論説

タイ国東北部のコラート層群より産する恐竜足跡化石について――足跡相の 概要とその特徴――

高津翔平*•Sardsud Apsorn**•Saesaengseerung Doungrutai**•Pothichaiya Cherdchan**•上松佐知子*• 指田勝男*

*筑波大学生命環境科学研究科・**タイ国鉱産資源局

An overview of dinosaur footprints in the Khorat Group, northeastern Thailand, and characteristics of the dinosaur ichnofauna

Shohei Kozu* • Apsorn Sardsud** • Doungrutai Saesaengseerung** • Chedchan Pothichaiya** • Sachiko Agematsu* • Katsuo Sashida*

*Graduate School of Life and Environmental Sciences, University of Tsukuba, Tennodai 1-1-1, Tsukuba, Ibaraki 305-0006, Japan; **Department of Mineral Resources (DMR), Ministry of Natural Resources and Environment 75/10 Rama VI Road, Ratchatewi, Bangkok 10400, Thailand.

Abstract. Late Triassic to Early Cretaceous terrigenous sedimentary rocks are widely distributed in northeastern Thailand. These rocks, traditionally referred to as the Khorat Group, contain abundant dinosaur bones and footprints. In this study, we review previous researches on dinosaur tracks in the Khorat Group with additional new data, and outline the general characteristics of the dinosaur ichnofauna in Thailand. The dinosaur footprints described in this study are from sites at Nam Nao, Tha Song Khon, Non Tum, Phu Kao, Phu Faek, Phu Wiang, Phu Luang, and Tha Uthen. To date, trackways and footprints of theropods, ornithopods, sauropods, archosauromorphs, and other taxa have been reported from these sites; we identified the trackmakers of 132 trackways, consisting of 369 footprints. Theropod tracks constitute 90 % of the footprints. Previous researches and our study on the sedimentology of the Khorat Group indicate that most of the footprints are preserved in sedimentary rocks deposited in fluvial environments, such as in meandering river bars, fluvial shallows, and flood plains.

Keywords: dinosaur, footprint, Khorat Group, Thailand

はじめに

タイ国東北部には後期三畳紀から前期白亜紀後期にか けて形成された陸源性堆積岩からなるコラート層群 (Khorat Group)が広く分布している(Ward and Bunning, 1964). コラート層群からは多くの恐竜体化石が産出す ると共に足跡化石も多数確認され(例えばLe Loeuff *et al.*, 2005, 2009), これらの詳細な研究により東アジアの 恐竜相に関する数多くの知見が得られている. 筆者ら日 本とタイ国鉱産資源局地質調査所(DMR: Department of Mineral Resources of Thailand)の協同研究チームは, コラート層群の恐竜足跡化石産地を総括し保護・管理す るために, 2012年より再調査プロジェクトを実施してい る.本論文では,これまでに報告されているタイ国恐竜 足跡化石産地について概説し,これらの既存の産地の再 調査と今回初めて報告する化石産地からのデータを加え て,後期三畳紀から前期白亜紀後期までの足跡化石相の 特徴をまとめる.

地質概説

Buffetaut *et al.* (1993) はコラート層群を下位より,上 部三畳系ノーリアン階のファイ・ヒン・ラット(Huai Hin Lat)層,上部三畳系ノーリアン階〜レーティアン階 のナム・ポン(Nam Phong)層,上部ジュラ系〜下部白 亜系のプ・クラドゥン(Phu Kradung)層,下部白亜系 ベリアシアン階〜バレミアン階のプラ・ウィハン(Phra Wihan)層及びサオ・クア(Sao Khua)層,下部白亜系 ベリアシアン階〜アプチアン階のプ・パン(Phu Phan) 層,下部白亜系アプチアン階〜アルビアン階のコク・ク ルアト(Khok Kruat)層,及び下部白亜系アルビアン階 〜上部白亜系セノマニアン階のマハ・サラカン(Maha



図1. コラート層群分布図と足跡産地の位置図. DMR(1999)を 参考に作成.

Fig. 1. Index map showing the distribution of the Khorat Group in northeast Thailand and the locations of eight footprint sites (modified from DMR, 1999).

Sarakham)層に区分した(図1,2). これら各層の時代 は植物化石,脊椎動物化石,二枚貝および花粉化石を用 いて決定されている(Meesook,2011). Meesook and Saengsrichan(2011)はプ・クラドゥン層について,上 部層から白亜紀初期の脊椎動物や二枚貝化石等が産する ことからその時代を前期白亜紀ベリアシアン~バレミア ンとしているが,下部層の時代については得られた脊椎 動物や花粉化石からジュラ紀後期に相当するとしている. またコク・クルアト層とマハ・サラカン層との間は明瞭 な不整合関係となっている.

コラート層群は全体として砂岩ならびにシルト岩(泥 岩)が卓越する.上部のマハ・サラカン層は主に乾燥・ 蒸発環境で堆積した蒸発岩で構成され,化石の産出が稀 である (Meesook, 2011).堆積年代は花粉化石からアル ビアン~セノマニアンと推定される (Sattayarak *et al.*, 1991).

恐竜足跡学研究史とタイ国の足跡研究史

恐竜足跡化石の研究は1800年代に始まる. Hitchcock (1836)によってアメリカから報告された恐竜足跡群お よびTagart (1846)がイギリスから報告したイグアノド ン類の足跡化石 (これらの足跡化石は当時, 巨大な鳥類 の足跡と考えられていた)が最初の学術的な研究報告で ある.

