducrocq *et al.* 1998), the tayassuids (Ducrocq 1994), the anthracotheriids (Ducrocq *et al.* 1996) and possibly the anthropoids (Chaimanee *et al.* 1997) for the mammals.

### Acknowledgments

We are very indebted to the head of Wat Buddhabut, Phra Sakda Thammaratho, for his help in the field and for access to the specimens under his care. We thank all the persons who took part in the excavations and in the preparation of specimens, in particular Pasakorn Bunchalee, Suwanna Chitsing, Utoomporn Disri, Saiyan Intasoi, Seksan Jaivunglok, Udom Jumrudvai, Teeraporn Katisart, Suchada Khamha, Pornpip Rintaisong, Tida Saenyarnoon, Joelle Salomon Cavin, Wanchai Sangsuk, Christel Souillat, Paladej Srisuk, Suthathip Suteethorn, Wanida Tonprom, Kamonlak Wongko and Phisit Yaungdachkla. This work was supported by the Department of Mineral Resources, Bangkok, the TRF-CNRS Special Programme for Biodiversity Research and Training (BRT/BIOTEC/NSTDA) Grant. BRT R\_245007, and by the Palaeontological Research Centre, Maharakham University.

### References

- G. Arratea and H.-P. Schultze, 1999. Semionotiform Fish from the Upper Jurassic of Tendaguru (Tanzania), *Mitt. Mus. Nat. kd. Berl., Geowiss., Reihe 2* (1999) 135-153.
- P. M. Brito, 1997. Révision des Aspidorhynchidae (Pisces, Actinopterygii) du Mésozoïque : ostéologie, relations phylogénétiques, données environnementales et biogéographiques: *Geodiversitas*, 19 (4), 681-772
- Eric Buffetaut and Varavudh Suteethorn, 1998. The biogeographic significance of the Mesozoic vertebrates from Thailand. *Biogeography and geological evolution of SE Asia*. R. H. Hall, J. D. Leiden: 83-90.
- Eric Buffetaut and Varavudh Suteethorn, 1999. The dinosaur fauna of the Sao Khua Formation of Thailand and the beginning of the Cretaceous radiation of dinosaurs in Asia. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 150: 13-23.
- Eric Buffetaut, Varavudh Suteethorn, G. Cuny, J. Le Loeuff, S. Khansubha, and S. Jongautchariyakul, 2000. The earliest sauropod dinosaur. *Nature*, 407: 72-74.
- Eric Buffetaut, Varavudh Suteethorn, H. Tong, Y. Chaimanee, and Khansubha, S. 1997. New dinosaur discoveries in the Jurassic and Cretaceous of northeastern Thailand. *The International Conference on Stratigraphy and Tectonic Evolution of Southeast Asia and the South Pacific*, Bangkok, Thailand: 177-187.
- Eric Buffetaut, H. Tong, Varavudh Suteethorn, and L. Raksaskulwong, 1994. Jurassic Vertebrates from the Southern peninsula of Thailand and their implications: preliminary report. *Proc. International Symposium on stratigraphic correlation of Southeast Asia*: 253-256



- and P. M. Brito, 2001. A new Lepisosteidae (Actinopterygii : Ginglymodi) from the Cretaceous of the Kem Kem beds, southern Morocco. *Bull. Soc. géol. France*, 172(5): 141-150.
- L. Cavin, Varavudh Suteethorn, S. Khansubha, Eric Buffetaut, and H. Tong, 2003. A new Semionotid (Actinopterygii, Neopterygii) from the Late Jurassic- Early Cretaceous of Thailand. *C. R. Palevol*.
- L. Cavin, Varavudh Suteethorn, Eric Buffetaut, K. Lauprasert, J. Le Loeuff, P. Lutat, M. Philippe, U. Richter, and H. Tong, A new fish locality from the Continental Late Jurassic – Early Cretaceous of North-Eastern Thailand. *Revue de Paléobiologie*. In press.
- Y. Chaimanee, Varavudh Suteethorn, J.-J. Jaeger, and S. Ducrocq, 1997. A new Late Eocene anthropoid primate from Thailand. *Nature*, 385: 429-431.
- S. Ducrocq, 1994. An Eocene peccary from Thailand and the biogeographical origins of the artiodactyl family Tayassuidae. *Palaeontology*, 37(4): 765-779.
- S. Ducrocq, Y. Chaimanee, and J.-J. Jaeger, 1998. The earliest known pig from the upper Eocene of Thailand. *Palaeontology*, 41(1): 147-156.
- S. Ducrocq, Y. Chaimanee, Varavudh Suteethorn, and J.-J. Jaeger, 1996. An unusual anthracotheriid artiodactyl from the late Eocene of Thailand. *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, 7: 389-398.
- V. Gallo, 2000. First occurrence of *Lepidotes* (Actinopterygii: Semionotiformes: Semionotidae) in the Coqueiro Seco Formation, Early Aptian of the Sergipe-Alagoas Basin, Northeastern Brazil, *Boletim do Museu Nacional, Geologia*, 51: 1-14.
- W.-D. Heinrich, 1999. The taphonomy of Dinosaurs from the Upper Jurassic of Tendaguru (Tanzania) based on Field Sketches of the German Tendaguru Expedition (1909-1913). *Mitt. Mus. Nat.kd. Berl., Geowiss. Reihe 2*: 25-61.
- S. L. Jain, and P. L. Robinson, 1963. Some new specimens of the fossil fish *Lepidotes* from the English Upper Jurassic, *Pro. zool. Soc. Lond.*, 141 (1): 119-135.
- F. Jin, 1987. Note on a new species of *Neolepidotes* from East Liaoning. *Vertebrata Palasiatica*, 25(2): 108-115.
- A. Kimp, 1982. Australian Mesozoic and Cainozoic lungfish. pp. 465-496. In: P. V. Rich, & Thomson, E.M. (Eds), *The fossil vertebrate record of Australia*. Monash University Offset Printing Unit. Clayton, Victoria.
- A. Kimp, 1996. Triassic lungfish from Gondwana. pp. 409-416. In: Arratia, G. & Viohl, G. (Eds), *Mesozoic Fishes-Systematics and Paleocology*, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany.



- A. Kimp, 1998. Skull structure in post-palaeozoic lungfish. *J. Vertebrate Paleontology*, 18(1): 43-63.
- A. R. 1996Mcune, . Biogeographic and stratigraphic evidence for rapid speciation in semionotid fishes. *Paleobiology*, 22 (1): 34-48.
- J. G. Maisey, 1999. *Araripelipidotes* Silva Santos, 1985. pp. 117-123. In: Maisey J.G. (Ed.), *Santana Fossils. An illustrated Atlas*, T.F.H. Publications, Neptune City, 1991.
- M. Martin, 1984. The actinopterygian scales and teeth (PISCES) from the continental Upper Triassic of Thailand, their paleogeographical significance, *Mém. Soc. géol. France*, N. S. n° 147: 101-105.
- M. Martin, and R. Ingavat, 1982. First record of an Upper Triassic Ceratodontid (Dipnoi, Ceratodontiformes) in Thailand and its paleogeographical significance, *Geobios*, 15 (1): 111-114.
- M. Martin, L. Barbieri and G. Cuny, 1999. The Madagascan Ptychoceratodontids (Dipnoi). Systematic relationships and paleobiogeographical significance. *Oryctos*, 2: 3-16.
- M. Martin, Eric Buffetaut, H. Tong, Varavudh Suteethorn, 1997. New Jurassic dipnoans from Thailand. *Geological Society of Denmark, On Line Series*, 1: [www.2dgf.dk/Publikationer/DGF\\_On\\_Line/Vol\\_1/newjur.htm](http://www.2dgf.dk/Publikationer/DGF_On_Line/Vol_1/newjur.htm)
- C. Mouret, 1994. Geological history of northeastern Thailand since the Carboniferous. Relations with Indochina and Carboniferous to Early Cenozoic evolution model, In: *Proceedings of the International Symposium on Correlation of Southeast Asia*, Bangkok
- L.A. Nesson and M.N. Kaznyshkin, 1985. A lungfish and turtles from Upper Jurassic of Northern Fergana, Kirghiz SSR. *Vestnik Zoologii* (1): 33-39.
- P.E. Olsen, and A.R. McCune, 1991. Morphology of the *Semionotus elegans* group from the Early Jurassic part of the Newark Supergroup of Eastern North America with comments on the family Semionotidae (Neopterygii). *J. Vertebrate Paleontology*, 11(3): 269-292.
- C. Patterson, 1973. Interrelationships of holosteans. pp: 233-305. In Greenwood, P. H. Miles, R. S. & Patterson, C. (Eds), *Interrelationships of Fishes*. Zoological Journal of the Linnean Society, 53, suppl. 1.
- M. Philippe, Varavudh Suteethorn, P. Lutat, Eric Buffetaut, G.E. Barale, L. Cavin, and G. Cuny Fossil wood enhance the significance of the Khorat Group, Mesozoic of Thailand. *Geol. Mag.* Submitted.
- A. Racey, J.G.S. Goodall, M.A. Love, S. Polchan and P.D. Jones, 1994. New age data for the Mesozoic Khorat Group of Northeast Thailand. *Proceeding of the International Symposium on Stratigraphic Correlation of Southeast Asia*, Bangkok, DMR: 245-252.





- A. Racey, J.G.S. Goodall, M.A. Love, S. Polchan and P.D. Jones 1996. Stratigraphy and reservoir potential of the Mesozoic Khorat Group, NE Thailand. Part 1: Stratigraphy and sedimentary evolution. *J. of Petroleum Geol.*, 19: 5-40.
- SU, D.Z. 1983. Note on a new *Lepidotes* from the Cretaceous of Sichuan, *Vert. Palasiatica*, 21 (3): 177-187.
- K. S. Thomson, 1990. Triassic fishes from the Cassange depression (R.P. de Angola). III.2.3-Sarcopterygii/Dipnoi. *Ciencias da Terra*, Numero Especial: 29-37.
- H. Tong, Eric Buffetaut, Varavudh Suteethorn, 2002. Middle Jurassic turtles from southern Thailand. *Geological Magazine*, 139 (6): 687-697.
- N.C. Wang, 1974. A new species of *Lepidotes* from Luchow, Sichuan, *Vert. Palasiatica*, 12 (1): 21-24.
- S. Wenz, 1999. *Pliodetes nigeriensis*, gen. nov. et sp. nov., a new semionotid fish from the Lower Cretaceous of Gadoufaoua (Niger Republic): phylogenetic comments. pp. 107-120. In: Arratia, G. & Schultze, H.-P. (Eds.), *Mesozoic Fishes 2 - Systematics and Fossil Record*. Dr. Friedrich Pfeil Verlag, München.
- S. Wenz, and P. M. Brito, 1992. Première découverte de Lepisosteidae (Pisces, Actinopterygii) dans le Crétacé inférieur de la Chapada do Araripe (N-E du Brésil). Conséquence sur la phylogénie des Ginglymodi. *C. R. Acad. Sci.*, Paris 314(II): 1519-1525.
- A. S. Woodward, 1916. The fossil fishes of the English Wealden and Purbeck Formations, Part I. *Palaeontographical Society*, 1-48



## HYBODONT SHARKS FROM THE MESOZOIC KHORAT GROUP OF THAILAND

Gilles Cuny<sup>1</sup>, Varavudh Suteethorn<sup>2</sup>, Eric Buffetaut<sup>3</sup> and Marc Philippe<sup>4</sup>

### Abstract

Isolated teeth of seven hybodont genera, including *Hybodus*, *Acrodus*, *Thaiodus* and *Heteroptychodus*, are described from the freshwater Khorat Group of Thailand (Uppermost Jurassic – Aptian). These sharks show a wide range of diet and many of them were restricted to freshwater environment and thus endemic to the Khorat Plateau. The distribution of *Thaiodus* and *Heteroptychodus*, known in other Asian locations, may be explained by a mode of life similar to that of the modern sawfish *Pristis perotteti*.

**Key words:** chondrichthyes, hybodontiformes, Thailand, upper jurassic, lower cretaceous.

### Introduction

The first hybodont sharks may have appeared as early as the Early Devonian (Mader, 1986) and they disappeared at the end of the Maastrichtian (Cappetta *et al.*, 1993), but it is generally admitted that they showed a maximum diversity during the Triassic and that their numbers were greatly reduced by Cretaceous times (Thies & Reif, 1985; Carroll, 1988). Moreover, they appear to have mainly inhabited freshwater environments during the Cretaceous due to overwhelming competition from the neoselachian sharks in the marine realm (Rees, 1998). This would suggest that from the Jurassic onwards, the hybodont sharks were unable to compete with other sharks and by Cretaceous times, they were already some kind of living fossils taking refuge in fresh waters.

<sup>1</sup> Geological Museum, University of Copenhagen, Øster Voldgade 5-7, 1350 Copenhagen K, Denmark, E-mail : gilles@savik.geomus.ac.uk

<sup>2</sup> Department of Mineral Resources, Rama VI Road, Bangkok 10400, Thailand

<sup>3</sup> Centre National de la Recherche Scientifique, 16 cour du Liégat, 75013 Paris, France.

<sup>4</sup> UMR 5125 of the CNRS and Université Lyon-1, 7 rue Dubois, 69622 Villeurbanne cedex, France.



However, new data from the Early Cretaceous of Thailand show that they were still very successful at that time. With at least 7 genera, they show a remarkable adaptation to freshwater environment. Moreover, this shark fauna shows affinities with those of Japan, Tibet, Kirghisia and Mongolia, but is unknown outside Asia, suggesting, they might have followed the Asiatic coast to spread into many freshwater ecosystems.

### 1. Material and method

The shark teeth described in the present work have been obtained by screen washing sediments using 0.5 and 1.7 mm mesh-sized sieves, and by surface collecting for the largest specimens. 1,200 kilograms of sediment have been processed from the Khok Pha Suam locality. The fossils will be housed at the Sahatsakhan Museum of Palaeontology (TF numbers) in Sahatsakhan, Kalasin Province, but some teeth also come from the Srisuk House Museum (Phetchaburi Province, SHM numbers).

### 2. Geological settings

The Khorat Group is a set of sandstones, clays and freshwater limestones deposited during the Mesozoic in Northeastern Thailand (and parts of adjacent Laos and Cambodia). It ranges in age from the Late Jurassic (Phu Kradung Formation) to the Cenomanian (Maha Sarakham Formation), and its total thickness is nearly 3200 m. These deposits occurred after the collision of the Shan-Tai (= Sibumasu) terrane with the Indochina block (Metcalf, 1996; Charusiri *et al.*, 1997; Racey *et al.*, 1997a). The Khorat Group has yielded a succession of nonmarine vertebrate assemblages (see Buffetaut & Suteethorn, 1998 for a recent review) but the stratigraphy and palaeoecology of its different formations is still poorly known (Racey *et al.*, 1994, 1996, 1997b; Metcalfe, 1998). Hybodont shark remains have been so far retrieved from the Phu Kradung Formation (Uppermost Jurassic), the Sao Khua Formation (Neocomian) and the Khok Kruat Formation (Aptian, Racey *et al.*, 1996).

### 3. Systematic description

Class: Chondrichthyes Huxley 1880

Subclass: Elasmobranchii Bonaparte 1838

Order: Hybodontiformes Maisey 1987

Family: Hybodontidae Owen 1846



Subfamily: Hybodontinae Maisey 1989

Genus: *Hybodus* Agassiz 1837

*Hybodus* sp. A

**Material:** 125 more or less complete teeth (including TF 7645), with only one being reasonably complete (TF 7644). One tooth (TF 7658) has been embedded in resin and cut for SEM study.

**Occurences:** Khok Pha Suam, Ubon Ratchathani Province, Khok Kruat Formation.

### Description

The complete tooth is also the largest, being 19.5 mm mesio-distally, 4 mm labio-lingually and 6 mm high at the level of the main cusp. All the teeth show a low main cusp flanked by up to two pairs of lateral cusplets (Fig. 1A-C). The first pair may be almost as high as the main cusp, while the second pair is half that height. One incomplete tooth (TF 7645) shows a minute accessory cusplet on the labial face of the main cusp, near the valley separating the main cusp from a lateral cusplet. As this was recorded in no other teeth, this is probably due to some anomaly in the development of this tooth. The crown is ornamented by a dense pattern of fine anastomosed ridges that cover the whole crown, except the lingual shoulder that is smooth. There is a moderately developed longitudinal crest that is interrupted at the tip of each cusp and cusplets although this may be the result of wear. There is no labial node at the base of the crown, but very rarely faint lingual nodes may be seen near the mesial or distal extremities of the crown. When preserved, the root is nearly as high as the crown and is not projected lingually. Its basal face is flat. The whole root is perforated by a multitude of foramina randomly distributed with the addition of a row of large foramina at the base of the root, crossing it labio-lingually.

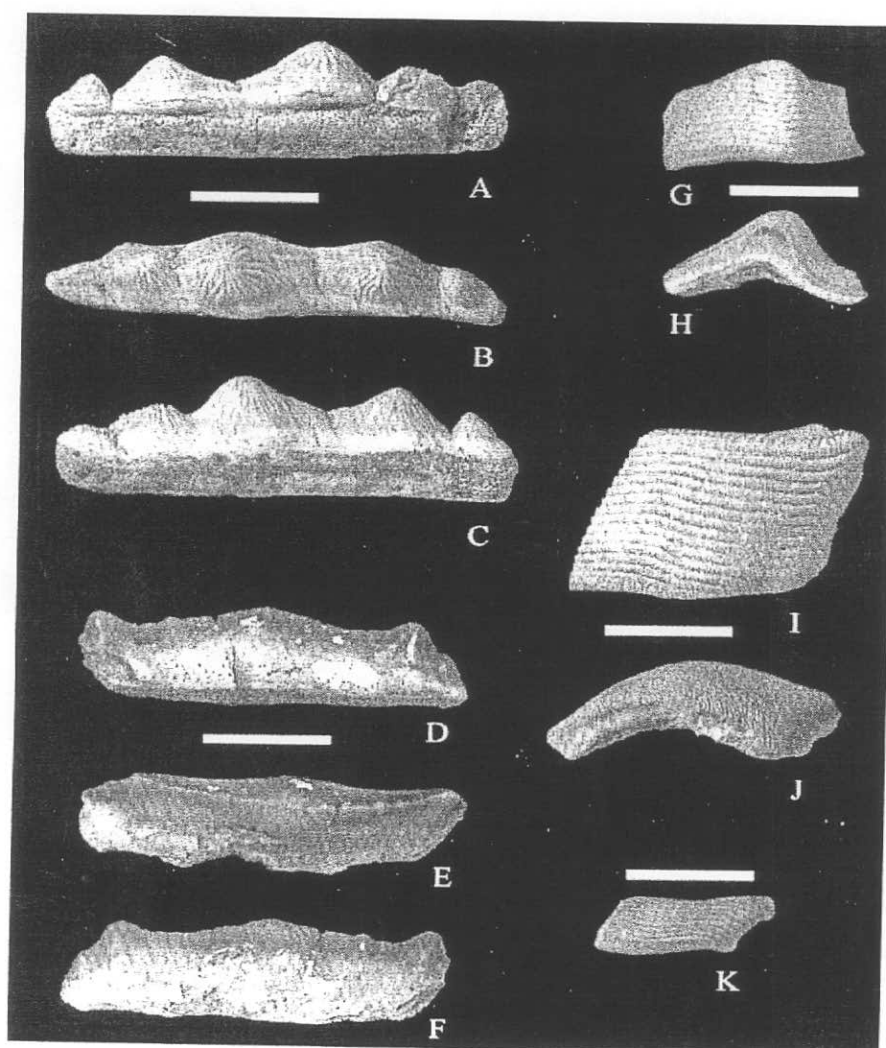
### Histology

The studied tooth is osteodont (Fig. 2A) and the crown is covered with a rather thick (100  $\mu$  m) single-layered enameloid (Fig. 2B).

### Discussion

The density of the ornamentation of these teeth is reminiscent to that of *Hybodus brevicostatus* from the Wealden of Britain (Patterson, 1966). However, the teeth from Thailand are easily distinguished from those of *H. brevicostatus* by the much better developed main cusp and lateral cusplets and the absence of lingual nodes at the base of the crown. These teeth also show an

ornamentation quite similar to those of *Hybodus* sp. described from the Upper Jurassic of Ethiopia (Goodwin *et al.*, 1999), but again are easily distinguished on the basis of the first pair of lateral cusplets almost as high as the main cusp and the absence of fine, short non-branching ridges on the cutting edge. The teeth from Thailand, with their first pair of lateral cusplets almost as high as the main cusp, appear to be fairly unique and probably belong to a new species.



**Fig. 1:** A-C: Tooth (TF 7644) of *Hybodus* sp. A in A: labial, B: apical and C: lingual view. D-F: Tooth (TF 7646) of *Thaiodus ruchae* in D: labial, E: apical and F: lingual view. G-K: *Heteroptychodus steinmanni*. G-H: anterior tooth (TF 7647) in G: apical and H: labial view. I-J: lateral tooth (TF 7648) in I: apical and J: labial view. K: posterior tooth (TF 7649) in apical view. All scale bars: 5 mm. All the specimens come from Khok Pha Suam.





*Hybodus* sp. B

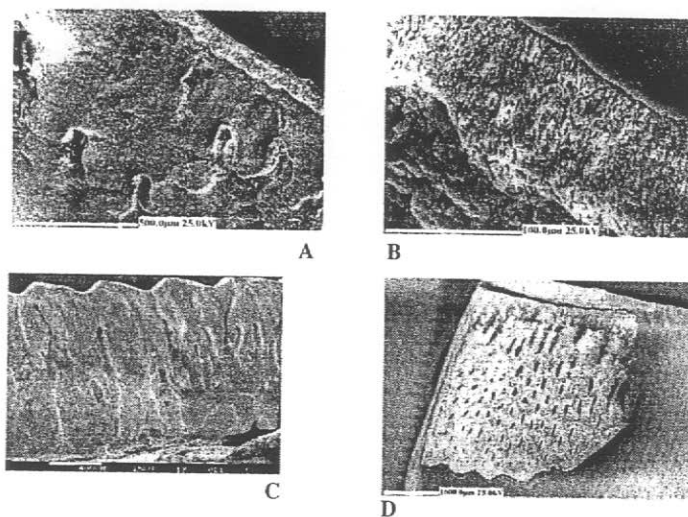
**Material:** 160 fragmentary crowns.

**Occurences:** Phu Phan Thong, Nong Bua Lamphu province, Sao Khua Formation.

### Description

The material is fragmentary, lacking either a complete crown, or a tooth with a root preserved. The maximum estimated height of these cusps is 6 mm. Two morphotypes can be recognized in the material at hand. The first one shows cusps that are slightly compressed labio-lingually with well-developed cutting edges. The labial side is ornamented by numerous, up to 15, short ridges, while the lingual side is ornamented by stronger, longer ridges, which are not anastomosed. Only one cusp has its apex preserved and the lingual ornamentation does not reach it. This cusp is sigmoid in mesial and distal view.

The second morphotype encompasses cusps with an almost circular cross-section at their base. Both the lingual and the labial sides are ornamented by strong ridges reaching the apex and anastomosing near the apex of the cusp. The cutting edges are less developed than in morphotype 1.



**Fig. 2:** A-B: Longitudinal section of a tooth (TF 7658) of *Hybodus* sp. A: etched 30 sec in 10% HCl. A: Dentine and enameloid, B: detail of the single crystallite enameloid. C: Section of a tooth of *Heteroptychodus steinmanni* etched 95 sec in 10% HCl. The specimen has been destroyed for further study. D: Transverse section of a tooth (TF 7660) of genus #2 etched 6 min in 10% HCl. Please note that this section is upside down.



### Discussion

With no complete teeth at hand, the assessment of a possible heterodonty is almost impossible, and it is very difficult to decide if the two morphotypes identified in the material belongs to one or two species. The sigmoid curvature of the only complete cusp belonging to morphotype 1 may also indicate that it belongs to *Egernotodus* rather than to *Hybodus* (Rees, 2002), but again we cannot reach a firm conclusion with such fragmentary teeth. This material is thus tentatively attributed to a single *Hybodus* species pending the discovery of more material.

*Hybodus* sp. C

**Material:** 11 fragmentary crowns.

**Occurrences:** Chong Chat, Nong Bua Lamphu Province, Phu Kradung Formation.

### Description

The cusps are low, slightly compressed labio-lingually, and ornamented by 5-6 coarse ridges on the labial and lingual sides, which never anastomose. The ridges run from the base up to the apex of each cusp. There is no cutting-edge.

One fragmentary tooth shows three accessory, broken teeth, and part of the root is preserved. It is projected lingually, anaulacorhize with a row of enlarged foramina just under the crown/root junction on the labial side.

The highest isolated cusp is 2.5 mm high and 3 mm mesio-distally at its base. The fragment with three broken accessory cusps is 2 mm mesio-distally. A maximum width for these teeth could then be estimated to be in the range of 7-8 mm.

### Discussion

Rather similar teeth attributed to *Hybodus* sp. have been described in the Phu Kradung Formation at the Wang Din So locality (Phitsanulok Province) by Srisuk (2002). However, the teeth from Wang Din So show ridges anastomosing near the base of the crown, and are thus quite easy to separate from those of Chong Chat. The poor preservation and the small number of teeth recovered so far prevent a determination at specific level for the time being.

Family: Acrodontinae Maisey 1989

Genus: *Acrodus* Agassiz 1837

*Acrodus* sp.



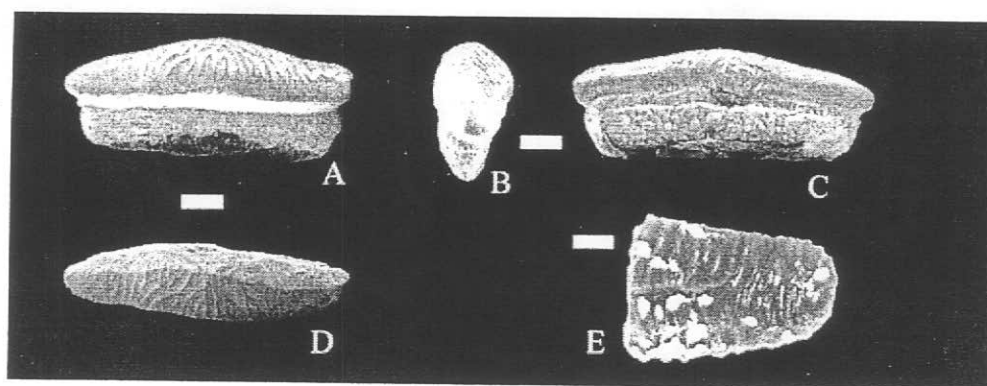
**Material:** One fragmentary crown from Chong Chat and one tooth from Wang Din So (SHM-WD 219).

**Occurrences:** Chong Chat, Nong Bua Lamphu Province, Phu Kradung Formation; Wang Din So, Phitsanulok Formation, Phu Kradung Formation.

### Description

The fragmentary crown from Chong Chat measures 2 mm mesio-distally. The crown is ornamented with a well-developed double longitudinal crest, separated by a groove (Fig. 3E). The labial (?) one attain the mesial or distal extremity while the lingual (?) one stops well before. The crown is ornamented by irregular ridges originating from the base of the crown, sometimes attaining the longitudinal crests, sometimes not. Short ridges also originate from the crests.

The tooth from Wang Din So is 8 mm mesio-distally, 2 mm labio-lingually and 3 mm high. The crown shows a low main cusp and a moderately developed longitudinal crest (Fig. 3A-D). It is ornamented by irregular, anastomosing ridges. Because of wear, it cannot be determined with any certainty whether or not they attain the base of the crown, although this is likely. The root is approximately a third of the height of the crown, quadrangular in outline with a flat basal side, and slightly projected lingually. A well-developed furrow separates the crown from the root on the lingual side, but it is less developed on the lingual side. The vascularization is anaulacorhize, and the root shows no enlarged foramina.



**Fig. 3:** A-D: Tooth of *Acrodus* sp. (SHM-WD 219) in A: labial, B: mesial or distal, C: lingual, and D: apical view. E: Crown of *Acrodus* sp. from Chong Chat in apical view. Scale bars: A-D: 1 mm, E: 200 µm.



### Discussion

This is the first unquestionable mention of the genus *Acrodus* in Thailand, for its earlier mention in the Khok Kruat Formation (Pitakpaivan *et al.*, 1969) corresponds in fact to *Thaiodus* (Cappetta *et al.*, 1990). The presence of a double longitudinal crest in the crown fragment of Phu Phan Thong is reminiscent of *Acrodus spitzbergensis* from the Lower Triassic of Spitzbergen and the Middle Triassic of Nevada (Stensiö, 1921; Rieppel *et al.*, 1996; Cuny *et al.*, 2001). In *A. spitzbergensis*, the double longitudinal crest is present in lateral teeth, but not in anterior ones (Stensiö, 1921; Rieppel *et al.*, 1996; Cuny *et al.*, 2001). It is thus not impossible that the tooth from Phu Phan Thong and the one from Wang Din So belong indeed to the same species, although the stratigraphic gap makes it unlikely that the uppermost Jurassic Thai teeth belong to the Triassic *A. spitzbergensis*. The lack of a sufficient number of teeth prevents the erection of a new species for the time being.

Family: Steinbachodontidae? Reif 1980

Genus: *Thaiodus* Cappetta, Buffetaut & Suteethorn 1990

*Thaiodus ruchae* Cappetta, Buffetaut & Suteethorn 1990

**Material:** 192 more or less fragmentary teeth plus one large complete crown (TF 7646).

**Occurrences:** Khok Pha Suam, Ubon Ratchathani Province, Khok Kruat Formation; Ban Khok Kruat, Nakhon Ratchasima Province, Khok Kruat Formation.

### Description

The complete crown is 16.5 mm mesio-distally, 5 mm labio-lingually and shows a maximum height of 4.5 mm. It is elongated mesio-distally with a low central cusp flanked by a pair of lateral cusplets (Fig. 1D, F). The labial face is gently convex while the lingual one is slightly concave and flared basally. The main cusp is ornamented by short, but well developed, radiating ridges that are longer on the lingual face than on the labial one. The lateral cusplets, more compressed labio-lingually than the main cusp, are well separated from the latter. Between the main cusp and each of the lateral cusplets, there are 7 to 9 denticles of irregular size. Each of these denticles is serrated, although most of the serration has been worn away. The lateral cusplets, which are also serrated, are almost as high as the main cusp. Mesially and distally from the lateral cusplets, there is another serrated denticle. In apical view, the longitudinal crest is concave labially (Fig. 1E). The smaller teeth do not show ridges ornamenting the main cusp, and lateral cusplets are lacking. Only denticles can be seen mesially and distally from the main cusp. There is no tooth with the root preserved.



### Discussion

The teeth of *Thaiodus ruchae*, currently known only from Thailand and Tibet (Cappetta *et al.*, 1990) show a unique morphology characterized mainly by the presence of irregular, obtuse, serrated denticles and a highly asymmetric crown, the lingual face being concave and flared basally while the labial face is gently convex. These characters clearly separate these teeth from those of any Hybodontidae, even if one accepts the broad definition of this family by Maisey (1989), which includes the genera *Palaeobates*, *Asteracanthus*, *Bdellodus*, *Acrodus*, *Egertonodus* and *Hybodus*, plus *Tribodus* (Brito & Ferreira, 1989; Maisey & de Carvalho, 1997) and *Prionhybodus* (Duffin, 2001b). The inclusion of *Thaiodus ruchae* into the Hybodontidae by Cappetta *et al.* (1990), not justified by the possession of shared derived characters, seems therefore unlikely. On the other hand, the teeth of *Thaiodus ruchae* share a number of characters with those of *Steinbachodus*: raised cutting edge deflected to the labial edge of the crown, poorly defined cusps, labial face of the crown gently convex without a well-developed labial protuberance, lingual face concave and flared basally (Reif, 1980; Duffin, 2001a; Rees & Underwood, 2002) and the Steinbachodontidae are known up to the Cenomanian in Egypt (Duffin, 2001a; Rees & Underwood, 2002). *Thaiodus* would thus appear closer to the Steinbachodontidae than to the Hybodontidae, and is therefore cautiously attributed to this family in the present work.

New genus and species #1

**Material:** 87 fragmentary teeth, including TF 7656 and TF 7659.

**Occurrences:** Khok Pha Suam, Ubon Ratchathani Province, Khok Kruat Formation

### Description

The teeth of this genus are very elongated, rod shaped. Their labio-lingual width is generally around 1 mm although one tooth shows a width of 2.5 mm. The maximum mesio-distal length is unknown as no complete teeth have been found yet but it is at least six times the width in TF 7656. These teeth show a low coronal profile with a well-developed, zigzag-shaped longitudinal crest (Fig. 4B). Ridges originate from the longitudinal crest, often branching, but they do not attain the base of the crown (Fig. 4A, C). The crown is asymmetric with a short and convex labial face while the lingual face is flared basally although remaining slightly convex (Fig. 4D). As a result the longitudinal crest is displaced labially. There is a faint basal groove on the lingual face. At the mesial and distal ends of the teeth, there is a short basal bulge on the labial face. No tooth shows a completely preserved root.



### Discussion

The low crown profile and elongated shape of these crowns suggest that they formed crushing batteries, as in *Asteracanthus* (Rieppel, 1981) or *Acrodus* (Mutter, 1998). But unlike these two Hybodontidae, they share with the teeth of *Thaiodus ruchae* an asymmetric crown with a convex labial face and a basally flared lingual face. Moreover, both kinds of teeth share a mesio-distally elongated crown. This strongly suggests that these two genera are closely related and we therefore consider genus #1 as a possible Steinbachodontidae, although the lingual face of the crown is not concave but slightly convex. However, this is to be considered tentative in the absence of a preserved root in both genera, which prevents detailed comparison with the Steinbachodontidae.

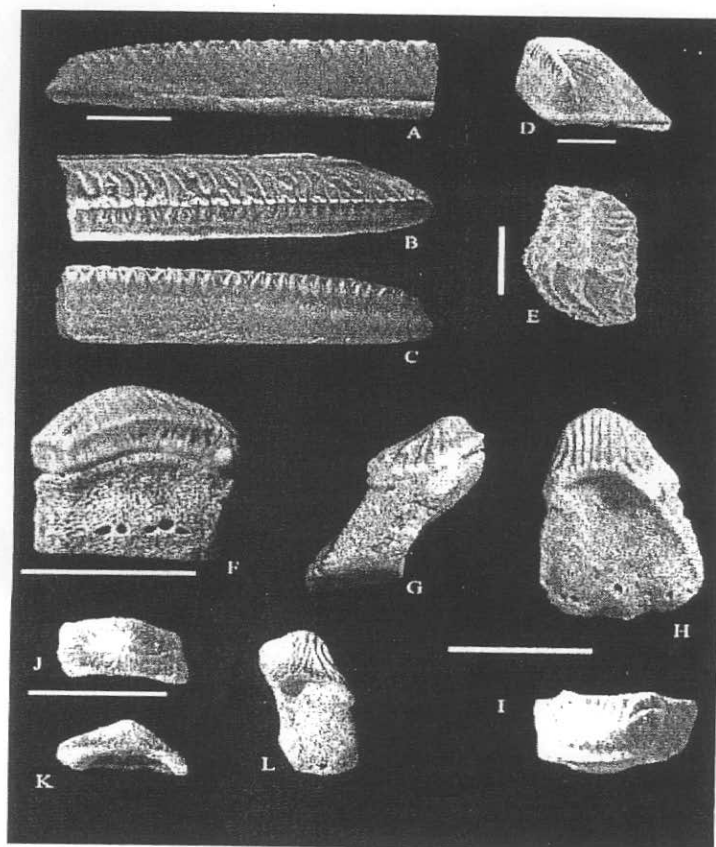


Fig. 4: A-D: Tooth (TF 7659) of genus #1 in A: lingual, B: apical, C: labial and D: mesial or distal view. E: tooth (TF 7655) of a juvenile *Heteroptychodus steinmanni* in apical view. F: Lateral tooth (TF 7650) of *Heteroptychodus steinmanni* in labial view. G-I: Tooth (TF 7657) of genus #2 in G: mesial or distal, H: lingual and I: apical view. J-L: Teeth of genus #3. J-K: TF 7651 in J: apical and K: lingual view. L: TF 7653 in lingual view. Scale bars: A-C, E: 1 mm, D: 0.5 mm, F-L: 5mm. All the specimens come from Khok Pha Suam.



