

Un nouveau genre de dinosaure sauropode de la formation des Grès supérieurs (Aptien–Albien) du Laos

A new genus of sauropod dinosaur from the Grès supérieurs formation (Aptian–Albian) of Laos

Ronan Allain^{a*}, Philippe Taquet^{a**}, Bernard Battail^a, Jean Dejoux^a, Philippe Richir^a, Monette Vèran^a, Franck Limon-Duparcmeur^a, Renaud Vacant^a, Octavio Mateus^b, Phouvang Sayarath^c, Bounxou Khenthavong^d, Sitha Phouyavong^c

^a Laboratoire de paléontologie du Muséum national d'histoire naturelle, UMR 8569 du CNRS, 8, rue Buffon, 75005 Paris, France

^b GEAL, Museu da Lourinhã, rua João-Luis-de-Moura, P-2530 Lourinhã, Portugal

^c Institut des ressources naturelles et de l'énergie du ministère de la science et de la technologie, Vientiane, Laos

^d Service de l'information et de la culture de la province de Savannakhet, musée des Dinosauriens, Savannakhet, Laos

(Reçu le 20 mai 1999, accepté après révision le 6 septembre 1999)

Abstract — The partly-articulated postcranial remains of two sauropod skeletons recently found in Tang Vay (Savannakhet Province, Laos) are assigned to the species *Tangvayosaurus hoffeti* (nov. gen., nov. sp.). The derived characters present in the new material confirm the presence of titanosaurs in South East Asia at the end of the Early Cretaceous, but are not consistent with its placement within *Titanosaurus* genus as first done by Hoffet in 1942. All of the material relative to this species is therefore referred to a new genus: *Tangvayosaurus*. *Tangvayosaurus* and the Thai genus *Phuwiangosaurus* have strong affinities and are considered as primitive titanosaurs. (© 1999 Académie des sciences / Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS.)

Aptian / Albien / Laos / Grès supérieurs / Vertebrata / Dinosauria / Sauropoda / Titanosauria

Résumé — Les restes postcrâniens, partiellement articulés, de deux squelettes de sauropodes récemment découverts à Tang Vay (Province de Savannakhet, Laos) sont assignés à l'espèce *Tangvayosaurus hoffeti* (nov. gen., nov. sp.). Les caractères dérivés portés par le nouveau matériel confirment la présence de titanosaures en Asie du Sud-Est à la fin du Crétacé inférieur, mais ne justifient pas son rattachement au genre *Titanosaurus*, comme le fit originellement Hoffet en 1942. L'ensemble du matériel relatif à cette espèce est donc attribué à un nouveau genre : *Tangvayosaurus*, n.g. *Tangvayosaurus* et le genre thaïlandais *Phuwiangosaurus* présentent de fortes affinités et sont considérés comme des titanosaures primitifs. (© 1999 Académie des sciences / Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS.)

Aptien / Albien / Laos / Grès supérieurs / Vertebrata / Dinosauria / Sauropoda / Titanosauria

Note présentée par Philippe Taquet.

* rallain@mnhn.fr

** Correspondance et tirés à part.
taquet@mnhn.fr

Abridged version

In 1942, Hoffet described a nearly complete femur, the distal end of another and two proximal heads of femora from the *Grès supérieurs* formation of Laos, and placed them in a new species, *Titanosaurus falloti*. The affinities of this sauropod have been little discussed (McIntosh, 1990; Buffetaut, 1991). The purpose of this note is to describe new sauropod remains from two Laotian localities situated near Ban Tang Vay (Taquet et al., 1992, 1995).

The two localities belonging to the top of the *Grès supérieurs* Formation, dated by the occurrence of fresh water pelecypods of the Trigonoidacea super-family (Kobayashi, 1963, 1968) from the Aptian–Albian and are contemporary with dinosaur footprints of Muong Phalane (Allain et al., 1997). The material was found in red siltstones and mudstones related to floodplain deposits. The first locality (Tang Vay 2) has yielded 38 caudal vertebrae (Taquet, 1994, PT 16), chevrons, a metacarpal, a cervical vertebra and the distal end of the femur, the tibia (Taquet, 1994, PT 15), the fibula, the astragalus, 3 metatarsals and 9 pedal phalanges of the left hindlimb (figure 1, b). The second (Tang Vay 4) has yielded the complete right femur, both pubis, both ischia, one of the first caudal vertebra, posterior dorsal vertebrae, dorsal ribs and a distal end of the humerus of a single specimen (figure 1, a). Femoral remains are similar to those described by Hoffet (1942) and referred to *Titanosaurus falloti*. Nevertheless, Tang Vay material does not show any diagnostic character of *Titanosaurus* (e.g. caudal vertebrae strongly procoelous) and Hoffet's original type material does not possess any autapomorphies. *Titanosaurus falloti* is therefore considered as a nomen dubium and Tang Vay material is assigned to a new genus.

Systematic

Super-order Dinosauria, Owen 1842

Order Saurischia, Seeley 1888

Infra-order Sauropoda, Marsh 1878

Titanosauriformes, Salgado, Coria et Calvo 1997

Titanosauria, Bonaparte et Coria 1993

Tangvayosaurus, nov. gen.

Etymology: from the name of the type locality, Tang Vay, and the Greek *sauros* (lizard).