これ以降20世紀半ばまで、足跡の発見・報告を中心と して足跡学研究は比較的緩やかに発展していった. 1960 年代に入ると、恐竜類がそれまで考えられていたよりも 活動的な動物であるという考えが普及し始める.これに 伴い、骨化石からは解明できない動物の古生態を推定す るツールとして足跡化石が脚光を浴びるようになった. 1980年代にはThulborn (1982) や Gillette and Lockley (1989)に代表される生物力学的研究が相次いで発表さ れた. 1986年にはアメリカ・ニューメキシコ州において First International Conference on Dinosaur Tracks and Traces が開催され、足跡学は恐竜研究における主要な一 分野として認識されるようになった. またLeonardi (1987) はそれまでの足跡記載研究を整理し詳細に解説 を行うことで、今日の足跡分類学の基礎を築いた.これ らの研究を区切りとして,足跡学の研究対象は個々の化 石の形態記載だけでなく個体群に主眼を置いた動物行動 学へと移り変わっていく.現在の足跡学は、最新技術を 用いた露頭の測量・計測によって大規模な足跡群の三次 元解析を行うなど、研究手法の改善も含め更に進展して いる.

タイ国東北部に分布するコラート層群において恐竜足 跡化石の最初の学術的報告が行われたのは1985年のこと である. Buffetaut *et al.* (1985a) は "First dinosaur footprints from South-East Asia: Carnosaur tracks from the lower Cretaceous of Thailand"と題して,タイ国東北部 Phu Luangより当時東南アジアから初となる前期白亜紀 の恐竜足跡化石を報告した. この頃タイ国では最初の恐 竜骨化石が発見されてから約20年が経過し,多数の骨化 石標本がコラート層群分布域から収集されていた(例え ばBuffetaut *et al.*, 2009). 足跡化石はその後Hin Lat Pa Chad (後述のPhu Wiangと同一地点)(Buffetaut and Suteethorn, 1993), Khao Yai (Polahan and Daorerk, 1993), Phu Faek (Buffetaut *et al.*, 1997)の各地域から 相次いで報告されるが,これらの足跡化石は主に恐竜骨 化石に付随して記載されるものであった.

2000年代に入ると、世界的に盛んになっていた足跡学 の成果と研究手法がタイ国にも導入され、タイ国、フラ ンス、日本等の研究チームによって次々と足跡化石の研 究が行われた. このうち産出報告および分類学的研究と してLe Loeuff *et al.* (2002, 2003, 2007, 2008), Lockley *et al.* (2002, 2006, 2009), Buffetaut *et al.* (2005), Sato and Tumpeesuwan (2005), Matsukawa *et al.* (2006), Saenyamoon (2006mS), Suraprasit (2008mS) があり, これまでに12の足跡産地から恐竜足跡化石が報告されて いる. Lockley *et al.* (2006, 2009) は産地 Khao Yai か ら見つかった小型獣脚類の足跡を新属種の Siamopodus khaoyaiensis, 産地 Hin Lat Pa Chad から発見された小型



図2. コラート層群の統合柱状図と産出化石(Meesook, 2011), 恐竜体化石相(Buffetaut *et al.*, 2009; Buffetaut and Suteethorn, 2011; Shibata *et al.*, 2011をもとに作成), 恐竜足跡相および各足跡産地の推測される古環境.

Fig. 2. Lithostratigraphic column of the Khorat Group showing fossil-bearing horizons (Meesook, 2011), dinosaur faunas from each formation (Buffetaut *et al.*, 2009; Buffetaut and Suteethorn, 2011; Shibata *et al.*, 2011), footprint ichnofaunas from each formation, and the paleoenvironment of each footprint site in the Khorat Group.

鳥脚類の足跡を新属 Neoanomoepus sp. として記載した. また Matsukawa et al. (2006), Le Loeuff et al. (2005, 2009)はコラート層群から産する恐竜足跡化石について まとめ、タイ国の足跡化石相は恐竜骨化石が示す恐竜相 と一致し、恐竜相の変遷を正確に示していること、また 小型獣脚類をはじめ今後も新たな足跡化石の産出が期待 できることを指摘した.

International Conference on Geology of Thailand (GEOTHAI)(2007年)をはじめ,2000年代以降タイ国 で開催された国際学会では恐竜足跡化石に関する発表が 複数見られ,研究が徐々に盛んになっていることが分か る.コラート層群からは今日までに,新種のイグアノド ン類である Siamodon nimngami (Buffetaut and Suthhthorn, 2011)や Ratchasimasaurus suranareae (Shibata et al., 2011)、アジア最古の竜脚類である Isanosaurus attavipachi (Buffetaut et al., 2000)を含む8属8種の恐竜類の体化石 が記載・報告されており、タイ国は世界的に見ても重要 な恐竜産出国になりつつある.そのため、今後も古生態 学,行動学,生物力学等様々な側面からタイ国の恐竜足 跡化石を研究していく必要がある.

足跡化石と印跡動物の 腰高・移動速度の測定・推定方法

足跡化石は研究者により測定方法が異なる.本論文で は石垣(1988)を参考に方法と用語を統一した(図3,表 1).図3上に足印の詳細な測定方法を示す.足印縦軸と 横軸を基準として足印の長さと幅をそれぞれ足印長,足 印幅とする.各指の軸を指軸としその間のなす角度を指 間角とする.足印の連続した跡である行跡の測定方法を 図3下に示す.図の左は二足歩行,右は四足歩行の行跡 測定方法である.左(右)足から右(左)足の直線的な 長さを歩幅,左(右)足から左(右)足への長さを複歩 長とする.行跡の幅は主に両足の外側を基準に行跡外側 幅を測定する.また歩角も重要である.四足歩行の場合 も同様であるが,前足だけでなく後ろ足の足跡を測定す るのに加え,前後足印間長も測定する.