Family: Ptychodontidae Jaekel 1898

Genus: *Heteroptychodus* Yabe & Obata 1930

*Heteroptychodus steinmanni* Yabe & Obata 1930

**Material:** 221 more or less complete teeth, including TF 7647-50, plus four teeth probably belonging to juveniles (including TF 7655). Two teeth have been embedded in resin and cut for SEM study.

**Occurrences:** Phu Phan Thong, Nong Bua Lamphu Province, Sao Khua Formation (103 teeth); Phu Wiang 1A, Khon Kaen Province, Sao Khua Formation (4 teeth); Phu Kum Khao, Kalasin Province, Sao Khua Formation (about 10 teeth); Phu Phok, Sakon Nakhon Province, Sao Khua Formation (2 teeth); Non Liam, Chaiya Phum Province, Sao Khua Formation (about 10 teeth); Khok Pha Suam, Ubon Ratchathani Province, Khok Kruat Formation (118 teeth).

#### Description

These teeth are parallelogram-shaped in outline. The largest crown, which is incomplete, is 15 mm mesio-distally and 11 mm labio-lingually. It comes from Khok Pha Suam. The ornamentation consists of up to 15 tightly packed parallel ridges running mesio-distally (Fig. 1G, I, K). From each of these main ridges originate short, non-branching secondary ridges. They are better developed on the lingual side of each of the main ridges. Labial ridges are seen only on the largest teeth. The marginal area of the crown is ornamented with fine, branching ridges. In many teeth, in labial or lingual view, the crown is arched, forming a bulge (Fig. 1H). These teeth are asymmetric, the bulge never being in a central position. It appears to be well developed on some teeth while others are completely flat, without any bulge. The flatter teeth are the smallest ones (Fig. 1K). The largest teeth show only a moderately developed bulge. It is therefore tempting to reconstruct the dentition of *Heteroptychodus* as follows: Anterior teeth (TF 7647, fig. 1G, H) with a well developed bulge not in the centre of the crown, large crushing lateral teeth (TF 7648, fig. 1I, J) with a moderately developed bulge, and small, flattened posterior teeth (TF 7649, fig. 1K). Unfortunately, many teeth are fragmentary and it is not always possible to recognize to which category they belong. It is therefore difficult to assess the relative proportion of each kind, which makes any attempt to reconstruct the whole dentition highly hypothetical at best.

The crown-root junction is incised, and the crown overhangs the root labially. In some teeth, the crown covers the upper part of the root mesially and distally. One tooth (TF 7650, fig. 4F) shows a well-preserved root that is twice the height of the crown. Its basal face is flat, parallelogram-shaped with a surface smaller than that of the crown. The root does not protrude lingually beyond the crown. The whole root is perforated by a multitude of randomly distributed



foramina. On the labial face, there are five enlarged foramina in the lower third of the root, forming an irregular row.

Four parallelogram-shaped isolated crowns may belong to a juvenile *Heteroptychodus steinmanni*. In the best-preserved one (TF 7655, fig. 4E), measuring 1.8 mm mesio-distally and 0.8 mm labio-lingually, the crown is ornamented with three longitudinal ridges of decreasing length. On the mesial(?) part of the crown, each of the ridges shows a low cusp, decreasing in height from one ridge to another. Mesially(?), after the cusp, each ridge curves lingually(?). The marginal area of the crown is ornamented with radiating, branching ridges. The only difference between TF 7655 and the other three teeth is that the former appears flatter than the latter three, which are arched in lingual and labial view.

### Histology

The teeth are osteodont, the vascular canals of the dentine being parallel to each other and arranged vertically (Fig. 2C). This type of dentine is often called 'tubular dentine' (Smith & Sansom, 2001). The crown is covered with a thin single-layered enameloid. *Ptychodus* also possesses osteodont teeth (Cappetta, 1987).

### Discussion

This genus and species was hitherto known only from a handful of teeth found in the Lower Cretaceous of Japan (Yabe & Obata, 1930; Tanimoto & Tanaka, 1998). However, hybodont teeth attributed to the genus *Asiadontus* were reported from the Aptian-Albian of Kirghisia and Mongolia (Nessov, 1997). The ornamentation of these teeth is very similar to that of *Heteroptychodus* and it is likely that the two genera are synonyms. *Heteroptychodus* was thus present all around the Asian continent.

There are no significant differences between the teeth from the Sao Khua Formation and those from the Khok Kruat Formation. The largest teeth come from the Khok Kruat Formation, but on average the size difference is not significant, and there is no reason to think that we are dealing with two different species. *H. steinmanni* appears thus to have a rather large stratigraphic distribution.

The teeth of *Heteroptychodus* differ from those of *Ptychodus* by a reduced marginal area and a denser pattern of parallel longitudinal ridges ornamenting the crown. The teeth with a well-developed bulge recall what is seen in *Ptychodus whipplei* (Williamson *et al.*, 1993) or *P. rugosus* (Cappetta, 1987). The massive root, narrower than the crown, is also similar to that of *Ptychodus*. We therefore include *Heteroptychodus* in the family Ptychodontidae, which thus comprises two



genera: *Heteroptychodus* and *Ptychodus*, as *Hylaeobatis* is now considered better included in the family Lonchidiidae (Batchelor & Ward, 1990; Rees & Underwood, 2002).

The teeth of the juveniles are more reminiscent of the ornamentation pattern of *Ptychodus* showing well-separated longitudinal ridges devoid of secondary ridges although the marginal area is still very reduced. The main difference however is the presence of one cusp on each of the ridges. However, if we compare with modern sharks possessing a grinding dentition, Reif (1976) has documented that the juveniles of the modern *Heterodontus* show a dentition that is not as grinding as that of the adult. It is therefore reasonable to think that this may have also been true of some Mesozoic hybodonts, although similar cusps, to the best of the knowledge of the authors, have never been reported in the genus *Ptychodus*. The presence of secondary ridges in *Heteroptychodus* appears to be size-related as labial ones are present only in the largest teeth. Their absence on juvenile teeth is therefore not surprising. The attribution of TF 7655 and similar teeth to a juvenile *Heteroptychodus*, which must be considered tentative, relies therefore on the hypothesis that their diet was different from that of the adults, and the fact that the ornamentation is made of parallel longitudinal ridges with a reduced marginal area.

Family: *incertae sedis*

New genus and species #2

**Material:** 18 teeth including TF 7657. One tooth (TF 7660) has been embedded in resin and cut for SEM study.

**Occurrences:** Khok Pha Suam, Ubon Ratchathani Province, Khok Kruat Formation.

### Description

In apical view, the crown is broadly rectangular with a slightly convex labial outline and a slightly concave lingual one. In TF 7657, the best-preserved tooth, the crown is 5 mm mesio-distally and 4 mm labio-lingually. The largest complete crown is 9 mm mesio-distally and 5 mm labio-lingually. There is a blunt cusp on the labial side that is almost as wide as the crown (Fig. 4G, I). The crown is ornamented with a dense pattern of primary anastomosed ridges originating from the longitudinal crest. These primary ridges attain the base of the crown. On large unworn teeth, there are short secondary ridges originating from both sides of the primary ridges on most of their length. In mesial or distal view, the labial face is slightly convex while the lingual face is strongly concave and flared basally.



The root is preserved in two teeth, including TF 7657, and is one and a half to two times the height of the crown. It is perforated by a multitude of randomly distributed foramina. As in *Hybodus* sp. A, *Heteroptychodus steinmanni* and genus #3, there is a rather irregular basal row of enlarged foramina, the central one always being the largest (Fig. 4H). The basal face is rectangular in shape and flat. The root is oriented lingually, with a convex labial face and a concave lingual face. The crown slightly overhangs the root lingually.

### Histology

The microstructure is very similar to that of *Heteroptychodus steinmanni*, showing osteodont teeth, with 'tubular' dentine, covered by a thin single-layered enameloid (Fig. 2D).

### Discussion

These teeth share with *Thaiodus ruchae* and genus #1 a convex labial face and a concave, basally flared lingual face, a character that would again suggest they belong to the family Steinbachodontidae. They are easily distinguished from the two previous taxa by a strong ornamentation and teeth that are moderately elongated mesio-distally. When compared with the Steinbachodontidae however, genus #2 shows some important differences in the root morphology, which is well developed, contrary to that of Steinbachodontidae, and shows a basal row of enlarged foramina, absent in Steinbachodontidae. According to the small number of teeth available and their rather poor preservation, the heterodonty of this species cannot be assessed. Therefore, the phylogenetic relationships of genus #2 are rather difficult to ascertain, and we prefer to leave this genus in open nomenclature for the time being.

New genus and species #3

**Material:** 10 teeth, including TF 7651-54.

**Occurrences:** Khok Pha Suam, Ubon Ratchathani Province, Khok Kruat Formation.

### Description

Seven teeth (including TF 7651 and TF 7652) have a rectangular outline in apical view, being mesio-distally longer than labio-lingually wide, while three are parallelogram-shaped (including TF 7653 and TF 7654) with a tendency to be wider than long. All teeth possess a single blunt, low cusp. The largest crown (TF 7652) is 6 mm mesio-distally and 4 mm labio-lingually, and shows a heavily worn central cusp with an almost circular cross-section. All crowns are ornamented with a dense pattern of radiating, often anastomosing ridges. The ridges all originate from the





longitudinal crest and attain the base of the crown. The longitudinal crest is not very well developed. On the lingual side of the cusp, in some teeth, as in TF 7651, one or two pairs of ridges become parallel to the longitudinal crest (Fig. 4J). In labial and lingual view, the base of the crown is arched (Fig. 4K).

The roots of two teeth (TF 7653 and TF 7654) have been preserved, although only one is complete. The basal face of the complete root (TF 7653) is flat and rectangular, wider than long, while the crown is parallelogram-shaped. The surface of the basal face of the root is smaller than that of the crown. The root is twice as high as the crown and is perforated by a multitude of foramina on all faces, as in *Hybodus* sp. A, *Heteroptychodus steinmanni* and genus #2. There is a basal row of four enlarged foramina crossing the root labio-lingually (Fig. 4L).

### Discussion

With only ten teeth at hand and no precise idea about the heterodonty pattern, the affinities of this new genus are rather difficult to decipher. Several characteristics recall the teeth of *Heteroptychodus*: the parallelogram to rectangular shape of the crown with a very high root showing a row of basal enlarged foramina, the basal surface of the root smaller than that of the crown, the presence of some ridges parallel to the longitudinal crest, and a crown which is arched in lingual and labial view. However, the small number of teeth currently available makes the hypothesis of a relationship with *Heteroptychodus* difficult to ascertain. On the other hand, similarities in root morphology (Compare fig. 4H and L) may indicate that genus #2 and #3 are closer to each other than to *Heteroptychodus*. Pending the discovery of more material, we therefore prefer to leave this genus in open nomenclature.

### 4. Discussion and conclusion

The Khorat plateau has yielded a rich hybodont shark fauna, although it was deposited in a nonmarine environment. The diversity seems to increase from the uppermost Jurassic Phu Kradung Formation to the Aptian Khok Kruat Formation, although it should be mentioned that two new taxa of *Lonchidiidae*, not yet described, have been found in the Sao Khua Formation. One belongs to the genus *Lonchidion*, while the other one seems to represent a new genus. For the time being, we have thus 2 taxa in the Phu Kradung Formation, 4 in the Sao Khua Formation, and 6 in the Khok Kruat Formation.

The Thai hybodonts display a wide range of possible diets according to their dentition. *Hybodus* spp. and genus #2 were probably opportunistic feeders while the grinding dentition of *Acrodus*, *Heteroptychodus*, genus #1, and genus #3 indicate more durophagous sharks. Finally, the



cutting dentition of *Thaiodus* suggests a diet mainly consisting of large, soft-bodied preys. These sharks thus represented an important and diverse component of the freshwater ecosystems of the Khorat Plateau.

Genera #1, #2, and #3 are so far endemic to the Khorat Plateau and likely to have been infested to freshwaters, hence their endemism. *Hybodus* and *Acrodus* possess a worldwide distribution, but the exact affinities of the Thai material appear unclear due to a lack of material, except for *Hybodus* sp. A, which clearly belong to a new species that appears again to be endemic to the Khorat Plateau. *Thaiodus* on the other hand is known both from the Khorat Plateau and Tibet, where it has been found in a deltaic environment (Cappetta *et al.*, 1990). This shark was therefore able to tolerate some changes in salinity. Finally, *Heteroptychodus* has the largest distribution, having been recorded in Thailand, Japan, Kirghisia, and Mongolia (Yabe & Obata, 1930; Nesson, 1997; Tanimoto & Tanaka, 1998). The palaeobiogeographic distribution of the two latter taxa is difficult to explain if we consider these sharks as strictly confined to freshwaters. However, Maisey (1989) suggested that many hybodont genera (*Hamiltonichthys*, *Hybodus*, *Lissodus*) were in fact euryhaline. Such a mode of life would explain the distribution of *Heteroptychodus* and *Thaiodus* around the Asian continent, as it would explain how these hybodonts were able to follow the coastline to invade several freshwater systems. A similar strategy is seen today among the sawfish *Pristis perotteti*, which has colonized several lakes along the Atlantic coast of Central and South America (Thorson, 1982). Following a similar pattern, the spreading of *Thaiodus* and *Heteroptychodus-Asiadontus* would have been favoured by the Late Aptian sea transgression (Averianov & Skutschas, 2000). However, as these sharks are unknown outside Asia, they were probably unable to face open water.

#### Acknowledgement

This work was supported by the TRF-CNRS Special Program for Biodiversity Research and Training Programme (BRT/BIOTEC/NSTDA) Grant BRT R\_245007, as well as by the Danish Natural Science Research Council, the Carlsberg Foundation, the Department of Mineral Resources in Bangkok, the University of Maha Sarakham, the Jurassic foundation and the Institut National des Sciences de l'Univers. We are more particularly indebted to Wanchai De-Eknamkul and Reon Somana for their support at Maha Sarakham University. Discussion with Jan Rees (Lund University, Sweden) improved an earlier version of the manuscript. We would like to thank all the persons who took part in field works, including Pasakorn Bunchalee, Lionel Cavin, Suwanna Chitsing, Utoomporn Deesri, Teeraporn Katisart, Suchada Khamha, Sasidhorn Khansubha, Komsorn Lauprasert, Jean Le Loeuff, Petra Lutat, Tida Saenyamoon, Christel Souillat, Paladej Srisuk, and Haiyan Tong.



### References

- Averianov A. & Skutschas P. 2000. - A eutherian mammal from the Early Cretaceous of Russia and biostratigraphy of the Asian Early Cretaceous vertebrate assemblages. *Lethaia*, 33, 330-340.
- Batchelor T. J. & Ward D. J. 1990. - Fish remains from a temporary exposure of Hythe Beds (Aptian-Lower Cretaceous) near Godstone, Surrey. *Mesozoic Research*, 2, 181-203.
- Brito P. M. & Ferreira, P. L. N. 1989. - The first hybodont shark, *Tribodus limae* n.g., n.sp., from the Lower Cretaceous of Chapada do Araripe (North-East Brazil). *An. Acad. Bras. Ci.*, 61, 53-57.
- Buffetaut E. & Suteethorn V. 1998. - The biogeographical significance of the Mesozoic vertebrates from Thailand. In Hall R. & Holloway J. D. (eds.). *Biogeography and geological Evolution of SE Asia*. Backhuys Publishers, Leiden, pp. 83-90
- Cappetta H. 1987. - Chondrichthyes 2. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii. *Handbook of Paleoichthyology*, 3B, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 193 pp.
- Cappetta H., Buffetaut E. & Suteethorn V. 1990. - A new hybodont from the Lower Cretaceous of Thailand. *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, 1990, 11, 659-666.
- Cappetta H., Duffin, C.J. & Zidek, J. 1993. - Chondrichthyes. In : M.J. Benton, Ed, The fossil Record 2. - Chapman and Hall, London, 593-609.
- Carroll R.L. 1988. - Vertebrate Paleontology and Evolution. - W.H. Freeman and Company, New York, 698 p.
- Charusiri P., Kosuwan S. & Imsamut S. 1997. - Tectonic evolution of Thailand : from Bunopas 1981s to a new scenario. Proceedings of the International Conference on Stratigraphy and tectonic evolution of Southeast Asia and the South Pacific, Bangkok 19-24 August 1997, 1, 414-420.
- Cuny G., Rieppel O. & Sander P.M. 2001. - The shark fauna from the Middle Triassic (Anisian) of North-Western Nevada. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 133, 285-301.
- Duffin C. J. 2001a. - Synopsis of the selachian genus *Lissodus* Brough, 1935. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 221, 145-218.
- Duffin C. J. 2001b. - The hybodont shark, *Priohybodus* d'Erasmus 1960 (Early Cretaceous, northern Africa). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 133, 303-308.



- Goodwin M. B., Clemens W. A., Hutchinson J. H., Wood C. G., Zavada M. S., Kemp A., Duffin C. J. & Schaff C. R. 1999. - Mesozoic continental vertebrates with associated palynostratigraphic dates from the northwestern Ethiopian plateau. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19, 728-741.
- Mader H. 1986 - Schuppen und Zähne von Acanthodien und Elasmobranchiern aus dem Unter-Devon Spaniens (Pisces). *Göttingen Arbeiten zur Geologie und Paläontologie*, 28, 1-59.
- Maisey J. G. 1989. - *Hamiltonichthys mapei*, g. and sp. nov. (Chondrichthyes; Elasmobranchii), from the Upper Pennsylvanian of Kansas. *American Museum Novitates*, 2931, 1-42.
- Maisey J.G. & De Carvalho M.R. 1997. - A new look at old sharks. *Nature*, 385, 779-780.
- Metcalf I. 1996. - Pre-Cretaceous evolution of SE Asian terranes. In Tectonic evolution of SE Asia, (eds. R. Hall and D.J. Blundell.), pp. 97-122, *Geological Society of London Special publication n° 106*.
- Metcalf I. 1998. - Palaeozoic and Mesozoic geological evolution of the SE Asian region: multidisciplinary constraints and implications for biogeography. In Biogeography and geological evolution of Southeast Asia (eds. R. Hall and J.D. Holloway.), pp. 25-41, Backhuys publishing, Leiden.
- Mutter R.J. 1998. - Tooth variability and reconstruction of dentition in *Acrodus* sp. (Chondrichthyes, Selachii, Hybodontidae) from the Grenzbituminosenzone (Middle Triassic) of Monte San Giorgio (Ticino, Switzerland). *Geol. Insubr.*, 3, 23-31.
- Nessov L. A. 1997. - *Cretaceous Nonmarine vertebrates of Northern Eurasia*. University of Saint Petersburg, Institute of Earth Crust, Saint Petersburg, 218 pp.
- Patterson C. 1966. - British Wealden sharks. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol.*, 11, 283-350.
- Pitakpaivan R., Ingavat R. & Pariwatvorn P. 1969. - Fossils of Thailand, 3. Geol. Surv. Div.: 1-41, Bangkok.
- Racey A., Duddy I.R. & Love M.A. 1997b. - Apatite fission track analysis of Mesozoic red beds from northeastern Thailand and western Laos. Proceedings of the International Conference on Stratigraphy and tectonic evolution of Southeast Asia and the South Pacific, 1, 200-209, Department of Mineral Resources, Bangkok.



- Racey A., Goodall J. G. S., Love M. A., Polachan S. & Jones P. D. 1994. - New age data for the Mesozoic Khorat Group of northeastern Thailand. – In Proceedings of the International Symposium on Stratigraphic Correlation of Southeast Asia (eds. Angsuwathana et al.), pp. 245 – 252, Department of Mineral Resources, Bangkok.
- Racey A., Love M.A., Canham A.C., Goodall J.G.S., Polachan S. & Jones P.D. 1996. – Stratigraphy and reservoir potential of the Mesozoic Khorat Group, NE Thailand. Part 1: Stratigraphy and sedimentary evolution. *Journal of Petroleum Geology*, 19, 5-40.
- Racey A., Stokes R.B., Lovatt-Smith P. & Love M.A. 1997a. - Late Jurassic collision in Northern Thailand and significance of the Khorat Group. Proceedings of the International Conference on Stratigraphy and tectonic evolution of Southeast Asia and the South Pacific, 1, 412-413, Department of Mineral Resources, Bangkok.
- Rees J. 1998. - Early Jurassic selachians from the Hasle Formation on Bornholm, Denmark. *Acta Palaeontologica Polonica*, 43, 439-452.
- Rees J. 2002. - Shark fauna and depositional environment of the earliest Cretaceous Vitabäck Clays at Eriksdal, southern Sweden. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences*, 93, 59-71.
- Rees J. & Underwood C.J. 2002. - The status of the shark genus *Lissodus* Brough, 1935, and the position of nominal *Lissodus* species within the Hybodontidae (selachii). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22(3), 471-479.
- Reif W.-E. 1976. - Morphogenesis, pattern formation and function of the dentition of *Heterodontus*. *Zoomorphologie*, 83, 1-47.
- Reif W.-E. 1980. - Tooth enameloid as a taxonomic criterion. 3. A new primitive shark family from the Lower Keuper. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 160, 1, 61-72.
- Rieppel O. 1981. - The hybodontiform sharks from the Middle Triassic of Mte. San Giorgio, Switzerland. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 161(3), 324-353.
- Rieppel O., Kindlimann R. & Bucher H. 1996. - A new fossil fish fauna from the Middle Triassic (Anisian) of North-Western Nevada. In: G. Arratia & G. Viohl eds. *Mesozoic fishes - Systematics and Paleoecology*. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 501-512.





- Smith M. M. & Sansom I.J. 2001. - Evolutionary origins of dentine in the fossil record of early vertebrates: diversity, development and function. *In*: M.F. Teaford, M.M. Smith & M.W.J. Ferguson, Eds, Development, function and evolution of teeth. - Cambridge University Press, Cambridge, 65-81.
- Srisuk P. 2002. - Vertebrates of the Wang Din So locality (Phu Kradung Formation, Late Jurassic) North-Central Thailand. *Bulletin of the Srisuk's House Museum*, series A, 4(2): 24-53.
- Stensiö E. 1921. Triassic fishes from Spitzbergen, part I. Vienna: Adolf Holzhausen.
- Tanimoto M. & Tanaka S. 1998. - *Heteroptychodus* sp. (Chondrichthyes) from the Lower Cretaceous Matsuo Group of Arashima, Toba City, Mie Prefecture, Southwest Japan. *Chigakukennyu*, 47, 37-40.
- Thies D. & Reif W.E. 1985. - Phylogeny and evolutionary ecology of Mesozoic Neoselachii. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 169, 3, 333-361.
- Thorson T.B. 1982. - Life history implications of a tagging study of the largetooth sawfish, *Pristis perotteti*, in the Lake Nicaragua-Río San Juan system. *Environmental Biology of Fishes*, 7 (3), 207-228.
- Williamson T. E., Kirkland J. I. & Lucas S. G. 1993. - Selachians from the Greenhorn Cyclothem ("Middle" Cretaceous: Cenomanian - Turonian), Black Mesa, Arizona and the Paleogeography distribution of late Cretaceous selachians. *Journal of Paleontology*, 67, 447-474.
- Yabe H. & Obata T. 1930. - On some fossil fishes from the Cretaceous of Japan. *Japanese Journal of Geology and Geography*, 8, 1-8.



## THE FIRST DINOSAUR FOOTPRINTS FROM THE KHOK KRUAT FORMATION (APTIAN OF NORTHEASTERN THAILAND)

Jean Le Loeuff<sup>1</sup>, Varavudh Suteethorn<sup>2</sup>, Eric Buffetaut<sup>3</sup>,  
Wongko Kamonlak<sup>2</sup>, Haiyan Tong<sup>3</sup>, Tonprom Wanida<sup>2</sup>, Christel Souillat<sup>1</sup>,  
Lionel Cavin<sup>4</sup>

### Abstract

We report here the first dinosaur footprints discovered in the Aptian Khok Kruat Formation of Northeastern Thailand. The footprints are referred to small theropod dinosaurs, including a possible deinonychosaur represented by two-toed footprints.

**Keywords :** dinosauria, theropoda, footprints, early cretaceous, Thailand

### Introduction

The Mesozoic continental formations of the Khorat Plateau in Northeastern Thailand have been dated palynologically between the Late Triassic and the early Late Cretaceous (Racey et al., 1994, 1996). Vertebrate remains are not unfrequent in these deposits (cf. Buffetaut & Suteethorn, 1998a,b ; Buffetaut *et al.*, this volume, for recent reviews). Dinosaur bones have been described from the Nam Phong (Upper Triassic), Phu Kradung (Late Jurassic to Early Cretaceous), Sao Khua (Early Cretaceous) and Khok Kruat formations. Dinosaur footprints have already been reported from the Phra Wihan (Buffetaut & Suteethorn, 1993; Buffetaut *et al.*, 1997 ; Le Loeuff *et al.*, 2002) and Phu Phan formations (Buffetaut *et al.*, 1985). We report here the first footprints from the Khok Kruat Formation. This unit had previously yielded skeletal remains of

<sup>1</sup>Musée des Dinosaures, GIS Paléontologie et Sédimentologie continentales, 11260 Espéraza, France.  
E-mail : jean.leloeuff@dinosauria.org

<sup>2</sup>Geological Survey Division, Department of Mineral resources.

<sup>3</sup>CNRS, 16 cour du Liégar, 75013 Paris, France.

<sup>4</sup>Department of Palaeontology, The Natural History Museum, Cromwell Road, London SW7 5BD, UK



psittacosaurids, iguanodontids, sauropods and theropods (Buffetaut & Suteethorn, 1998a). Other vertebrates include fresh water sharks and fishes, turtles and crocodiles (Buffetaut & Suteethorn, 1998b). Palynological data cited by (Mouret 1994) suggest an Aptian age for the Khok Kruat Formation, which is overlain by the Maha Sarakham Formation, dated of the Albian-Cenomanian on palynomorph evidence. Palynological data are corroborated by the occurrence of the freshwater hybodont shark *Thaiodus*, otherwise known only from the Aptian-Albian of Tibet (Cappetta *et al*, 1990).

### Geographical and geological situation

The Huai Dam Chum locality is situated in the province of Nakhon Phanom, on the road between Nakhon Phanom and Bang Pang, northwest of the confluence of the Mae Nam Songkhram and Mekong rivers, about 18 kilometres from the little town of Than U Thane (Fig. 1). It was discovered by geologists from the Department of Mineral Resources in a sandstone quarry where large blocks are extracted to consolidate the banks of the Mekong river (Fig; 2). In February 2003, we have been able to observe several large displaced slabs in the quarry, but we could not locate the track layers in situ. The dinosaur tracks are associated either to mud-cracks or ripple marks. Two slabs preserved more than two successive prints allowing us to calculate the speed of trackmakers.

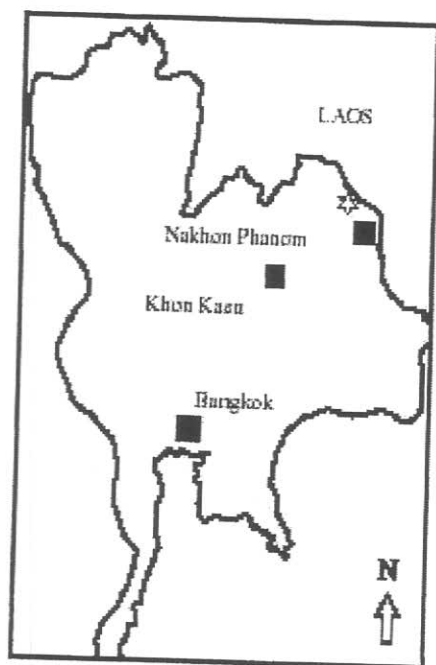


Fig. 1 : Location map.



Fig. 2 : The Huai Dam Chum quarry.



### Description of the footprints

A large slab shows a high density of footprints (Fig. 3) ; the 39 observable footprints are roughly parallel to the ripple marks. Thus the trackmakers probably walked along some riverside. 35 footprints go in the same direction, and only four in the opposite direction. Almost all the prints are tridactyl with the impression of sharp claws and thus clearly belong to small theropod dinosaurs. Measurements of foot length shows that two sizes of theropod dinosaurs are represented (footprints length varies from 80 to 135 mm). Trackmaker's size can be calculated from the foot length using Thulborn's (1990) formula :  $h=4.8 FL$  where  $h$  is the height at hip and  $FL$  is the footprint length ; trackmakers' height at hip would thus be comprised between 384 and 648 mm. All trackways are unfortunately represented so far by only two successive prints, and no direct speed calculation is possible.

On this slab two successive footprints are two-toed (Fig. 4). The broader digit III shows the impression of a sharp claw. It is difficult to decide on two successive prints which one is the left one as the two prints are perfectly aligned ; if digit II is lacking, the prints could be referred to Deinonychosauria (both dromaeosaurids and troodontids are recorded from the Barremian of China and their occurrence in the Aptian of Thailand would not be surprising), which have a specialised foot enabling them to protract their hypertrophied digit II. If digit IV is lacking, the trackmaker could be some yet unknown (from skeletal data) highly specialised small theropod. Interestingly enough, two-toed footprints have occasionally been obtained during recent experiments with



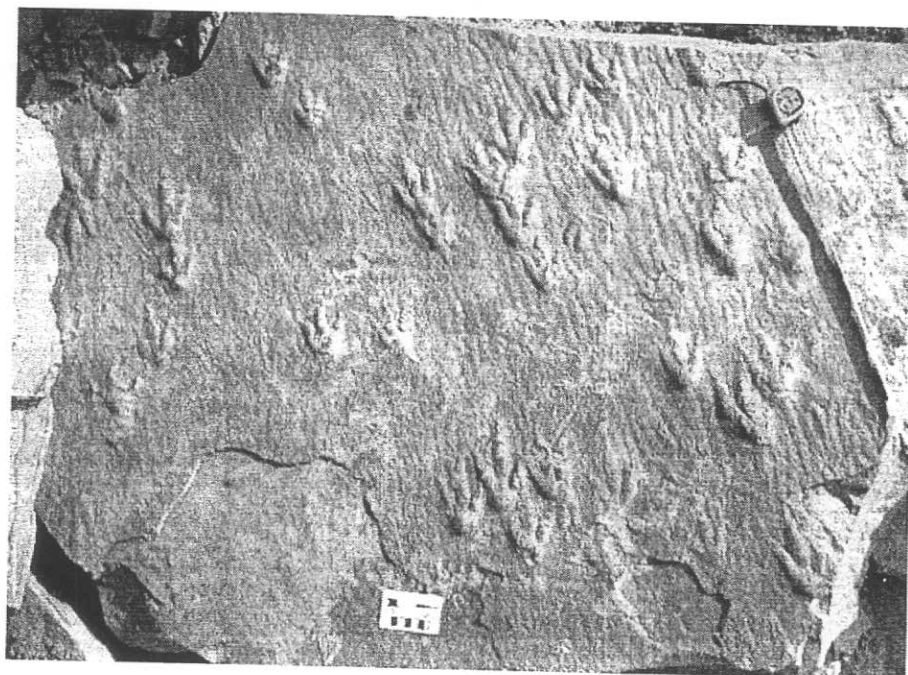


Fig. 3 : Picture of slab 1.

running three-toed rheas (G. Cuny, pers. comm.). The slab is unfortunately broken, and we could not observe if it was a part of a longer two-toed tracks, which would support a taxonomic explanation rather than an accidental impression. So far, what can be said is that two-toed footprints do not completely preclude a three-toed trackmaker and that the two-toed footprints might well have been produced by the same dinosaur which made the smallest tridactyl footprints. Alternatively, they might also have been produced by a deinonychosaur.

On a second large slab three little successive footprints are preserved, making speed calculations possible. Footprint length is 100 mm; Stride length is 1000 mm. Using Thulborn's formula, one obtains a speed of 7 m/s. On a third slab (fig. 5), the footprints are preserved as casts on a mud-cracked surface.

The Huai Dam Chum locality thus demonstrates the existence of various small theropods in the Aptian of Thailand, which are not yet known from the skeletal record (a few small serrated teeth were the only evidence so far for the existence of small theropods from the Khok Kruat Formation).



### Comparisons with Lao footprint site and conclusions

Huai Dam Chum is not far from the Lao Savannakhet Province where (Allain *et al.* 1997) reported various dinosaur footprints from the Grès Supérieurs Formation in the vicinity of Muong Phalane. The uppermost part of this formation, also called Ban Na Yo Formation, is generally considered as a lateral equivalent of the Khok Kruat Formation east of the Mekong river (Buffetaut, 1991). Allain *et al.* have

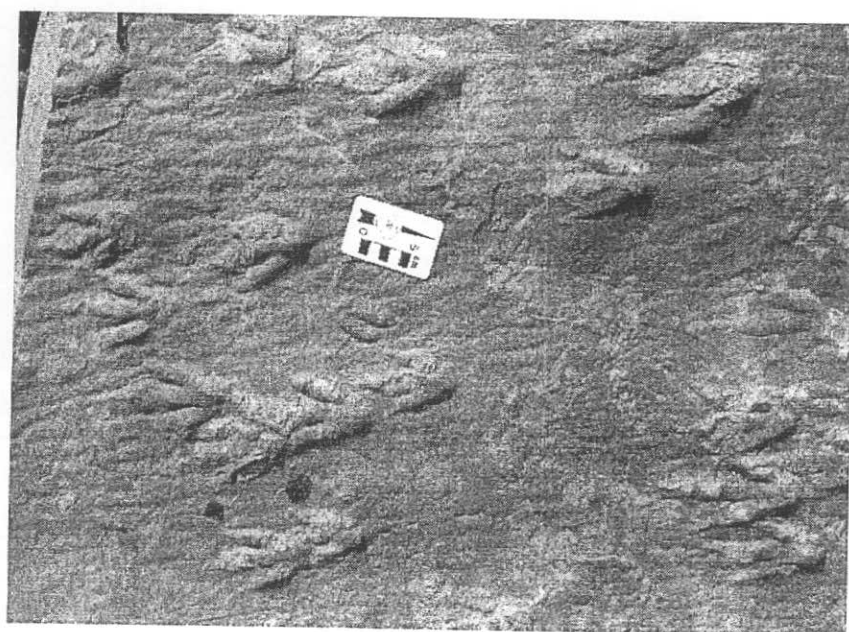


Fig 4 : Detail of slab 1 showing the two-toed footprint below the scale bar.

described sauropod, iguanodontid and large theropod footprints.