Type species: *Tangvayosaurus hoffeti* nov. sp.

Generic diagnosis: that of the type species.

Tangvayosaurus hoffeti, nov. sp.

Etymology: in honour of Josué-Heilmann Hoffet, member of the *Service géologique de l'Indochine*, who discovered the first Australasian dinosaurs.

Type locality: Tang Vay, Savannakhet Province, R.D.P. Lao.

Horizon: *Grès supérieurs* Formation, Aptian–Albian.

Type specimen: a partial skeleton TV4-1 to TV4-36, housed in the *musée des Dinosaures* of Savannakhet (figure 2, a–c).

Referred material: all of the material found at Tang Vay 2 is also referred to *Tangvayosaurus*, it is not used for diagnosis but for comparisons (figure 2, d–f). The femur (figure 3) found near Muong Phalane and described by Hoffet (1942) and the large caudal vertebra similar to that found at Tang Vay 4 and

first referred to *Mandschurosaurus laosensis* (Hoffet, 1944, figure 5) are referred to the new genus (sp. indet.).

Specific diagnosis: 15 m long titanosaur; posterior dorsal vertebrae with unforked neural spine; neural arches positioned anteriorly in mid- and posterior caudal centra; caudal vertebrae amphicoelous; puboischial contact deep dorsoventrally; ischial distal shafts dorsoventrally flattened and nearly coplanar; ilium/pubis length ratio less than 0.9; femur with proximal one-third of shaft deflected medially; fibular condyle located medially in comparison with lateral margin of the femoral shaft.

Discussion

Tangvayosaurus shows very close affinities with the Late Jurassic–Early Cretaceous Thai sauropod *Phuwiangosaurus sirindhornae* (Martin et al., 1994; Suteethorn et al., 1995), but in the latter, the angle between the axis of the shaft and the ischial border of the pubis is more open; the caudal border of the shaft of the ischium is well marked and less regular and the puboischial contact is dorsoventrally shorter.

We have followed Wilson and Sereno's classification of the Sauropoda (Wilson and Sereno, 1998). *Tangvayosaurus* exhibits several derived features of Neosauropoda (astragalar ascending process extended to posterior margin of the astragalus; astragalus wedge-shaped in anterior view), Macronaria (anterior caudal chevron with open proximal articulation, Ischial distal shafts platelike and nearly coplanar), *Camarasaurus* + Titanosauriformes clade (posterior dorsal centra opisthocelous, puboischial contact deep dorsoventrally) and Titanosauriformes (femur with proximal one-third of shaft deflected medially).

The relationships within Titanosauriformes are poorly understood but *Tangvayosaurus* and *Phuwiangosaurus* share one derived character of Titanosauria sensu Bonaparte and Coria (1993) or Salgado et al. (1997). This synapomorphy, "pubis significantly longer than ischium" is the only one supporting the view that *Tangvayosaurus* and *Phuwiangosaurus* are closer to titanosaurs than to brachiosaurs or Nemegtosauridae as claimed by Buffetaut and Suteethorn (1999); the two genus are therefore regarded here as the oldest and the most plesiomorphic titanosaurs, morphologically distant of their South American cousins. Upchurch's hypothesis (1995) that titanosaurids were restricted to Gondwana during the Late Jurassic is here rejected.

Conclusion

South-Eastern Asian dinosaur remains found in the Early Cretaceous of Thailand and Laos exhibit an unexpected assemblage of primitive forms. Indeed, *Phuwiangosaurus* and *Tangvayosaurus* do not show close similarities with Late Jurassic Chinese sauropods, like *Shunosaurus*, *Eubelopus* or *Omeisaurus*, and are the most plesiomorphic titanosaurs. Psittacosaurids, found in China, Mongolia, Russia, Thailand (Buffetaut et al., 1989; Sereno, 1990) and recently in Laos, are now accepted as primitive ceratopsians; lastly, *Siamotyrannus* is the oldest and the most primitive tyrannosaurid (Buffetaut et al.,

1996). Iguanodontid remains (Hoffet, 1944; Taquet et al., 1992) are too scanty and poorly known to confirm the hypothesis of an iguanodontid Early Cretaceous immigration from Europe

(Buffetaut and Suteethorn, 1998). Be that as it may, the Early Cretaceous dinosaur fauna of South East Asia may have played an important part in the placing of the Late Cretaceous fauna.

1. Introduction

En 1942, Hoffet décrit un fémur droit de dinosaure presque complet, ainsi qu'une extrémité distale et deux têtes proximales d'autres fémurs provenant des Grès supérieurs des environs de Muong Phalane au Laos, et créa pour ce matériel, alors entreposé à Hanoi, une nouvelle espèce de sauropode, *Titanosaurus falloti* (Hoffet, 1942). Ce matériel, qu'on a longtemps cru perdu à la suite des événements survenus en Asie du Sud-Est durant les années 1950 à 1970, a été récemment redécouvert par deux d'entre nous. Le fémur droit est conservé au musée géologique du Service géologique du Vietnam à Hanoi, alors que les autres restes sont entreposés à l'université des Mines et de la Géologie, dans la banlieue nord-ouest de Hanoi. Ces restes n'ont jamais été réétudiés, même si leur appartenance au genre *Titanosaurus* a été mise en doute (McIntosh, 1990 ; Buffetaut, 1991). Cette note a pour objet de décrire du nouveau matériel de sauropode provenant de deux gisements situés à une cinquantaine de kilomètres au sud de Muong Phalane, près de la petite localité de Tang Vay, et exploités depuis près de cinq ans (Taquet et al., 1992, 1995).