また本研究では行跡から印跡動物の移動速度を Thulborn (1982)に基づいて推定した. Thulborn (1982) は相対的な複歩長が歩様(例えば歩行や走行)にかかわ らず,移動速度と直接的関係を持つとし, Alexander (1976)をもとに移動速度を求める以下の公式を示した.

移動速度=0.25(重力加速度)⁰⁵×(複歩長)¹⁶⁷×(腰高)^{-1.17}

腰高に関しては、一般的には足印長の約4倍が腰高と されるが、印跡動物のタイプ(例えば「小型」の「獣脚 類」や「大型」の「鳥脚類」等)によって異なってくる (例えばThulborn, 1989).本研究ではThulborn (1989) を参考にした。例えば小型の獣脚類(足印長が25 cmよ り小さい)の場合は「腰高=4.5×足印長」、大型の鳥脚 類(足印長が25 cmより大きい)の場合は「腰高=5.9× 足印長」となる。各図に示した印跡動物の復元図は、こ れらの腰高をもとに作成したものである。また4足歩行

表1.	足	跡に関する	5用語	(石垣,	1988 をも	とに作成).					
Table	1.	Technical	terms	for the	ichnology	of dinosaur	footprints	(modified	from	Ishigaki,	1988).

	足印			行跡	
1	footprint	足印(足痕)	19	trackway	行跡
2	natural cast	凸型足印	20	trackway pattern	行動様式
3	concave mold	凹型足印	21	trackmaker	印跡動物
4	longitudinal axis	足印縦軸	22	midline	行跡軸
5	transverse axis	足印横軸	23	stride	複歩長
6	footprint length	足印長	24	pace	単歩長
7	footprint width	足印幅	25	step	歩幅
8	sole	足底	26	distance between manus and pe	前後足印間長
9	sole length	足底長	27	width of pace	行跡幅
10	sole width	足底幅	28	trackway width	行跡外側幅
11	claw	鈎爪	29	breadth between tracks	行跡内側幅
12	pad	指球, 肉球	30	pace angulation	歩角
13	hypex	ハイペックス	31	divarication of foot from midline	回旋角
14	digit axis	指軸	32	outward rotation	外旋(-)
15	digit length	指長	33	inward rotation	内旋(+)
16	true length of digit	真指長	34	manus	後ろ足
17	divarication of digits	指の開き	35	pes	前足
18	interdigital angle	指間角	36	gait	步様



図3. 足印および行跡測定方法模式図(石垣, 1988をもとに作成).

Fig. 3. Diagrams of footprints and trackways, showing measurement methods (modified from Ishigaki, 1988).

跡に関しては,前足と後ろ足の位置から胴長(肩甲骨-股関節間長)を推定した.

足跡化石

コラート層群の模式柱状図と同層群から産出する恐竜 の体化石および足跡化石相を図2に示す.コラート層群 では,ファイ・ヒン・ラット層,ナム・ポン層,プラ・ ウィハン層,プ・パン層およびコク・クルアト層から足 跡化石が産出している.本論文では,各層分布域におい てこれまでに研究報告がなされている足跡化石産地7箇 所に,今回新たに報告する1箇所 (Non Tum)を加え, 計8箇所の産地を紹介,解説する.図4~8に示す各写真 とスケッチは,これまで報告された足跡化石産地の再調 査において著者らが撮影・作図したものである.

ファイ・ヒン・ラット層

1. 産地Nam Nao (図2の①)

本産地はタイ国東北部西端の都市Phetchabunの東方 27kmの地点に位置し(N16°44'12.3", E101°40'06.1"), 露頭には厚さ数10cmの石灰質砂岩層が走行N75°E傾斜 40°Sで広範囲に露出している.層理面上には3本の行跡 が確認され、このうち2本が長さ100m以上連続するも のの,層理面そのものが急傾斜の崖となっているため計 測可能な範囲は限定される.

Le Loeuff *et al.* (2005, 2007, 2008, 2009) はこれらの 足跡のうち,最も明瞭かつ計測可能な1本の行跡につい て記載を行った.彼らによれば本行跡は四足歩行の蹠行 性動物が形成したものであり,印跡動物として初期の主 竜形類が推測される.Le Loeuff *et al.* (2008, 2009) は この印跡動物について,ファイ・ヒン・ラット層から頭 骨産出報告のあるphytosaurである可能性を示しつつ,結 論として足跡学的同定は困難であると述べている.

著者らの再調査では、先行研究で記載された形態に加 えて後ろ足印の外側やや後部に残された第5趾とそれに 付随する大きな足底(中足骨)痕が確認でき、これらの 特徴から印跡動物は非恐竜形類主竜形類と推測される (例えばGillette and Lockley, 1989)(図4a, b). ただし足 跡内部の保存状態が悪く、Le Loeuff *et al.* (2008, 2009) が述べるようにこれ以上詳細な分類を行うことは難しい.