So far only a few skeletal remains of dinosaurs have been reported from the Khok Kruat and Ban Na Yo formations : the sauropod *Tangyvasaurus hoffeti* Allain *et al.* 1999 is a Lao form at least closely allied to the slightly older Thai nemegtosaurid *Phuwiangosaurus sirindhornae* Martin, Buffetaut *et* Suteethorn 1994; an undetermined iguanodontid is known from Thailand and Laos by teeth, cranial and post-cranial bones (Buffetaut *et al.*, 1997 ; Buffetaut, 1991) ; the psittacosaurid *Psittacosaurus sattayarakhi* Buffetaut *et* Suteethorn 1992 is known from cranial and post-cranial remains; the possible spinosaurid *Siamosaurus suteethorni* Buffetaut *et* Ingavat 1986, described from the older Sao Khua Formation on the basis of peculiar striated teeth is also present in the Khok Kruat deposits; a larger theropod is known from a few large serrated teeth.



The ichnocoenosis from Laos is in good agreement with this dinosaur assemblage (presence of sauropods, iguanodontids and large theropods). The study of Thai footprints demonstrates that several small theropods (including a possible deinonychosaur) coexisted with these larger dinosaurs, their skeletal remains still waiting to be discovered.

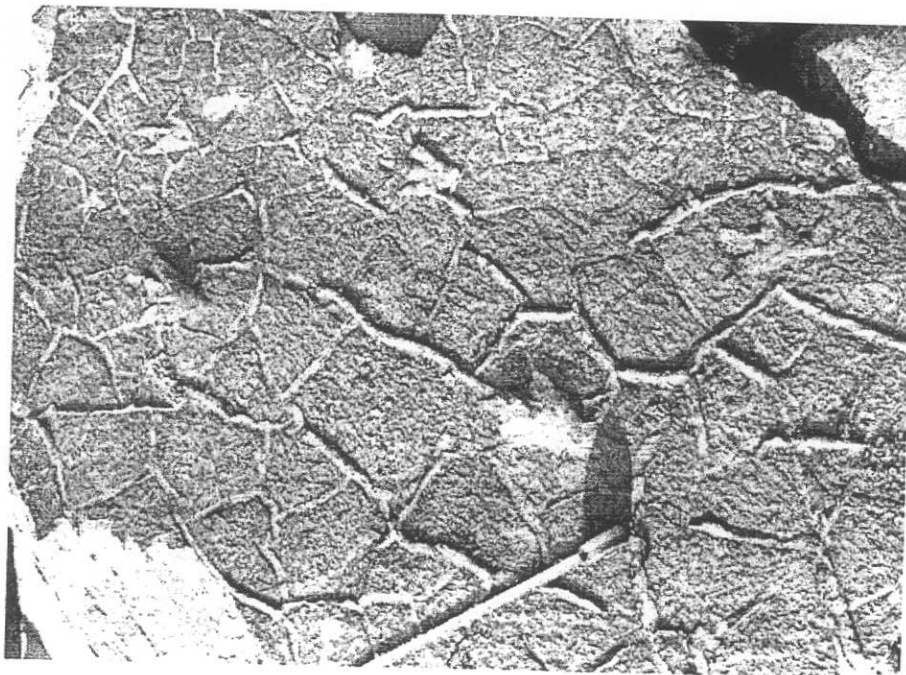


Fig. 5 : Picture of mud-cracked slab 3.

**Acknowledgments :** Nares Sattayarak (DMR, Bangkok) provided the information about the tracksite. This work was supported by the TRF-CNRS Special programme for Biodiversity Research and Training (BRT/BIOTEC/NSTDA), Grant BRT R-245007, the Department of Mineral Resources (Bangkok), the Institut National des Sciences de l'Univers (Paris), the Jurassic Foundation and the Musée des Dinosaurés (Espéraza).

#### References

- Allain, R., Taquet, P., Battail, B., Dejax, J., Richir, P., V éran, M., Sayarath, P., Khenthavong, B., Thamvirith, P. & Hom, B. 1997. Pistes de dinosaures dans les niveaux du Cr étac é inf érieur de Muong Phalane, Province de Savannakhet (Laos). *C.R. Acad. Sci. Paris, Ser. II*, 325, 815-821.



- Allain, R., Taquet, P., Battail, B., Dejax, J., Richir, P., V  ran, M., Limon-Duparcmeur, F. Vacant, R., Mateus, O., Sayarath, P., Khenthavong, B., & Phouyavong, P. 1999. Un nouveau genre de dinosaure sauropode de la formation des Gr  s sup  rieurs (Aptien-Albien) du Laos. *C.R. Acad. Sci. Paris Ser. II*, 329, 609-616.
- Buffetaut, E. 1991. On the age of the Cretaceous dinosaur-bearing beds of southern Laos. *Newsl. Stratigr.*, 24, 59-73.
- Buffetaut, E. & Ingavat, R. 1986. Unusual theropod dinosaur teeth from the Upper Jurassic of Phu Wiang, Northeastern Thailand. *Rev. Paleobiol.*, 5, 217-220.
- Buffetaut, E., Ingavat, R., Sattayarak, N. & Suteethorn, V. 1985. First dinosaur footprints from South-East Asia: carnosaur tracks from the Lower Cretaceous of Thailand. *C.R. Acad. Sc. Paris, Ser. II*, 301, 643-648.
- Buffetaut, E. & Suteethorn, V. 1992. A new species of the ornithischian dinosaur *Psittacosaurus* from the early Cretaceous of Thailand. *Palaeontology*, 35, 801-812.
- Buffetaut, E. & Suteethorn, V. 1993. The dinosaurs of Thailand. *Journal of Southeast Asian Earth Sciences*, 8, 77-82.
- Buffetaut, E. & Suteethorn, V. 1998a. Early Cretaceous Dinosaurs from Thailand and their bearing on the early evolution and biogeographical history of some groups of dinosaurs. In S.G. Lucas, J.I. Kirkland, J.W. Estep (eds) *Lower and Middle Cretaceous Terrestrial Ecosystems, New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 14, 205-210.
- Buffetaut, E. & Suteethorn, V. 1998b. The biogeographical significance of the Mesozoic vertebrates from Thailand. In R.Hall & J.D. Holloway (eds), *Biogeography and Geological Evolution of SE Asia*, Leiden, 83-90.
- Buffetaut, E. Suteethorn, V., Tong, H., Chaimanee, Y. & Khansubha, S. 1997. New dinosaur discoveries in the Jurassic and Cretaceous of Thailand. *The International Conference on Stratigraphy and Tectonic Evolution of Southeast Asia and the South Pacific*, Bangkok, 177-187.
- Cappetta, H., Buffetaut, E. & Suteethorn, V. 1990. A new hybodont shark from the Lower Cretaceous of Thailand, *N. Jb. Geol. Pal  ont. Mh.*, 11, 659-666.
- Le Loeuff, J., Khansubha, S., Buffetaut, E., Suteethorn, V., Tong, H. & Souillat, C. 2002. Dinosaur footprints from the Phra Wihan Formation (Early Cretaceous of Thailand). *C.R. Palevol*, 1, 287-292.



- Martin, V., Buffetaut, E. & Suteethorn, V. 1994. A new genus of sauropod dinosaur from the Sao Khua Formation (Late Jurassic or Early Cretaceous) of northeastern Thailand, *C.R. Acad. Sci. Paris Ser. II*, 319, 1085-1092.
- Mouret, C. 1994. Geological history of northeastern Thailand since the Carboniferous. Relations with Indochina and Carboniferous to early Cenozoic evolution model. In Angsuwathana et al. (eds), *Proceedings of the International Symposium on Stratigraphic correlation of southeast Asia*, 132-158.
- Racey, A., Goodall, J.G.S., Love, M.A., Polachan, S. & Jones, P.D. 1994. New age data for the Mesozoic Khorat Group of northeast Thailand. In Angsuwathana et al. (eds), *Proceedings of the International Symposium on Stratigraphic correlation of southeast Asia*, 245-256.
- Racey, A., Love, M.A., Canham, A.C., Goodall, J.G.S., Polachan, S. & Jones, P.D. 1996. Stratigraphy and reservoir potential of the Mesozoic Khorat Group North Eastern Thailand : part 1, Stratigraphy and Sedimentary Evolution. *Journal of Petroleum Geology*, 19, 5-40.
- Thulborn, T. 1990. *Dinosaur tracks*. Chapman and Hall, London, 1-410.





## MESOZOIC TURTLES OF THAILAND

Haiyan Tong<sup>1</sup>, E. Buffetaut<sup>1</sup> and V.Suteethorn<sup>2</sup>

### ABSTRACT

Turtles from the Mesozoic non-marine beds of Thailand include one of the most ancient testudines, *Proganochelys ruchae* from the Late Triassic Huai Hin Lat Formation, trionychoids from the Early Cretaceous Sao Khua Formation of the Khorat Plateau, and *Siamochelys peninsularis* from the Middle Jurassic of the southern peninsula.

### INTRODUCTION

Studies on turtle remains from the Mesozoic non-marine beds of Thailand started in the 1980s. Since then, several taxa have been described from the Late Triassic Huai Hin Lat Formation of the Khorat Plateau and the Middle Jurassic of the southern peninsula. The turtle assemblage from the Sao Khua Formation of the Khorat Plateau has been reported on recently. The purpose of the present paper is to provide an updated overview of the Mesozoic turtles of Thailand. Fragmentary turtle remains have also been discovered in the Late Jurassic Phu Kradung Formation and the late Early Cretaceous Khok Kruat Formation of the Khorat Plateau, but they are still under study and will not be described here.

### LATE TRIASSIC TURTLES FROM THE HUAHIN LAT FORMATION

Turtles from the Huai Hin Lat Formation of the Khorat Plateau were the first Mesozoic turtles to be described from Thailand. The Huai Hin Lat Formation consists mainly of lacustrine bituminous shales and limestones. It is Late Triassic, probably Norian, in age, on the basis of plant macroremains, palynomorphs, conchostracans and vertebrates (see Buffetaut & Suteethorn, 1998).

<sup>1</sup> 16 cour du Liégat, 75013 Paris, France.

E-mail : Eric.Buffetaut@wanadoo.fr

<sup>2</sup> Geological Survey Division, Department of Mineral Resources

E-mail: Suteethorn@hotmail.com



Turtle remains from the Huai Hin Lat Formation have been collected at three localities NW of the city of Chum Phae. They only consist of incomplete shell elements (Broin *et al.*, 1982; Broin, 1984). The diagnostic specimens include a lateral portion of the shell (Fig. 1), a part of the anterior lobe of the plastron and an incomplete epiplastron (Fig. 2). The shell surface is covered with faint and more or less branching vascular grooves. The carapace shows the supramarginals between the marginal and pleural scutes. The plastron was attached to the carapace by ligaments. The anterior lobe of the plastron presents an anterior and a lateral epiplastral projection. A strong dorsal process is situated on the epiplastron. These plastral structures are reminiscent of *Proganochelys* from the Late Triassic of Germany (Gaffney, 1990), to which the Thai specimens were tentatively referred. However, the Triassic turtles from Thailand differ from the type species from Germany, *P. quenstedti*, in the more simple ornamentation of the shell surface and the more transversally directed lateral epiplastral projection, which is more dorsoventrally flattened. A new species of *Proganochelys*, *P. ruchae* Broin, 1984, was erected. This is one of the most ancient Testudines in the world. The estimated carapacial length ranges from 30 to 50 cm (Broin *et al.*, 1982; Broin, 1984).

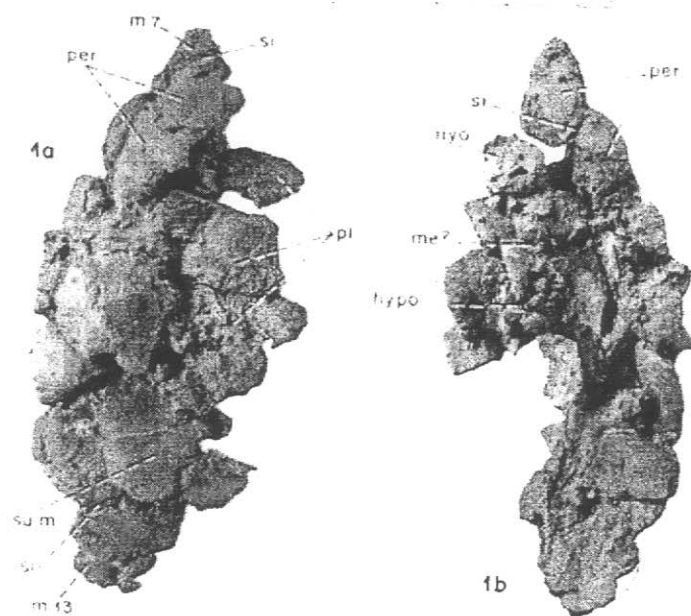


Fig. 1. *Proganochelys ruchae* Broin, 1984 from the Huai Hin Lat Formation, Khorat Plateau, northeastern Thailand. Lateral portion of shell (TF 1440-7). 1a, dorsal view; 1b, ventral view (After Broin, 1984).



Abbreviations: e, epiplastron; en, entoplastron; hyo, hyoplastron; hypo, hypoplastron; m.7, m.13, presumable 7<sup>th</sup> and 13<sup>th</sup> marginal scutes; me, mesoplastron; per, peripheral; p. g. epiplastral projection; pl., pleurals; pr. p. dorsal process of epiplastron; si., sulcus; su. m. supramarginal scute.

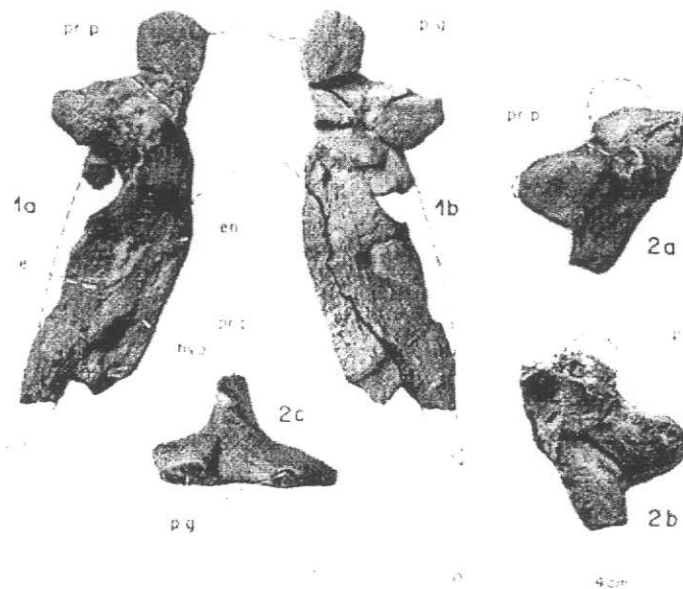


Fig. 2. *Proganochelys ruchae* Broin, 1984. 1, Part of the anterior lobe of plastron, holotype (TF 1440-6). 1a, dorsal view; 1b, ventral view. 2, incomplete epiplastron (TF 1440-11). 2a, dorsal view; 2b, ventral view; 2c, lateral view. Abbreviations see Fig. 1(after Broin, 1984)

## MIDDLE JURASSIC TURTLES FROM THE SOUTHERN PENINSULA OF THAILAND

The Mab Ching locality, discovered in 1993, is situated west of Thung Song, in Changwat Nakhon Si Thammarat. The vertebrate-bearing beds at Mab Ching were dated on the basis of charophytes, which suggest a Middle Jurassic age (Buffetaut *et al.*, 1994a & b).

Turtle remains are among the most abundant vertebrate elements at Mab Ching, *Siamochelys peninsularis* Tong, Buffetaut & Suteethorn, 2002 was described on the basis of complete shell material (Fig. 3 & 4). This is a medium-sized turtle, with a carapacial length of about 315 cm. The shell surface is covered with a distinct ornamentation consisting of raised vermiculated ridges and tubercles. This turtle is characterized by a combination of a primitive feature and derived characters. The primitive feature consists of the presence of a pair of mesoplastra meeting on the midline and lying on both pectoral and abdominal scutes. The derived characters include a loose plastron-carapace attachment, absence of the dorsal process of the

epiplastron, a significant dorsal thickening of the lateral edge of the second to seventh peripheral plates, an upturned anterolateral margin of the carapace forming a gutter, extension of the anal scute to the hyo-hyoplastral suture or onto the hyoplastron, and midline sulcus of the plastron sinusoidal. In these respects, *Siamochelys* closely resembles

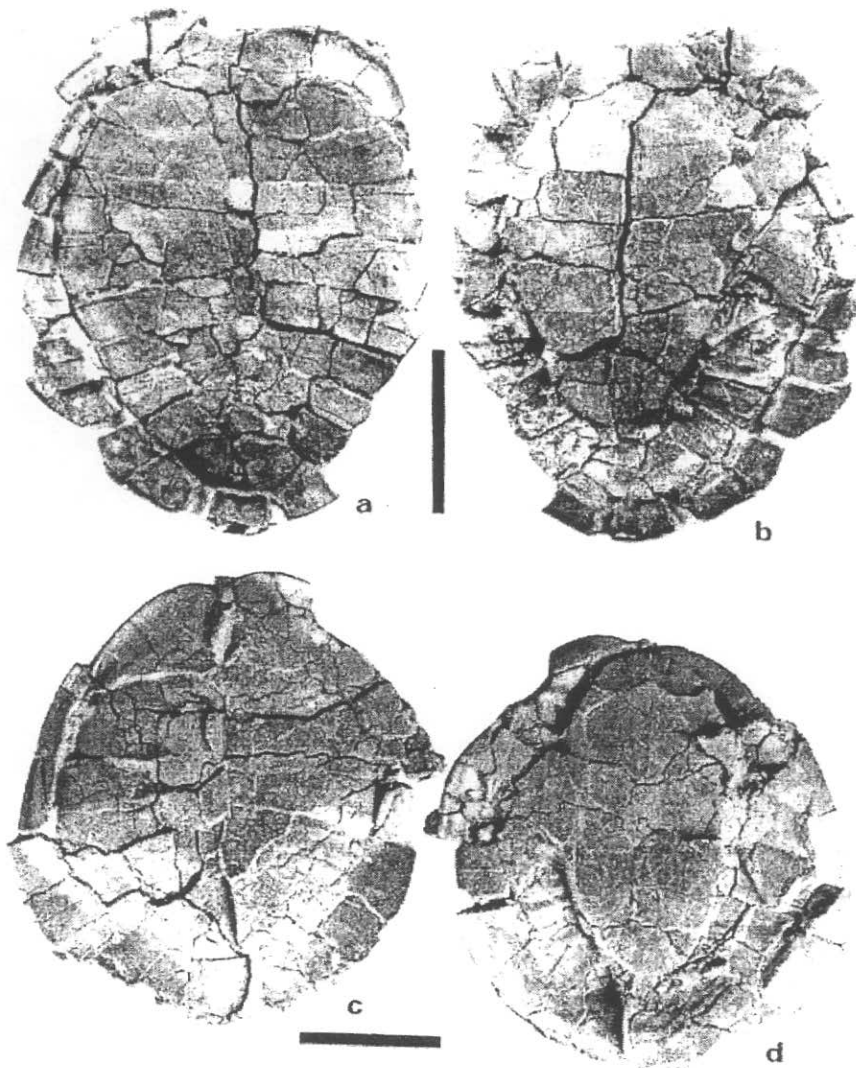


Fig. 3. *Siamochelys peninsularis* Tong, Buffetaut & Suteethorn, 2002 from the Middle Jurassic of Mab Ching, southern Thailand. a-b, TF 7635, holotype; c-d, TF 7636. a & c, dorsal view; b & d, ventral view. Scale bar: 10 cm (vertical scale bar for a-b; horizontal scale bar for c-d) (after Tong *et al.*, 2002).



*Chengyuchelys* (Ye, 1994), and more particularly *Xinjiangchelys*, from the Middle to Late Jurassic of China and Central Asia (Peng & Brinkman, 1993; Sukhanov, 2000), but differs from *Plesiochelys* from the Jurassic of Europe. The presence of a pair of mesoplastra, the absence of a dorsal process of the epiplastron, a broader entoplastron which is wider than long and the ornamentation on the shell surface in *Siamochelys* differ from *Xinjiangchelys*. *Siamochelys* is thus considered as the sister taxon of Eucryptodira. The primitive features of *Siamochelys* relative to *Chengyuchelys* and *Xinjiangchelys* support a Middle Jurassic age for the vertebrate-bearing beds of Mab Ching, and its similarity with these forms from the Middle to Late Jurassic of China and Central Asia suggests that the Sibumasu (Shan-Thai) block was in contact with the Asian mainland by that time (Tong *et al.*, 1996, 2002).

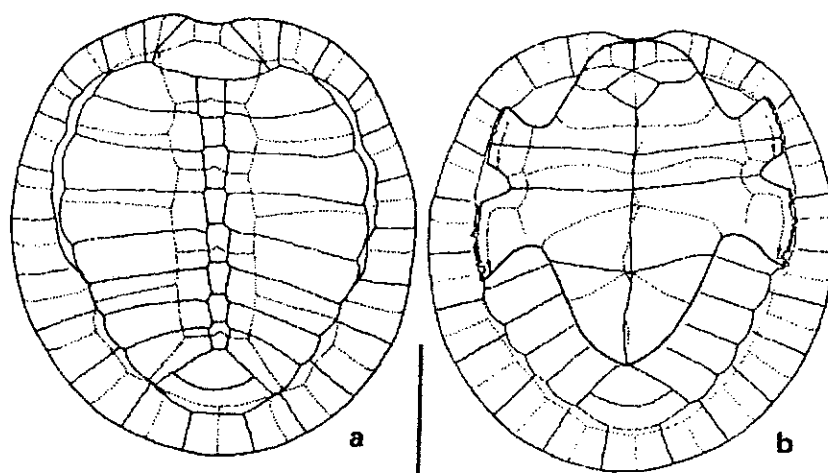


Fig. 4. *Siamochelys peninsularis* Tong, Buffetaut & Suteethorn, 2002. Reconstruction of the shell. a, dorsal view; b, ventral view (after Tong *et al.*, 2002).

#### EARLY CRETACEOUS TURTLE ASSEMBLAGE FROM THE SAO KHUA FORMATION

The Sao Khua Formation has yielded the most complete turtles remains of the Khorat group. The Sao Khua Formation consists of red clays, sandstones and conglomerates, indicating deposition in a floodplain with meandering rivers. Biostratigraphic evidence from formations below and above the Sao Khua Formation indicate that it is Early Cretaceous in age (detailed review see Buffetaut & Suteethorn, 1999).





The turtle assemblage of the Sao Khua Formation consists mostly of adocid-like trionychoids, including more than twenty more or less complete shells from the Phu Wat and Phu Kum Kao localities. They are small turtles, with a shell length of 170-280 mm in adults. The shell surface is decorated with a punctate ornamentation. The neural series is incomplete, the neural formula being 6>6>6>6>5, the posterior costal plates meeting on the midline. Two suprapygals are present, the first one being very small and the second much larger. The plastron has a truncated anterior lobe and a straight front margin. The entoplastron is broad and posteriorly located, with the posterior end at the level of the axillary notch. The pectoral scute is rather long in comparison with other adocids, and it is not medially expanded. This turtle is more primitive than the primitive adocid *Ferganemys* from the Albion of Kirgizstan (Nesov & Khozatskii, 1977; Sukhanov, 2000) and an undescribed trionychoid from the Neocomian of Japan (Hirayama *et al.*, 2000), in having a six-sided second neural and a longer pectoral scute which is not medially expanded.

A second taxon of turtle is known from the Sao Khua Formation, by only one nuchal plate, from the Phu Peng locality in Kalasin Province. This nuchal is very broad. The shell surface is covered with a strong trionychid-like ornamentation, consisting of raised vermiculated ridges and tubercles. A pair of rounded depressions is present on the posterior part of the inner side of the plate for the passage of the postzygapophysis of the eighth cervical vertebra. These features are reminiscent of trionychoids. However, there is neither a costiform process, unlike trionychoids, nor a dorsal process, unlike carettochelyids. This nuchal is tentatively referred to Trionychoidea indet..

The turtle fauna of the Sao Khua Formation is still incompletely known. Two taxa have been found in this formation, both belonging to Trionychoidea. This turtle assemblage consists mostly of adocid-like taxa, and is different from the Early Cretaceous turtle fauna of Middle Asia, and of the northern and eastern parts of China, which is dominated by macrobaenids. This may suggest climatic and/or environmental differences. From a palaeobiogeographical point of view, the find of an adocid-like turtle in the Early Cretaceous Sao Khua Formation supports the idea that adocids originated in Asia, and spread to North America during the Late Cretaceous or late Early Cretaceous, like some dinosaurs (tyrannosaurs, ornithomimosaurs).

## ACKNOWLEDGMENTS

This work was supported by the TRF-CNRS Special Programme for Biodiversity Research and Training (BRT/BIOTEC/NSTDA) Grant BRT R-245007, and the Department of Mineral Resources. Thanks to all French and Thai colleagues who took part in the field work.



## REFERENCES

- Broin de, F. 1984. *Proganochelys ruchae* n. sp., Chélonien du Trias supérieur de Thaïlande. *Studia Geologica Salamanticensia*, vol. special 1 (*Studia Palaeocheloniologica* 1) : 87-97.
- Broin de, F.; Ingavat, R.; Janvier, P. & Sattayarak, N. 1982. Triassic turtle remains from northeastern Thailand. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 2 : 41-46.
- Buffetaut, E. & Suteethorn, V. 1998. The biogeographical significance of the Mesozoic vertebrates from Thailand. In: Hall, R. and Holloway, J. D. (eds.), *Biogeography and Geological Evolution of SE Asia*, pp. 83-90.
- Buffetaut, E. & Suteethorn, V. 1999. The dinosaur fauna of the Sao Khua Formation of Thailand and the beginning of the Cretaceous radiation of dinosaurs in Asia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 150: 13-23.
- Buffetaut, E. ; Raksaskulong, L.; Suteethorn, V. & Tong, H. 1994a. First post-Triassic temnospondyl amphybian from the Shan-Thai Block: intercentra from the Jurassic of peninsula Thailand. *Geological Magazine*, 131: 837-839.
- Buffetaut, E., Tong, H.; Suteethorn, V. & Raksaskulwong, L. 1994b. Jurassic vertebrates from the southern peninsula of Thailand and their implications. A preliminary report. *Proceedings of the International Symposium on Stratigraphic Correlation of Southeast Asia*, Bangkok, 253-256.
- Gaffney, E. S. 1990. The comparative osteology of the Triassic turtle *Proganochelys*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 194: 1-263.
- Hirayama, R.; Brinkman, D. B. & Danilov, I. G. 2000. Distribution and biogeography of non-marine Cretaceous turtles. *Russian Journal of Herpetology*, 7: 181-198.
- Nesov, L. A. & Khozatskii, N. M. 1977. Freshwater turtle from the Early Cretaceous of Fergana. *Ezbeodnik Vsesoyuznogo Paleontologicheskogo Obshchestva*, 20: 248-262.
- Peng, J. H. & Brinkman, D. 1993. New material of *Xinjiangchelys* (Reptilia: Testudines) from the Late Jurassic Qigu Formation (Shishugou Group) of the Pingfengshan locality, Junggar Basin, Xinjiang. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 30: 2013-2026.
- Sukhanov, V. B. 2000. Mesozoic turtles of Middle and Central Asia. In M. J. Benton, M. A. Shishkin, D. M. Unwin and E. N. Kurochkin (eds.), *The age of Dinosaurs in Russia and Mongolia*. Cambridge University Press: 309-367.



- Tong, H.; Buffetaut, E. & Suteethorn, V. 1996. Jurassic turtles from southern Thailand. Abstract. 56<sup>th</sup> Annual Meeting, Society of Vertebrate Paleontology. *Journal of Vertebrate Paleontology*, suppl. n° 3, 69A.
- Tong, H.; Buffetaut, E. & Suteethorn, V. 2002. Middle Jurassic turtles from southern Thailand. *Geological Magazine*, 139: 687-697.
- Tong, H.; Buffetaut, E.; Suteethorn, V. & Srisuk, P. 2003. Turtle remains from the Sao Khua Formation (Early Cretaceous) of the Khorat Plateau, northeastern Thailand. *Abstract, Symposium on Turtle Origins, Evolution and Systematics*. Saint Petersburg, p. 30.
- Ye, X.-K. 1994. *Fossil and recent turtles of China*. Beijing: Science Press. 112 pp.

# Stratigraphical and palaeobiogeographical significance of fossil wood from the Mesozoic Khorat Group of Thailand

MARC PHILIPPE\*#, VARAVUDH SUTEETHORN†, PETRA LUTAT‡, ERIC BUFFETAUT§,  
LIONEL CAVIN¶, GILLES CUNY|| & GEORGES BARALE\*

\*UMR 5125 of the CNRS and Université Lyon-1, 7 rue Dubois, 69622 Villeurbanne cedex, France

†Geological Survey Division, Department of Mineral Resources, Rama VI Road, Bangkok, 10400, Thailand

‡Mahasarakham University Department of Biology, Tambon Khamriang, Kantarawichai District, Mahasarakham Province, 44150, Thailand

§CNRS, 16 cours du Liégat, 75013 Paris, France

¶Musée des Dinosaures, 11260 Espéraza, France

||Geological Museum, University of Copenhagen, Øster Voldgade 5-7, 1350 Copenhagen K, Denmark

(Received 10 December 2002; accepted 10 November 2003)

**Abstract** – Fossil wood from the poorly dated (Jurassic–Cretaceous?) continental sediments of the Khorat Group, northeastern Thailand (Isan) is described. The Khorat Group is widely distributed (Laos, Cambodia and Thailand) and, despite its poorly known age, stratigraphy and palaeoecology, is of importance in understanding the Sibumasu–Indochina collision. The systematics of wood assemblage and palaeobiogeographical analysis reveal strong relationships with Indochina, especially Vietnam, and suggest an age in the range Middle Jurassic to Early Cretaceous. According to wood taphonomy, the corresponding trees grew alongside streams under a rather arid climate, although this became wetter during the deposition of the upper formations of the Khorat Group.

**Keywords:** Jurassic, Cretaceous, Thailand, fossil wood, palaeobiogeography.

## 1. Introduction

The Khorat Group is a set of continental sediments deposited during Mesozoic times in northeastern Thailand (and parts of adjacent Laos and Cambodia). The deposition of this thick terrestrial succession occurred after the collision of the Sibumasu terrane with the Indochina block (Bunopas, 1982; Metcalfe, 1996; Charusiri, Kosuwan & Imsamut, 1997; Racey *et al.* 1997; Spiller, 2002). As clearly shown by the abundant literature (Iwai *et al.* 1966, 1975; Hahn, 1976, 1982; Heggemann, Kohring & Schlutert, 1990; Racey, Duddy & Love, 1997; Racey *et al.* 1994, 1996; Metcalfe, 1998), the stratigraphy and palaeoecology of the different formations of the Khorat Group is still poorly known. Data about the palaeogeographical evolution and biogeography of the area are, however, highly desirable, as Southeast Asia is a key region for Mesozoic palaeobiogeography. The biogeographical importance of this region has been demonstrated, as for the evolution of various groups of Cretaceous dinosaurs (such as tyrannosaurid, ornithomimosaurid theropods and nemegtosaurid sauropods: Buffetaut & Suteethorn, 1998, 1999), hybodont sharks (at least seven genera, showing affinities with those of Japan, Tibet, Kirghisia and Mongolia but unknown outside Asia: Cuny *et al.*

2001) as well as conifers such as the Araucariaceae and the Podocarpaceae (Vozenin-Serra & Boureau, 1978; Vozenin-Serra, 1983). Moreover, the area may yield an answer to the disputed question of biogeographical relationships and exchanges of terrestrial taxa across the Eastern Tethys during the Jurassic and Cretaceous periods (Vozenin-Serra, 1977; Vozenin-Serra & Salard-Chelbodaëff, 1994; Franchesci & Vozenin-Serra, 1997; Yin Hongfu, 1997; Philippe *et al.* 1999). Finally, the timing of the Sibumasu–Indochina collision is still a matter of debate, and the Triassic model (Metcalfe, 1996) is challenged (Stokes, Lovatt Smith & Soumphonphakdy, 1997). Biogeographical and stratigraphical inferences from terrestrial biota are relevant to the discussion of these points (Tong, Buffetaut & Suteethorn, 2002).

Fossil wood has been commonly reported from the Khorat Group for quite a long time (Högbom, 1913; Colani, 1919), but has been little studied up to now, with only one genus recognized, namely *Araucarioxylon* (Kobayashi, 1960; Asama, 1982). More emphasis has been put on fossil leaf flora (Iwai *et al.* 1966; Kon'no & Asama, 1973), despite these being poorly preserved. Fossil wood is, however, a reliable and informative record of terrestrial biota. As a result of renewed prospecting and field collecting, we have examined hundreds of fossil wood specimens, distributed through the Khorat Group. Fifty-six determinations have been

# Author for correspondence: philippe@univ-lyon1.fr



Figure 1. Indochina Peninsula with principal outcrop of the Khorat Group (shaded area).

performed. We report here these preliminary results and analyse their stratigraphical and biogeographical significance.

## 2. Material

Fossil wood was collected all over the Khorat Plateau, also known as Isan (Fig. 1), in the vicinity of Udon Thani (17°02'N, 12°45'E), in Kao Iai National Park (14°31'N, 102°06'E) and in the Phu Phan Range (16°31'N, 104°18'E; 16°22'N, 104°23'E; 17°30'N, 102°50'E; 16°20'N, 103°55'E; 16°16'N, 104°05'E; 16°38'N, 103°52'E; 16°41'N, 104°09'E; 16°24'N, 104°21'E). As the better outcrops for the Khorat Group are in the Phu Phan Range, we focused on this area, mainly in the Khao Wong and Tat Phut Wong anticlines. We attempted to obtain fossil wood from all the different formations (Fig. 2), but failed to obtain any samples from the two upper formations (Khok Kruat and Phu Phan) and from the base of the Phu Kradung Formation. Following Mouret's proposal (1994), in this paper we recognize the Waritchaphum Formation. This formation accommodates the pale sandstones formerly included in the upper part of the Phu Kradung Formation. Interestingly, this formation yielded jet, thermally evolved lignite and wood epigenized by iron hydroxides, whereas the underlying reddish sandstones of the Phu Kradung Formation contain only silicified woods and few lignitic ones.