Les deux gisements appartiennent au sommet de la formation des Grès supérieurs, daté de l'Aptien-Albien, grâce à la présence de bivalves d'eau douce de la superfamille des Trigonioidea dans de nombreuses localités du bassin de Savannakhet (Kobayashi, 1963, 1968). Ils sont probablement contemporains des empreintes décrites sur les dalles de Muong Phalane (Allain et al., 1997).

Les restes de sauropode ont été découverts dans des niveaux épais de *siltstones* et de grès rouges assimilés à des dépôts de plaine d'inondation. Le premier gisement (Tang Vay 2) a livré toute la partie arrière d'un squelette de sauropode, comprenant 38 vertèbres caudales (Taquet, 1994, PT 16), pour la plupart en connexion anatomique, associées à quelques chevrons, ainsi qu'un métacarpien, une vertèbre cervicale et le tibia (Taquet, 1994, PT 15), la fibula, l'astragale, trois métatarsiens, neuf phalanges et l'extrémité distale d'un fémur de la patte gauche de l'animal (*figure 1, b*). Le reste du squelette semble avoir été emporté par l'érosion récente, comme l'atteste la présence du ruisseau situé à un moins d'un mètre de l'extrémité distale du fémur. Le deuxième gisement (Tang Vay 4) a livré un fémur, deux pubis, deux ischions, une des toutes premières vertèbres caudales, plusieurs vertèbres dorsales postérieures, un fragment de fibula, une extrémité distale d'humérus et quelques côtes d'un seul et même individu (*figure 1, a*).

Le fémur trouvé à Tang Vay est similaire à celui décrit et figuré par Hoffet (1942), servant d'holotype à *Titanosaurus falloti*. L'absence de caractères propres au genre *Titanosaurus* (e.g. vertèbres caudales fortement procœles), et plus généralement aux titanosauridés (*sensu* Salgado et al., 1997), dans le nouveau matériel lao, et la présence de ce taxon dans des couches datant exclusivement de la fin du Crétacé supérieur (McIntosh, 1990) rendent l'attribution du matériel d'Hoffet à ce genre improbable. De plus, le fémur servant de type à l'espèce ne porte aucune autapomorphie. Ceci étant, *Titanosaurus falloti* doit être considéré comme un *nomen dubium*. Le matériel de Tang Vay est quant à lui rapporté à un nouveau genre et à une nouvelle espèce.

2. Systématique

Super-ordre Dinosauria, Owen 1842

Ordre Saurischia, Seeley 1888

Infra-ordre Sauropoda, Marsh 1878

Titanosauriformes, Salgado, Coria et Calvo 1997

Titanosauria, Bonaparte et Coria 1993

Tangvayosaurus, nov.gen.

Étymologie : du nom de la localité type, Tang Vay, et du Grec *sauros* (lézard).

Espèce type : *Tangvayosaurus hoffeti*, nov. sp.

Diagnose : la même que pour l'espèce.

Tangvayosaurus hoffeti, nov. sp.