ナム・ポン層

1. 産地Tha Song Khon (図2の②)

タイ国東北部北端の都市Loeiから国道201号線を75km 南下したPhu Kradung地域に位置する(N16°90'10", E101°86'10").本産地には石灰質泥岩層が露出し,走行 N10°Eで北へ10°傾斜している.足跡化石は2007年に発 見され,Le Loeuff *et al.* (2007, 2008, 2009)によって記 載が行われてきた.足印は当初5個確認されていたが,Le Loeuff et al. (2008, 2009) では新たな足印1つを加えた 6個の大型の足印からなる1本の行跡を記載し,足印の計 測に基づいてこれらを足跡属 Gigandipus に類似すると結 論した.また印跡動物を大型の獣脚類(腰高約240 cm)



- 図4. 産地Nam Nao およびTha Song Khon における行跡スケッチ と足印写真. a, Nam Nao における非恐竜型類主竜形類の行跡ス ケッチ. b, Nam Nao における非恐竜形類主竜形類の左前後足印 の写真. スケールは5 cm. c, Tha Song Khon における大型獣脚 類の行跡スケッチ. d, Tha Song Khon における第1趾痕を伴う 獣脚類右足印の写真. スケールは10 cm.
- Fig. 4. Sketches of trackways and photographs of footprints at Nam Nao and Tha Song Khon. a, Sketch of the trackway of an archosauromorph at Nam Nao. b, Photograph of the impressions of the left manus and pes of an archosauromorph at Nam Nao. Scale bar, 5 cm. c, Sketch of the trackway of a large-sized theropod at Tha Song Khon. d, Photograph of the right footprint of a theropod, with hallux impression. Scale bar, 10 cm.



図5. 産地Non Tumにおける足跡化石. a, 露頭を構成する堆積岩類の柱状図. b, メッシュマップA・Bの位置関係図. c, メッシュマップA (露頭北部). d, メッシュマップB (露頭南部). e, 獣脚類後足印写真. f, 推定される獣脚類と人間の大きさの比較. g, 竜脚類前後足印写 真. h, 推定される竜脚類と人間の大きさの比較.

Fig. 5. Footprints at Non Tum. a, Lithostratigraphic column of sedimentary rocks at the Non Tum outcrop. b, Position diagram of Meshmap A and B. c, Meshmap A in the northern part of the outcrop. d, Meshmap B, in the southern part of the outcrop. e, Pes tracks of a theropod. f, Size comparison of a human and a theropod. g, Manus and pes tracks of a sauropod. h, Size comparison of a human and a sauropod.

であるとした.ナム・ポン層から獣脚類の体化石は産出 していないため、本産地の足跡は後期三畳紀には既にタ イ国東北部に大型獣脚類が生息していたことを示す重要 な証拠である.

著者らの再調査で作成したスケッチおよび写真を図4c, 4dに示す.現在は露頭の一部が植生で覆われているため 4個の足印しか確認できないが,各足印には第1趾痕が はっきりと確認できた.本調査では印跡動物の歩行速度 を計測結果(足印長約41.5 cm,複歩長約260.0 cm)と前 述したThulborn (1982, 1989)に基づいて約5 km/hと計 算した.

2. 産地Non Tum (図2の③)

タイ国東北部の中心都市Khon Kaenの西南西約100km に位置する(N16°11'68.63", E101°66'17.30").本地域 では2008年のタイ王国珪化木鉱物資源東北調査研究所 (Northeastern Research Institute of Petrified Wood and Mineral Resources)および福井県恐竜博物館の調査によ り足跡化石が発見され、現地に案内板が設置されている. 化石に関する報告書等は公表されていないため、本論文 では著者らの再調査の結果に基づいて本足跡産地を図示 し、詳細を記載する.

本産地では北西-南東方向に流れるChi川の河岸に砂 岩が露出し,層理面上に45mに渡って多数の足跡が残さ れている(図5).露頭周辺の堆積岩類は下位より紫色泥 岩,細粒砂岩,砂質泥岩,赤色泥岩,灰色泥岩,石灰岩 および珪質泥岩からなり,足跡化石は下部細粒砂岩の最 上部層理面上に保存される(図5a).足跡の露出面を北 と南に区分し,それぞれメッシュマップA,Bを作成し た(図5b,c,d).足跡群は獣脚類,竜脚類を含む計145 個の足印からなる.主要な行跡をT1~T3として,以下 にこれらの特徴を述べる.

T1は足印6個から構成され、指痕は第2趾~第4趾の3 本で細長く,指間角は30°前後と狭い(図5e).多くの足 印に爪痕が確認できる.歩角は165~180°と大きく足印 縦軸は0~25°外旋する.以上の特徴と歩様からT1は中 型の獣脚類の足跡と考えられる.本産地の獣脚類足印は T1のものを合わせて39個確認でき、一部例外を除いて 足印長は33~40 cm, 足印幅は25~30 cm を示す. 単歩 長は90~145 cm, 複歩長は約170~270 cmと幅広い.こ れらの計測結果に基づき算出される脚長(腰高)ならび に歩行速度は、160~195 cm (図5f)、3.1~3.9 km/hと なる.また北側露頭には趾痕のみの部分的な獣脚類の連 続した足印 (RT: running track) が2本確認された.歩 幅が非常に大きく、単歩長はそれぞれ222 cm と 205 cm を示す. 足印長と複歩長をそれぞれ25~30 cm, 440 cm と仮定し、同様に計算すると移動速度は20~26 km/hと 推定される.

T2は竜脚類の足印で構成され、大型で円形の後足印

(9個)と、一回り小さく楕円形を示す前足印(7個)か らなる(図5g).前足印長,前足印幅はそれぞれ20~ 25 cmと35~40 cm,後足印長と後足印幅は50~55 cm および50 cmである.前後足印間長は35~40 cmで,行 跡から推定される肩関節-股関節間距離は約250 cmとな る(図5h).ナム・ポン層からはBuffetaut *et al.*(2000) によってアジア最古の竜脚類 *Isanosaurus attavipachiの*幼 体の体化石が報告されている.この標本の体長は約6.5 m と推定されており、本産地Non Tumの足跡(前足と後ろ 足の位置)から推定される印跡動物の胴長(肩甲骨-股 関節間長)は4.25 mを示し、おおよそこれに一致する. 直接的な証拠はないものの、*I. attavipachi*が印跡動物の 有力な候補としてあげられる.