Despite the fact that fossil wood is common in the Khorat Group, pieces with preserved anatomy

| AGE        |       |                              | GROUP  | FORMATION    |
|------------|-------|------------------------------|--------|--------------|
| Cretaceous | Early | Aptian                       | KHORAT | Khok Kruat   |
|            |       | Barremian to Aptian          |        | Phu Phan     |
|            |       |                              |        | Sao Khua     |
| Jurassic   | Late  | ? Late Jurassic to Barremian |        | Phra Wihan   |
|            |       |                              |        | Waritchaphum |
|            |       |                              |        | Phu Kradung  |

Figure 2. Stratigraphy of the Khorat Group, northeastern Thailand (adapted from Lovatt Smith & Stokes, 1997, and Mouret, 1994).

are rather scarce. Of the approximately three hundred specimens examined, sixty-one were selected, of which fifty-six could be determined. The wood is either silicified or lignitized, and no charcoal was recognized with certainty. Lignite pieces are dark in colour, with a glossy shine, which indicates that they underwent some thermal evolution (the same was noted for palynomorphs: Mouret *et al.* 1993). Large samples of jet have been found, especially at the transition from Waritchaphum to Phra Wihan formations. The fossil wood occurs in pieces ranging in size from twigs and branchlets to large trunks over a metre in diameter and even stumps.

The techniques used for investigation are the classical thin-section technique for silicified wood and SEM for lignitic and haematized samples. Parlodion® (purified pyroxylin) casts were also used for some lignite. SEM was performed at the CMEABG of Université-Lyon-1, France, with a Geol-35-CF under 10 kV accelerating voltage and with gold/palladium coating.

Nomenclatural and taxonomical positions are those of Philippe (1993) and Bamford & Philippe (2001). All samples are kept in the collection of the Laboratoire de Paléobotanique of University Lyon-1, the original logs still being *in situ* in Thailand. Bibliographical data are very few. Previously, wood had only been identified from the Phu Kradung Formation: *Araucarioxylon* sp. was identified by Ogura (Kobayashi, 1960), Ban Kut Bot, Phu Phan Range; in 1982, Asama identified silicified wood from the same locality as *Araucarioxylon japonicum* Shimakura; a large fossil trunk from Phu Tang Kwian was later assigned to *Araucarioxylon* sp. without thin-sections (Srisuk, pers. comm. 2000).



Table 1. Wood taxa recognized for the Khorat Group

|                                 | Phu Kradung | Waritchaphum | Phra Wihan | Sao Khua |
|---------------------------------|-------------|--------------|------------|----------|
| <i>Agathoxylon saravanensis</i> | 14          | 6            | 3          | 1        |
| <i>Brachyoxylon boureauii</i>   | 4           | 0            | 0          | 0        |
| <i>Brachyoxylon orientale</i>   | 15          | 0            | 0          | 0        |
| <i>Brachyoxylon sp. nov.</i>    | 4           | 4            | 0          | 0        |
| Indeterminable                  | 3           | 1            | 1          | 1        |
| Total analysed                  | 40          | 10           | 4          | 2        |

Number of samples of conifer fossil wood analysed and determinations for each formation of the Khorat Group. No data from Phu Phan and Khok Kruat formations.

A composite trunk, constructed from different wood pieces from the Upper Phu Kradung Formation, on display at the Phu Faek footprint site, is labelled 'Podocarpaceae' by park rangers.

### 3. Results

The xylological results are summarized in Table 1. Four wood morphospecies were recognized (Fig. 3). They show little differentiation, and it was often difficult to attribute a wood to a taxon, in particular when radial pitting is poorly preserved. Several samples were thus not determined. It was necessary to observe at least 20–30 tracheids with preserved uniseriate pitting, 10–20 tracheids with biseriate pitting, as well as 10–20 cross-fields, to decipher the affinities of a wood sample. This similarity is unusual and raises the question of the possible conspecificity of these four taxa. We did not observe any intermediate, however, providing enough pitting was preserved.

*Agathoxylon saravanensis* (Serra) nov. comb.

1966b *Araucarioxylon saravanensis* Serra, pp. 22–8, figs 5–10, pl. II.

Samples attributed to this taxon: MP1223, 1224, 1233, 1234, 1236, 1238, 1241, 1242, 1252, 1253, 1254, 1255, 1279, 1282 (Phu Kradung Fm.); MP1219, 1220, 1269, 1270, 1278, 1301 (Waritchaphum Fm.); MP388, 1272, 1274 (Phra Wihan Fm.); MP1275 (Sao Khua Fm.).

This tracheidoxyl does not have particularly striking features. Uniseriate radial pitting is composed of long chains of slightly compressed to rounded pits, with rare short spaces in between pits. While biseriate, the pits either build two longitudinal chains which are not contiguous, or a more classical row of alternating compressed pits. Oculipores are few, rarely more than six, and usually included in an elliptic border. Thai woods fit well with the Lao material described as *Araucarioxylon saravanensis*. *Araucarioxylon* is, however, an invalid generic name (Philippe, 1993), and according to its xylological features this taxon is referred to the genus *Agathoxylon*. Some of the samples are similar to the *Araucarioxylon* sp. described by Vozenin-Serra & Privé-Gill (1989) from a Plio-

Pleistocene fluvial deposit of southern Isan, suggesting that this later wood may have been reworked from the Khorat Group.

*Brachyoxylon boureauii* Serra

1966a *Brachyoxylon boureauii* Serra, pp. 77–86, text-figs 20–9, pls V–VIII.

Samples attributed to this taxon: MP1240, 1249, 1250, 1251, all from the Phu Kradung Formation.

This taxon's most striking feature is the number (up to 37 per field) and small size of its oculipores. The radial pitting is mostly uniseriate, with pits in long continuous chains of slightly compressed pits, sometimes biseriate and then sub-opposite to clearly alternate. The biseriate pit pairs are never exactly opposite, although some poorly preserved pairs may look so. The uniseriate radial pits never display the strong compression found in *Brachyoxylon orientale* (Serra) nov. comb. A taxon with these features, *Brachyoxylon boureauii*, has already been described from the base of the 'Grès Supérieurs' in Cambodia.

*Brachyoxylon orientale* (Serra) nov. comb.

1969 *Protopodocarpoxyton orientale* Serra, pp. 7–11, text-figs 1–9, pls VII–IX.

1969 *Protopodocarpoxyton paraorientale* Serra, pp. 11–13, pls X, XI.

1982 *Araucarioxylon japonicum* Shimakura, in Asama, pp. 61–3, pl. XI, figs 1–10.

1990 *Protopodocarpoxyton orientale* Serra, in Vozenin-Serra & Pons, p. 117, pl. V, figs 4–6; pl. VI, fig. 1.

Samples attributed to this taxon: MP1225, 1226, 1227, 1229, 1230, 1231, 1235, 1239, 1243, 1244, 1263, 1264, 1265, 1280, 1283 (Phu Kradung Fm.).

This is perhaps the most difficult taxon to recognize among these Thai woods. Radial pitting is very variable. Uniseriate radial pits are generally contiguous, either round, compressed, or even strongly flattened (as illustrated by Serra, 1969, text-fig. 3). Spaces in between pits are rare. Biseriate pitting is common, with opposite pairs, sub-opposite pairs, or, much more rarely, alternate rows. Uniseriate pits as well as biseriate pairs, when opposite, can be included in a rim that

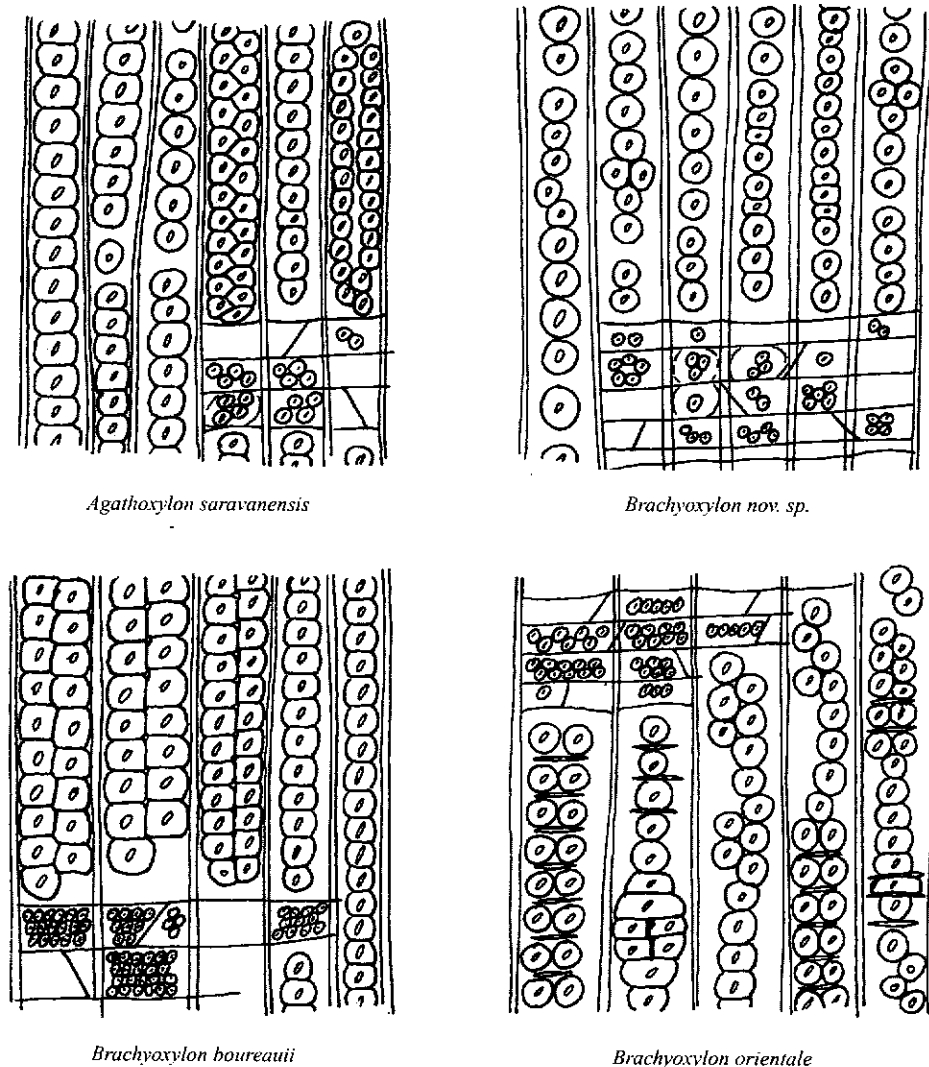


Figure 3. Synthetic radial view of the encountered wood taxa.

mimics Sanio's bar. Radial pitting is often podocarpoid, that is, with pits jutting out from the others, oblique contact in between two contiguous pits, and short clusters of lop-sided uniseriate pits among rows of biseriate ones. Oculipores are more numerous than in *Agathoxylon saravanensis* (Serra) nov. comb. which otherwise is quite similar to this taxon. The cross-fields regularly display a typical pattern of bright but low fields with 2(3) rows of 4–5 oculipores (as illustrated by Serra, 1969, pl. VII, fig. 7). We agree with Vozenin-Serra & Pons (1990) that the samples from East Shandong (China) assigned to *Dadoxylon* (*Araucarioxylon*) *japonicum* Shimakura by Sze, Li & Hsu (1963) could belong to another taxon, their radial pitting displaying a somewhat different pattern. We propose here the new combination *Brachyoxylon orientale* for the Thai wood, because this taxon cannot be assigned to *Protopodocarpoxylon* (Philippe, Zijlstra & Bamford, 2002) due to its araucarioid cross-fields.

*Brachyoxylon nov. spec.*

- 1963 *Brachyoxylon rotnaensis* Mathiesen, in Serra, pp. 469–82, pls I–III, text-figs 1–5. Non *Brachyoxylon rotnaensis* Mathiesen (a taxonomical synonym of *Simplicioxylon hungaricum* Andreanszky).

Samples attributed to this taxon: MP1228, 1245, 1247, 1248 (Phu Kradung Fm.); MP1221, 1222, 1276, 1292 (Waritchaphum Fm.).

The radial pitting with 20 % to 30 % of spaced and round pits clearly distinguishes this taxon from the other three taxa. Biseriate pits are not common, forming (1) 2–3 (4) contiguous opposite pairs. Like Serra (1963, pl. III, fig. 2) we observed the transition from a single strongly compressed radial pit to a pair of opposite pits. Oculipores are quite numerous, up to 12, and sometimes included in an elliptic border (apparently in compression wood). Tangential pits were observed (MP1228). Resin plugs are frequent.

A sample from Laos with similar features was attributed to *Brachyoxylon rotnaensis* Mathiesen by Serra (1963), a taxon originally described from the Liassic of Denmark. This Danish sample was later related to *Simplicioxylon hungaricum* Andreanszky, whereas the Lao sample described in Serra (1963) was excluded from this taxon (Philippe, 1995). The Lao sample and ours form a distinct xylological unit, which will be described as a new species, as soon as Serra's material can be revised (work in progress).

#### 4. Discussion

##### 4.a. Stratigraphy

From a stratigraphical point of view all the taxa recognized were already found in adjacent Indochina (Vietnam, Cambodia, Laos). There, they all belong (Vozenin-Serra & Boureau, 1978) to the 'Gisements de la Série Rouge, Série de Tho Lam', more accurately to the informally named 'Grès supérieurs', and have not been recorded in older strata. The age of these 'Grès supérieurs' is, unfortunately, poorly constrained (Corsin & Desreumaux, 1972). It is worth noting that the taxa recorded in the Liassic (post-Pliensbachian?: see Vozenin-Serra & Franchesci, 1999) strata of Indochina, namely *Araucarioxylon laosense* Vozenin-Serra (1978), *Xenoxylon latiporosum* (Cramer) Gothan and *Ginkgoxylon quangnanmense* Serra (1967a), are all absent from our record. Overlying these Liassic strata, the poorly dated 'Terrains rouges' also yielded some wood in the Nong Son area (Vozenin-Serra & Boureau, 1978). All four taxa recognized there (Fig. 3) are absent from the Isan wood flora, either at the generic level (*Protophyllocladoxylon* and *Baieroxylon*) or at the specific level (*Agathoxylon colanii* and *Brachyoxylon brachyphylloides*). If this is not for palaeoecological reasons, it could be that, in accordance with the Liassic 'style' of their wood flora, the 'Terrains Rouges' in Vietnam are actually older than the Khorat Group, possibly latest Liassic to Early Middle Jurassic. Such an age would fit partly with the Middle to Late Jurassic age proposed for the 'Terrains Rouges' in Cambodia on palynological evidence (Corsin & Desreumaux, 1972, p. 209).

*Agathoxylon saravanensis* was first dated as Liassic (Serra, 1966b), because it occurs in the same locality of Saravane province from which Serra identified *Brachyoxylon rotnaensis* Mathiesen, a taxon first known from the Liassic of Denmark. This later attribution is, however, no longer accepted (Philippe, 1995). The Saravane xyloflora has exactly the same composition as the Thai Waritchaphum Formation: *Agathoxylon saravanensis* (Serra) nov. comb. and *Brachyoxylon* nov. spec.

*Brachyoxylon boureauii* has been described from Treng, Cambodia, at the base of the 'Grès Supérieurs' (Serra, 1969). Interestingly enough we recorded it in

Isan only from the oldest formation of the Khorat Group, the Phu Kradung Formation.

*Brachyoxylon orientale* is the only taxon which has been found in well-dated strata. It was reported from the Lower Aptian of southern Tibet (Vozenin-Serra & Pons, 1990), on the Lhasa block, a terrane that became accreted to the Asian mainland at the beginning of the Cretaceous (Metcalf, 1998). Amazingly, this wood is recorded in Isan only from the lowest formation. In the Thô-Châu archipelago, *Brachyoxylon orientale* was probably (see Serra, 1969, p. 6) found in the 'Grès supérieurs', together with *Protelicoxylon asiaticum* (Serra) Philippe. The latter has not been recorded yet in Isan. Also quite similar to *Brachyoxylon orientale*, as stated above, are the woods from Shandong reported as *Dadoxylon* (*Araucarioxylon*) *japonicum* in Sze, Li & Hsu (1963). These Chinese woods are dated as Late Jurassic (Cheng, Hu & Fang, 1995).

The Phu Kradung Formation wood flora includes the same woods (*Agathoxylon saravanensis* and *Brachyoxylon* sp. nov.) as that collected in Saravane (Laos). On the basis of satellite imagery, the Lao locality had been correlated with the Phu Kradung Formation by Workman (1981).

The safest inference that can be drawn from this is that palaeoecology played a significant role in the Isan fossil wood record. From our data we can only bracket the age of the studied formations of the Khorat Group (Phu Kradung to Sao Khua) in between the Bajocian (as the taxa occurring in the Liassic-lower Middle Jurassic of Indochina are all absent from our record and as the taxa we recorded have never been found elsewhere in Liassic-lower Middle Jurassic strata) and the Albian (as no Angiosperm wood has been found). We have no record, however, from the basal Phu Kradung strata, and these may yield different woods. Such woods would be very interesting, because the base of the Phu Kradung is not yet dated exactly, despite its relevance for the dating of Southeast Asia tectonic evolution (Racey *et al.* 1997).

##### 4.b. Palaeobiogeography

From the biogeographical point of view, the Isan wood record has strong relationships with that from the 'Grès Supérieurs' of Indochina (Fig. 4). By the time of Khorat Group deposition, terrestrial biota in Indochina had Laurasian affinities, demonstrated, for example, by the occurrence of *Goniopholis* in Isan (Buffetaut & Ingavat, 1983) or that of *Xenoxylon* in Vietnam (Boureau, 1950). The wood flora of the 'Grès Supérieurs' and Khorat Group is, nevertheless, peculiar. Woods display peculiarities (like small clusters of strongly compressed radial pits included in a normal araucarian row, transition from a single compressed radial pit to a pair of pits, or pair of opposite pits included in an elliptic rim) that are not

| AGE                                | Thailand (Khorat)  | Lao PDR   | Cambodia   | Vietnam  |
|------------------------------------|--|---|--|--|
| Aptian                             | Khok Kruat Fm.   | Ban Thalat Fm.  | no data  |  |
|                                    | no data  | @Muong Phalane<br>- "bois<br>abiétinécens"  |  |  |
| Barremian<br>to Aptian             | Phu Phan and Sao<br>Khua Fms<br><i>Agathoxylon</i>                               | Champa and Ban<br>Ang Fms<br>no data  | Upper "Grès supérieurs"  |  |
| Latest<br>Jurassic to<br>Barremian | Phra Wiha and<br>Waritchaphum Fms<br><i>Agathoxylon</i> ,<br><i>Brachyoxylon</i> | Phu Phanang and<br>Nam Set Fms<br>@ Saravane -<br><i>Agathoxylon</i> ,<br><i>Brachyoxylon</i> | no data  | @Thô-Châu -<br><i>Brachyoxylon</i> ,<br><i>Protelicoxylon</i>  |
|                                    | Phu Kradung Fm.<br><i>Agathoxylon</i> ,<br><i>Brachyoxylon</i>                   | @Muong Phin -<br><i>Agathoxylon</i>   | Lower "Grès supérieurs"  |  |
| ?Middle to<br>Late Jurassic        |  |   | @Treng -<br><i>Agathoxylon</i> ,<br><i>Brachyoxylon</i>  | no data  |
| Late Liassic to<br>Middle Jurassic | no data  | no data   | reworked in<br>Mekong terraces<br><i>Agathoxylon</i> ,<br><i>Baieroxylon</i> ,<br><i>Xenoxylon</i> | "Terrains rouges"<br>@Nong-Son -<br><i>Agathoxylon</i> ,<br><i>Brachyoxylon</i> ,<br><i>Protophylladoxylon</i> ,<br><i>Baieroxylon</i> |
| Middle<br>Liassic                  | no data  | no data   |  | Liassic shales<br>@Quang-Nam -<br><i>Araucarioxylon</i> ,<br><i>Ginkgoxylon</i> , <i>Xenoxylon</i>                                     |

Figure 4. Chronological distribution of fossil wood flora from the Jurassic and Early Cretaceous of Southeast Asia. A synthesis based on Bureau (1950), Bureau & Serra (1961), Colani (1919), Serra (1966a,b, 1967a,b, 1968, 1969, 1970), Vozenin-Serra (1971, 1978) and Vozenin-Serra & Privé-Gill (1991, 1994) and our new results. Stratigraphy from Mouret (1994) and Lovatt Smith & Stokes (1997).

encountered elsewhere in the world, as far as we know. A geographical or ecological isolation with some floral endemism is thus probable after the Aalenian in Indochina. This endemism makes difficult the biostratigraphical correlation with the other wood flora known from Eastern Asia. As *Brachyoxylon orientale* has been observed in the Aptian of Tibet, and probably older strata of Thailand and Vietnam, this isolation must have been disrupted around Barremian/Aptian time.

Despite being limited, the wood record suggests biogeographical isolation of Indochina from the end of Liassic to Early Cretaceous times. This scenario fits well with the results from vertebrates, based mainly on dinosaurs and hybodont sharks (Buffetaut & Suteethorn, 1998, 1999). The agreement of the two sets of evidence indicates that the isolation concerned the whole terrestrial ecosystem.

For Southeast Asia outside the Indochina block, Jurassic-Cretaceous wood is known only from western Burma and southern China. Only one wood specimen was reported from Burma, in the vicinity of Lake Inle (Sahni, 1938), and this had been related to *Xenoxylon*

(Philippe & Thévenard, 1996). The locality, dated as Jurassic, belongs to the Sibumasu terrane, which may have been already bound to eastern Thailand in the Late Triassic (Metcalf, 1998). There are some wood data from southern China in Shangtung, Fengtien and Hunan (Gothan & Sze, 1933; Hsü, 1950; Sze, Li & Hsu, 1963), but these are located much further north and probably belonged to a different palaeofloristic province. In the Soegi Island (south of Singapore), a coniferous wood species is reported (Roggeveen, 1932) from a locality attributed to the Triassic. This age, along with the age of some other fossil woods from Borneo or Malacca mentioned in the same work, is poorly supported, however. Another occurrence of doubtful age (Permian-Cretaceous) that may be compared to Isan woods is the *Araucarioxylon telentangensis*, described by Idris (1990) from southern peninsular Malaysia, but its protologue is not clear. In her 1919 paper, Colani, in addition to Triassic woods from Vin-Phuoc (Vietnam), also mentioned some *Agathoxylon* that could be Jurassic-Cretaceous in age from Luang-Prabang (northern Laos) and Khône Island (on the Mekong River in southern Laos). Unfortunately these

woods are too poorly described to be compared with those from Thailand. To sum up, the wood record in adjacent areas is to be revised, but interesting comparisons can be expected.

#### 4.c. Sedimentology and palaeoecology

The xylological singularity of the Waritchaphum Formation supports it being distinguished from the typically reddish underlying Phu Kradung Formation strata. According to our record, two taxa (*B. boureaui* and *B. orientale*) disappeared from the record by Waritchaphum times, while only one (*A. saravanensis*) is subsequently recorded in the two younger formations. It could be argued that the number of samples taken into account for Phra Wihan and Sao Khua formations is limited. In both Phu Kradung and Waritchaphum formations, however, *A. saravanensis* is not dominant. Thus its exclusive (or relative?) dominance in Phra Wihan and Sao Khua is probably indicative of some palaeoecological change. Xylologically the Waritchaphum Formation is more related to the Phra Wihan Formation than to the Phu Kradung Formation.

Some imprints were found at Tad-Thong, Phu-Phan Range, in the Phu Kradung Formation (work in progress), including leafy twigs of Coniferales. The leaf cuticle shows xerophytic features like scaly leaf margins and papillate subsidiary cells, indicative of a warm and dry climate.

It is striking how silicified wood is limited to the Phu Kradung Formation. In these strata silicified trunks are commonly found, some reaching as much as 1.2 m in diameter and 15 m in length. In the Ban Thung Chuak locality we found these trunks included in their matrix. The latter is full of small lignitic fragments, and looks similar to the other plant-bearing strata of the younger formations of the Khorat Group we observed (Waritchaphum, Phra Wihan and Sao Khua). Silicified wood can be found in these younger formations, although the woods are rare and small. Silicification of this type (that is, in a siliciclastic flood plain) occurs in a subarid climate (Lefranc & Guiraud, 1990; Paillet *et al.* 2000). The near-absence of large silicified logs in the Waritchaphum and subsequent formations, when compared with their abundance in the Phu Kradung Formation, could be interpreted as a transition to a wetter climate during Waritchaphum times. This fits with other interpretations (Hahn, 1982; Mouret *et al.* 1993; Heggeman, 1994) and could also explain why in the Phu Kradung Formation *sensu lato*, most vertebrate remains are located towards the top (Le Lœuff *et al.* 2002), wetter climate meaning higher plant biomass and more food availability. Subsequent levels with silicified wood in the Phra Wihan and Sao Khua formations (Ward & Bunnag, 1964) could then be interpreted as short arid intervals. If it is admitted that the climate was somewhat arid, the size of the complete

trunks as well as the growth-ring brightness could appear paradoxical. The only hypothesis to remove this paradox is that the tree grew alongside streams. Modern analogues are known, such as in the Okavango delta of Botswana.

#### 5. Conclusions

The new data challenge the common view of Khorat Group wood assemblages as uniform and uninformative. Stratigraphical correlations are drawn with adjacent countries and biogeographical relationships are discussed. We now have a firm basis to compare the Jurassic–Cretaceous wood record east and west of the Nan–Uttaradit ophiolitic zone. A newly discovered locality in the Khlong Min Formation (Middle Jurassic?) of southern peninsular Thailand, containing both silicified and lignitized wood, is of great potential importance. There are also indications of wood flora from the Mae Sot Basin (Stokes, pers. comm.). Moreover, interesting results could be expected from comparisons of Jurassic–Early Cretaceous terrestrial biota on both sides of the Song Ma/Song Da suture. Unfortunately, Early Cretaceous flora from southernmost China are poorly known (Sun, 1995) and the closest basin with published fossil wood data from this time interval is in Shandong (Gothan & Sze, 1933; Cheng, Hu & Fang, 1995). These are currently under review (work in progress).

**Acknowledgements.** The monks of What Budhaputr, and particularly Phra Sakda, are gratefully acknowledged for their help while searching for fossil logs and for access to the outstanding fossil wood collections kept at What Budhaputr. Komsorn Lauprasert, Wanchai Sangsuk, Pasakorn Bunchalee and Sakboworn Tumpeesuwan, all from Mahasarakham University, kindly collaborated in laboratory work. We would also like to thank I. Metcalfe and R. Stokes for their helpful reviews of the manuscript. Field research was supported by the Thai Department of Mineral Resources (Bangkok), the Franco-Thai 'CNRS-TRF program on biodiversity' and Mahasarakham University (Thailand). This is a contribution to the French CNRS program 'Eclipse – Les effets du climat sur la biodiversité et les transferts sédimentaires au Jurassique et Crétacé'.

#### References

- ASAMA, K. 1982. *Araucarioxylon* from Khorat, Thailand. *Geology and Palaeontology of South-East Asia* **23**, 57–64.
- BAMFORD, M. & PHILIPPE, M. 2001. Gondwanan Jurassic–Early Cretaceous homoxylous woods: a nomenclatural revision of the genera with taxonomical notes. *Review of Paleobotany and Palynology* **113**, 287–97.
- BOUREAU, E. 1950. Contribution à l'étude paléoxylologique de l'Indochine. I: présence du *Xenoxylon latiporosum* (Cramer) Gothan dans le Lias du Centre-Annam. *Bulletin du Service géologique de l'Indochine* **29**, 1–16.
- BOUREAU, E. & SERRA, C. 1961. Sur les structures normales et traumatiques d'un bois mésozoïque du Cambodge,

- le *Brachyoxylon saurinii* n. sp. *Revue Générale de Botanique* **68**, 373–93.
- BUFFETAUT, E. & INGAVAT, R. 1983. *Goniopholis phuwanensis* nov. sp., a new mesosuchian crocodile from the Mesozoic of North-Eastern Thailand. *Géobios* **16**, 79–91.
- BUFFETAUT, E. & SUTEETHORN, V. 1998. The biogeographical significance of the Mesozoic vertebrates from Thailand. In *Biogeography and geological evolution of Southeast Asia* (eds R. Hall and J. D. Holloway), pp. 83–90. Leiden: Backhuys Publishing.
- BUFFETAUT, E. & SUTEETHORN, V. 1999. The dinosaur fauna of the Sao Khua Formation of Thailand and the beginning of the Cretaceous radiation of dinosaurs in Asia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **150**, 13–23.
- BUNOPAS, S. 1982. *Palaeogeographic history of western Thailand and adjacent parts of South-East Asia: a plate tectonic interpretation*. Geological Survey of Thailand, Special Paper no. 5, Bangkok, 122 pp.
- CHARUSIRI, P., KOSUWAN, S. & IMSAMUT, S. 1997. Tectonic evolution of Thailand: from Bunopas (1981)s to a new scenario. *Proceedings of the International Conference on Stratigraphy and tectonic evolution of Southeast Asia and the South Pacific, Bangkok 19–24 August 1997*, **1**, 414–20. Bangkok, Division of Mineral Resources.
- CHENG, Z. W., HU, C. Z., & FANG, X. 1995. Cretaceous stratigraphy and vertebrate faunal sequence in Laiyang–Zhucheng Basin, Shandong, China – as a candidate stratotype of non-marine Cretaceous. *Sixth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota, Short papers volume*, pp. 97–100. Beijing: China Ocean Press.
- COLANI, M. 1919. Sur quelques *Araucarioxylon* indochinois. *Bulletin du Service géologique de l'Indochine* **6**, 5–15.
- CORSIN, P. & DESREUMAUX, C. 1972. Découverte d'une flore néocomienne dans les "Grès supérieurs" de Bokor (Cambodge méridional). *Annales de la Société Géologique du Nord* **92**, 199–212.
- CUNY, G., SUTEETHORN, V., BUFFETAUT, E. & OUAJA, M. 2001. Freshwater hybodont sharks in the Aptian–Albian of Tunisia and Thailand. *The Palaeontological Association Newsletter* **48**, A9.
- FRANCESCHI, D. DE & VOZENIN-SERRA, C. 1997. La flore du Trias supérieur vietnamien. Implications paléogéographiques. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris IIa* **324**, 333–40.
- GOTHAN, W. & SZE, H. C. 1933. Über fossile Hölzer aus China. *Memoirs of the National Research Institute of Geology Academia Sinica* **13**, 87–104.
- HAHN, L. 1976. Stratigraphy and palaeogeography of the non-marine Mesozoic deposits in Northern Thailand. *Geologisches Jahrbuch* **21**, 155–69.
- HAHN, L. 1982. Stratigraphy and marine ingressions of the Mesozoic Khorat Group in northeastern Thailand. *Geologisches Jahrbuch* **43**, 7–35.
- HEGGMAN, H. 1994. Sedimentäre Entwicklung der Khorat-Gruppe (Ober Trias bis Paläogen) in NE- und N-Thailand. *Göttingerarbeiten zur Geologie und Paläontologie* **63**, 146 pp.
- HEGGMANN, H., KOHRING, R. & SCHLUTERT, T. 1990. Fossil plants and arthropods from the Phra Wihan Formation, presumably Middle Jurassic of northern Thailand. *Alcheringa* **14**, 311–16.
- HÖGBOM, B. 1913. Contributions to the geology and morphology of Siam. *Bulletin of the Geological Institute University Uppsala* **12**, 65–128.
- HSÜ, J. 1950. Two coniferous woods, *Xenoxylon* and *Cupressinoxylon*, from South Hunan. In *Palaeobotany in India* (eds B. Sahni and R. V. Sitholey), p. 24. Journal of the Indian Botanical Society no. 29.
- JDRIIS, M. B. 1990. *Araucarioxylon telenangensis*, a new species of fossil coniferous wood from the Ulu Endau area, Johore, Malaysia. *Journal of Southeast Asian Earth Sciences* **4**, 55–9.
- IWAI, J., ASAMA, K., VEERABURUS, M. & HONGNUSONTHI, A. C. 1966. Stratigraphy of the so-called Khorat Series and a note on the fossil plant-bearing Paleozoic strata in Thailand. *Geology and Palaeontology of Southeast Asia* **2**, 179–96.
- IWAI, J., HONGNUSONTHI, A., ASAMA, K., KOBAYASHI, T., KON'NO, E., NAKORNTRI, N., VEERABURAS, M. & YUYEN, W. 1975. Non-marine Mesozoic Formations and fossils in Thailand and Malaysia. *Geology and Palaeontology of Southeast Asia* **15**, 191–218.
- KOBAYASHI, T. 1960. Notes on the geologic history of Thailand and adjacent territories. *Japanese Journal of Geology and Geography* **31**, 129–48.
- KON'NO, E. & ASAMA, K. 1973. Mesozoic plants from Khorat, Thailand. *Geology and Palaeontology of Southeast Asia* **12**, 149–71.
- LEFRANC, J.-P. & GUIRAUD, R. 1990. The Continental Intercalaire of northwestern Sahara and its equivalents in the neighbouring regions. *Journal of African Earth Sciences* **10**, 27–77.
- LE LÉUEFF, J., KHANSUBHA, S., BUFFETAUT, E., SUTEETHORN, V., TONG, H. & SOUILLAT, C. 2002. Dinosaur footprints from the Phra Wihan Formation (Early Cretaceous of Thailand). *Comptes-rendus Palevol* **1**, 287–92.
- LOVATT-SMITH, P. & STOKES, R. 1997. Geology and petroleum potential of the Khorat Plateau Basin in the Vientiane area of Lao P. D. R. *Journal of Petroleum Geology* **20**, 27–50.
- METCALFE, I. 1996. Pre-Cretaceous evolution of SE Asian terranes. In *Tectonic evolution of SE Asia* (eds R. Hall and D. J. Blundell), pp. 97–122. Geological Society of London, Special Publication no. 106.
- METCALFE, I. 1998. Palaeozoic and Mesozoic geological evolution of the SE Asian region: multidisciplinary constraints and implications for biogeography. In *Biogeography and geological evolution of Southeast Asia* (eds R. Hall and J. D. Holloway), pp. 25–41. Leiden: Backhuys Publishing.
- MOURET, C. 1994. Geological history of northeastern Thailand since the Carboniferous. Relations with Indochina and Carboniferous to Early Cenozoic evolution model. *Proceedings of the International Symposium on stratigraphic correlation of Southeast Asia, Bangkok 15–20 Nov. 1994*, pp. 132–58. Bangkok, Department of Mineral Resources.
- MOURET, C., HEGGMANN, H., GOUADAIN, J. & KRISADASIMA, S. 1993. Geological history of the siliclastic Mesozoic strata of the Khorat Group in the Phu Phan Range area, northeastern Thailand. In *Proceedings of the International Symposium on the biostratigraphy of mainland Southeast Asia: Facies and palaeontology* (ed. T. Thanasupthipitak), pp. 23–49. Chiang Mai, Chiang Mai University.
- PAILLER, D., FLICOTEAUX, R., AMBROSI, J.-P. & MEDUS, J. 2000. Les bois fossiles mio-pliocènes de Nkondo