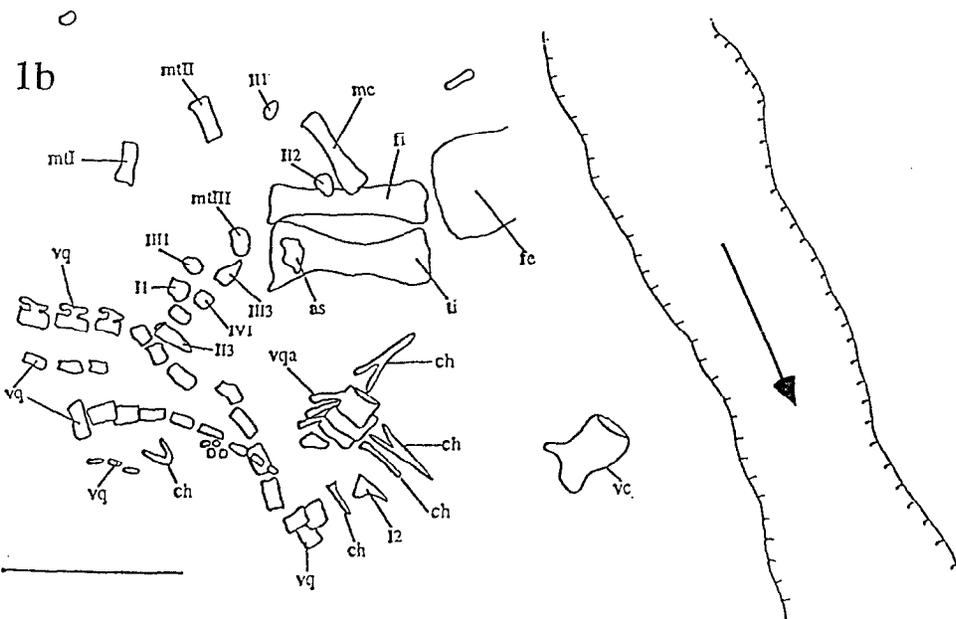
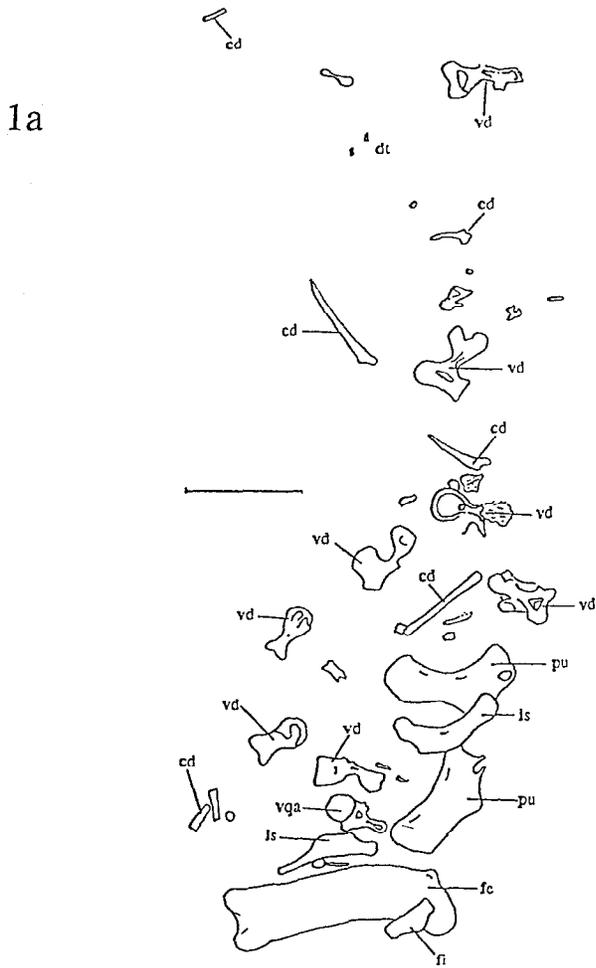
Étymologie : l'espèce est dédiée à Josué-Heilmann Hoffet, membre du Service géologique de l'Indochine et premier découvreur de dinosaures en Asie du Sud-Est.

Localité type : Tang Vay, province de Savannakhet, Laos.

Horizon : formation des Grès supérieurs, Aptien-Albien.

Holotype : une partie de squelette TV4-1 à TV4-36 conservée au musée des Dinosaures de Savannakhet (*figure 2, a-c*).

Matériel rapporté : l'ensemble du matériel trouvé à Tang Vay 2 est lui aussi attribué à *Tangvayosaurus hoffeti* ; néanmoins, n'ayant pas été trouvé sur le même gisement et n'ayant en commun avec le matériel décrit par Hoffet et celui de Tang Vay 4 qu'une extrémité distale de fémur, ce matériel n'est pas utilisé pour la diagnose du genre, même s'il est décrit et utilisé à des fins comparatives (*figure 2, d-f*). Le fémur (*figure 3*), l'extrémité distale et les deux têtes proximales de fémur trouvés par Hoffet (1942) près de Muong Phalane, et la grande vertèbre caudale attribuée à



l'ornithopode *Mandschurosaurus laosensis* par Hoffet (1944, figure 5), similaire à celle trouvée sur le site de Tang Vay 4, sont quant à eux rapportés au nouveau genre (sp. indet).

Diagnose spécifique : titanosaur primitif, long d'une quinzaine de mètres ; épines neurales des vertèbres dorsales postérieures non bifurquées ; arc neural en position antérieure sur le centrum des vertèbres caudales moyennes et postérieures ; vertèbres caudales amphicoeles ; surface articulaire pubienne de l'ischion étendue dorso-ventralement ; extrémités distales des ischions presque coplanaires ; rapport entre la longueur de l'ischion et celle du pubis inférieur à 0,9 ; tiers proximal du bord latéral du fémur défléchi médialement ; condyle fibulaire en position très médiale par rapport au bord latéral du fémur.

3. Description

Les pièces décrites ici font partie d'une moitié de squelette composite, reconstituée et exposée au musée des Dinosaures de Savannakhet, formée des pièces récoltées à Tang Vay 2 et à Tang Vay 4.

À une exception près, les cinq ou six premières vertèbres caudales, ainsi que les toutes dernières, sont absentes. Les centra des 38 autres caudales sont amphicoeles et présentent tous une constriction médiane. Seules les 22 premières portent indubitablement des chevrons. L'arc neural est en position très antérieure sur le centrum (figure 2, f). Les épines neurales des vertèbres caudales antérieures sont rectangulaires et légèrement inclinées vers l'arrière. Cette inclinaison est de plus en plus marquée sur les caudales moyennes, avant que l'épine neurale ne disparaisse complètement pour les vertèbres du bout de la queue.

Figure 1. Surface de fouille à Tang Vay 4 (a) et à Tang Vay 2 (b). as : astragale ; cd : côte dorsale ; ch : chevron ; dt : dents de théropode ; fe : fémur ; fi : fibula ; is : ischion ; mc : métacarpien ; mt : métatarsal ; pu : pubis ; ti : tibia ; vc : vertèbre cervicale ; vd : vertèbre dorsale ; vq : vertèbre caudale ; vqa : vertèbre caudale antérieure ; I-IV : doigts ; 1-3 : phalanges. Barres d'échelle = 1 m.