T3は特異な形態の足印からなる.この足印は円形ない し楕円形のへこみが2つ一組になったもので、その行跡 は露頭の南南東から北北西にかけて長さ30m以上に渡り 2列平行に残されている(図5c, d). 足印は大型のもの と小型のもの2種類に区分でき、前者の足印長ならびに 足印幅はそれぞれ平均17.3 cm と22.3 cm, 後者はそれぞ れ平均10cmと19.9cmである.これら2種類の足跡の大 きさと配列状態から、大型で楕円形のものが後足印、小 型で円形のものが前足印であり、四足歩行の動物により 残された1つの行跡であると判断できる. すなわちT3は 前肢・後肢ともに2本の指を使って移動した印跡動物の 足跡である. 足印が2本の指からなる足跡は一般的にド ロマエオサウルス類で確認されている(例えばKim et al., 2012)が、本産地の足跡T3とは歩様や形状が明らかに 異なる.現在,著者らはこれらの足跡に関して詳細な研 究を進めている.

プラ・ウィハン層

1. 産地Phu Kao (図2の④)

Khon Kaen の北西約40 km に位置する (N16°55′55.0″, E102°29′29.1″). 足跡化石は河岸の中粒砂岩層上に保存 されている. Le Loeuff のチームは2000年に本産地を訪 れ、5本の行跡と25個の足印を確認し、すべて小型の三 趾性の恐竜類によるものとした (Le Loeuff *et al.*, 2009). 彼らの研究に加え、筆者らの再調査の結果、以下の点が 明らかになった. 足印長は22~33 cm,足印幅は18~ 30 cm で、指痕が明瞭に確認できる一部の足印では指間 角が約60°と比較的大きいが、指は細長く指先が鋭いこ とから、印跡動物は獣脚類と考えることができる (図6).

2. 産地Phu Faek (図2の⑤)

Khon Kaen の東方約100 km にある Phu Faek 森林公園 内に位置する (N16°41′44.5", E103°56′19.7"). 本産地 は1996年に二人の女子学生により発見されたことで知ら れ, Buffetaut *et al.* (1997) によって予察的報告がなさ れた. その後フランスやタイの研究者により調査が行わ



図6. 産地Phu Kao における獣脚類足印写真. スケールは10 cm. Fig. 6. Photograph of a footprint of theropoda, the site Phu Kao. Scale bar is 10 cm.

れている (例えばLe Loeuff et al., 2002, 2009). 彼らは 本産地の足跡について25個の足印からなる7つの行跡を 同定し,印跡動物として大型および小型の獣脚類と竜脚 類を推定した. このうち竜脚類の足跡とした化石に関し て, Matsukawa et al. (2006) は竜脚類であることを示 す明確な証拠はないと述べている.筆者らの再調査でも, これらの先行研究で獣脚類のものとされた足印は3趾性 で第3趾が最も長く,指先には明瞭な爪痕が確認できる などの特徴が見られることから、同定に同意できる.最 も明瞭な行跡における測定結果(足印長約46.6 cm)から 印跡動物の腰高は約2.3mであると推定される(図7). Le Loeuffらの"竜脚類足跡"は形態が不明瞭であり、印跡 動物の種類を同定することは困難であると考える.ただ し,足跡化石を産する砂岩層は周辺地域に広範囲に渡っ て露出しているため、今後明瞭な竜脚類足跡が発見され る可能性もある.

3. 産地Phu Wiang (図2の⑥)

Khon Kaen の西方約50 km に位置し (N16°46' 17.2", E102°16' 34.2"), 近くにPhu Wiang恐竜博物館がある. 本産地には細粒な砂岩層がほぼ水平に露出し,足跡はこ の層理面上に無脊椎動物の生痕化石と共に保存される. この地域の足跡学的研究はBuffetaut and Suteethorn (1993) に始まり,その後もLe Loeuff *et al.* (2002, 2005) やMatsukawa *et al.* (2006) によって研究が行われてい る.

図8に筆者らの作成した露頭のメッシュマップを示す. 本露頭は現在堆積物や植生に覆われ,先行研究で示され た足跡化石の一部が確認できないものの,いくつかの行 跡が保存されている.図8の行跡番号はMatsukawa *et*



- 図7. 産地Phu Faekにおける足跡化石. a, 露頭を構成する堆積岩 類の柱状図. b, 大型獣脚類左足印. c, セクション上部の砂岩中 に見られる堆積構造. d, 推定される獣脚類と人間の大きさの比 較.
- Fig. 7. Footprint at Phu Faek. a, Lithostratigraphic column of sedimentary rocks at the Phu Faek outcrop. b, Left footprint of a large theropod. c, Sedimentary structures in the sandstone, including parallel and cross laminations (in the upper part of the study section). d, Size comparison of a human and a theropod.

al. (2006) およびLockley et al. (2009) に対応してい る. 本産地の足跡の多くは小型の恐竜類の行跡であり, Le Loeuff et al. (2002) はこれらを小型鳥脚類のもので あるとし, Matsukawa et al. (2006) は足跡属 Anomoepus に類似すると述べた. その後Lockley et al. (2009) はよ り詳細な研究を行い,これらの足跡をAnomoepusよりも 小型のNeoanomoepus sp. (印跡動物は小型の鳥脚類) と 同定している.本産地ではこれら以外に大型のワニ類の 足跡および3個の足印からなる小型獣脚類の行跡が報告 されている (Lockley et al., 2009).