- (Lac Albert, Ouganda), composition minéralogique et mode de formation. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris IIa* **331**, 279–86.
- PHILIPPE, M. 1993. Nomenclature générique des trachéidoxyles mésozoïques à champs araucarioïdes. *Taxon* **42**, 74–80.
- PHILIPPE, M. 1995. Bois fossiles du Jurassique de Franche-Comté (nord-est de la France): systématique et biogéographie. *Palaeontographica B* **236**, 45–103.
- PHILIPPE, M. & THÉVENARD, F. 1996. Repartition and palaeoecology of the Mesozoic wood genus *Xenoxylon*: palaeoclimatological implications for the Jurassic of Western Europe. *Review of Palaeobotany and Palynology* **91**, 353–70.
- PHILIPPE, M., TORRES, T., ZHANG, W. & ZHENG, S. 1999. *Sahnioxylon*, bois mésozoïque à aire disjointe: Chine, Inde et Antarctique occidentale. *Bulletin de la Société Géologique de France* **170**, 513–19.
- PHILIPPE, M., ZIJLSTRA, G. & BAMFORD, M. 2002. Proposal to conserve the name *Protopodocarpoxydon* Eckhold (Fossil, Gymnospermae, Coniferales) with a conserved type. *Taxon* **51**, 207–8.
- RACEY, A., DUDDY, I. R. & LOVE, M. A. 1997. Apatite fission track analysis of Mesozoic red beds from northeastern Thailand and western Laos. *Proceedings of the International Conference on Stratigraphy and Tectonic Evolution of Southeast Asia and the South Pacific* **1**, 200–9. Bangkok, Department of Mineral Resources.
- RACEY, A., GOODALL, J. G. S., LOVE, M. A., POLACHAN, S. & JONES, P. D. 1994. New age data for the Mesozoic Khorat Group of northeastern Thailand. In *Proceedings of the International Symposium on Stratigraphic Correlation of Southeast Asia* (eds Angsuwathana et al.), pp. 245–52. Bangkok, Department of Mineral Resources.
- RACEY, A., LOVE, M. A., CANHAM, A. C., GOODALL, J. G. S., POLACHAN, S. & JONES, P. D. 1996. Stratigraphy and reservoir potential of the Mesozoic Khorat Group, North Eastern Thailand: part 1, Stratigraphy and Sedimentary Evolution. *Journal of Petroleum Geology* **19**, 5–40.
- RACEY, A., STOKES, R. B., LOVATT-SMITH, P. & LOVE, M. A. 1997. Late Jurassic collision in Northern Thailand and significance of the Khorat Group. *Proceedings of the International Conference on Stratigraphy and tectonic evolution of Southeast Asia and the South Pacific* **1**, 412–13. Bangkok, Department of Mineral Resources.
- ROGGEVEN, P. M. 1932. Mesozoisches Koniferenholz (*Protocupressinoxylon malayense* n. s.) von der Insel Soegi im Riouw-Archipel, Niederländisch Ost-Indien. *Proceedings Koninklijke Akademie van Wetenschappen te Amsterdam* **35**, 580–4.
- SAHNI, B. 1938. A Mesozoic coniferous wood (*Mesembrioxylon shanense* sp. nov.) from the Southern Shan States of Burma. *Record of the Geological Survey of India* **71**, 380–8.
- SERRA, C. 1963. Présence d'un *Brachyoxylon rotuaensis* Mathiesen dans la flore mésozoïque du Bas-Laos. *Compte-rendus du 88<sup>e</sup> congrès des Sociétés savantes* **2**, 469–82.
- SERRA, C. 1966a. Etude anatomique et paléogéographique de quelques espèces homoxylées du Sud-Vietnam et du Cambodge. *Archives géologiques du Vietnam* **8**, 59–131.
- SERRA, C. 1966b. Nouvelle contribution à l'étude paléozoologique du Cambodge, du Laos et du Viet-nam. *Archives géologiques du Vietnam* **9**, 17–40.
- SERRA, C. 1967a. Sur un nouveau bois de Ginkgoales récolté dans le Ho-Gia (Province du Quang-nam). *Archives géologiques du Vietnam* **10**, 93–103.
- SERRA, C. 1967b. *Protophyllodoxydon koruabense* n. sp., bois fossile du Cambodge. *Compte-rendus du 91<sup>e</sup> congrès des Sociétés savantes section Sciences* **3**, 201–15.
- SERRA, C. 1968. Sur quelques végétaux mésozoïques de la région de Vung-Rua (Province du Quang-Nam). *Archives géologiques du Vietnam* **11**, 1–19.
- SERRA, C. 1969. Sur les bois fossiles de l'archipel de Thô-Châu (Golfe de Thaïlande). *Archives géologiques du Vietnam* **12**, 1–15.
- SERRA, C. 1970. Etude de structures homoxylées à oopores du Mésozoïque vietnamien. *Archives géologiques du Vietnam* **13**, 61–71.
- SPILLER, F. C. P. 2002. Radiolarian stratigraphy of Peninsular Malaysia and implications for regional tectonics and palaeogeography. *Palaeontographica Abteilung A* **266**, 1–91.
- STOKES, R. B., LOVATT SMITH, P. F. & SOUMPHONPHAKDY, K. 1996. Timing of the Shan-Thai-Indochina collision: new evidence from the Pak Lay foldbelt of the Lao PDR. In *Tectonic evolution of SE Asia* (eds R. Hall and D. Blundell), pp. 225–32. Geological Society of London, Special Publication no. 106.
- SUN, G. 1995. Divisions of non-marine Mesozoic of China and the paleoclimatic implications based on paleobotanical data. *Sixth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota, Short papers volume*, pp. 1–16. Beijing: China Ocean Press.
- SZE, H. C., LI, X. X. & HSU, T. Y. 1963. *Mesozoic plants of China*. Beijing: Science Press, 429 pp.
- TONG, H., BUFFETAUT, E. & SUTEETHORN, V. 2002. Middle Jurassic turtles from Southern Thailand. *Geological Magazine* **139**, 687–97.
- VOZENIN-SERRA, C. 1971. Notes sur des bois mésozoïques et cénozoïques du Vietnam et du Cambodge. *Archives géologiques du Vietnam* **14**, 1–39.
- VOZENIN-SERRA, C. 1977. Sur une pénétration insolite de Gymnospermes australes dans le Sud-Est asiatique au Mésozoïque. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, série D* **285**, 1419–21.
- VOZENIN-SERRA, C. 1978. *Dadoxylon* (*Araucarioxylon*), *laosense* n. sp., bois homoxylé jurassique du Bas-Laos. *Compte-rendus du 103<sup>e</sup> congrès national des sociétés savantes, Sciences* **2**, 87–93.
- VOZENIN-SERRA, C. 1983. Etat de nos connaissances sur les flores mésozoïques du Sud-Est asiatique. *Compte-rendus du 108<sup>e</sup> congrès des sociétés savantes, Sciences* **2**, 103–16.
- VOZENIN-SERRA, C. & BOUREAU, E. 1978. Sur l'intérêt phytostatigraphique du bassin houiller mésozoïque de Nong-Son – Vinh-Phuoc dans le centre Vietnam et ses rapports avec la phylogénie des espèces. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, série D* **287**, 791–6.
- VOZENIN-SERRA, C. & FRANCHESCI, D. DE 1999. Flore du Trias Supérieur du Vietnam (bassins houillers du Quang-Nam et de Hongay). *Palaeontographica, Abteilung B* **249**, 1–62.
- VOZENIN-SERRA, C. & PONS, D. 1990. Intérêts phyto-génétiques et paléoécologique des structures ligneuses homoxylées découvertes dans le Crétacé inférieur du Tibet Méridional. *Palaeontographica, Abteilung B* **216**, 107–27.

- VOZENIN-SERRA, C. & PRIVÉ-GILL, C. 1989. Bois plio-pléistocènes du gisement de Saropée, plateau de Khorat, Est de la Thaïlande. *Review of Palaeobotany and Palynology* **60**, 225–54.
- VOZENIN-SERRA, C. & PRIVÉ-GILL, C. 1991. Les terrasses alluviales pléistocènes du Mékong (Cambodge). I Les bois silicifiés homoxylés récoltés entre Stung-Treng et Snoul. *Review of Palaeobotany and Palynology* **67**, 115–32.
- VOZENIN-SERRA, C. & PRIVÉ-GILL, C. 1994. Bois pléistocènes du gisement de Binh-Thang, Vietnam. *Palaeontographica, Abteilung B* **232**, 175–95.
- VOZENIN-SERRA, C. & SALARD-CHELBODAEFF, M. 1994. Les données paléobotaniques dans le Sud-Ouest Pacifique au Permo-Trias—Leur confrontation aux modèles géodynamiques. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatsheft* **1**, 54–64.
- WARD, D. E. & BUNNAG, D. 1964. *Stratigraphy of the Mesozoic Khorat Group in northeastern Thailand*. Report of investigations no. 6, Division of Mineral Resources, Bangkok, 95 pp.
- WORKMAN, D. R. 1981. Study of strata in southern Laos equivalent to the Khorat Group of Thailand using satellite imagery. *Journal of the Geological Society of Thailand* **4**, 1–12.
- YIN HONGFU. 1997. An archipelagic view of Tethys. *Proceedings of the International Conference on Stratigraphy and Tectonic Evolution of Southeast Asia and the South Pacific, Bangkok 19–24 August 1997* **2**, 769. Bangkok, Division of Mineral Resources.

## Adaptive radiation in sauropod dinosaurs: bone histology indicates rapid evolution of giant body size through acceleration

P. Martin Sander<sup>a,\*</sup>, Nicole Klein<sup>a</sup>, Eric Buffetaut<sup>b</sup>, Gilles Cuny<sup>c,d</sup>,  
Varavudh Suteethorn<sup>e</sup>, Jean Le Loeuff<sup>f</sup>

<sup>a</sup> Institut für Paläontologie, Universität Bonn, Nussallee 8, 53115 Bonn, Germany

<sup>b</sup> Centre National de la Recherche Scientifique, 16 cour du Liégat, 75013 Paris, France

<sup>c</sup> Geological Museum, University of Copenhagen, Øster Voldgade 5–7, 1350 Copenhagen K, Denmark

<sup>d</sup> Department of Biology, Faculty of Science, University of Maha Sarakham, Tambon Kamriang, Kantarawichai District, Maha Sarakham 44150, Thailand

<sup>e</sup> Geological Survey Division, Department of Mineral Resources, Rama VI Road, Bangkok 10400, Thailand

<sup>f</sup> Musée des Dinosaures, 11260 Espéraza, France

Received 12 July 2003; accepted 3 December 2003

### Abstract

The well-preserved histology of the geologically oldest sauropod dinosaur from the Late Triassic allows new insights into the timing and mechanism of the evolution of the gigantic body size of the sauropod dinosaurs. The oldest sauropods were already very large and show the same long-bone histology, laminar fibro-lamellar bone lacking growth marks, as the well-known Jurassic sauropods. This bone histology is unequivocal evidence for very fast growth. Our histologic study of growth series of the Norian *Plateosaurus* indicates that the sauropod sistergroup, the Late Triassic and early Jurassic Prosauropoda, reached a much more modest body size in a not much shorter ontogeny. Increase in growth rate compared to the ancestor (acceleration) is thus the underlying process in the phylogenetic size increase of sauropods. Compared to all other dinosaur lineages, sauropods were not only much larger but evolved very large body size much faster. The prerequisite for this increase in growth rate must have been a considerable increase in metabolic rate, and we speculate that a bird-like lung was important in this regard.

© 2004 Elsevier GmbH. All rights reserved.

**Keywords:** Dinosauria; Sauropoda; Prosauropoda; Acceleration; Gigantism; Respiration

### Introduction

The famed American paleontologist and zoologist E.D. Cope observed that large body size in vertebrate animals is generally attained by a gradual size increase within an evolutionary lineage that began with a small

ancestral form. This evolutionary pattern is known as “Cope’s rule”.

Sauropods were a highly successful group of dinosaurs which was widespread in the Jurassic and Cretaceous. Sauropods were the largest animals ever to inhabit the land, culminating in truly gigantic forms in at least three lineages (Upchurch 1998; Wilson 2002). These giants are unique in exceeding the body mass of any other large terrestrial tetrapods (i.e. large mammals and other dinosaurs) by an order of magnitude (Burness

\*Corresponding author.

E-mail address: [martin.sander@uni-bonn.de](mailto:martin.sander@uni-bonn.de) (P.M. Sander).

et al. 2001), which raises the question whether Cope's rule applies to them as well. Recent finds (Buffetaut et al. 2000, 2002) indicate that the group arose already in the Late Triassic, but they also document the very rapid evolution (within a few million years after their origin) of very large body size in sauropods (Buffetaut et al. 2002). Sauropods therefore did not follow Cope's rule and are apparently unique among dinosaurs in this respect, because all major dinosaur lineages show a gradual size increase over tens of millions of years, lacking large representatives before the Middle or Late Jurassic, with the possible exception of the Theropoda (Thulborn 2003).

The discrepancy in body size between other dinosaurs and sauropods has recently been highlighted by the availability of more accurate mass estimates calculated from volume estimates based on photogrammetric measurements of actual skeletons (Gunga et al. 1999) or on scientific reconstructions (Seebacher 2001). These estimates place common sauropods consistently in the 15–50 t category (e.g. *Diplodocus* 10–20 t, *Apatosaurus* 20–35 t, *Brachiosaurus* 30–50 t; Seebacher 2001). In addition, there are a number of very large sauropods, e.g. the diplodocid *Seismosaurus*, the brachiosaurid *Sauroposeidon* (see Wedel et al. 2000), and the titanosaur *Argentinosaurus*, that are estimated to have attained a body mass of 80–100 t, whereas sauropod species with an adult body mass below 4–5 t are virtually unknown (Seebacher 2001). The largest representatives of other dinosaur lineages, despite generally being perceived as very big, rarely exceeded the 10 t threshold and thus actually are in the size range of very large terrestrial mammals such as extant and fossil elephants and the fossil indricotheres. Among animals only whales grow to a larger body mass, but a direct comparison between these two groups is difficult because of the vastly different constraints of the aquatic versus the terrestrial environment.

What made the gigantism of sauropods possible? This question obviously must center on a closer examination of sauropod evolutionary origins. The earliest currently known sauropod material is from the Late Triassic of Thailand (Buffetaut et al. 2000, 2002), from the Nam Phong Formation which is late Norian to Rhaetian in age (Racey et al. 1996). The material consists of the remains of two individuals. The first was relatively small (total length about 6.5 m) and possibly juvenile (although histologic samples were not available to confirm this), but the femur and other bones offered sufficient morphological characters for description as a separate genus and species, *Isanosaurus attavipachi* Buffetaut et al. (2000). The second individual (Buffetaut et al. 2002) is represented by various bones (primarily a right and an incomplete left humerus) which clearly pertain to a larger animal (Fig. 1). Because of the size difference and insufficient overlap in skeletal

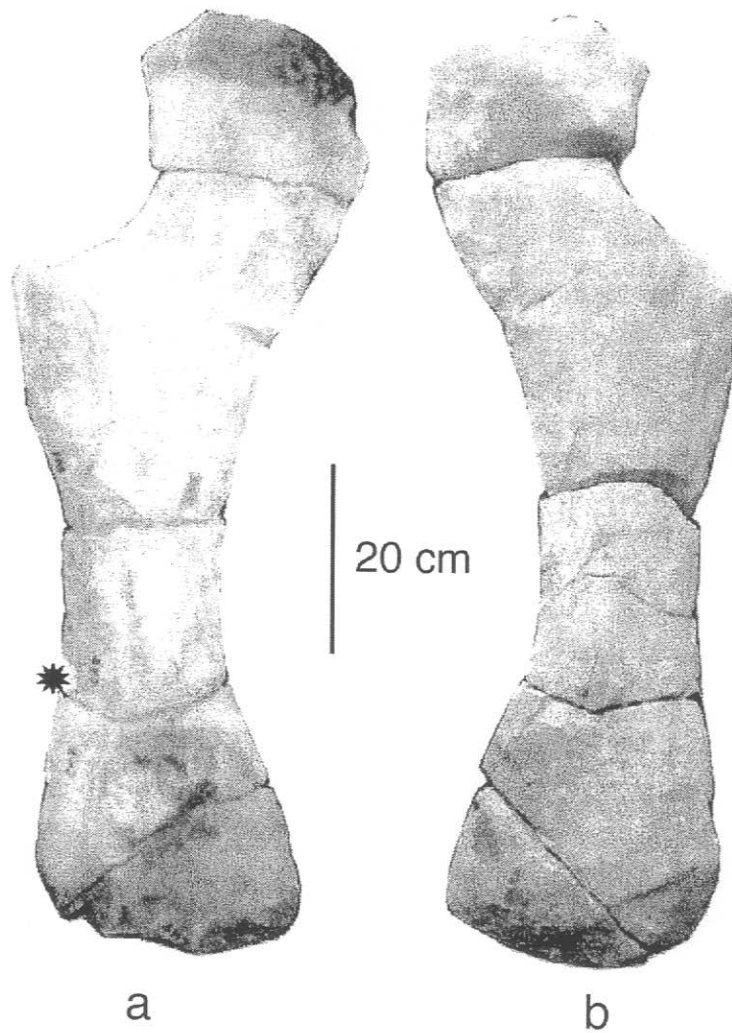
elements, it is uncertain if the second individual also belongs to *I. attavipachi* or represents a different sauropod taxon.

Based on the humerus length of 105 cm, the large individual is in the size range of the well-known large sauropods from the Late Jurassic (e.g. a medium-sized *Apatosaurus* has a humerus about 1 m long). The entire animal was at least 12–15 m long but, based on its bone histology, was not fully grown yet (see below). This documents the evolution of very large body size in sauropods already by the late Norian or Rhaetian (Buffetaut et al. 2002), at most 15 million years after the appearance of the closest relatives of the sauropods, the Prosauropoda, in the early Norian.

The groups ancestral to the Sauropoda are the prosauropod dinosaurs. Although it has long been recognized that there is a close relationship between these small (<100 kg) to large (3 t; Seebacher 2001) animals and the sauropods, the exact nature of this relationship has not yet been resolved. Prosauropods may be monophyletic and in their entirety form the sistergroup of sauropods. Alternatively, it could be that only certain prosauropods, namely the melanorosaurids, are the sistergroup of sauropods, the other prosauropod taxa such as plateosaurids being successively more distantly related to the Sauropoda (Benton et al. 2000). Sauropod monophyly, however, is unanimously accepted, as is the monophyly of Sauropoda plus all prosauropods, which are united in the taxon Sauropodomorpha (Upchurch 1998; Wilson 2002).

The evolution of gigantism in sauropod dinosaurs from prosauropods, and of the body plan changes linked to this, are an obvious case of a pattern of heterochrony termed peramorphosis (Long and McNamara 1997) in which the descendant has a larger body size than the ancestor, and the juvenile descendant resembles the adult ancestor whereas the adult descendant is more 'developed'. However, which process of heterochrony produced the gigantic body size of sauropod dinosaurs had not been understood until recently. Because a number of recent studies (Rimblot-Baly et al. 1995; Curry 1999; Erickson et al. 2001; Sander 2000) detected very fast growth in several taxa of Middle and Late Jurassic sauropods based on examinations of their bone histology, it was suggested that an increase in growth rate (acceleration) compared to primitive dinosaurs was responsible (McNamara 1997). At the time, however, the very large Late Triassic sauropod was not known yet, and a model of prolonged acceleration from the Late Triassic to the Late Jurassic, i.e. a gradual phyletic size increase, seemed tenable to account for sauropod gigantism.

Heterochrony describes the evolutionary effects of changes in rate or timing of ontogenetic processes of a descendant compared to the ancestor, affecting its shape



**Fig. 1.** Sampling location for the large sauropod from the late Norian to Rhaetian Nam Phong Formation at Khok Hin Poeng (Chaiyaphum Province, Thailand). The sample was taken from the fragmentary left humerus (Paleontological Collection, Department of Mineral Resources, Thailand CH 5). The sampling location (\*) is marked here on an image of the right humerus. (a) Cranial view and (b) Caudal view of the right humerus.

and size (Gould 1977; Alberch et al. 1979; McNamara 1997). As we concentrate here on the change of size, not so much on change of shape, we follow the more general terminology of McNamara (1997) and Long and McNamara (1997). “Acceleration” thus also refers to an increase in the rate of overall body growth and not only to an increase in the rate of shape change of a particular structure, the latter being the original definition of Alberch et al. (1979).

We examined the bone histology of the oldest sauropod dinosaur and, by comparing it histologically to numerous Late Jurassic sauropods and the ancestral prosauropods, are now able to paint a detailed picture of the evolution of the very large body size of sauropod dinosaurs. The results may have a bearing on what made the unique gigantism of sauropods possible.

## Methods and material

### The record of growth provided by bone histology

Fossil bone is generally characterized by good to excellent preservation of its histology, which allows comparisons with fossils of different geological ages and with recent vertebrates. Bone histology records the growth of the individual and thus provides information about the growth strategies and life-history parameters of species and higher taxa, making it uniquely suited to detect heterochronic processes in evolution by comparing life-history parameters in phylogenetic lineages. This has been pointed out some time ago by Ricqlès (1980), and applied to archosaurs by Erickson and Brochu (1999), Padian et al. (2001), and Ricqlès and Buffrénil (2001).

Bone may show growth marks, most commonly lines of arrested growth (LAGs), which record cessation of bone apposition, albeit for an unknown duration. Other types of growth marks are modulations (Rimblot-Baly et al. 1995) and polish lines (Sander 2000). Making the well-founded assumption of annual growth cyclicity (Castanet et al. 1993; Chinsamy 1993), the growth mark record can be quantified (this technique, called skeletochronology, is regularly used in the study of recent vertebrates), and estimates of growth and important life-history parameters become possible (Ricqlès 1980; Castanet et al. 1993; Castanet 1994).

A more general record of growth is contained in the type of bone laid down; because a specific bone type is linked to a particular rate of bone apposition, a relationship known as “Amprino’s rule” (Ricqlès et al. 1991; Castanet et al. 2000; Sander 2000; Padian et al. 2001; Margerie et al. 2002). This relationship is difficult to quantify because of the limited number of tissue types which are deposited within wide (but non-overlapping) rate brackets. The fastest-growing bone is fibro-lamellar bone without LAGs (found today in large mammals), intermediate rates are indicated by fibro-lamellar bone with LAGs, and low rates are indicated by lamellar-zonal bone (found today in most reptiles) (Ricqlès et al. 1991; Castanet et al. 2000; Margerie et al. 2002).

## Sampling

Bone histology was studied in thin sections, polished sections, and high-resolution digital photographs of fracture surfaces. The fracture surfaces were located around mid-shaft of the bones to capture a cross section of the neutral growth region of the shaft. This contains the longest record of an individual’s growth. The thin sections and polished sections can be ground either from samples cut off a fracture surface or from a core sample. We obtained core samples by drilling with a diamond drill bit at a standardized sampling location, also at mid-shaft (for details see Sander 2000). After embedding in polyester resin, the sample was cut perpendicular to the long axis of the bone, revealing a segment of the cross section of the shaft. One half of the sample was ground into the thin section, the other half into the polished section.

## The oldest sauropod from the Late Triassic

The sample was taken from the fragmentary left humerus of the large individual from the Nam Phong Formation of Thailand (Buffetaut et al. 2002). The sampling location is in the lateral side of the mid-shaft, somewhat distal to the neutral region (Fig. 1). Sampling would ideally have taken place 8 cm farther proximally but was constrained by natural breaks in the specimen.

The medullary region is small and filled with cancellous bone. The sections show conspicuous diagenetic alteration in some regions, but this is not widespread enough to preclude histological evaluation.

## Late Triassic prosauropod bones

We sampled numerous prosauropod post-cranial bones, concentrating on limb and girdle bones of *Plateosaurus* from the German locality of Trossingen and the Swiss locality of Frick (Sander 1992), but also from the basal prosauropod *Thecodontosaurus* from the Late Triassic of England (Benton et al. 2000). Techniques employed for sampling the prosauropod bones were mainly coring and high-resolution digital photography of fracture surfaces (not possible with the Frick material because of a mineral cover on the fracture surfaces).

## Late Jurassic sauropod bones

The bone histology of later sauropods was studied by us in extensive growth series of long bones of several Late Jurassic taxa (*Barosaurus*, *Brachiosaurus*, *Dicraeosaurus*, *Janenschia*) from the Tendaguru beds of Tanzania (Sander 1999, 2000), and from the Morrison Formation of the western United States (*Apatosaurus*, *Camarasaurus*, *Diplodocus*; work in progress by the first author), using the core sampling technique. Sauropod limb bones such as the humerus and femur are ideal for studying growth because they have a thick cortex that is little affected by remodeling (Rimblot-Baly et al. 1995; Sander 2000).

## Results

### Histology of the oldest sauropod

The primary bone of the cortex of the large sauropod humerus from the Late Triassic of Thailand consists entirely of laminar fibro-lamellar bone tissue (Fig. 2). Growth marks are not very well developed, as there are neither LAGs nor polish lines but only modulations. The modulations are more closely spaced in the outer cortex than in the inner cortex. The inner cortex shows resorption cavities and incipient secondary osteons but no secondary bone. The medullary cavity is small and completely filled with cancellous bone.

This histology of the humerus is unequivocal evidence of very rapid and uninterrupted growth at rates comparable to those of modern large terrestrial mammals such as large ungulates and elephants (Curry 1999; Sander 1999, 2000). However, due to the lack of sufficiently developed growth marks, the life history of



the individual cannot be quantified. It is also important to note that the histology of the large Thai humerus conforms in all aspects to that seen in later sauropod long bones and differs clearly from that of prosauropod long bones. This provides independent histologic confirmation of the assignment of the material to the Sauropoda which was based on morphology alone.

Bone histology also indicates that the individual was not fully grown yet. Firstly, it lacks closely spaced LAGs in the outermost cortex. The presence of this feature in large individuals of the Late Jurassic sauropods indicates the near termination of growth (Curry 1999; Sander 1999, 2000). In addition, the lack of Haversian remodeling in the cortex of the large Thai humerus argues against an advanced ontogenetic stage, because Haversian remodeling is seen to occur only in fully grown individuals of Late Jurassic sauropods (Curry 1999; Sander 1999, 2000).

### Prosauropod histology

*Plateosaurus* limb bones (humerus, femur, tibia, fibula) exhibit a different histology (Fig. 2). There is a large medullary cavity bordered by a thin inner zone of remodeled cortex. The remainder of the cortex consists of primary bone of the laminar fibro-lamellar type containing regularly spaced LAGs. *Plateosaurus* girdle bones (scapula, pubis) also show LAGs, but the latter are more distinctive and set in fibro-lamellar bone with longitudinal vascular canals. These differences in the primary bone of long and girdle bones are due to the lower bone apposition rates in the latter. In the girdle bones, there is no medullary cavity but a limited internal region of secondary cancellous bone. The growth mark record is therefore longer and more distinctive in the girdle bones than in the long bones. *Thecodontosaurus* limb bone histology is essentially the same as that of *Plateosaurus*, but the sample size is insufficient for quantitative estimates.

Individuals of *Plateosaurus* with a femur length between 56 and 89 cm (the longest known femora are nearly 1 m long) display between 5 and 15 cycles in their cortex, usually between 6 and 13. This is a minimum count, because several cycles were destroyed by expansion of the medullary cavity of the long bones and by the formation of secondary cancellous bone in the girdle bones. An abrupt decrease in LAG spacing in the middle to outer cortex of some specimens (Fig. 2) indicates a decrease in growth rate fairly late in observed ontogeny.

The abundance of fibro-lamellar bone in combination with regularly spaced LAGs in *Plateosaurus* and *Thecodontosaurus* indicates that growth was cyclical but rapid, at least until sexual maturity was reached. Afterwards, growth rate decreased but still was substantial and elevated above typical reptilian rates.

Eventually, growth plateaued as indicated by a thin layer of poorly vascularized lamellar-zonal bone with very closely spaced LAGs in the outermost cortex of some individuals.

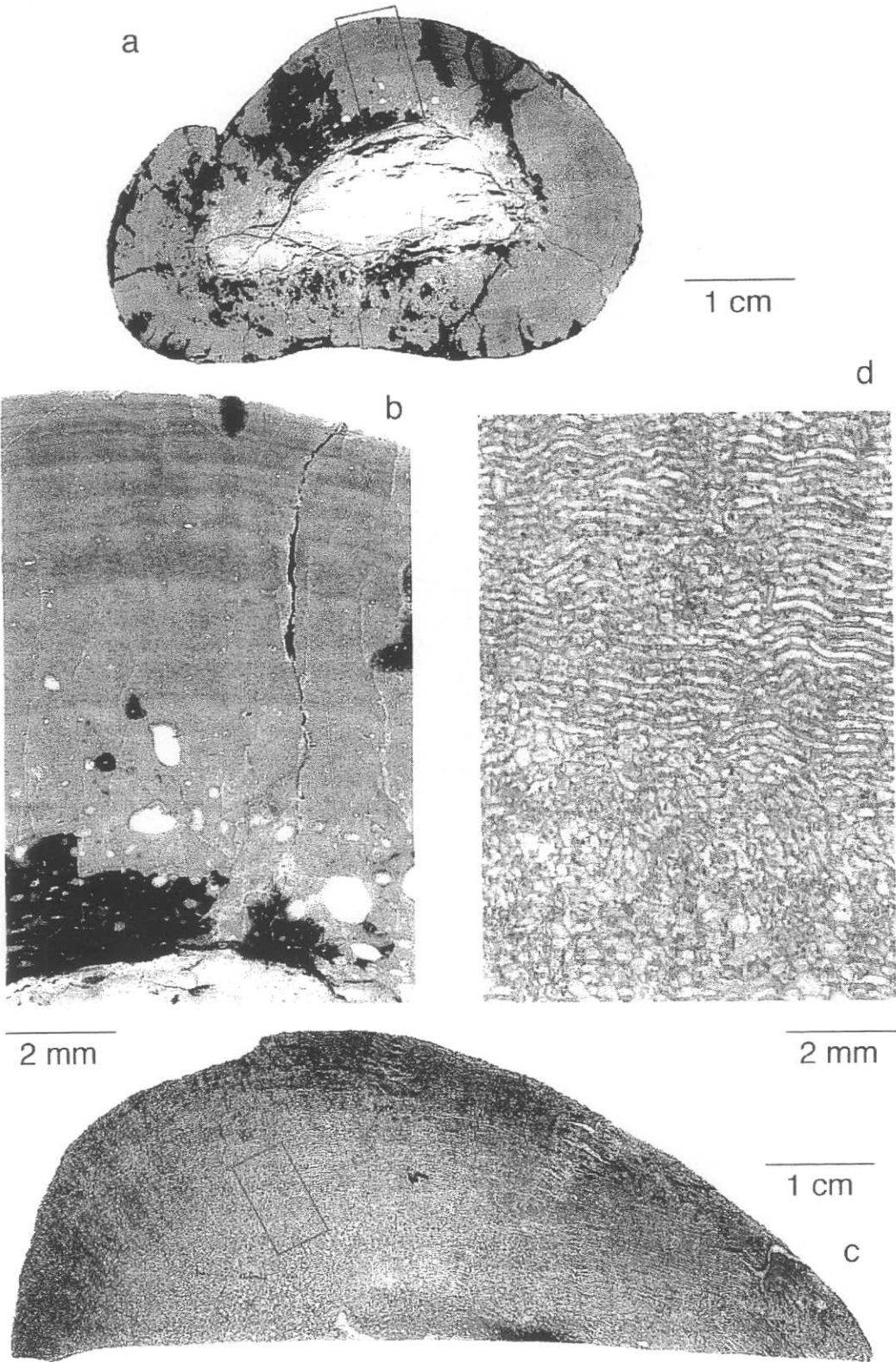
Brief published descriptions of limb bone histology are also available for the prosauropods *Massospondylus* (Chinsamy 1993) and *Euskelosaurus* (Ricqlès 1968). The quantitative data obtained for *Massospondylus* are consistent with those for *Plateosaurus* (see also Seitz 1907; Gross 1934). However, the largest individuals of *Massospondylus* do not show any indication of a growth plateau. This was interpreted as evidence for an indeterminate growth strategy in this taxon (Chinsamy 1993) but could also be due to a taphonomic bias against very large individuals of this species. *Euskelosaurus* is of particular interest because it belongs to the Melanorosauridae, generally considered to be the prosauropod group most closely related to the sauropods. It, too, shows the combination of fibro-lamellar bone and LAGs (and also dense Haversian bone), but precise counts were not given (Ricqlès 1968).

### Histology of the Late Jurassic sauropods

As in the oldest sauropods, the primary bone of the long-bone cortex of later sauropods consists entirely of laminar fibro-lamellar tissue. Commonly, the primary bone lacks growth marks entirely. If present, most are weakly expressed (as modulations; Ricqlès 1983) and polish lines (Sander 1999, 2000), and irregularly spaced LAGs are very rare.

As in the prosauropods and in modern reptiles, but unlike in most large mammals, sauropod dinosaurs apparently reached sexual maturity well before maximum size. An abrupt decrease in vascularization and an increase in tissue organization in the fibro-lamellar bone of the middle to outer cortex document a sudden slowdown in growth best explained by the onset of sexual maturity (Ricqlès et al. 1991). Sauropods reached a distinctive growth plateau which is indicated by a thin layer of lamellar-zonal bone with closely spaced growth marks in the outermost cortex of large individuals (Curry 1999; Sander 2000).

Because of the poor expression or complete lack of growth marks in their fibro-lamellar bone, quantitative estimates of sauropod life-history parameters are the exception. *Janenschia* from Tendaguru (Sander 2000) and *Apatosaurus* from the Morrison Formation (Curry 1999) reached sexual maturity at >11 and >10 years, respectively. One large individual of *Janenschia* stopped growing at >26 years and died at >38 years (Sander 2000). A large individual of *Apatosaurus* (femur length 164 cm) was estimated to be 33 years old and still growing (Sander and Tückmantel 2003). An age estimate of only 15 years for another large *Apatosaurus*



(Erickson et al. 2001) appears too low in comparison with these estimates. Longevity data are not yet available for any other sauropods.

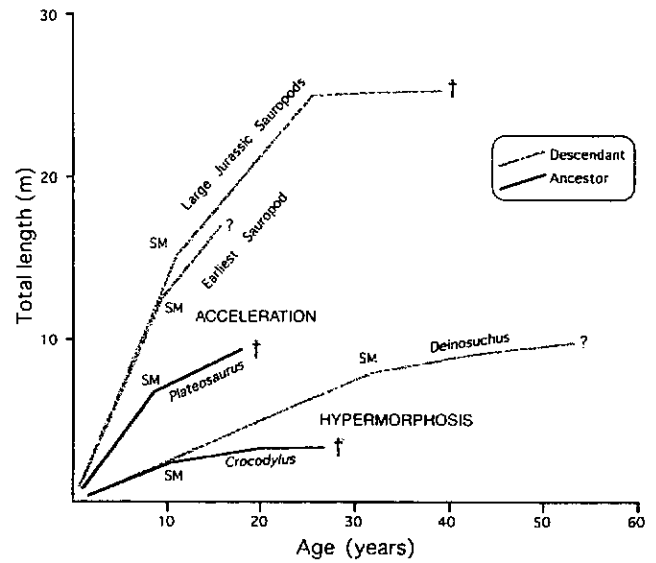
The long-bone histology of Late Jurassic sauropods is in agreement with that of the Middle Jurassic *Lapparentosaurus* from Madagascar (Rimblot-Baly et al. 1995). Detailed histologic data are not yet available for Cretaceous sauropods, but there is no reason to believe that their histology differed from that of the earlier forms.

## Discussion

The qualitative comparison of the bone histology of the large humerus from the Late Triassic of Thailand with that of prosauropods provides unequivocal evidence that the oldest sauropods grew considerably faster than the much smaller prosauropods and at the same rate as in the Late Jurassic sauropods. The quantitative figures for age at sexual maturity and life span for the Late Jurassic sauropods are roughly comparable to those for prosauropods, also indicating that sauropods grew considerably faster than the much smaller prosauropods because they reached a much larger body size in a not much longer life span (Fig. 3).