Plan of the excavation surface at Tang Vay 4 (a) and Tang Vay 2 (b). as : astragalus ; cd : dorsal rib ; ch : chevron bones ; dt : theropod teeth ; fe : femur ; fi : fibula ; is : ischion ; mc : metacarpal ; mt : metatarsal ; pu : pubis ; ti : tibia ; vc : cervical vertebra ; vd : dorsal vertebra ; vq : caudal vertebra ; vqa : anterior caudal vertebra ; I-IV : first to fourth digits ; 1-3 : first to third phalanges. Scale bars = 1 m.

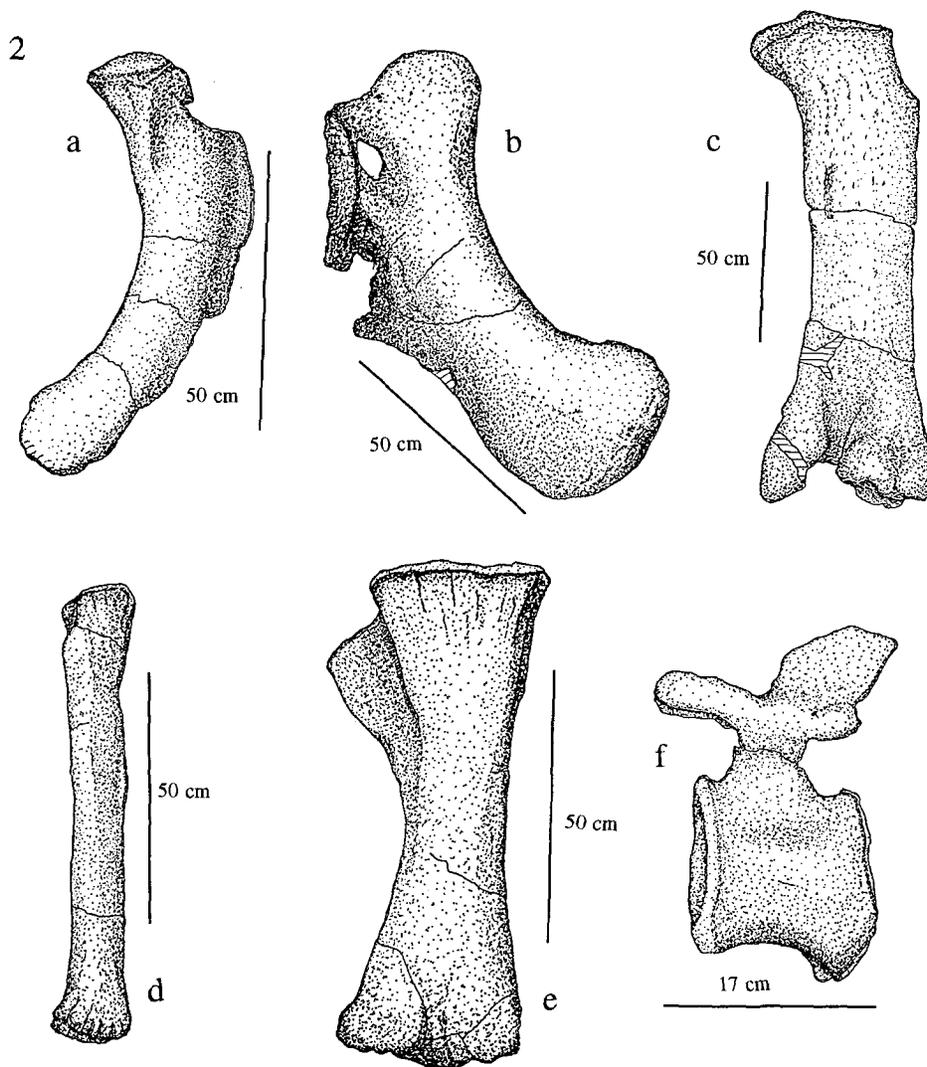


Figure 2. *Tangvayosaurus hoffeti*. a. Ischion gauche, vue dorsomédiale. TV4-3. b. Pubis droit, vue ventrolatérale. TV4-5. c. Fémur droit, vue postérieure. TV4-1. d. Fibula gauche, vue antérieure. TV2-40. e. Tibia gauche, vue postérieure. TV2-39. f. Vertèbre caudale, vue latérale. TV2-6.

Tangvayosaurus hoffeti. a. Left ischion, dorsomedial view. TV4-3. b. Right pubis, ventrolateral view. TV4-5. c. Right femur, posterior view. TV4-1. d. Left fibula, anterior view. TV2-40. e. Left tibia, posterior view. TV2-39. f. Caudal vertebra, lateral view. TV2-6.