プ・パン層

1. 産地Phu Luang (図2の⑦)

Loei近郊のPhu Luang野生動物保護区内に位置する (N17°40′70″, E101°63′05″).本産地には細粒砂岩が露 出し,この層理面上に複数の足跡が保存されている.1984 年に保護区監視員により発見され,翌年Buffetaut *et*



図8. 産地Phu Wiang における足跡化石.本産地はMatsukawa *et al.* (2006) およびLockley *et al.* (2006) の"Hin Lat Pra Chad"と同一地点 である. a, 露頭のメッシュマップ. 矢印はリップルマークから推定される古流向を示す. b, 小型鳥脚類の行跡写真. a の四角内を拡大し たもの. c, 足跡化石と同層裏面上に見られる生痕化石の *Thalassinoides*属.

Fig. 8. Footprints at Phu Wiang (same location as "Hin Lat Pra Chad" in Matsukawa *et al.*, 2006, and Lockley *et al.*, 2009). a, Meshmap of the outcrop; arrows indicate paleocurrent directions estimated by ripple-marks. b, Photograph of the trackway of a small ornithopod, showing detail of the region outlined by the square in Fig. 8a. c, Trace fossils *Thalassinoides* sp. which imprinted on the same upper surface with dinosaur tracks.

al. (1985a, b) がタイ国から初となる恐竜足跡化石とし て報告した. 露頭は風化が激しく多くの足跡が不明瞭で あるが, Buffetaut et al. (1985b) は比較的保存の良い1 つの足跡に基づき報告を行った. 彼らによると化石は足 跡属 Irenesauripus に類似し, 印跡動物は大型の獣脚類, 特にカルノサウルス類であると考えられる. また彼らは 印跡動物の腰高を1.78 m, 歩行速度は8.0 km/hと見積 もった. 図9aは現在の露頭および足跡化石のスケッチで ある.

コク・クルアト層

1. 産地Tha Uthen (図2の⑧)

本産地はタイ・ラオス国境付近の街Nakhon Phanomよ り50km北上した国道212号線脇に位置する(N17°71' 30.01", E104°38'15.76").本産地は元々採石場であった 場所で,薄い泥岩層を挟む厚さ数10cmの砂岩層がほぼ 水平に分布している.Le Loeuff *et al.* (2003)の足跡報 告以降に露頭が整備され,これに伴って多数の恐竜足跡 化石が発見・記載されてきた(例えばBuffetaut *et al.*, 2005; Le Loeuff *et al.*, 2005; Sato and Tumpeesuwan, 2005; Matsukawa *et al.*, 2006; Suraprasit, 2008MS).現 在本産地はタイ国政府により保護され,展示施設が設け られている.

足跡化石の大部分は小型獣脚類のものであり(Le Loeuff *et al.*, 2009), Matsukawa *et al.* (2006) によると 足跡属 *Asianopodus* に類似するが, Le Loeuff *et al.* (2009) はこれらを *Asianopodus* よりも小型であると述べている. また Le Loeuff *et al.* (2009) は露頭北部から1本の小型 鳥脚類の行跡を記載し, これを足跡属 *Caririchnium* とし た.本産地からは他にも小型のワニ形類の行跡が複数確 認されている(Saenyamoon, 2006MS)が, 保存状態が 悪く研究は行われていない.

図9b, cは筆者らの再調査でスケッチした露頭の一部 と小型獣脚類の足跡写真である.足跡化石は露頭全体で



図9. 産地Phu LuangおよびTha Uthenにおける足跡化石. a, Phu Luangにおける足跡スケッチ. b, Tha Uthenにおける足跡スケッチ. c, 小型獣脚類の足印写真. d, 推定される恐竜類(上:小型鳥脚類,下:小型獣脚類)と人間の大きさの比較.

Fig. 9. Footprints at Phu Luang and Tha Uthen. a, Sketch of footprints at Phu Luang. b, Sketch of footprints at Tha Uthen. c, Photograph of a footprint of a small-sized theropod. d, Size comparison of a human, a small-sized ornithopod, and a small-sized theropod.

600個以上に上り,多数の行跡が南東から北西に向かっ て移動している.印跡動物である小型獣脚類と小型鳥脚 類の腰高はそれぞれ約60.8 cm (足印長約13.5 cm),約 86.4 cm (足印長約18.0 cm)と推定される (図9d).

足跡化石の形成場と印跡動物

各足跡産地の堆積環境をまとめたものを図2に示す. ファイ・ヒン・ラット層およびプ・パン層の産地から古 環境を示す直接的な証拠は得られていないが,これ以外 の産地では,岩相および化石相から詳細な堆積環境を推 定することができる.

ナム・ポン層およびプラ・ウィハン層の各産地では, 筆者らの再調査によって以下の特徴が明らかになった. ナム・ポン層が分布する産地Non Tumでは,足跡露頭上 位の砂質泥岩に平行・斜交葉理が発達すること,更に上 位の珪質泥岩から淡水生二枚貝の Sphaerium sp. が得られ たこと(図5a)から,堆積当時周囲には緩やかな河川が 流れていたと考えられる.特に足跡が保存された細粒砂 岩層はサンドシートであり,氾濫原における大雨や洪水 による破堤堆積物と推定される.