The occurrence of a typical sauropod bone histology in the oldest known sauropod clearly indicates that the evolutionary process of acceleration (increase in growth rate; McNamara 1997) produced the large body size of sauropods (Fig. 3), and that acceleration was very strong. An alternative scenario, which would call first for phylogenetic size increase by hypermorphosis (prolonged growth at the rate of the ancestor), followed later by an increase in growth rate resulting in a shortened ontogeny, apparently did not take place. This suggests that the key innovation that enabled sauropods to reach gigantic size was present from the beginning of the lineage. The early evolution of very large body size apparently allowed sauropods to be the dominant terrestrial herbivores for at least the entire Jurassic, and thus may well have been the key to the evolutionary success of the Sauropoda.

Acceleration in growth rate was also at work in other dinosaur lineages (Erickson et al. 2001; Padian et al. 2001) and by itself cannot explain the unique body size of sauropods. Gradual phylogenetic size increase



**Fig. 3.** Heterochronic processes in the evolution of gigantism. Large size in the Late Cretaceous crocodilian *Deinosuchus* was achieved by hypermorphosis (prolonged phase of growth at juvenile rate), whereas large size in the Triassic and later sauropods was primarily achieved by acceleration (increase in growth rate). The growth curve for the large Jurassic sauropods summarizes observations for several taxa (Rimblot-Baly et al. 1995; Curry 1999; Sander 1999, 2000). The duration of the juvenile growth phase in the large Triassic sauropod is an estimate. Age data for *Plateosaurus* were obtained during this study, those for crocodiles are from Erickson and Brochu (1999). SM = sexual maturity.

produced by acceleration is probably also seen in other endothermic amniote lineages such as proboscidean mammals. The difference between sauropod dinosaurs and all other terrestrial tetrapod lineages leading to very large representatives is the initial massive increase in growth rate in sauropods, resulting in 'instantaneously' very large animals. The increase in growth rate must have required an equally dramatic increase in metabolic rate.

What evolutionary innovations could have allowed this massive increase in metabolic rates? We speculate that a major adaptation was a bird-like lung, although the performance of other organs and organ systems such as the heart and circulatory systems also would have had to increase greatly. The lungs of living birds, with their unidirectional flow, are twice as efficient as mammalian

**Fig. 2.** Comparison of the bone histology of the prosauropod *Plateosaurus* from the Triassic of Frick (Switzerland) and the large sauropod from the Triassic of Thailand. (a) Cross section of a *Plateosaurus* humerus at mid-shaft, showing a large medullary cavity and clear growth cycles which are more closely spaced with increasing age of the individual; rectangle marks location of sample in (b). (b) Detail of cortical bone; the cortex consists of laminar fibro-lamellar bone with regularly spaced LAGs. (c) Cortex of the large sauropod humerus, note the lack of obvious growth marks; rectangle marks location of sample in (d). (d) Detail; the cortical bone is of the laminar fibro-lamellar type seen in later sauropods.

lungs, greatly decreasing the energetic cost of breathing (Perry and Reuter 1999). While nothing is known about the lungs of prosauropods, there is considerable osteological evidence for bird-like lungs in sauropods, e.g. the highly pneumatized vertebrae of derived sauropods, pointing to the presence of an extensive air sac system (Wedel et al. 2000; Wedel 2003). In addition, features of the axial skeleton of the trunk region suggest that the sauropod lung was attached dorsally (Perry and Reuter 1999).

Even more evidence, osteological (pneumatization of the skeleton) as well as phylogenetic (birds as the descendants of maniraptoran theropods), is strongly suggestive of derived theropod dinosaurs possessing a bird-like lung (Perry 2001). Possibly, a bird-like lung thus arose much earlier than in derived theropods and is a synapomorphy of Saurischia in general. The ability of predators such as *Tyrannosaurus rex* to grow to giant size may have created the evolutionary pressure on size increase in the sauropodomorph lineages. Of course, this pressure must have been met with the ability of the prey to 'outgrow' the predator, resulting in giant size of the prey. The adaptive radiation of saurischian dinosaurs may thus be seen as the arms race between giant carnivores and giant herbivores, the unique gigantism of which (Burness et al. 2001) was facilitated by a super-efficient lung, among other improvements to the organ systems. This would not only answer the question what made gigantism in sauropods possible, but also which selection pressure actually pushed up body size in sauropods as well as theropods.

The hypothesis of super-efficient lungs in saurischian dinosaurs can be tested in at least two ways: (1) by further study of skeletal correlates of lung anatomy, especially in prosauropods; and (2) by modeling saurischian respiratory physiology. Respiratory physiology is well studied in extant vertebrates, and insights from it could be combined with the baseline data for growth rates in saurischians obtained from this and other studies to see if lung efficiency would make a difference.

## Acknowledgements

Permission for destructive sampling of specimens in their care was given by W.-D. Heinrich and H.-P. Schultze (Museum für Naturkunde, Humboldt Universität zu Berlin), H.J. Siber (Sauriermuseum Aathal), R. Wild (Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart), and R. Foelix (Naturmuseum Aarau). Samples of *Thecodontosaurus* were provided by O. Wings (Bonn). C.T. Gee, S. Perry, J. Rust, and K. Sander are thanked for reading earlier versions of the manuscript. Two anonymous reviewers are gratefully

acknowledged for their constructive comments. This work was supported by the DFG, the Graduiertenförderung of North Rhine-Westfalia (both Germany), the Thai Department of Mineral Resources, Maha Sarakham University (Thailand), the Centre National de la Recherche Scientifique (Paris), and the Musée des Dinosauriens (Espéraza, France). This is contribution no. 1 of the DFG research unit "Biology of the sauropod Dinosaurs".

## References

- Alberch, P., Gould, S.J., Oster, G.F., Wake, D.B., 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology* 5, 296–317.
- Benton, M.J., Juul, L., Storrs, G.W., Galton, P.M., 2000. Anatomy and systematics of the prosauropod dinosaur *Thecodontosaurus antiquus* from the Upper Triassic of Southwest England. *J. Vertebr. Paleontol.* 20, 77–108.
- Buffetaut, E., Suteethorn, V., Cuny, C., Tong, H., Le Loeuff, J., Khansubha, S., Jongautcharyakul, S., 2000. The earliest known sauropod dinosaur. *Nature* 407, 72–74.
- Buffetaut, E., Suteethorn, V., Le Loeuff, J., Cuny, C., Tong, H., Khansubha, S., 2002. The first giant dinosaurs: a large sauropod from the Late Triassic of Thailand. *C. R. Palevol.* 1, 103–109.
- Burness, G.P., Diamond, J., Flannery, T., 2001. Dinosaurs, dragons, and dwarfs: the evolution of maximal body size. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 98, 14518–14523.
- Castanet, J., 1994. Age estimation and longevity in reptiles. *Gerontology* 40, 174–192.
- Castanet, J., Francillon-Vieillot, H., Meunier, F.J., Ricqlès, A. de, 1993. Bone and individual aging. In: Hall, B.K. (Ed.), *Bone. Volume 7: Bone Growth* — B. CRC Press, Boca Raton, FL, pp. 245–283.
- Castanet, J., Rogers, K.C., Cubo, J., Boisard, J.-J., 2000. Periosteal bone growth rates in extant ratites (ostrich and emu). Implications for assessing growth in dinosaurs. *C. R. Acad. Sci. Paris Sci. Terre* 323, 543–550.
- Chinsamy, A., 1993. Bone histology and growth trajectory of the prosauropod dinosaur *Massospondylus carinatus* (Owen). *Mod. Geol.* 18, 319–329.
- Curry, K.A., 1999. Ontogenetic histology of *Apatosaurus* (Dinosauria: Sauropoda): new insights on growth rates and longevity. *J. Vertebr. Paleontol.* 19, 654–665.
- Erickson, G.M., Brochu, C.A., 1999. How the "terror crocodile" grew so big. *Nature* 398, 205–206.
- Erickson, G.M., Rogers, K.C., Yerby, S.A., 2001. Dinosaurian growth patterns and rapid avian growth rates. *Nature* 412, 429–433.
- Gould, S.J., 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Gross, W., 1934. Die Typen des mikroskopischen Knochenbaues bei fossilen Stegocephalen und Reptilien. *Z. Anat. Entwicklungsgesch.* 203, 731–764.
- Gunga, H.-C., Kirsch, K., Rittweger, J., Röcker, L., Clarke, A., Albertz, J., Wiedemann, A., Mokry, S., Suthau, T., Wehr, A., Heinrich, W.-D., Schultze, H.-P., 1999. Body size

- and body volume distribution in two sauropods from the Upper Jurassic of Tendaguru (Tanzania). *Mitt. Mus. Natk. Humboldt-Univ. Berlin Geowiss. Reihe 2*, 91–102.
- Long, J.A., McNamara, K.J., 1997. Heterochrony. In: Currie, P.J., Padian, K. (Eds.), *Encyclopedia of Dinosaurs*. Academic Press, San Diego, pp. 311–317.
- Margerie, E. de, Cubo, J., Castanet, J., 2002. Bone typology and growth rate: testing and quantifying “Amprino’s rule” in the mallard (*Anas platyrhynchos*). *C. R. Acad. Sci. Paris Biol.* 325, 221–230.
- McNamara, K., 1997. *Shapes of Time. The Evolution of Growth and Development*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Padian, K., Ricqlès, A. de, Horner, J.R., 2001. Dinosaurian growth rates and bird origins. *Nature* 412, 405–408.
- Perry, F.S., Reuter, C., 1999. Hypothetical lung structure of *Brachiosaurus* (Dinosauria: Sauropoda) based on functional constraints. *Mitt. Mus. Natk. Humboldt-Univ. Berlin Geowiss. Reihe 2*, 75–79.
- Perry, S.F., 2001. Functional morphology of the reptilian and avian respiratory system and its implications for theropod dinosaurs. In: Gauthier, J., Gall, L.F. (Eds.), *New Perspectives on the Origin and Early Evolution of Birds*. Peabody Museum of Natural History, Yale University, New Haven, pp. 429–441.
- Racey, A., Love, M.A., Canham, A.C., Goodall, J.G.S., Polochan, S., Jones, P.D., 1996. Stratigraphy and reservoir potential of the Mesozoic Khorat Group, NE Thailand. *J. Petrol. Geol.* 19, 5–40.
- Ricqlès, A. de, 1968. Recherches paléohistologiques sur les os longs des Tétrapodes I—origine du tissu osseux plexiforme des Dinosauriens Sauropodes. *Ann. Paléontol.* 54, 133–145.
- Ricqlès, A. de, 1980. Croissance périodique, ontogenèse, phylogenèse et stratégies démographiques: le cas des reptiles captorhinomorphes. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 105, 363–369.
- Ricqlès, A. de, 1983. Cyclical growth in the long limb bones of a sauropod dinosaur. *Acta Palaeontol. Pol.* 28, 225–232.
- Ricqlès, A. de, Buffrénil, V. de, 2001. Bone histology, heterochronies and the return of tetrapods to life in water: where are we? In: Mazin, J.-M., Buffrénil, V. de. (Eds.), *Secondary Adaptation of Tetrapods to Life in Water*. Dr. Friedrich Pfeil, Munich, pp. 289–310.
- Ricqlès, A. de, Meunier, F.J., Castanet, J., Francillon-Vieillot, H., 1991. Comparative microstructure of bone. In: Hall, B.K. (Ed.), *Bone. Volume 3: Bone Matrix and Bone Specific Products*. CRC Press, Boca Raton, FL, pp. 1–78.
- Rimblot-Baly, F., Ricqlès, A. de, Zylberberg, L., 1995. Analyse paléohistologique d’une série de croissance partielle chez *Lapparentosaurus madagascariensis* (Jurassique moyen): Essai sur la dynamique de croissance d’un dinosaure sauropode. *Ann. Paléontol. (Invertebr.–Vertebr.)* 81, 49–86.
- Sander, P.M., 1992. The Norian *Plateosaurus* bonebeds of central Europe and their taphonomy. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.* 93, 255–299.
- Sander, P.M., 1999. Life history of the Tendaguru sauropods as inferred from long bone histology. *Mitt. Mus. Natk. Humboldt-Univ. Berlin Geowiss. Reihe 2*, 103–112.
- Sander, P.M., 2000. Long bone histology of the Tendaguru sauropods: implications for growth and biology. *Paleobiology* 26, 466–488.
- Sander, P.M., Tückmantel, C., 2003. Bone lamina thickness, bone apposition rates, and age estimates in sauropod humeri and femora. *Paläontol. Z.* 76, 161–172.
- Seebacher, F., 2001. A new method to calculate allometric length–mass relationships of dinosaurs. *J. Vertebr. Paleontol.* 21, 51–60.
- Seitz, A.L., 1907. Vergleichende Studien über den mikroskopischen Knochenbau fossiler und rezenter Reptilien. *Nova Acta Leopold.* 87, 230–370.
- Thulborn, T., 2003. Comment on “Ascent of dinosaurs linked to an iridium anomaly at the Triassic–Jurassic boundary”. *Science* 301, 169b.
- Upchurch, P., 1998. The phylogenetic relationships of sauropod dinosaurs. *Zool. J. Linn. Soc. Lond.* 124, 43–16103.
- Wedel, M.J., 2003. Vertebral pneumaticity, air sacs, and the physiology of sauropod dinosaurs. *Paleobiology* 29, 243–255.
- Wedel, M.J., Cifelli, R.L., Sanders, R.K., 2000. Osteology, paleobiology, and relationships of the sauropod dinosaur *Sauroposeidon*. *Acta Palaeontol. Pol.* 45, 343–388.
- Wilson, J.A., 2002. Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis. *Zool. J. Linn. Soc.* 136, 217–276.



Systematic Palaeontology (Vertebrate Paleontology)

## First record of a fossil bird from the Early Cretaceous of Thailand

Eric Buffetaut <sup>a,\*</sup>, Gareth Dyke <sup>b</sup>, Varavudh Suteethorn <sup>c</sup>, Haiyan Tong <sup>a</sup>

<sup>a</sup> CNRS, UMR 5125 (Paléoenvironnements et Paléobiosphère), 16, cour du Liégat, 75013 Paris, France

<sup>b</sup> Department of Zoology, University College Dublin, Belfield Dublin 4, Ireland

<sup>c</sup> Palaeontology Section, Bureau of Geological Survey, Department of Mineral Resources, Rama VI Road, Bangkok 10400, Thailand

Received 21 February 2005; accepted 7 June 2005

Available online 28 July 2005

Presented by Yves Coppens

### Abstract

We present the first known occurrence of a Mesozoic fossil bird from Thailand. The new specimen is the distal end of a left humerus, from the Early Cretaceous Sao Khua Formation in the Northeast of the country, and testifies to the presence of a medium-sized avian in these non-marine strata. This is also the first Mesozoic bird known from the whole of Southeast Asia. *To cite this article: E. Buffetaut et al., C. R. Palevol 4 (2005).*

© 2005 Académie des sciences. Published by Elsevier SAS. All rights reserved.

### Résumé

**Première description d'un oiseau fossile du Crétacé inférieur de Thaïlande.** Nous décrivons le premier spécimen d'oiseau mésozoïque trouvé en Thaïlande. Il s'agit de l'extrémité distale d'un humérus gauche, provenant de la formation Sao Khua (Crétacé inférieur), dans le Nord-Est du pays. Ce spécimen indique la présence d'un oiseau de taille moyenne dans cette formation continentale. Il s'agit là du premier oiseau mésozoïque signalé en Asie du Sud-Est. *To cite this article: E. Buffetaut et al., C. R. Palevol 4 (2005).*

© 2005 Académie des sciences. Published by Elsevier SAS. All rights reserved.

**Keywords:** Aves; Early Cretaceous; Sao Khua Formation; Thailand

**Mots clés:** Aves; Crétacé inférieur; Formation Sao Khua; Thaïlande

### Version française abrégée

Les restes d'oiseaux mésozoïques demeurent rares, en particulier dans le Crétacé inférieur. Bien qu'un certain nombre d'énantiornithes aient été découverts ces dernières années dans certains sites européens et asia-

tiques, en général les restes appartenant à d'autres lignées archaïques demeurent peu nombreux. Les formations Yixian et Jiufotang, en Chine, constituent une exception notable, car des centaines de spécimens de l'oiseau primitif *Confuciusornis*, ainsi que des représentants d'autres groupes, y ont été découverts [9,22]. Néanmoins, les données paléontologiques concernant les oiseaux du Crétacé inférieur demeurent maigres dans les autres régions de l'Asie.

\* Corresponding author.

E-mail address: [eric.buffetaut@wanadoo.fr](mailto:eric.buffetaut@wanadoo.fr) (E. Buffetaut).



Dans cette note, nous décrivons le premier spécimen d'oiseau mésozoïque trouvé en Asie du Sud-Est, un humérus incomplet provenant de la formation Sao Khua [4], en Thaïlande. Ce fossile, récolté en 1992, provient d'un affleurement à Khok Kong (Fig. 1), province de Kalasin, dans le Nord-Est de la Thaïlande. Ce site a aussi livré en abondance des dents de crocodiliens et de dinosaures théropodes. La formation Sao Khua fait partie du groupe Khorat [3], une succession de formations continentales bien visibles dans le Nord-Est de la Thaïlande. Elle a livré des restes de vertébrés particulièrement abondants (chondrichthyens, actinoptérygiens, chéloniens, crocodiliens, ptérosaures et dinosaures, ces derniers représentés notamment par le tyrannosauroïde *Siamotyrannus*, le spinosauridé *Siamosaurus*, un ornithomimosaur, et le nemegtosauridé *Phuwiangosaurus*) [4]. Elle affleure dans de nombreuses régions du plateau de Khorat, et est considérée comme s'étant déposée en milieu continental, dans une vaste plaine parcourue par des rivières à faible énergie [17]. Bien qu'elle ait été d'abord considérée comme jurassique, on lui accorde généralement aujourd'hui un âge Crétacé inférieur, à partir d'arguments principalement palynologiques [19,20]. La formation Sao Khua repose en effet sur la formation Phra Wihan, qui a livré des palynomorphes indiquant un âge Berriasien à Barémien [19,20], confirmé par l'étude des traces de fission dans des zircons détritiques [1]. En outre, la formation Sao Khua est recouverte par la formation Phu Phan, elle-même recouverte par la formation Khok Kruat, qui contient le requin hybodont *Thaiodus*, indiquant un âge Aptien–Albien [5], et qui a aussi livré des palynomorphes aptiens [21]. Il ne fait donc pas de doute que la formation Sao Khua est d'âge Crétacé inférieur, anté-Aptien.

Le fragment d'humérus de Khok Kong (collection paléontologique du Department of Mineral Resources, Sahat Sakhan Dinosaur Research Centre, K3-1), très bien conservé, est long de 15,2 mm. Les dimensions du spécimen suggèrent un oiseau comparable en taille à un canard colvert (*Anas platyrhynchos*). Bien qu'elle soit brisée à une courte distance proximale à la fosse brachiale, on peut voir que la diaphyse était légèrement courbée proximale et dorsale. La diaphyse est creuse, avec des parois minces. La partie conservée est naturellement aplatie en direction craniocaudale. L'ensemble de la marge distale montre une angulation ventrale, et un processus, qui pourrait

être homologue du processus flexeur avien, est visible : cette région est bien développée et proéminente, comme chez tous les Néornithes et certains Énantiornithes [8]. En vue craniale, les condyles distaux sont arrondis, bien développés, et font saillie distalement. Le condyle dorsal est bombé et son grand axe est presque perpendiculaire à l'axe de la diaphyse. Le condyle ventral est nettement plus court que le dorsal, la fosse brachiale est peu profonde, mais distincte. S'il était présent, le processus extenseur du condyle dorsal ne devait être que très peu développé. Sur la surface caudale, il n'y a pas de sillons pour les muscles scapulotriceps et humerotricipitalis, et la fosse olécranienne n'est que peu développée.

L'humérus de Khok Kong est le premier reste avien mésozoïque à être décrit d'Asie du Sud-Est, mais pas le premier oiseau fossile de Thaïlande, des spécimens miocènes ayant été signalés dès 1984 [6,7]. Bien qu'incomplet, le fossile de Khok Kong montre deux caractères pouvant donner des informations sur sa position phylogénétique : le grand axe du condyle dorsal est presque perpendiculaire à l'axe de l'os, et la fosse brachiale est peu profonde (caractères 120 et 124 de la liste de Clarke et Norell [10]). Un condyle dorsal transverse est présent chez certains Ornithurines (*Apsaravis*), alors qu'une fosse brachiale peu profonde est considérée comme caractéristique d'*Ichthyornis* et des Néornithes primitifs [10]. La plupart des Énantiornithes, en revanche, n'ont pas de fosse brachiale visible [8]. Les autres caractères visibles sur cette extrémité distale d'humérus (huit caractères de la liste de Clarke et Norell [10]) sont primitifs et donc pas informatifs. Dans l'ensemble, les rares caractères visibles sur le fragment de Khok Kong suggèrent qu'il ne s'agit pas d'un énantiornithe, et que ce pourrait être un ornithurine. Divers ornithurines primitifs ont été décrits du Crétacé inférieur du Nord-Est de la Chine (groupe Jehol), qui est d'âge comparable à celui de la formation Sao Khua.

Les oiseaux du Crétacé inférieur étant rares, toute description de nouveau matériel présente un intérêt, notamment en provenance de régions où les données paléontologiques sur ce groupe sont peu nombreuses. Hors du groupe Jehol (formations Yixian et Jiufotang) du Nord-Est de la Chine [19,23], l'information sur les oiseaux du Crétacé inférieur en Asie est limitée à une poignée d'os provenant de Mongolie et d'Asie centrale [14,18], l'énigmatique *Ambiortus* de Mongolie [13] constituant une exception, car il est connu par un

squelette partiel, mais sa position phylogénétique demeure incertaine [14].

L'humérus de Khok Kong démontre que les oiseaux faisaient partie de la faune du Crétacé inférieur du Nord-Est de la Thaïlande. Le bloc Indochinois, dont le plateau de Khorat fait partie, est apparemment entré en contact avec les blocs chinois dès le Permien supérieur [16], ce qui fait que les faunes de vertébrés mésozoïques du Nord-Est de la Thaïlande montrent des ressemblances avec les assemblages de même âge en Chine [2]. La présence d'oiseaux dans la formation Sao Khua ne peut donc pas surprendre. Compte tenu de ce que l'on sait des assemblages d'oiseaux abondants et variés du groupe Jehol [22,23], ainsi que d'autres restes fossiles aviens plus ou moins énigmatiques du Crétacé d'Asie [11–15], il est probable que d'autres découvertes d'oiseaux crétacés auront lieu en Thaïlande.

## 1. Introduction

The remains of Mesozoic birds are relatively rare, but especially so from the earliest stages of the Cretaceous. Although in recent years a number of enantiornithine birds have been recovered from some Early Cretaceous localities in Europe and Asia, in general the remains of other archaic Mesozoic lineages remain insubstantial at this time. Notable exceptions to this trend are the Yixian and Jiufotang formations of Liaoning Province in northeastern China, and similar formations in nearby provinces, from where hundreds of specimens of the primitive bird *Confuciusornis*, as well as representatives of several other lineages have been discovered [9,22]. However, the fossil record of Early Cretaceous birds from other parts of Asia remains very imperfectly known.

In this paper, we present a description of the first Mesozoic avian material from Southeast Asia, a partial humerus from the Early Cretaceous Sao Khua Formation of Thailand.

## 2. Background and context

The humerus fragment was surface collected in 1992 by one of us (H.T.) from an outcrop of red siltstones of the Sao Khua Formation [4] at the locality of Khok Kong, in Kalasin Province, northeastern Thai-

land. Abundant teeth of crocodilians and theropod dinosaurs have also been found at this locality.

Since the 1970s, remains of fossil vertebrates have been recovered from a number of sites within the Mesozoic non-marine sedimentary sequences (Khorat Group) of northeastern Thailand [3]. In particular, vertebrate fossils are especially abundant in the Sao Khua Formation, which over recent years has yielded the remains of chondrichthyans, actinopterygians, turtles, crocodilians, pterosaurs and dinosaurs (including the tyrannosaurid *Siamotyrannus*, the spinosaurid *Siamosaurus*, an ornithomimosaur, and the nemegtosaurid sauropod *Phuwiangosaurus*) [4].

The Sao Khua Formation outcrops in many parts of the Khorat Plateau in northeastern Thailand (Fig. 1). It is now generally considered to be non-marine, having been deposited in an extensive floodplain with low-energy meandering rivers [17]. Its age, however, has formed the subject of some controversy over the years; early studies suggested a Jurassic age, but it is now generally accepted that the Sao Khua Formation is Early Cretaceous. This assignment is mostly based on palynological studies [19,20]. The Phra Wihan Formation, which underlies the Sao Khua Formation, contains Early Cretaceous palynomorphs, suggesting a Berriasian to Barremian age [19,20], confirmed by fission-track dating on detrital zircons [1]. Therefore, the Sao Khua Formation cannot be older than Early Cretaceous. Its age is further constrained by dating of the Khok Kruat Formation, which overlies the Phu Phan Formation, which itself overlies the Sao Khua Formation. The presence of the freshwater hybodont shark *Thaiodus* suggests an Aptian–Albian age for the Khok Kruat Formation [5], which has also yielded palynomorphs indicating an Aptian age [21]. There is therefore no doubt that the Sao Khua Formation is Early Cretaceous, older than Aptian, in agreement with the vertebrates [4] it has yielded.

The humerus presented here from Khok Kong (K3-1) belongs to the Palaeontological Collection of the Department of Mineral Resources. The specimen is stored at the Sahat Sakhan Dinosaur Research Centre (Sahat Sakhan, Kalasin Province).

## 3. Description

The Khok Kong fragment (K3-1; Fig. 2), 15.2 mm in total length, is from a very well-preserved left

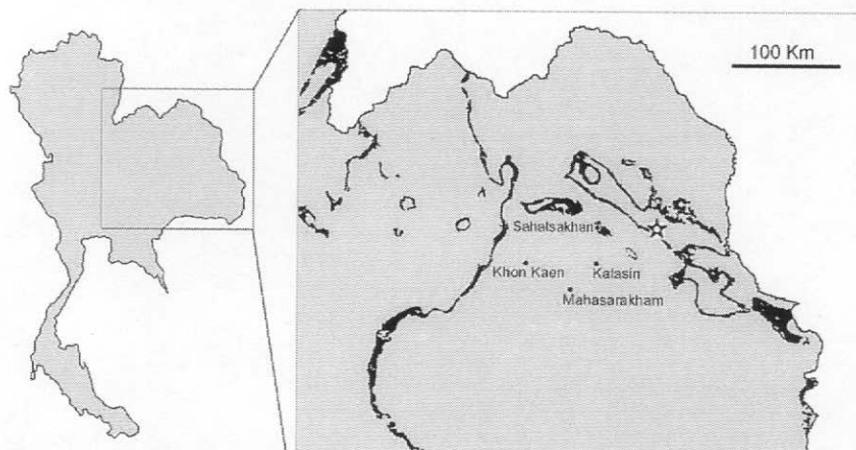


Fig. 1. Map of northeastern Thailand showing outcrops of the Sao Khua Formation (in black) and several cities. The Khok Kong locality is shown by a star. Map courtesy of Lionel Cavin.

Fig. 1. Carte du Nord-Est de la Thaïlande montrant les affleurements de la Formation Sao Khua (en noir) et plusieurs villes. Le gisement de Khok Kong est indiqué par une étoile. Carte aimablement fournie par Lionel Cavin.

humerus. Although broken immediately proximal to the brachial fossa, its shaft is slightly curved proximally and dorsally. The dimensions of this bone suggest a bird comparable to a Mallard Duck (*Anas platyrhynchos*) in size. The shaft of K3-1 is hollow and thin walled; notably, the entire element is naturally flat cranio-caudally. The entire distal margin of this element is angled ventrally and a process that may be homologous to the avian flexor process can be seen; this region is well-developed and projected as in all neornithines and some enantiornithines [8]. In cranial view (Fig. 2),

the distal condyles are well-rounded, well-developed and are projected distally. The dorsal condyle is bulbous and has its long axis orientated at a high angle (almost transverse) with respect to the angle of the shaft. The ventral condyle is much shorter than the corresponding dorsal condyle, the brachial fossa is shallow and well defined. If present at all, the extensor process of the dorsal condyle would have been only very weakly developed (Fig. 3). On the caudal surface, grooves for the scapulotriceps and humerotricipitalis muscles are not present and the olecranon fossa is only weakly developed.

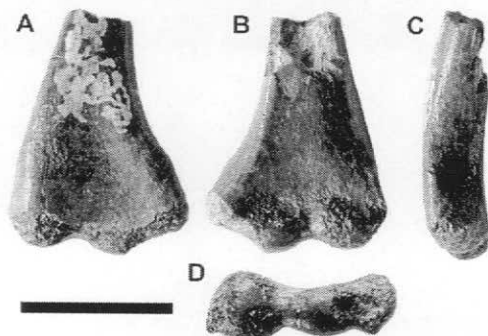


Fig. 2. The bird humerus fragment from Khok Kong (K3-1) in caudal (A), cranial (B), ventral (C), and distal (D) views. Scale bar is 10 mm.

Fig. 2 Le fragment d'humérus d'oiseau de Khok Kong (K3-1) en vues caudale (A), craniale (B), ventrale (C) et distale (D). Barre d'échelle : 10 mm.

#### 4. Discussion

Although the Khok Kong specimen is the first Mesozoic bird to be described from Southeast Asia, it is not the first record of a fossil avian from Thailand – Miocene bird remains have been known from this region since the 1980s [6,7]. Despite the fact that the humerus from Khok Kong is incomplete, it does at least preserve two characters that may provide some information as to its likely phylogenetic position – the long axis of the dorsal condyle is orientated close to 90 degrees (transverse) with respect to the axis of the bone and the brachial fossa is developed as a flat scar (characters 120 and 124, listed in Clarke and Norell [10]). Of these features, a transversely orientated dorsal

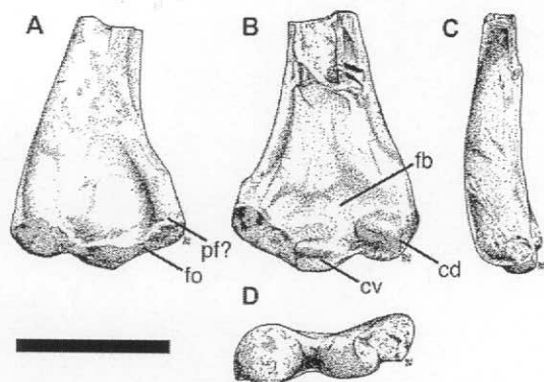


Fig. 3. Interpretative drawings of the bird humerus fragment from Khok Kong (K3-1) in caudal (A), cranial (B), ventral (C), and distal (D) views. Abbreviations: fo, olecranon fossa; pf?, flexor process?; cv, ventral condyle; fb, brachial fossa; cd, dorsal condyle. Scale bar is 10 mm. Drawings by David Waterhouse.

Fig. 3 Dessins interprétatifs du fragment d'humérus d'oiseau de Khok Kong (K3-1) en vues caudale (A), craniale (B), ventrale (C) et distale (D). Abréviations : fo, fosse olécraniennne ; pf?, processus flexeur ? ; cv : condyle ventral ; fb, fosse brachiale ; cd, condyle dorsal. Échelle : 10 mm. Dessins de David Waterhouse.

condyle is seen in some ornithurines (e.g., *Apsaravis*), while a flat brachial fossa is currently considered characteristic of *Ichthyornis* and basal Neornithes [10]. Most enantiornithine birds, for example, do not have a visible brachial fossa [8]. The remaining preserved features visible on this distal part of the humerus (the further eight characters of this region listed in Clarke and Norell [10]) are primitive and thus uninformative. On the whole, the few characters seen on the humerus fragment from Khok Kong suggest that it is not an enantiornithine, and may be an early ornithurine. This is interesting because a number of early ornithurines have been described from the Early Cretaceous Jehol Group of northeastern China, which is roughly coeval with the Sao Khua Formation.

Because Early Cretaceous birds are usually rare in the fossil record, any new descriptions of material of this age are significant. This is especially true of new specimens discovered in regions that continue to have a patchy record with regard to the palaeobiogeography of some groups (such as Southeast Asia). With the notable exception of Jehol Group sediments (Yixian and Jiufotang formations) in northeastern China [22,23], the Asian fossil record of Early Cretaceous birds is limited to just a handful of bones from Mongolia and former Soviet Central Asia [14,18]. The sole exception to this

general trend from Asia outside of China, the enigmatic *Ambiortus* [13] from Mongolia is known from a partial skeleton, but remains of uncertain phylogenetic position [14].

Although incomplete, the new humerus from Khok Kong demonstrates that birds were constituents of the Early Cretaceous vertebrate fauna of northeastern Thailand. The Indochina Block, which includes the Khorat Plateau, apparently came into contact with Chinese blocks in the Late Permian [16], thus Mesozoic vertebrate faunas from northeastern Thailand show similarities with coeval assemblages from China [2]. The occurrence of a bird in the Sao Khua Formation is therefore not unexpected. The likelihood of more material from these deposits is high, simply because the Sao Khua Formation is similar in age to the Chinese Jehol Group, which has yielded several abundant and diverse bird assemblages [22], alongside some other previously described and tantalising Early Cretaceous fossil bird material from other parts of Asia [11–15].

## Acknowledgments

This work was made possible by an exchange agreement between CNRS and the Royal Irish Academy (Ulysses Programme). Field work in Thailand is supported by the Department of Mineral Resources, Thailand Research Fund and CNRS. This is a contribution to the ECLIPSE II Programme of CNRS.

## References

- [1] C. Bristow, P. Howlett, A. Carter, Stratigraphy and sedimentology of the Khorat Group of the Ventiane Basin area of Laos and the western edge of the Khorat Plateau, NE Thailand, in: P. Angsuwathana, T. Wongwanich, W. Tansathien, S. Wongsomak, J. Tulyatid (Eds.), Proc. Int. Symp. Stratigraphic Correlation of Southeast Asia, Department of Mineral Resources, Bangkok, 1994, p. 159.
- [2] E. Buffetaut, V. Suteethorn, The biogeographical significance of the Mesozoic vertebrates from Thailand, in: R. Hall, J.D. Holloway (Eds.), Biogeography and Geological Evolution of Southeast Asia, Backhuys, Leiden, The Netherlands, 1998, pp. 83–90.
- [3] E. Buffetaut, V. Suteethorn, Early Cretaceous dinosaurs from Thailand and their bearing on the early evolution and biogeographical history of some groups of Cretaceous dinosaurs, New Mexico Mus. Nat. Hist. Sci. Bull. 14 (1998) 205–210.