Le pubis, plus grand et plus massif que l'ischion (longueur ischion/pubis < 0,9), présente une extrémité distale fortement développée. Le foramen pubien, complètement fermé, indique que nous sommes en présence d'un individu adulte. La lame du pubis est orientée postéro-médialement et l'angle entre la lame et le bord ischiatique du pubis est relativement bien marqué (figure 2, b). Il n'y a pas de coossification entre les différents os du bassin. Le contact entre le pubis et l'ischion est étendu dorso-ventralement et représente un peu moins de la moitié de la longueur totale du pubis. À la différence d'*Euhelopus* et de *Camarasaurus*, la lame de l'ischion est dirigée plus ventralement que caudalement (McIntosh, 1990, figure 16.15). Elle présente une courbure régulière et son extrémité distale élargie est aplatie dorso-ventralement (figure 2, a). Le pédoncule iliaque est fortement développé.

Le corps du fémur est droit en vue latérale et présente un fort aplatissement antéro-postérieur. Le quatrième trochanter, peu développé, est situé au-dessus de la moitié de la longueur de la diaphyse. Le bord latéral du fémur s'étend légèrement vers l'extérieur en arrivant près de l'extrémité distale, alors que son tiers proximal est, inver-

sement, défléchi médialement (figure 2, c). Le condyle tibial est situé directement sur le bord médial du fémur, alors que le condyle fibulaire est en position médiale par rapport au bord latéral, qui présente un épicondyle bien développé.

Les extrémités proximale et distale du tibia sont très étendues transversalement : l'extension de l'extrémité distale, largement due à la courbure externe du bord latéral de l'os, est moins importante que celle de l'extrémité proximale (figure 2, e). Celle-ci est plus de deux fois plus longue transversalement qu'antéro-postérieurement. Ce caractère autapomorphique donne sa particularité au matériel lao, puisque l'extrémité proximale du tibia est sub-circulaire chez les autres néosauropodes. La diaphyse, très robuste, présente un aplatissement antéro-postérieur très marqué (Taquet, 1994, PT 15). La crête cnémiale, dirigée latéralement, est très fortement développée et recouvre entièrement l'extrémité proximale de la fibula. La fibula, longue et élancée, est un peu plus grande que le tibia (figure 2, d). Son extrémité proximale est plate, alors que la distale présente une convexité sur sa face médiale, au niveau du contact avec l'astragale. La surface articulaire



Figure 3. *Tangvayosaurus* sp., Musée géologique d'Hanoï. Fémur droit, vue postérieure, figuré pour la première fois par Hoffet (1942).

Tangvayosaurus sp., Geological Museum, Hanoï. Right femur, posterior view, figured for the first time by Hoffet (1942).

pour le tibia est bien marquée. Le trochanter latéral est situé au dessus de la moitié de la longueur de la diaphyse.

L'astragale est rugueux sur l'ensemble de sa surface. La face distale est convexe et la face proximale légèrement concave. L'astragale présente deux concavités, l'une sur sa face latérale, où vient s'insérer la fibula, et l'autre sur sa face postérieure, divisée par une crête dirigée ventromédialement. Le processus ascendant s'étend sur la marge postérieure de l'os. La réduction en épaisseur de la partie postéro-médiale de l'astragale lui donne, en vues postérieure et antérieure, une forme subtriangulaire.

Seuls les trois premiers métatarsiens sont conservés. Bien que le second métatarsien soit le plus grand des trois, le premier présente une extrémité proximale très développée, qui montre le rôle primordial du doigt I dans le support du poids de la jambe. Les métatarsiens ne sont pas étroitement accolés les uns aux autres, mais disposés en éventail. Les neuf phalanges du pied gauche retrouvées permettent d'estimer la formule phalangienne du pied : 2-3-3-2-1. Mis à part les phalanges unguéales, les autres phalanges sont plus larges transversalement que longues proximo-distalement. La pénultième phalange du doigt II est rudimentaire et celle du doigt IV a disparu. Seuls les trois premiers doigts portent des phalanges unguéales. La première, la plus grande des trois, est aussi grande que le métatarsien I.

4. Discussion

Tangvayosaurus hoffeti, de la fin du Crétacé inférieur du Laos, et *Phuwiangosaurus sirindhornae* (Martin et al., 1994 ; Suteethorn et al., 1995), de la fin du Jurassique – début du Crétacé de Thaïlande, sont à l'heure actuelle les deux seuls sauropodes connus en Asie du Sud-Est. Les deux genres semblent très étroitement liés et diffèrent essentiellement par la morphologie de leur bassin : l'angle entre l'axe de la lame du pubis et le bord ischiatique est moins marqué chez *Tangvayosaurus* ; la longueur du contact entre ischion et pubis est plus grande chez *Tangvayosaurus* ; la courbure caudale de l'ischion est moins prononcée et plus régulière chez *Tangvayosaurus*.