プラ・ウィハン層が分布する産地Phu Faekの調査セク ションは、下部の中粒砂岩(層厚約40 cm)と上部の細 粒砂岩・泥岩互層(層厚約2m)からなる(図7a).砂 岩・泥岩互層の中部には平行葉理、小規模なトラフ型斜 交葉理およびクライミング・リップルが観察されること (図7c),セクション全体を通じて上方へ細粒化している ことから、本セクションの堆積場は蛇行河川のポイント バーと推定される(Rust, 1979;増田・伊勢屋, 1985).ま た斜交葉理とリップルの向きから古流向はE-Wを示す. プラ・ウィハン層の堆積場は網状河川を中心とする河川 システムであったとされており(例えばMeesook, 2011; Horiuchi *et al.*, 2012),Phu Faekの砕屑岩類はこのよう な河川システムの一部で形成されたと考えられる.

また同じくプラ・ウィハン層が分布する産地Phu Wiang では、足跡化石の保存された層理面上に生痕化石が観察 される(図8c). これらの生痕化石は垂直・水平方向へ と延びる立体的な管状構造が特徴であり,やや粗粒な砂 で充填されている. 直径1cm程度の湾曲する管状痕は一 部Y字状に分岐し,回転部もしくは休憩痕が見られる. また先端は丸く,外表面は滑らかであることから *Thalassinoides*と同定できる.また,同じ層理面上にはカ レントリップルが見られる. *Thalassinoides*は浅海性の堆 積岩から多産することが知られているが,近年では河川 性の堆積岩からも記載されている(例えばKim and Pickerill, 2002). 従って,産地Phu Wiangにおける古環 境を示す直接的な証拠はないものの,上述した先行研究 (例えばMeesook, 2011; Horiuchi *et al.*, 2012)を併せて 考えると,Phu Wiangに分布するプラ・ウィハン層の堆 積岩は河川性である可能性が高い.

コク・クルアト層が分布する産地Tha Uthenでは、Le Loeuff et al. (2003)が足跡周辺のリップルマークや乾 裂、上下層の斜交葉理等に基づき、これらの堆積環境が 流れの緩やかな河川におけるポイントバーや河岸であっ たと推定している. 筆者らの調査ではリップルマークの 示す古流向はN40°Wであり、多数の行跡が川の流れに 平行に残されている.

以上から,現在コラート層群から産出している足跡化 石はその多くが河川周辺において形成されたことがわか り,恐竜類が水辺の環境を生活圏の一部としていたこと が窺える.

ではどのような恐竜が河川周辺を"好んで"いたのだ ろうか.本論文で紹介した8箇所の産地の足跡化石につ いて,それらを形成した印跡動物の種類ごとの割合を図 10にまとめた.行跡1本を1個体と数え,行跡として識 別できない足印は1個を1個体として計算している.印 跡動物が明らかになっているものを抽出すると,足印数 は計369個で,推定される印跡動物数は計132個体であ る(表2).産出層ごとの内訳は以下の通りである:ファ イ・ヒン・ラット層(産地Nam Nao)では非恐竜型類主 竜類1個体分;ナム・ポン層(産地Tha Song KhonとNon Tum)では獣脚類20個体分,竜脚類4個体分および二趾

表2. 本研究における各足跡産地の印跡動物数. 数値は足印及び行跡から推定される印跡動物数を示す. Table 2. Number of trackmakers from the Khorat Group discussed in this study. Each value means the number of individual trackmakers estimated from the number of footprints and/or tracks.

Age	Formation	Site	theropod	l ornithopod	sauropod	didactyl tracka	<u>archosauromorph</u>
	Huai Hin Lat	t Nam Nao	_	—	_	—	1
L. Triassic	Nam Phong	Tha Song Khon	n 1	—	—		—
		Non Tum	19	—	4	1	—
	Phra Wihan	Phu Kao	14	_	—	_	—
E. Cretaceous		Phu Faek	4	—	—	—	—
		Phu Wiang	1	5	—		_
M. Casta and	Phu Phan	Phu Luang	12	—	—	—	—
M. Cretaceous	Khok Kruat	Tha Uthen	68	2	_	_	_
	Total		119	7	4	1	1

性足跡1個体分;プラ・ウィハン層(産地Phu Kao,Phu FaekおよびPhu Wiang)では獣脚類19個体分と鳥脚類5 個体分;プ・パン層(産地Phu Luang)では獣脚類12個 体分;コク・クルアト層(産地Tha Uthen)では獣脚類 68個体分と鳥脚類2個体分の足跡が識別された.これら を時代ごとに整理したのが図10b-dである.コラート層 群から産出する足跡化石群は、総じて獣脚類の占める割 合が90%と大きいことがわかる(図10a).

Matsukawa *et al.* (2006)は、東アジアの白亜紀恐竜 足跡産地をまとめ、議論している.彼らは半乾燥の内陸 盆地に堆積した赤色岩シーケンスと関連した東アジア南 部の内陸域を竜盤類足跡多産地域に、大陸縁に沿ったよ