- [4] E. Buffetaut, V. Suteethorn, The dinosaur fauna of the Sao Khua Formation of Thailand and the beginning of the Cretaceous radiation of dinosaurs in Asia, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 150 (1999) 13–23.
- [5] H. Cappetta, E. Buffetaut, V. Suteethorn, A new hybodont shark from the Lower Cretaceous of Thailand, *N. Jahrb. Geol. Paläontol. Monatsh.* 11 (1990) 659–666.
- [6] J. Cheneval, L. Ginsburg, C. Mourer-Chauviré, Découverte d'une avifaune dans le Miocène du Nord de la Thaïlande, *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. II* 299 (1984) 1369–1372.
- [7] J. Cheneval, L. Ginsburg, C. Mourer-Chauviré, B. Ratanasthien, The Miocene avifauna of the Li Mae Long locality, Thailand, *Systematics and Paleocology. J. Southeast Asian Earth Sci.* 6 (1991) 117–126.
- [8] L.M. Chiappe, C.A. Walker, Skeletal morphology and systematics of the Cretaceous euenantiornithes (Ornithothoraces: Enantiornithes), in: L.M. Chiappe, L.M. Witmer (Eds.), *Mesozoic Birds: Above the Heads of the Dinosaurs*, University of California Press, Berkeley, 2002, pp. 240–267.
- [9] L.M. Chiappe, S. Ji, Q. Ji, M.A. Norell, Anatomy and systematics of the Confuciusornithidae (Aves) from the Mesozoic of Northeastern China, *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 242 (1999) 1–89.
- [10] J.A. Clarke, M.A. Norell, The morphology and phylogenetic position of *Apsaravis ukhaana* from the Late Cretaceous of Mongolia, *Am. Mus. Novitates* 3387 (2002) 1–46.
- [11] L.-H. Hou, A Late Mesozoic bird from Inner Mongolia, *Verbr. Palasiat.* 32 (1994) 258–266.
- [12] L.-H. Hou, Z.-C. Liu, A new fossil bird from Lower Cretaceous of Gansu and early evolution of birds, *Sci. Sin.* 27 (1984) 1296–1302.
- [13] E.N. Kurochkin, The relationships of the Early Cretaceous *Ambiortus* and *Otogornis* (Aves: Ambiortiformes), *Smithson. Contrib. Paleobiol.* 89 (1999) 275–284.
- [14] E.N. Kurochkin, Mesozoic birds of Mongolia and the former USSR, in: M.J. Benton, M.A. Shishkin, D.M. Unwin, E.N. Kurochkin (Eds.), *The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia*, Cambridge University Press, Cambridge, 2000, pp. 533–559.
- [15] M.G. Lockley, S.Y.M. Yang, M. Matsukawa, F. Fleming, S.K. Lim, The track record of Mesozoic birds: evidence and implications, *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 336 (1992) 113–134.
- [16] I. Metcalfe, Palaeozoic and Mesozoic geological evolution of the SE Asian region: multidisciplinary constraints and implications for biogeography, in: R. Hall, J.D. Holloway (Eds.), *Biogeography and Geological Evolution of Southeast Asia*, Backhuys, Leiden, The Netherlands, 1998, pp. 25–41.
- [17] C. Mouret, H. Heggemann, J. Gouadain, S. Krisadasima, Geological history of the siliciclastic Mesozoic strata of the Khorat Group in the Phu Phan range area, northeastern Thailand, in: T. Thanasuthipitak (Ed.), *Int. Symp. Biostratigraphy on Mainland Southeast Asia: Facies and Palaeontology*, Chiang Mai University, Chiang Mai, Thailand, 1993, pp. 23–49.
- [18] L.A. Nesson, Mesozoic and Palaeogene birds of the USSR and their palaeoenvironments, *Science Series, Nat. Hist. Mus. Los Angeles County* 36 (1992) 465–478.
- [19] A. Racey, J.G.S. Goodall, M.A. Love, S. Polachan, P.D. Jones, New age data for the Mesozoic Khorat Group of northeastern Thailand, in: P. Angsuwathana, T. Wongwanich, W. Tansathien, S. Wongsomak, J. Tulyatid (Eds.), *Proc. Int. Symposium on Stratigraphic Correlation of Southeast Asia*, Department of Mineral Resources, Bangkok, 1994, pp. 245–252.
- [20] A. Racey, M.A. Love, A.C. Canham, J.G.S. Goodall, S. Polachan, P.D. Jones, Stratigraphy and reservoir potential of the Mesozoic Khorat Group, NE Thailand. Part I: Stratigraphy and sedimentary evolution, *J. Pet. Geol.* 19 (1996) 5–40.
- [21] N. Sattayarak, S. Srigulawong, M. Patarametha, Subsurface stratigraphy of the non-marine Mesozoic Khorat Group, northeastern Thailand, *GEOSEA VII Abstracts*, Bangkok, 1991, p. 36.
- [22] Z. Zhou, The origin and early evolution of birds: discoveries, disputes, and perspectives from the fossil record, *Naturwissenschaften* 19 (2004) 455–471.
- [23] Z. Zhou, P.M. Barrett, J. Hilton, An exceptionally preserved Lower Cretaceous ecosystem, *Nature* 421 (2003) 807–814.

**ผลงานทางวิชาการ ข.  
การตีพิมพ์ผลงานระดับประเทศ**



## รายงานเบื้องต้น การจัดการซากดึกดำบรรพ์เชียงใหม่

นายวรารุณ สุธีธร<sup>1</sup> นายอัมพร คำชู<sup>1</sup> นายอุดม จำรัสไว<sup>1</sup> นายเสกสรร ใจวังโลก<sup>1</sup> นางสาวกมลลักษณ์ วงษ์โก<sup>1</sup>  
นางสาววนิดา ดันพรหม<sup>1</sup> นายสายยันต์ อินทะสร้อย<sup>2</sup> นายพิสิทธิ์ ยวงเดชกล้า<sup>3</sup> และ นายสถาพร กาวินทร<sup>3</sup>  
<sup>1</sup>กลุ่มงานมาตรฐานโบราณชีววิทยา สำนักธรณีวิทยา กรมทรัพยากรธรณี  
<sup>2</sup>ศูนย์ศึกษาวิจัยไดโนเสาร์ภูกุ่มข้าว  
<sup>3</sup>ส่วนทรัพยากรแร่ 3 สำนักทรัพยากรแร่ กรมทรัพยากรธรณี

### คำนำ

โครงการจัดการซากดึกดำบรรพ์เชียงใหม่ จังหวัดพะเยา เป็นหนึ่งในงานของโครงการของ ศูนย์ศึกษาวิจัยไดโนเสาร์ภูกุ่มข้าวที่รับผิดชอบ ร่วมกับส่วนทรัพยากรแร่ 3 ซากดึกดำบรรพ์ เชียงใหม่ พบครั้งแรกประมาณเดือนสิงหาคม 2545 โดยชาวบ้านหนองกลาง หมู่ 7 ตำบลบ้านม่วง อำเภอ เชียงใหม่ กลุ่มหนึ่งที่เข้าไปหาเห็ดในป่าบริเวณดอย แก่งหลวง เมื่อนายทองอินทร์ สรรพช่าง ทราบข่าว จึงได้เข้าไปทำการขุดและนำกระดูกมามอบให้นาย สมัคร ชัยตรุน ซึ่งเป็นพัฒนาการอำเภอเชียงใหม่ ต่อมานายสมัครตั้งใจจะนำกระดูกดังกล่าวไปโชว์ ในงานลอยกระทงแต่ยังไม่ได้ทำ ก็มีเหตุให้นายสมัคร ล้มป่วยลงและถึงแก่ชีวิตเมื่อวันที่ 29 พฤศจิกายน 2545 ทำให้มีการวิพากษ์วิจารณ์เกี่ยวกับอาถรรพ์ ของกระดูกดังกล่าวและยังไม่ทราบแน่ชัดว่ากระดูก ดังกล่าวเป็นกระดูกของสัตว์อะไร ต่อมาคุณอมฤต สุวรรณเสวต หัวหน้าเหมืองแร่ลิกันต์ อำเภอเชียง ใหม่ทราบข่าวจึงแจ้งให้นายวรารุณ สุธีธร หัวหน้า ศูนย์ศึกษาวิจัยไดโนเสาร์ภูกุ่มข้าวเข้ามาทำการตรวจสอบกระดูกดังกล่าว

วันที่ 17 ธันวาคม 2545 คณะนายวรารุณ สุธีธรได้สำรวจตรวจสอบเบื้องต้นพบว่าเป็นกระดูก ของไดโนเสาร์ พวกซอโรพอด

### วัตถุประสงค์

เพื่อศึกษาวิจัยซากดึกดำบรรพ์ของไดโนเสาร์ จากแหล่งดอยแก่งหลวง อำเภอเชียงใหม่ จังหวัด พะเยา โดยทำการสำรวจขุดค้นอย่างเป็นระบบและ ทำการเคลื่อนย้ายตัวอย่างกลับมายังห้องปฏิบัติการ เพื่อทำการอนุรักษ์ซ่อมแซม จัดเก็บตัวอย่างให้เป็น ระบบและจัดแสดงให้บริการเพื่อการศึกษาทางภาค เหนือ พร้อมทั้งหาแนวทางการพัฒนาเพื่อให้เป็น แหล่งท่องเที่ยวเชิงอนุรักษ์ที่สำคัญแห่งหนึ่งของ จังหวัดพะเยา

### ลักษณะทางธรณีวิทยา

หลุมขุดค้นซากดึกดำบรรพ์ตั้งอยู่บริเวณ ดอยแก่งหลวง บ้านหนองกลาง หมู่ 7 ตำบลบ้านม่วง จังหวัดพะเยา บริเวณที่พบซากดึกดำบรรพ์เป็นเนิน เขาเตี้ยๆ ประกอบด้วยชั้นหินแดง (Red beds) ได้แก่ หินโคลน หินดินดาน แทรกสลับกับหินทรายแป้ง หินทรายและหินกรวดมน เนื้อหินส่วนใหญ่มีสีแดง อมส้ม และแดงอมม่วงมีองค์ประกอบของปูน (Calcareous) และมักพบก้อนปูน (Concretion lime) ปนอยู่ใน เนื้อหินและถูกปิดทับด้วยหินทัฟฟ์ และหินชั้นภูเขาไฟที่ประกอบด้วยเศษหินไรโอไรต์ โครงสร้างของชั้นหินส่วนใหญ่เอียงเทไปทางด้านทิศ ตะวันออก

## ผลการดำเนินงาน

จากลักษณะทางธรณีวิทยาบริเวณที่พบซากดึกดำบรรพ์เป็นชั้นหินทรายสีแดง ของกลุ่มหินโคราชช่วงยุคจูแรสสิกตอนปลายถึงครีเทเชียสตอนต้น คณะสำรวจได้ทำการตรวจสอบและสำรวจบริเวณใกล้เคียง พบกระดูกของไดโนเสาร์จำนวนมากมาย ทั้งสภาพที่สมบูรณ์และแตกหักภายในหลุมขุดประมาณ 1 ตารางเมตร ลึกประมาณ 50 เซนติเมตร ประกอบด้วย กระดูกส่วนหาง กระดูกซี่โครง กระดูกสะโพก และกระดูกขา เป็นกระดูกของไดโนเสาร์พวกซอโรพอดกินพืชเป็นอาหาร คอยาว หางยาว เดินสี่ขา ความยาวประมาณ 15 เมตร และได้ทำการขุดสำรวจเบื้องต้น โดยทำการเปิดหน้าดินออกไปเป็นบริเวณกว้างประมาณ 5 เมตร ยาวประมาณ 7 เมตร ลึก 2 เมตร พบแนวของกระดูกไดโนเสาร์เรียงต่อไปทางด้านเหนือ จำนวนมากกว่า 20 ชิ้น และได้ทำการอนุรักษ์ชิ้นกระดูกบางส่วนที่แตกหักเสียหายขึ้นมาจากหลุมขุดค้นเพื่อนำกลับมาทำการซ่อมแซม ทำความสะอาดยังศูนย์ศึกษาวิจัยไดโนเสาร์ภูกุ่มข้าวส่วนกระดูกที่อยู่ในสภาพสมบูรณ์ได้นำไปจัดแสดงยังที่ว่าการอำเภอเชียงม่วน

ปัจจุบันทางอำเภอเชียงม่วน นำทีมโดย นายสันต์ สุวรรณเลิศ นายอำเภอ พร้อมด้วยเจ้าหน้าที่อุทยานแห่งชาติดอยภูนาง และองค์การบริหารส่วนตำบลบ้านมางได้จัดสรรงบประมาณเพื่ออำนวยความสะดวกให้กับนักท่องเที่ยว โดยมีการจัดทำป้ายความรู้ซึ่งประสานงานกับทางศูนย์ศึกษาวิจัยไดโนเสาร์ภูกุ่มข้าวให้ความรู้จัดสร้างที่นั่งพักผ่อนหย่อนใจที่จอดรถตลอดจนสร้างหลังคาครอบหลุมขุดค้นชั่วคราวขึ้น พร้อมทั้งจัดทำแนวรั้วป้องกันและร่องระบายน้ำเพื่อป้องกันกระดูกไดโนเสาร์

## บทสรุปและข้อเสนอแนะ

การจัดการซากดึกดำบรรพ์เชียงม่วน จังหวัดพะเยา สามารถสรุปการศึกษาเบื้องต้นพอสังเขปได้ดังนี้

1. สภาพธรณีวิทยาของแหล่งซากดึกดำบรรพ์เชียงม่วน ชั้นหินที่พบฟอสซิลเป็นชั้นหินแดงของกลุ่มหินโคราชที่ยังไม่ทราบหมวดหิน

2. กระดูกไดโนเสาร์ที่พบประกอบไปด้วยกระดูกส่วนหาง กระดูกซี่โครง กระดูกสะโพก และกระดูกขา ลักษณะของกระดูกเป็นของไดโนเสาร์พวกซอโรพอด กินพืชเป็นอาหาร คอยาว หางยาว เดินสี่ขา ความยาวประมาณ 15 เมตร

3. ขุดหินสีแดง (Red beds) มีการกระจายตัวเป็นบริเวณค่อนข้างกว้าง ครอบคลุมเขตอำเภอเชียงม่วน และอำเภอข้างเคียง ได้แก่ อำเภอจุน และอำเภอเชียงคำ ซึ่งอยู่ทางด้านทิศเหนือของตัวอำเภอเชียงม่วน คาดว่าชั้นหินแดงในบริเวณดังกล่าวนี้ มีโอกาสที่จะพบร่องรอยหรือซากดึกดำบรรพ์ไดโนเสาร์ได้ เนื่องจากมีลักษณะทางธรณีวิทยาที่คล้ายคลึงกัน ซึ่งบ่งบอกได้ว่าสภาพแวดล้อมการสะสมตัวเป็นแบบเดียวกัน

4. ซากดึกดำบรรพ์กระดูกไดโนเสาร์ที่พบขณะนี้กำลังอยู่ระหว่างการศึกษาวิจัยแต่ข้อมูลที่ได้ยังไม่เพียงพอในการบ่งชี้ชนิดที่แน่นอน ดังนั้นจำเป็นต้องมีการสำรวจซากดึกดำบรรพ์ไดโนเสาร์เพื่อให้ได้หลักฐานเพิ่มเติมสำหรับการศึกษาวิจัยต่อไป

## กิตติกรรมประกาศ

ผลการวิจัยครั้งนี้ได้รับการสนับสนุนจากสำนักธรณีวิทยา กรมทรัพยากรธรณี กระทรวงทรัพยากรธรรมชาติและสิ่งแวดล้อม โครงการพัฒนาองค์ความรู้และศึกษานโยบายการจัดการทรัพยากรชีวภาพในประเทศไทย (ศูนย์พันธุวิศวกรรมและเทคโนโลยีชีวภาพแห่งชาติ สำนักงานพัฒนาวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยีแห่งชาติ และสำนักงานกองทุนสนับสนุนการวิจัย รหัสโครงการ BRT\_R\_24500) ศูนย์บรรพชีวิน มหาวิทยาลัยมหาสารคาม The Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS) และ The Musée des Dinosauriens (Espiraza)

## รายงานเบื้องต้น การศึกษาวิจัยซากปลาโบราณแหล่งภูน้ำจั้น จังหวัดกาฬสินธุ์

นายวรารุณ สุธีธร<sup>1</sup> นายอัมพร คำชู<sup>1</sup> นายอุดม จำรัสไว<sup>1</sup> นายเสกสรร ใจวังโลก<sup>1</sup> นางสาวกมลลักษณ์ วงษ์โก<sup>1</sup>  
นางสาววนิดา ดันพรหม<sup>1</sup> นายสายยันต์ อินทะสร้อย<sup>2</sup> นายพิสิทธิ์ ยวงเดชกล้า<sup>3</sup> และ Lionel Cavin<sup>3</sup>

<sup>1</sup>ฝ่ายโบราณชีววิทยา กรมทรัพยากรธรณี

<sup>2</sup>ศูนย์ศึกษาวิจัยไดโนเสาร์ภูมู้มข้าว

<sup>3</sup>Department of Palaeontology, The Natural History museum, Cromwell Road, London SW7 5BD-UK

### คำนำ

การศึกษาวิจัยซากปลาโบราณแหล่งภูน้ำจั้น จังหวัดกาฬสินธุ์ ถือเป็นส่วนหนึ่งของการศึกษาวิจัย ซากดึกดำบรรพ์ของศูนย์ศึกษาวิจัยไดโนเสาร์ภูมู้มข้าว ฟอสซิลในแหล่งภูน้ำจั้น พบครั้งแรกโดยพระอาจารย์ คักดีดา อัมมรโต เจ้าอาวาสวัดพุทธบุตร ตำบล กุดสิมคุ้มใหม่ อำเภอกุฉินารายณ์ อยู่ใน เขตบ้านดงเหนือ ตำบลเหล่าใหญ่ อำเภอกุฉินารายณ์ จังหวัดกาฬสินธุ์ เป็นชิ้นส่วนของเกล็ดลักษณะแข็ง สีดำเป็นเงาวาวรูปสี่เหลี่ยมขนมเปียกปูนแต่ไม่ทราบ แน่ชัดว่าเป็นเกล็ดอะไรจึงให้นายวรารุณ สุธีธร ผู้เชี่ยวชาญ จากกรมทรัพยากรธรณี เข้ามาตรวจสอบ เบื้องต้น เมื่อวันที่ 5 เมษายน 2541 พบว่าเป็นซาก ปลาโบราณจำพวกหนึ่ง ต่อมาชาวบ้านบริเวณใกล้เคียง ได้เข้าไปขุดค้นบริเวณเนินเขา พบซากปลาโบราณ จำนวนหนึ่ง แต่มีเหตุอาเพศเกิดขึ้นทำให้ผู้ขุดเอา ปลาโบราณไปเป็นสมบัติส่วนตัวถึงแก่ชีวิตหลายราย ต้องนำปลาไปคืนยังแหล่งขุดค้นบางส่วนก็นำไปมอบ ไว้ที่วัดพุทธบุตร ต่อมาคณะสำรวจไดโนเสาร์ไทย- ฝรั่งเศส นำทีมโดยนายวรารุณ สุธีธร และ ดร.เลียว เนล เควิน ได้เข้าไปทำการตรวจสอบและทำการขุด สืบหาซากอย่างเป็นระบบในแหล่งภูน้ำจั้น จังหวัด กาฬสินธุ์ ตั้งแต่วันที่ 30 มีนาคม-20 เมษายน 2545 และวันที่ 30 มกราคม-16 พฤษภาคม 2546

### วัตถุประสงค์

เพื่อศึกษาวิจัยซากดึกดำบรรพ์ของสัตว์ มีกระดูกสันหลังจากแหล่งต่างๆ ทั่วประเทศ โดย สืบหาและขุดสำรวจแหล่งซากดึกดำบรรพ์ของสัตว์ มีกระดูกสันหลังที่มีศักยภาพอย่างเป็นระบบ ขนย้าย ตัวอย่างกลับมายังห้องปฏิบัติการ ทำการอนุรักษ์ ซ่อมแซม ศึกษาวิจัย จัดเก็บตัวอย่าง อย่างเป็นระบบ และจัดแสดงให้บริการการศึกษาอย่างยั่งยืน

ซากปลาโบราณในแหล่งภูน้ำจั้น จังหวัด กาฬสินธุ์ เป็นการสำรวจขุดค้นแหล่งซากดึกดำบรรพ์ ของสัตว์มีกระดูกสันหลังอย่างเป็นระบบ เพื่อทำการ ศึกษาวิจัยรายละเอียดและจัดทำรายงานเบื้องต้น นำเสนอสำนักธรณีวิทยา

### ลักษณะทางภูมิประเทศ

หลุมขุดค้นซากดึกดำบรรพ์ปลา เลปิโดเทส ตั้งอยู่บริเวณภูน้ำจั้น เขตบ้านดงเหนือ ตำบลเหล่าใหญ่ อำเภอกุฉินารายณ์ จังหวัดกาฬสินธุ์ เป็นพื้นที่ป่าสงวน แห่งชาติภูโหล่ย การวางตัวของแนวเขาอยู่ในแนว ตะวันตกเฉียงเหนือ - ตะวันออกเฉียงใต้ ยอดเขามี ความสูงจากระดับน้ำทะเลปานกลาง 210 เมตร ห่าง จากหลุมขุดค้นไปทางทิศตะวันออกเฉียงใต้ประมาณ 300 เมตร พบน้ำซับ (Spring) ซึ่งชาวบ้านเรียกว่า “น้ำจั้น” เพราะมีน้ำซับไหลออกมาตลอดปีลงสู่ห้วยน้ำจั้น

### ลักษณะทางธรณีวิทยา

บริเวณภูน้ำจั้น มีลักษณะทางธรณีวิทยาเป็นภูเขาหินตะกอนที่เกิดการตกตะกอนบนบก อยู่ในกลุ่มหินโคราช ประกอบด้วย 2 หมวดหิน ได้แก่ หมวดหินพระวิหาร ซึ่งประกอบด้วยชั้นหินทรายสีน้ำตาลแดง เนื้อละเอียดถึงหยาบ บางบริเวณพบหินกรวดอยู่ในยุคครีเทเชียสตอนต้น อายุประมาณ 140 ล้านปี ชั้นหินเกิดจากการตกตะกอนและสะสมตัวของแม่น้ำแบบประสานสายและแม่น้ำโค้งวัด วางตัวปิดทับหมวดหินภูกระดึงซึ่งประกอบด้วย ชั้นหินทรายแป้ง สีแดงปนม่วงเนื้อละเอียดถึงละเอียดมากปนไมกาและชั้นหินทรายสีเทาปนเขียวเนื้อละเอียดถึงหยาบอยู่ในยุคจูแรสซิกตอนปลาย อายุประมาณ 150 ล้านปี ชั้นหินเกิดจากการตกตะกอนบริเวณสองฝั่งของที่ราบลุ่มน้ำท่วมถึง ซึ่งเป็นหมวดหินที่พบซากปลาโบราณ ชั้นหินทั้งหมดเอียงเท ประมาณ 10 องศา ไปทางทิศตะวันตกเฉียงใต้

### ลักษณะทางโบราณชีววิทยา

ซากปลาโบราณพบในชั้นหินทรายแป้ง เนื้อละเอียดสีน้ำตาลแดง หมวดหินภูกระดึง ซึ่งมีการค้นพบสูง จากการศึกษาเบื้องต้นพบว่าเป็นปลา เลปิโดเทส ซึ่งเป็นปลาน้ำจืดมีความยาวประมาณ 30-60 เซนติเมตร และมีเกล็ดแข็งลักษณะรูปขนมเปียกปูน กินพืชเป็นอาหาร มีอยู่มากในช่วงมหายุคมีโซโซอิก สูญพันธุ์ไปเมื่อ 65 ล้านปีที่แล้ว สันนิษฐานได้ว่าในอดีตบริเวณที่พบฟอสซิลน่าจะเป็นบึงโบราณที่มีขนาดใหญ่มีปลาอาศัยอยู่เป็นจำนวนมากบางปีเกิดช่วงแล้งยาวนานกว่าปกติทำให้น้ำแห้งปลาตาย และซากปลาก็ถูกโคลนทับถมไว้ ทำให้อากาศโดยเฉพาะก๊าซออกซิเจนซึ่งเป็นส่วนสำคัญในการเติบโตของแบคทีเรียไม่สามารถเข้าถึงซากปลา ทำให้ซากปลาถูกเก็บรักษาไว้ในชั้นหินกลายเป็นฟอสซิลเหลือมาจนถึงปัจจุบัน

### ลักษณะสัณฐานวิทยาของปลา เลปิโดเทส

ปลา เลปิโดเทส เป็นปลาในกลุ่มเซมิโอนอิดส์ (Semionotids) ปลาในกลุ่มนี้มีวิวัฒนาการของขากรรไกรแตกต่างจากปลากลุ่มอื่นๆ ในช่วงมหายุคมีโซโซอิก โดยกระดูกขากรรไกรค่อนข้างสั้นและไม่เชื่อมต่อกับกระดูกแก้มแต่ในอดีตกระดูกเหล่านี้เคยเชื่อมต่อกัน การเคลื่อนที่ของขากรรไกรที่มีลักษณะดังกล่าวจะทำให้ปลาสามารถอ้าปากคล้ายรูปท้อและสามารถดูดอาหารในระยะใกล้เข้ามาได้ ซึ่งต่างจากปลายุคแรกๆ กลุ่มอื่นโดยจะดูดกลืนอาหารได้เมื่ออยู่ใกล้ๆ ปาก

นอกจากนั้นปลา เลปิโดเทส ยังมีลักษณะของเกล็ดแข็งที่ช่วยในการดำรงโครงสร้างซึ่งทำหน้าที่ช่วยกระดูกแกนกลางลำตัวที่ยังไม่พัฒนาเหมือนปลายุคหลังในช่วงเทอร์เชียรี

### ผลการดำเนินงาน

ในช่วงปีงบประมาณ 2546 ทางศูนย์ศึกษาวิจัยไดโนเสาร์ ได้ทำการขุดค้นแหล่งซากดึกดำบรรพ์ปลา เลปิโดเทส ในช่วงเดือนมกราคมถึงเดือนพฤษภาคม 2546 โดยทำการขุดสำรวจพื้นที่หลุมขุดค้นซึ่งเป็นที่ลาดไหล่เขาออกไปเป็นบริเวณกว้างประมาณ 7 เมตร ยาวประมาณ 16 เมตร และลึกจากผิวดิน ลงไป 4 เมตร จากการทำการเปิดหน้าดินออกทำให้พบชั้นการวางตัวของปลา เลปิโดเทส ในทิศทางตะวันออก - ตะวันตก ซากดึกดำบรรพ์ของปลาเลปิโดเทส ที่พบมีทั้งตัวที่มีสภาพสมบูรณ์และไม่สมบูรณ์จำนวนมาก นอกจากนี้ได้ทำการขุดสำรวจเพิ่มเติมออกไปจากแนวเดิมไปทางด้านทิศตะวันตกเฉียงใต้ เพื่อขุดทดสอบหาแนวการวางตัวของซากดึกดำบรรพ์ปลา เลปิโดเทส และทำการเคลื่อนย้ายซากดึกดำบรรพ์ปลา เลปิโดเทส กลับมาทำการอนุรักษ์ ซ่อมแซม ทำความสะอาด และทำการศึกษายังศูนย์ศึกษาวิจัยไดโนเสาร์ภูภักดิ์

คณะสำรวจได้จัดทำกำบังป้องกันแหล่งปลาโบราณภูน้ำจัน โดยจัดทำหลังคาชั่วคราวครอบหลุมขุดค้นชั่วคราว และขุดร่องน้ำ เพื่อกันน้ำฝนท่วมแหล่ง แต่ยังไม่สามารถป้องกันฝนซึ่งตกหนักในช่วงฤดูฝนได้จึงทำการปิดกลบแหล่งหลุมขุดค้นเพื่อป้องกันการเสียหาย และจะได้ทำการขุดค้นอย่างเป็นระบบต่อไปในช่วงฤดูแล้งหน้า

### บทสรุปและข้อเสนอแนะ

การศึกษาวิจัยซากปลาโบราณแหล่งภูน้ำจัน จังหวัดกาฬสินธุ์ สามารถสรุปการศึกษาเบื้องต้นพอสังเขปได้ดังนี้

1. สภาพธรณีวิทยาของแหล่งภูน้ำจัน ชั้นหินที่พบฟอสซิลปลาเลปิโดเทส อยู่ในหมวดหินภูกระดึงเป็นชั้นหินทรายแป้ง สีแดงปนม่วงเนื้อละเอียดถึงละเอียดมากปนไมกา

2. ซากปลาโบราณที่ทำการศึกษาวิจัย ณ แหล่งภูน้ำจัน จังหวัดกาฬสินธุ์ เป็นปลา เลปิโดเทส มีเกล็ดแข็งลักษณะเป็นรูปขนนกเป็ดกบูน กินพืชเป็นอาหาร พบในช่วงมหายุค มีโซโซอิกและสยุพันธ์ไปพร้อมกับไดโนเสาร์

3. ปลา เลปิโดเทส มีลักษณะขากรรไกรค่อนข้างสั้นและไม่เชื่อมต่อกันกับกระดูกแก้ม ทำให้การอำพรางคล้ายรูปท้อและทำให้สามารถดูดเหยื่อเข้ามาได้ ส่วนลักษณะเกล็ดที่แข็งจะคอยช่วยค้ำจุนร่างกาย

4. จากการที่ปลา เลปิโดเทส มีลักษณะของเกล็ดแข็งทำหน้าที่ค้ำจุนร่างกายแทนกระดูกแกนกลางลำตัวทำให้เมื่อเกิดเป็นฟอสซิลยังคงรูปร่างลักษณะของเกล็ดเป็นตัวปลา ซึ่งแตกต่างกับปลาในช่วงเทอร์เชียรีที่กระดูกแกนกลางลำตัวพัฒนาให้มีความแข็งช่วยค้ำจุนร่างกายแทนเกล็ดทำให้เมื่อเกิดเป็นฟอสซิลจึงเหลือเฉพาะกระดูก

5. ในบริเวณแหล่งภูน้ำจันยังพบซากดึกดำบรรพ์ของปลากินเนื้อ ความยาวประมาณ 95 เซนติเมตร ปัจจุบันอยู่ในขั้นตอนของการศึกษาวิจัย

6. นอกจากการค้นพบปลา เลปิโดเทส และปลากินเนื้อแล้วคณะสำรวจยังค้นพบชิ้นส่วนของหัวกะโหลกและแผ่นกระดูกฟันของปลาปอด (lungfish) ซึ่งเป็นปลาน้ำจืดตระกูลที่ใช้ปอดในการหายใจ คาดว่าน่าจะอยู่ในช่วงไทรแอสสิกถึงครีเทเชียสตอนต้น จากลักษณะของแผ่นกระดูกฟันพบว่ามีลักษณะใกล้เคียงกับ *Ferganoceratodus jurassicus*

7. แหล่งปลาโบราณภูน้ำจันเป็นแหล่งซากดึกดำบรรพ์ปลาที่สมบูรณ์แหล่งแรกของประเทศไทย ที่มีการขุดสำรวจและการศึกษาวิจัยอย่างเป็นระบบ ควรที่จะพัฒนาแหล่งภูน้ำจันให้เป็นแหล่งความรู้ใหม่ที่รู้จักกันในระดับโลก

### กิตติกรรมประกาศ

ผลการวิจัยครั้งนี้ได้รับการสนับสนุนจากสำนักธรณีวิทยา กรมทรัพยากรธรณี กระทรวงทรัพยากรธรรมชาติและสิ่งแวดล้อม โครงการพัฒนาองค์ความรู้และศึกษานโยบายการจัดการทรัพยากรชีวภาพในประเทศไทย (ศูนย์พันธุวิศวกรรมและเทคโนโลยีชีวภาพแห่งชาติสำนักงานพัฒนาวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยีแห่งชาติ และสำนักงานกองทุนสนับสนุนการวิจัย รหัสโครงการ BRT R\_245007 ศูนย์บรรพชีวิน มหาวิทยาลัยมหาสารคาม The Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS) และ The Musé e des Dinosaurés (Espérraza)

# รายงานเบื้องต้น การศึกษาวิจัยแหล่งรอยตีนไดโนเสาร์ อำเภอกำแพงแสน จังหวัดนครพนม

นางสาวกมลลักษณ์ วงษ์โก<sup>1</sup> นายวรารัฐ สุธีธร<sup>1</sup> นายอุดม จำรัสไว<sup>1</sup>  
นางสาววนิดา ตันพรหม<sup>1</sup> นายสายยันต์ อินทะสร้อย<sup>2</sup> นายพิสิทธิ์ ยวงเดชกล้า<sup>2</sup> และ Jean Le Loeuff<sup>3</sup>  
<sup>1</sup>ศูนย์ศึกษาวิจัยไดโนเสาร์ภูกุ้มข้าว <sup>2</sup> ส่วนวิจัยซากดึกดำบรรพ์และฟิสิกส์ธรณีวิทยา  
สำนักธรณีวิทยา กรมทรัพยากรธรณี

## คำนำ

การศึกษาวิจัยแหล่งรอยตีนไดโนเสาร์อำเภอกำแพงแสน จังหวัดนครพนม เป็นส่วนหนึ่งของการศึกษาวิจัยซากดึกดำบรรพ์ ของศูนย์ศึกษาวิจัยไดโนเสาร์ภูกุ้มข้าว ร่องรอยของรอยตีนไดโนเสาร์ พบครั้งแรกโดยนายณเรศ สัตยารักษ์ จากกรมเชื้อเพลิงธรรมชาติ พานักธรณีวิทยา ไปศึกษาที่อำเภอกำแพงแสน จังหวัดนครพนม พบรอยตีนไดโนเสาร์ในผิวหน้าของหินทรายสีน้ำตาลแดง ซึ่งมีร่องรอยคลื่นและระแหงโคลนจำนวนมาก รอยตีนที่พบอยู่บนก้อนหินทรายที่ถูกกระเบิดออกจากที่แล้วเป็นก้อนขนาดใหญ่เพื่อที่จะให้คนงานย่อยออกเป็นก้อนเล็ก ๆ สำหรับเอาไปถมตลิ่งริมฝั่งแม่น้ำ ซึ่งเป็นของเอกชนที่ดำเนินการทำเหมืองโดย บริษัท สหรุ่งเรือง จำกัด ริมทางหลวง สายนครพนม - บ้านแพง ที่กิโลเมตร 257 ห่างจากอำเภอกำแพงแสน ประมาณ 27 กิโลเมตร คณะสำรวจไดโนเสาร์จึงเดินทางเข้าไปทำการตรวจสอบ พบลักษณะของรอยตีนไดโนเสาร์ที่มีทั้งรอยพิมพ์นูนและรอยพิมพ์ลึก มีนิ้ว 3 นิ้ว คล้ายรอยตีนไก่ ที่ปลายนิ้วมีร่องรอยของเล็บแหลมคม แสดงว่าเดินด้วย 2 ขาหลัง

## วัตถุประสงค์

เพื่อศึกษาวิจัยรายละเอียดลักษณะทางกายภาพ ได้แก่ ชนิด ขนาด และรูปร่างของเจ้าของรอยตีน นอกจากนี้ ร่องรอยเหล่านี้มาจากสิ่งมีชีวิตในอดีต ที่ถูกเก็บรักษาไว้ในหินโดยธรรมชาติ เป็นบันทึกที่ทำให้เรารู้เรื่องราวการดำเนินชีวิตของสัตว์ดึกดำบรรพ์ ซึ่งอาศัยอยู่บนแผ่นดินไทยบรรพกาล ทำให้จินตนาการสร้างภาพขึ้นมาให้เห็นถึงสภาพแวดล้อมโบราณและความเป็นอยู่ของสิ่งมีชีวิตที่เคยอยู่บนโลกในอดีต