Lors de la création du genre, Martin et al. (1994) furent dans l'impossibilité de rattacher *Phuwiangosaurus* à une famille de sauropode connue, en se basant sur la classification de McIntosh (1990). Buffetaut et Suteethorn (1999) suggèrent, quant à eux, de rapprocher *Phuwiangosaurus* des Nemegetosauridae sur la seule base du matériel dentaire. Ce lien n'est pas soutenu par les récentes analyses cladistiques des sauropodes (Wilson et Sereno, 1998 ; Upchurch, 1998), qui permettent de préciser les relations phylogénétiques de *Phuwiangosaurus* et de *Tangvayosaurus*. La position « basale » de *Phuwiangosaurus* au sein des titanosauroïdes a déjà été suggérée par Upchurch (1998). Nous avons choisi de suivre ici la classification de Wilson et Sereno (1998) pour établir les affinités de *Tangvayosaurus*. De nombreux caractères dérivés ont ainsi été relevés sur le matériel lao. Parmi ceux-ci, on distingue deux synapomorphies de Neosauropoda (processus ascendant de l'astragale étendu sur la marge postérieure de l'astragale ; astragale triangulaire en vue antérieure et postérieure, avec réduction de la profondeur proximodistale du côté médial), deux de Macronaria (ouverture de l'articulation proximale des chevrons des vertèbres caudales antérieures ; extrémités distales des deux ischions aplaties dorso-ventralement et coplanaires), deux du clade regroupant *Camarasaurus* et les titanosauriformes (vertèbres dorsales postérieures opisthocœles ; grande surface de contact dorsoventrale entre le pubis et l'ischion) et, enfin, une de titanosauriformes (tiers proximal du bord latéral du fémur, défléchi médialement).

Les relations phylogénétiques au sein des titanosauriformes restent encore très peu claires (Upchurch, 1998). Salgado et al. (1997) ont suggéré quatre synapomorphies additionnelles pour définir le clade des titanosauriformes : a) présence de lamine médiale préspinale sur les vertèbres dorsales postérieures ; b) arc neural en position antérieure par rapport aux centra des vertèbres caudales moyennes et postérieures ; c) griffe du doigt I de la main réduite ou absente ; d) pédoncule pubien perpendiculaire à l'axe défini par les vertèbres sacrées. Seuls les deux premiers caractères sont observables chez *Tangvayosaurus* et, si le deuxième se vérifie (figure 2, f), les lames médiales préspinales sont absentes sur les vertèbres dorsales de notre matériel.

Par ailleurs, *Tangvayosaurus* et *Phuwiangosaurus* présentent un caractère dérivé, utilisé aussi bien par Salgado et al. (1997) que par Bonaparte et Coria (1993), pour définir, au sein des titanosauriformes, le clade Titanosauria. Ce caractère, « pubis significativement plus long que l'ischion », est le seul qui permette de préciser la position des deux sauropodes asiatiques au sein des titanosauriformes, en rapprochant plus ces deux genres des titanosaures que des brachiosaures. Aucune autre synapomorphie de Titanosauria (e.g. centrum des vertèbres caudales antérieures fortement procoeles, vertèbres caudales antérieures et moyennes pourvues de lamines pré- et postspinales) n'a pour l'instant été reconnue chez *Tangvayosaurus* ou *Phuwiangosaurus*.

Phuwiangosaurus et *Tangvayosaurus* apparaissent donc être les deux titanosaures les plus vieux, mais aussi les plus primitifs, puisqu'ils restent morphologiquement assez éloignés de leurs cousins sud-américains. Au vu de ces premiers résultats, l'hypothèse d'Upchurch (1995), suggérant que la répartition des titanosaures était restreinte au Gondwana durant le Jurassique supérieur n'est pas soutenue. Le bloc indochinois entre, en effet, en contact avec les continents laurasiatiques dès le Permien supérieur (Mouret, 1994 ; Battail et al., 1995), et la formation Sao Khua, de laquelle provient *Phuwiangosaurus* (Martin et al., 1994), est datée à la fin du Jurassique – début du Crétacé. Un modèle vicariant semble plus à même d'expliquer la distribution des titanosaures au Jurassique supérieur – Crétacé inférieur que le modèle par dispersion suggéré par Upchurch (1995). Une origine sud-asiatique

antérieure au Jurassique supérieur des titanosaures n'est pas non plus à exclure.

5. Conclusion

Mis à part les psittacosauridés, récemment trouvés au Laos, mais connus également dans l'Aptien–Albien de Chine, de Mongolie, de Russie et de Thaïlande (Buffetaut et al., 1989 ; Sereno, 1990), les faunes de dinosaures du Crétacé inférieur d'Asie sont particulièrement mal connues. Les restes de cette époque retrouvés en Asie du Sud-Est, aussi bien au Laos qu'en Thaïlande, montrent un assemblage original de dinosaures, présentant tous des caractères primitifs. En effet, *Phuwiangosaurus* et *Tangvayosaurus* présentent peu d'affinités avec les sauropodes chinois du Jurassique, tels que *Shunosaurus*, *Euhelopus* ou *Omeisaurus* et sont, comme nous l'avons vu, les plus plésiomorphes des titanosaures ; les psittacosauridés sont reconnus comme étant les cératopsiens les plus primitifs (Sereno, 1990) ; et *Siamotyrannus*, enfin, est le plus ancien et le plus primitif des tyrannosauridés (Buffetaut et al., 1996). Les affinités exactes des restes d'iguanodontidés découverts au Laos (Hoffet, 1944 ; Taquet et al., 1992) demeurent pour l'instant inconnues et une étude précise de l'ensemble du matériel est nécessaire pour confirmer l'hypothèse d'une immigration en provenance d'Europe à la fin du Crétacé inférieur (Buffetaut et Suteethorn, 1998). Quoi qu'il en soit, l'assemblage original de dinosaures du Crétacé inférieur d'Asie du Sud-Est semble avoir joué un rôle important dans la mise en place de la faune finicrétacée.

Remerciements. Ce travail a été réalisé avec le soutien de la Fondation de France et du ministère des Affaires étrangères. Les auteurs remercient également le rapporteur pour sa révision critique du manuscrit.

6. Références

- Allain R., Taquet P., Battail B., Dejx J., Richir P., Véran M., Sayarath P., Khenthavong P., Thamvirith P. et Hom B. 1997. Pistes de dinosaures dans les niveaux du Crétacé inférieur de Muong Phalane, province de Savannakhet (Laos), *C. R. Acad. Sci. Paris*, 325, série IIa, 815–821
- Battail B., Dejx J., Richir P., Taquet P. et Véran M. 1995. New data on the continental Upper Permian in the area of Luang-Prabang, Laos, in : Proceedings of the IGCP Symposium on Geology of SE Asia, Hanoi, *J. Geol.*, 5–6, 11–15
- Bonaparte J.F. et Coria R.A. 1993. Un nuevo y gigantesco sauropodo titanosaurio de la formación Rio Limay (Albiano–Cenomanio) de la Provincia del Neuquén, Argentina, *Ameghiniana*, 30, 271–282
- Buffetaut E. 1991. On the age of the Cretaceous dinosaur-bearing beds of southern Laos, *Newsl Stratigr.*, 24 (1–2), 59–73
- Buffetaut E., Sattayarak N. et Suteethorn V. 1989. A psittacosaurid dinosaur from the Cretaceous of Thailand and its implications for the palaeogeographical history of Asia, *Terra Nova*, 1, 370–373
- Buffetaut E. et Suteethorn V. 1998. The biogeographical significance of the Mesozoic vertebrates from Thailand, in : Hall R. et Holloway J.D. (éds), *Biogeography and geological evolution of SE Asia*, Backhuys Publishers, Leiden, 83–90
- Buffetaut E. et Suteethorn V. 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
- Buffetaut E., Suteethorn V. et Tong H. 1996. The earliest known tyrannosaur from the Lower Cretaceous of Thailand, *Nature*, 381, 689–691
- Hoffet J.-H. 1942. Description de quelques ossements de Titanosauriens du Sémonien du Bas-Laos, *C. R. Séances Conseil Rech. sci. Indochine*, 51–57
- Hoffet J.-H. 1944. Description des ossements les plus caractéristiques appartenant à des Avipelviens du Sémonien du Bas-Laos, *Bull. Conseil Rech. Sci. Indochine*, 179–186
- Kobayashi T. 1963. On the Cretaceous Ban Na Yo Fauna of East Thailand with a note on the distribution of *Nippononaia*, *Trigonioides* and *Plicatounio*, *Jpn. J. Geol. Geogr.*, 34, 35–43
- Kobayashi T. 1968. The Cretaceous non-marine Pelecypods from the Nam Phung Dam site in the north-eastern part of the Khorat Plateau, Thailand with a note on the Trigonioididae, *Geology and Paleontology of southeast Asia*, 4, 109–138
- Martin V., Buffetaut E. et Suteethorn V. 1994. A new genus of sauropod dinosaur from the Sao Khua Formation (Late Jurassic, Early Cretaceous) of northeastern Thailand, *C. R. Acad. Sci. Paris*, série II, 1085–1092
- McIntosh J.S. 1990. Sauropoda, in : Weishampel D.B., Dodson P.

et Osmolska H. (éds), *The Dinosauria*, University of California Press, Berkeley, 345–401

Mouret C. 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

Salgado L., Coria R.A. et Calvo J.O. 1997. Evolution of titanosaurid sauropods I. Phylogenetic analysis based on the postcranial evidence, *Ameghiniana*, 34 (1), 3–32

Sereno P.C. 1990. Psittacosauridae, in : Weishampel D.B., Dodson P. et Osmolska H. (éds), *The Dinosauria*, University of California Press, Berkeley, 579–592

Suteethorn V., Martin V., Buffetaut E., Triamwichanon S. et Chaimanee Y. 1995. A new dinosaur locality in the Lower Cretaceous of northeastern Thailand, *C. R. Acad. Sci. Paris*, 321, série IIa, 1041–1047

Taquet P. 1994. Chercheur d'os au Laos, in : Commune d'Oberhausbergen (éd.), *Josué-H. Hoffet, d'Oberhausbergen au Laos*, 49–62

Taquet P., Battail B. et Dejax J. 1992. New Discoveries of Sauropod and Ornithopod Dinosaurs in the Lower Cretaceous of Laos, *J. Vertebrate Paleontol.*, 12 (3), 55

Taquet P., Battail B., Dejax J., Richir P. et Véran M. 1995. First discovery of Dinosaur footprints and new discoveries of Dinosaur bones in the Lower Cretaceous of the Savannakhet Province, Laos, in : IGCP Symposium on Geology of SE Asia, Hanoi, *J. Geol.*, 5–6, 167

Upchurch P. 1998. The phylogenetic relationships of sauropod dinosaurs, *Zool. J. Lin. Soc.–Lond.*, 124, 43–103

Wilson J. et Sereno P. 1998. Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs, *J. Vertebrate Paleontol.*, supplement, 18 (2), 1–68