## การเข้าถึงพื้นที่

แหล่งรอยตีนไดโนเสาร์อำเภอกำแพงแสน ตั้งอยู่ในเขตอำเภอกำแพงแสน จังหวัดนครพนม สามารถเดินทางโดยรถยนต์จากตัวอำเภอกำแพงแสนไปทางทิศตะวันตกเฉียงเหนือ ตามทางหลวงหมายเลข 212 เส้นทางนครพนม - อำเภอบ้านแพง - หนองคาย แหล่งรอยตีนไดโนเสาร์ตั้งอยู่ริมถนนประมาณหลักกิโลเมตรที่ 257 + 250 ทางทิศใต้ของถนน เป็นบ่อขนาดใหญ่ กว้างกว่า 100 เมตร ยาวกว่า 500 เมตร ขุดระเบิดหินลงไปลึกกว่า 10 เมตร



## ลักษณะทางธรณีวิทยา

บริเวณแหล่งรอยตีนไดโนเสาร์ท่าอุเทน มีลักษณะทางธรณีวิทยาเป็นเนินของชั้นหินหมวดโคกกรวด อายุประมาณ 100 ล้านปี อยู่ในยุคครีเตเชียสตอนปลาย ประกอบด้วย ชั้นหินทรายสีน้ำตาลแกมแดง หินทรายแป้งสีน้ำตาลแดงและหินโคลนสีน้ำตาลแดง ปรากฏรอยริ้วคลื่น (ripple mark) รอยระแหงโคลน (mud cracks) การคั้ตขนาดของเม็ดตะกอน ขนาดปานกลาง แสดงลักษณะสภาพแวดล้อมโบราณแบบที่ราบริมฝั่งแม่น้ำ ลำธาร บนแผ่นทวีป (รูปที่ 1)

## ผลการดำเนินงาน

ปี พ.ศ. 2544 เดือน กรกฎาคม ได้รับแจ้งข่าวจากนายเรศ สัตยารักษ์ ว่าพบรอยตีนไดโนเสาร์ในผิวหน้าของหินทราย สีน้ำตาลแกมแดง ก้อนใหญ่ที่อยู่ในบ่อเหมืองหิน ทางศูนย์ศึกษาวิจัยไดโนเสาร์ภูกุ้มข้าว จึงไปตรวจสอบเมื่อวันที่ 8 กรกฎาคม 2544 พบรอยตีนของไดโนเสาร์ในผิวหน้าของหินทรายสีน้ำตาลแดง ซึ่งมีริ้วรอยคลื่นและรอยระแหงโคลนจำนวนหนึ่ง รอยตีนพบอยู่บนก้อนหินทรายที่ถูกกระเปิดออกจากที่แล้ว เป็นก้อนขนาดใหญ่เพื่อที่จะให้คนงานย่อยออกเป็นก้อนเล็กสำหรับเอาไปถมตลิ่งริมแม่น้ำ ได้ทำการเก็บก้อนหินที่มีรอยตีนกลับมาเท่าที่จะสามารถทำได้ แต่ไม่สามารถเก็บก้อนใหญ่ที่มีน้ำหนักก้อนละกว่า 1 ตัน และมีเป็นจำนวนมากกลับมาได้

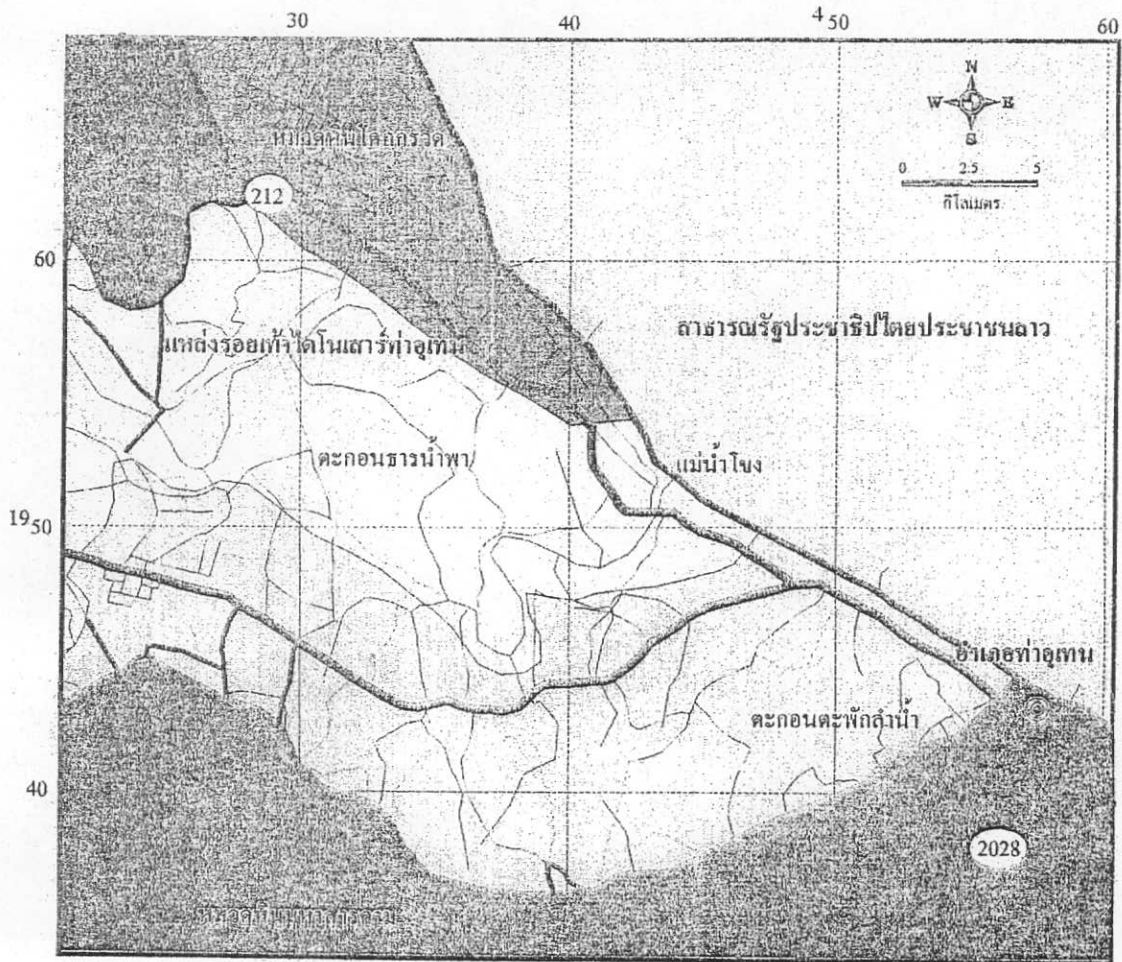
ปี พ.ศ. 2546 เดือนกุมภาพันธ์ พบรอยตีนของไดโนเสาร์กินเนื้อเพิ่มเติมจำนวนมาก ลักษณะของรอยตีนมีทั้งรอยพิมพ์นูนและรอยพิมพ์ลึก มีนิ้ว 3 นิ้ว คล้ายรอยตีนไก่ ที่ปลายนิ้วมีร่องรอยของเล็บแหลมคม บางรอยมีรอยเส้นครูดปรากฏให้เห็นแสดงถึงลักษณะของสัตว์กินเนื้อเป็นอาหาร เดินด้วย 2 ขาหลัง ขนาดของรอยตีนและช่วงของการก้าวเดินของแต่ละแนวทาง ทำให้สามารถบอกได้ว่ามีไดโนเสาร์เป็นฝูงอาศัยอยู่ด้วยกันทำให้เกิดรอยตีนอยู่บนผิวหน้าของหินทรายเหล่านี้ เมื่อสำรวจในบ่อเหมืองพบพื้นที่ที่มีรอยตีนถูกกระเปิดแตก เป็นแผ่นขนาดตั้งแต่ 1 ตารางเมตร จนถึงขนาด 4 ตารางเมตร แต่ไม่สามารถเคลื่อนย้ายกลับมายังศูนย์ศึกษาวิจัยไดโนเสาร์ภูกุ้มข้าวได้ เนื่องจากแต่ละแผ่นมีน้ำหนักมากกว่า 1 ตันขึ้นไป นอกจากนี้ยังพบว่า บางรอยตีนถูกทำการสกัดทิ้งออกจากแผ่นหินด้วย

เดือนมีนาคม ได้ขอความร่วมมือไปทางกองธรณีเทคนิคส่งรอยกและเจ้าหน้าที่มาช่วยดำเนินการขนย้ายแผ่นหินที่มีรอยตีนไดโนเสาร์ซึ่งถูกกระเปิดออกเป็นแผ่นใหญ่กลับมาศึกษาวิจัย และเก็บรักษายังศูนย์ศึกษาวิจัยไดโนเสาร์ภูกุ้มข้าว บางส่วนนำไปจัดแสดงที่กรมทรัพยากรธรณี

เดือนตุลาคม ศูนย์ศึกษาวิจัยไดโนเสาร์ภูกุ้มข้าวออกสำรวจเพิ่มเติมพบรอยตีนไดโนเสาร์กินเนื้อขนาดเล็ก อยู่ในชั้นหินขอบบ่อ เป็นพื้นที่ประมาณ 80 ตารางเมตร จึงทำการคัดลอกแนวรอยตีน วัดขนาดแนวทางเดิน และข้อมูลที่จำเป็นอื่น ๆ เพื่อนำมาศึกษาวิจัย

เดือนพฤศจิกายน ได้ส่งเจ้าหน้าที่ไปทำพิมพ์แนวรอยตีนไดโนเสาร์ท่าอุเทน แต่เนื่องจากวัสดุซิลิโคนที่ใช้ทำแม่พิมพ์ไม่เพียงพอ จึงสามารถทำได้เพียงประมาณ 6 ตารางเมตร เท่านั้น

ปี พ.ศ. 2547 เดือนกุมภาพันธ์ คณะสำรวจไทย-ฝรั่งเศส ได้เข้าไปทำการสำรวจบริเวณแหล่งรอยตีนไดโนเสาร์ ทำให้พบรอยตีนของไดโนเสาร์เพิ่มเติมเป็นบริเวณกว้างประมาณ 30 ตารางเมตร ประกอบด้วยแนวทางเดิน 32 แนวทางเดิน รอยตีน 199 รอย เป็นของไดโนเสาร์ 2 ชนิด และสัตว์เลื้อยคลานประเภทจระเข้ 1 ชนิด (รูปที่ 2 และ 3)



รูปที่ 1 ลักษณะธรณีวิทยา และเส้นทางการเข้าถึงแหล่งรอยเท้าโดินแสร์ทำอุเทน

### ความสำคัญของรอยดินโดินแสร์ที่พบ

การค้นพบรอยดินโดินแสร์ที่ อำเภอท่าอุเทน จังหวัดนครพนม ถึง 32 แนวทางเดิน จำนวน 199 รอยดิน ครั้งนี้ เป็นการค้นพบรอยดินโดินแสร์ที่เป็นบริเวณกว้าง และมากที่สุด เท่าที่มีในประเทศไทย หากนับตั้งแต่เริ่มแรกที่มีการค้นพบรอยดินโดินแสร์ในเมืองหินท่าอุเทน เมื่อปี พ.ศ. 2544 จนถึงปัจจุบัน จะเป็นพื้นที่ที่มีรอยดินโดินแสร์ปรากฏมากกว่า 1,000 ตารางเมตร แต่ส่วนใหญ่จะพบเมื่อถูกระเบิดออกจากชั้นหินแล้ว ที่เหลือติดอยู่ที่ขอบบ่อเป็นเพียงส่วนน้อยเท่านั้น แต่ก็มีข้อมูลบ่งบอกถึงเหตุการณ์ในอดีตได้เป็นอย่างดี ขณะนี้กำลังวิจัยโดย Dr. Jean le loeuff และเป็นวิทยานิพนธ์ปริญญาโท ของนักศึกษามหาวิทยาลัยมหาสารคาม

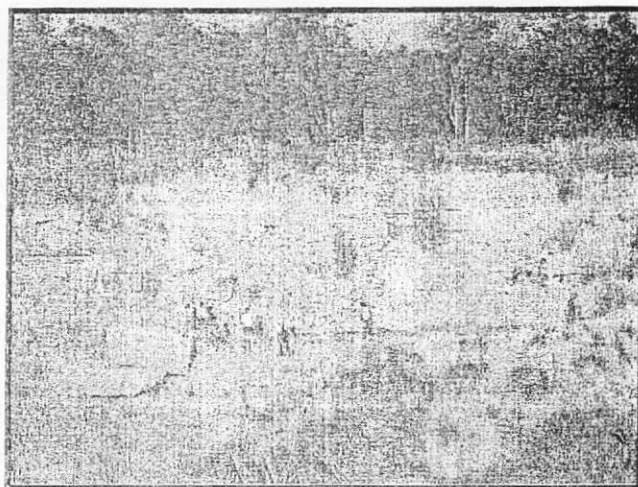
## บทสรุปและข้อเสนอแนะ

จากการศึกษาวิจัยเบื้องต้นในบริเวณแหล่งรอยตีนทำอุเทน จังหวัดนครพนม ลักษณะของรอยตีนเห็นชัดเจน เป็น 3 นิ้ว คล้ายรอยตีนไก่ ปลายนิ้วมีเล็บแหลมคม แสดงลักษณะของพวกกินเนื้อ แนวทางเดินและขนาดของรอยบอกได้ว่าเดินด้วย 2 ขาหลัง ขนาดความสูงถึงสะโพกประมาณ 1 เมตร รอยจำนวนมากที่เดินไปทางเดียวกัน แสดงว่าอยู่รวมกันเป็นฝูงพวกนี้น่าจะเป็น ไดโนเสาร์นกกระจอกเทศ และมีรอยตีนของพวกกินพืชขนาดใหญ่ คือ ซอโรพอด และ อิกัวโนดอน อยู่ด้วย นอกจากนี้ยังพบ รอยตีนของจระเข้อีกหลายแนว

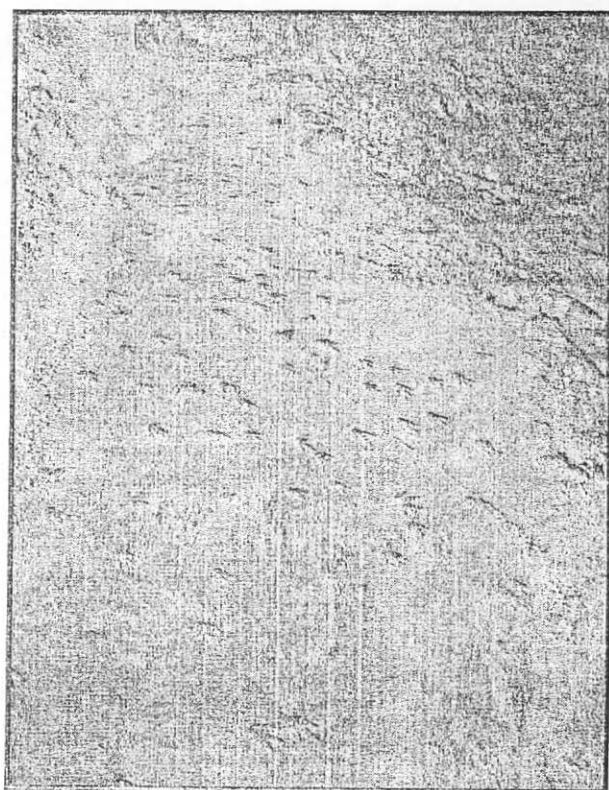
เรื่องเร่งด่วนที่ต้องดำเนินการทันที คือ อนุรักษ์ชั้นที่พบรอยตีน โดยทำรั้วและหลังคาป้องกันเพราะผิวหน้าของชั้นหินที่มีรอยตีนและรอยร้าวคลื่นถูกกัดเซาะและสึกกร่อนได้ง่ายมาก

## กิตติกรรมประกาศ

ผลการวิจัยครั้งนี้ได้รับการสนับสนุนจาก สำนักธรณีวิทยา กรมทรัพยากรธรณี กระทรวงทรัพยากรธรรมชาติและสิ่งแวดล้อม โครงการพัฒนาองค์ความรู้และศึกษานโยบายการจัดการทรัพยากรชีวภาพในประเทศไทย (ศูนย์พันธุวิศวกรรมและเทคโนโลยีชีวภาพแห่งชาติสำนักงานพัฒนาวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยีแห่งชาติ และสำนักงานกองทุนสนับสนุนการวิจัย รหัสโครงการ BRT R\_245007) ศูนย์บรรพชีวิน มหาวิทยาลัยมหาสารคาม The Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS) และ The Musée des Dinosaures (Espérazza)



รูปที่ 2 บริเวณที่พบรอยตีนไดโนเสาร์ครอบคลุมพื้นที่ 30 ตารางเมตร เมื่อวันที่ 26 กุมภาพันธ์ 2547



รูปที่ 3 รอยตีนไดโนเสาร์บนชั้นหินทราย จำนวน 199 รอย 32 แนวทางเส้น

**ผลงานทางวิชาการ ค.**  
**การตีพิมพ์ผลงานใน Proceeding**

2002

# COMPARATIVE DENTAL ANATOMY OF JURASSIC AND CRETACEOUS SAUROPOD DINOSAURS FROM THAILAND

Eric Buffetaut\* & Varavudh Suteethorn\*\*

\*CNRS, 16 cour du Liégat, 75013 Paris, France

\*\* Geological Survey Division, Department of Mineral Resources, Rama VI Road,  
Bangkok 10400, Thailand

Remains of sauropod dinosaurs are frequent in many of the Mesozoic non-marine formations of Thailand, both on the Khorat Plateau in the northeastern part of the country and in the southern peninsula. They range in age from Late Triassic to mid-Cretaceous. Teeth, either isolated or associated with skeletons, have been collected in some abundance in several of the formations of the Khorat Group and provide interesting information about the various types of sauropods which succeeded each other in Southeast Asia over a period spanning the end of the Jurassic and the beginning of the Cretaceous.

The Phu Kradung Formation (latest Jurassic to basal Cretaceous) has yielded only spoon-shaped teeth, usually with a wrinkled enamel. Unworn teeth show coarse serrations along the edges of the crown, which are obliterated by extensive wear facets in worn teeth. These teeth are strongly reminiscent of those of the euhielopodid dinosaur *Omeisaurus*, from the Late Jurassic of China.

The Sao Khua Formation (Early Cretaceous) has yielded two very distinct types of sauropod teeth. The most common ones are found in association with skeletons of the nemegtosaurid *Phuwiangosaurus sirindhornae*. They are peg-shaped, with a flat lingual surface and a convex labial surface, and resemble the teeth of Late Cretaceous nemegtosaurids from Mongolia and China. Very faint serrations can be seen on some of them. The second type consists of spoon-shaped teeth, which have a more slender and elongated crown than those from the Phu Kradung Formation. They are similar to the teeth of the euhielopodid sauropods *Euhielopus* and *Mamenchisaurus*, from the Late Jurassic of China. The Sao Khua Formation thus contains two types of sauropods with clearly distinct types of teeth, presumably corresponding to different diets.

The Khok Kruat Formation (Aptian-Albian) has yielded only peg-shaped teeth which resemble both those of *Phuwiangosaurus* and those of Late Cretaceous nemegtosaurids.

The dinosaur-bearing formations of the Khorat Group of northeastern Thailand thus document a succession of sauropods, beginning with a presumably Late Jurassic assemblage containing only euhielopodids, which is replaced during the Early Cretaceous by a fauna in which both euhielopodids and nemegtosaurids occur (the latter being apparently more abundant). Towards the end of the Early Cretaceous, the nemegtosaurids seem to have completely replaced the euhielopodids. This replacement of broad-toothed sauropods by (presumably more derived) narrow-toothed forms has parallels in other parts of the world during the Cretaceous, and may reflect adaptation to a changing vegetation.

## The first Halecomorph fish from Southeast Asia: a Sinamiidae (Amiiformes) from the Lower Cretaceous Sao Khua Formation of Thailand

CAVIN Lionel<sup>1</sup>, SUTEETHORN Varavudh<sup>2</sup>, BUFFETAUT Eric<sup>3</sup>, BUNCHALEE Pasakorn<sup>1</sup>, CUNY Gilles<sup>4</sup>, LAUPRASERT Komsorn<sup>1</sup>, LUTAT Petra<sup>1</sup> & TONG Haiyan<sup>3</sup>.

<sup>1</sup> Department of Biology, Faculty of Science, Maha Sarakham University, Tambon Kamriang, Kantarawichai District, Maha Sarakham 44150, Thailand, e-mail: lionel.cavin@dinosauria.org

<sup>2</sup> Geological Survey Division, Department of Mineral Resources, Rama VI Road, Bangkok 10400, Thailand

<sup>3</sup> 16 Cour du Liégat, 75013 Paris, France

<sup>4</sup> Geological Museum, University of Copenhagen, Øster Voldgade 5-7, 1350 Copenhagen K, Denmark

The Mesozoic sediments from the Khorat Plateau forming the Khorat Group, Northeast of Thailand, yielded abundant vertebrate assemblages. Post-Triassic deposits of that Group have long been regarded as Late Jurassic in age. However, palynological results lead to consider most of these deposits as Early Cretaceous in age. The Sao Khua Formation is probably Valanginian to Barremian in age (Buffetaut *et al.*, 1997).

The vertebrate fauna of the Sao Khua Formation comprises sauropod and theropod dinosaurs, the hybodont shark *Heteroptychodus steinmanni*, turtles and crocodiles. Isolated remains of bony fishes have been recovered in different localities from the Sao Khua Formation for several years, but these have not been studied yet.

During a fieldwork conducted in February 2002 by the Thai-French group in the locality of Phu Phok, Sakon Nakhon Province, three articulated partial skulls of a sinamiid fish have been discovered. Isolated fish bones have been found in the same locality for several years. They comprise mostly pieces of jaws (premaxillaries, maxillaries, lower jaw) and vertebral centra. Some of these isolated elements show characters of sinamiids and other have their equivalent on the articulated skulls; they are assigned to the same taxon as the articulated skulls.

The sinamiids constitute a family of halecomorph fish known until now in the Late Jurassic and Early Cretaceous of China only. The presence of an unpaired median parietal allows to easily recognize the members of this family. In their extensive survey of Amiiformes fishes, Grande and Bemis (1998) regarded the Sinamiidae as the sister group of the Amiidae.

The preliminary study of the new material reveals two synapomorphies of Sinamiidae: the parietal is unpaired and the parietal and dermopterotic are about equivalent in length. However, this specimen also shows characters conflicting with the distribution of derived characters in halecomorphs proposed by Grande and Bemis (1998): the exoccipitals do not reach the posterior margin of the occiput (character of the family Amiidae) and the ornamentation of the dermal bones is strong (character of the supersubfamily Amiista).

A detailed description and an analysis of characters are now necessary to understand the phylogenetic relationships of this new form, and subsequently its paleobiogeographical implications.

BUFFETAUT E., SUTEETHORN V., TONG H., CHAIMANEE Y. & KHANSUBHA S., 1997. The International Conference on Stratigraphy and Tectonic Evolution of Southeast Asia and the South Pacific, Bangkok, Thailand, 177-187.

GRANDE, L. & BEMIS, W.E. 1998. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18, suppl. 1, Mem 4, 1-690.



## Palaeobiology of hybodont sharks from the Lower Cretaceous of Thailand

GILLES CUNY<sup>1</sup>, VARAVUDH SUTEETHORN<sup>2</sup> & ERIC BUFFETAUT<sup>3</sup>

1: Geological Museum, University of Copenhagen, Øster Voldgade 5-7, 1350 Copenhagen, Denmark [gilles@savik.geomus.ku.dk], 2: Department of Mineral Resources, Rama VI Road, Bangkok 10400, Thailand, 3: Centre National de la Recherche Scientifique, 16 cour du Lié gat, 75013 Paris, France

The Khorat Plateau in northeastern Thailand displays a thick but discontinuous series of sandstones, clays and freshwater limestones, which have yielded a succession of nonmarine vertebrate assemblages ranging in age from the Late Triassic to the later part of the Early Cretaceous. The most recent assemblage, from the Aptian Khok Kruat Formation, shows a diverse hybodont shark component. They are represented by six genera including *Thaiodus*, which is restricted to Thailand and Tibet (Cappetta *et al.*, 1990), and *Hybodus*, represented probably by a new species. A large number of teeth belong to *Heteroptychodus*, hitherto known from the Lower Cretaceous of Japan (Tanimoto & Tanaka, 1998). The three other genera are new. Genus #1 possesses very elongated, rod-like teeth. Their crown is asymmetric, the lingual part being more developed than the labial one in a way that strongly reminds of *Thaiodus*, and it is likely that these two genera belong to the family Steinbachodontidae known from the Triassic of Europe and the Cenomanian of Egypt (Duffin, 2001). Genus #2 possesses teeth that show a broad cusp at their labial extremity, and genus #3 is known from rare rectangular crushing teeth. The phylogenetic affinities of these two latter genera among hybodonts are unclear in the current state of our knowledge.

These hybodonts had different diets as indicated by their dentition. *Hybodus* and genus #2 were probably opportunistic feeders while the grinding dentition of *Heteroptychodus*, genus #1 and genus #3 indicate more durophagous sharks. Finally, the cutting dentition of *Thaiodus* suggests a diet mainly made of large, soft-bodied preys. These sharks represented thus an important and diverse component of the Early Cretaceous freshwater ecosystems in South East Asia.

However, their known palaeogeographic distribution is difficult to explain if we consider these sharks as strictly confined to freshwater. Moreover, hybodont teeth attributed to the genus *Asiadontus* were reported from the Aptian-Albian of Kirghisia and Mongolia. The ornamentation of these teeth is very similar to that of *Heteroptychodus* and it is likely that that the two genera are synonyms. *Heteroptychodus* was thus present all around the Asian continent.

Maisey (1989) suggested that many hybodont genera (*Hamiltonichthys*, *Hybodus*, *Lissodus*) were in fact euryhaline. Such a mode of life would explain the distribution of *Heteroptychodus* around the Asian continent. This hybodont followed the coastline to invade several freshwater systems. A similar strategy is seen today among the sawfish *Pristis perotteti*, which has colonized several lakes along the Atlantic coast of Central and South America. According to Averianov & Skutschas (2000), the spreading of *Thaiodus* and *Heteroptychodus*-*Asiadontus* was favoured by the Late Aptian sea transgression. However, as these sharks are unknown outside Asia, they were probably unable to face open water.

### References

- Averianov, A. & Skutschas, P., 2000, *Lethaia*, 33, 330-340.  
Cappetta, H., Buffetaut, E. & Suteethorn, V., 1990, *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, 1990, 659-666.  
Duffin, C. J., 2001, *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 221, 145-218.  
Maisey, J. G., 1989, *Am. Mus. Nov.*, 2931, 1-42.  
Tanimoto, M. & Tanaka, S., 1998, *Chigakukenyu*, 47, 37-40.

# A new fish locality from the Continental Late Jurassic – Lower Cretaceous of North-eastern Thailand

SUTEETHORN Varavudh<sup>1</sup>; CAVIN Lionel<sup>2,3</sup>; LAUPRASERT Komsorn<sup>2</sup>; LUTAT Petra<sup>2</sup>.

<sup>1</sup> Geological Survey Division, Department of Mineral Resources, Rama VI Road, Bangkok 10400, Thailand

<sup>2</sup> Department of Biology, Faculty of Science, Maha Sarakham University, Tambon Kamriang, Kantarawichai District, Maha Sarakham 44150, Thailand

<sup>3</sup> Section de paléontologie, Office du Patrimoine Historique du Canton du Jura, Hôtel des Halles, 2900 Porrentruy, Switzerland

The Mesozoic sediments from the Khorat Plateau forming the Khorat Group, north-eastern of Thailand, have yielded abundant vertebrate assemblages ranging in age from Late Triassic to Early Cretaceous (see Buffetaut *et al.*, 1997 for a overview). However, the Thai record of Mesozoic bony fishes is scarce (Martin, 1984, Martin & Ingavat, 1982). We report herein a new locality from the Phu Kradung Formation with numerous and well preserved bony fishes specimens.

Post-Triassic Mesozoic deposits of the Khorat Group have long been regarded as Jurassic in age. However, palynological studies (Racey *et al.*, 1994) have provided younger ages for most of the formations. The Phu Kradung Formation, which is the lowest formation of the Khorat Group as currently defined, however, yielded inconclusive palynological evidence. According to age constraints provided by the overlying formations, the Phu Kradung Formation may be regarded as Late Jurassic or basal Cretaceous in age. The sediment of the Phu Kradung Formation were deposited in continental environments, varying from river channels to lacustrine environments. The first pieces of fishes were collected some years ago by local people on the slope of a hill (Phu Nam Jun) in the vicinity of the village Ban Phon Sawang, Kalasin Province. Scores of specimens are now housed at Phuttabun temple.

In April and May 2002, the Thai Department of Mineral Resources and the Maha Sarakham University undertook excavations in the Phu Nam Jun localities during 6 weeks. We uncovered almost sixty complete or subcomplete and articulated bony fish specimens. Most of the fossils were removed in plaster jackets, and cleared in the Paleontological research centre of Sahat Sakhan, Kalasin Province.

Preliminary studies of the fossil fishes show that more than 90 % of the specimens belong to a new species of semionotid fishes. Specimens show differences in their body proportions, but we cannot now specify if these are due to individual variations, sexual dimorphism or taphonomical conditions.

One specimen is a 'holosetean' fish of uncertain affinities. The trunk is elongated and covered with ganoid scales. The skull bone pattern shares characters with semionotid fishes, as well as with lepisosteid fishes.

Finally, a skull roof in connection with upper tooth plates of a lungfish (Dipnoi), has been uncovered in association with a lower jaw. Bone remains of lungfishes are extremely scarce in post-Triassic deposits (except isolated tooth plates). The study of this specimen will likely provide interesting results about phylogenetic and paleobiogeographic affinities of the post-Triassic lungfishes.

Buffetaut, E., V. Suteethorn, H. Tong, Y. Chaimanee, S. Khansubha, 1997. New dinosaur discoveries in the Jurassic and Cretaceous of northeastern Thailand. *The International Conference on Stratigraphy and Tectonic Evolution of Southeast Asia and the South Pacific*, Bangkok, Thailand : 177-187

Martin, M. 1984. The actinopterygian scales and teeth (PISCES) from the continental Upper Triassic of Thailand, their paleogeographical significance, *Mém. Soc. géol. France*, N. S. n°147 : 101-105.

Martin, M., R. Ingavat, 1982. First record of an Upper Triassic Ceratodontid (Dipnoi, Ceratodontiformes) in Thailand and its paleogeographical significance, *Géobios*, 15 (1) : 111-114.

Racey, A., J.G.S. Goodall, M.A. Love, S. Polchan, P.D. 1994. Jones, New age data for the Mesozoic Khorat Group of Northeast Thailand. *Proceeding of the International Symposium on Stratigraphic Correlation of Southeast Asia*, Bangkok, DMR : 245-252.

# First carettochelyid turtle from the Lower Cretaceous of Thailand

Haiyan Tong<sup>1</sup>, Eric Buffetaut<sup>1</sup>, Varavudh Suteethorn<sup>2</sup> & Paladej Srisuk<sup>3</sup>

<sup>1</sup> 16 cour du Liégat, 75013 Paris, France

<sup>2</sup> Geological Survey Division, Department of Mineral Resources, Rama VI Road, Bangkok 10400, Thailand

<sup>3</sup> 100/11 M001, Tambon Khao Yoi, Phetchaburi 76140, Thailand

The Early Cretaceous Sao Khua Formation of the Khorat Plateau, NE Thailand, has yielded an abundant and diverse vertebrate fauna, consisting of fishes, turtles, crocodiles, sauropod and theropod dinosaurs and birds. Recently reported turtle remains include adocids and an undetermined trionychoid (Tong *et al.*, 2003a, b). Here we report new turtle remains from the Sao Khua Formation, collected by one of us (P. S.) from the Phu Wat locality, about 30 km NW of Khon Kaen city, in Khon Kaen province. They consist of fragmentary shell material. The shell surface is covered with a pitted decoration, the nuchal is wider than long, the neurals bear a high dorsal keel, the carapace has a serrated margin. All these features are reminiscent of *Kizylkumemys*, a carettochelyid turtle known from the Late Early Cretaceous - Late Cretaceous of Middle Asia and Mongolia (Nesov, 1977; Sukhanov, 2000). The material from Thailand is too fragmentary to allow a reconstruction of the shell. It is tentatively assigned to the Carettochelyidae and considered as closely related to *Kizylkumemys*.

*Kizylkumemys* from Central Asia is a small turtle, 250 – 350 mm long, represented by a single species, *K. schultzi* Nesov, 1977. The size of the Thai specimens seems smaller.

The Carettochelyidae were a widespread group during the Early Tertiary, known from Europe, Asia and North America. The single extant species, *Carettochelys insculpta*, is restricted to New Guinea and northern Australia. However, the Mesozoic fossil record of the family is scanty. Besides *Kizylkumemys*, another trionychoid turtle, *Sinaspideretes* from the Late Jurassic or Early Cretaceous of Sichuan, China, was tentatively attributed to Carettochelyidae (Meylan & Gaffney, 1992). Some carettochelyid shell fragments are reported from the Late Cretaceous of Japan (Hirayama, 1998). This *Kizylkumemys*-like turtle from Thailand is the first carettochelyid record from the Mesozoic of SE Asia.

**Hirayama R. (1998)**, Fossil turtles from the Mifune Group (Late Cretaceous) of Kumamoto Prefecture, western Japan, in: *Report of the research on the distribution of important fossils in Kumamoto Prefecture, Dinosaurs from the Mifune Group, Kumamoto prefecture, Japan*, Mifune Town Education Board, pp. 85-99.

**Meylan P. A. and Gaffney E. S. (1992)**, *Sinaspideretes* is not the oldest trionychoid turtle. *J. Vert. Paleontol.*, 12, 257-259.

**Nesov L. A. (1977)**, A new genus of pitted-shelled turtle from the Upper Cretaceous of Karakalpakia, *Paleontol. Zh.* 1977(1), 103-114.

**Sukhanov V. B. (2000)**, Mesozoic turtles of Middle and Central Asia, in: *The age of Dinosaurs in Russia and Mongolia*, Benton M. J., Shishkin M. A., Unwin D. M. and Kurochkin E. N. (eds.), Cambridge University Press, Cambridge, pp. 309-367.

**Tong H., Buffetaut E., Suteethorn V. and Srisuk P. (2003a)**, Turtle remains from the Sao Khua Formation (Early Cretaceous) of the Khorat Plateau, Northeastern Thailand. Abstract, *Symposium on turtle origin, evolution and systematics, Saint-Petersburg*, August, 2003.

**Tong H., Buffetaut E. and Suteethorn V. (2003b)**, Mesozoic turtles of Thailand, *1<sup>st</sup> International Conference on Palaeontology of Southeast Asia, Mahasarakham Univ. J.*, 22, special issue 2002, 41-48.