- 図10. 印跡動物の種類と古大陸配置図. a: Khorat層群全体における足跡化石印跡動物の割合. 印跡動物数は1行跡を1個体と数え, 行跡と して認識できない独立した足印は1足印を1個体とする. b, 後期三畳紀における印跡動物の割合. ファイ・ヒン・ラット層およびナム・ポ ン層から産する足跡は, 非恐竜型類主竜類1個体分, 獣脚類20個体分, 竜脚類4個体分および二趾性足跡1個体分からなる. c, 前期白亜紀 前期における印跡動物の割合. プラ・ウィハン層から産する足跡は, 獣脚類19個体分と鳥脚類5個体分からなる. d, 前期白亜紀中頃の印 跡動物の割合. プ・パン層およびコク・クルアト層から産する足跡は, 獣脚類80個体分および鳥脚類2個体分を含む. e, 後期三畳紀の古 大陸配置図. f, 前期白亜紀の古大陸図. Metcalfe (2011), Scotese (2001) に加筆.
- Fig. 10. Diagrams showing the proportions of trackmakers of footprints in the Khorat Group, and paleogeographic maps of Southeast and East Asia in the Late Triassic and Early Cretaceous. a, Percentage of trackmakers of each type for the eight footprint sites combined. A trackway was defined as the single trackway of an individual dinosaur; footprints that were not recognizable as being part of a trackway were defined as a single individual. We recognized a total of 132 trackways (369 footprints in total) whose trackmakers could be identified. b, Percentages of different trackmakers from the Late Triassic Huai Hin Lat and Nam Phong formations. Footprints of a single archosauromorph were identified in the The Huai Hin Lat Formation. Tracks of 20 theropods, 4 sauropods, and 1 didactyl dinosaur were identified in the Nam Phong Formation. c, Percentages of trackmakers from the early Early Cretaceous Phra Wihan Formation. Footprints of 19 theropods and 5 ornithopods were identified in this formation. d, Percentages of trackmakers from the middle Early Cretaceous Phu Phan and Khok Kruat formations. Tracks of 12 theropods were identified in the Phu Phan Formation. Footprints of 68 theropods and 2 ornithopods were identified in the Khok Kruat Formation. e and f, Paleogeographic maps of the Late Triassic (e) and the Early Cretaceous (f). The maps are modified from Metcalfe (2011) and Scotese (2001).

り湿潤環境にある東アジア北部を鳥脚類足跡多産地域 にそれぞれ区分した.本研究で示した様に,東アジア 南部にあたるタイ国東北部では獣脚類,つまり竜盤類 恐竜の足跡化石が占める割合が圧倒的に多い.従って, Matsukawa等が述べる竜盤類足跡が多産するという特徴 と一致する.またChen *et al.* (2006)も中国の前期白亜 紀層から,特に獣脚類の足跡化石が多数報告されている ことをまとめており,本研究と調和的である.しかしな がら,本研究地域からは鳥脚類足跡化石(産地Phu Wiang およびTha Uthen)も確認されていることや,白亜紀の 竜脚類足跡化石が皆無であることなど,Matsukawa *et al.* (2006)の考えに調和的でない点も認められる.従っ て,最新の定量的なデータに基づき,他地域の足跡化石 および印跡動物との比較を行い,東アジアの恐竜足跡化 石相の変遷を検討することが今後の課題である.

コラート層群の分布するインドチャイナ地塊は中期~ 後期三畳紀におこったパレオ・テチス海の閉塞と共にシ ブマス地塊に衝突を開始する(Metcalfe, 2011).またほ ぼ同じ時期に南中国地塊と北中国地塊が衝突し,前期白 亜紀までに東アジアは陸続きとなっていたと考えられる (Metelkin *et al.*, 2010)(図10e, f).東アジアにおける恐 竜類の起源と進化,放散を考察するため,今後も各地塊 から産出する足跡化石を比較し,それらの時代的変遷を 追っていく必要がある.

まとめ

本論文ではコラート層群から産出する恐竜足跡化石に ついて、これまでの研究を概説し、筆者らの再調査の結 果をまとめた.本層群からは多数の恐竜体化石が産出し、 記載されているが、このうちプラ・ウィハン層およびプ・ パン層は体化石の報告例に乏しい.一方で足跡化石は両 層を含めた5つの層から報告され、後期三畳紀以降前期 白亜紀までコラート層群分布域に多様な恐竜類が生息し ていたことを示唆する.足跡化石群を検討した結果、コ ラート層群では獣脚類によって河川周辺に形成された足 跡が際立って多いことが明らかになった.この傾向は中 国で報告されている前期白亜紀の足跡産地でも同様であ り、東アジアにおける獣脚類の古生態を考える上で重要 なデータとなる.

謝辞

本論文をまとめるにあたり,岡山理科大学の石垣忍教 授には有益な御助言を頂いた.茨城大学安藤寿男教授, 鳴門教育大学香西武教授には二枚貝化石の鑑定に際し御 教示頂いた.また査読者である富山市科学博物館藤田将 人博士,東京学芸大学佐藤たまき准教授および1名の匿 名の査読者には多くの御意見・御指摘を頂いた.本研究 を進めるにあたり,タイ国鉱産資源局地質調査所(DMR: Department of Mineral Resources of Thailand)には全面 的に御協力頂いた.以上の方々に深く謝意を表します.

文献

- Alexander, R., 1976. Estimates of speeds of dinosaurs. *Nature*, 261, 129–130.
- Buffetaut, E., Ingavat, R., Sattayarak, N. and Suteethorn, V., 1985a. First dinosaur footprints from South-East Asia: Carnosaur tracks from the lower Cretaceous of Thailand. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Série II*, **301**, 643-648.
- Buffetaut, E., Ingavat, R., Sattayarak, N. and Suteethorn, V., 1985b. Early Cretaceous dinosaur footprints from Phu Luang (Loei province, northeastern Thailand) and their significance. *Proceedings* of the Conference on Geology and Mineral Resources Development of the Northeast Thailand, 71–76.
- Buffetaut, E. and Suteethorn, V., 1993. The dinosaurs of Thailand. Journal of Southeast Asian Earth Sciences, 8, 77–82.
- Buffetaut, E., Suteethorn, V., Martin, V., Chaimanee, Y. and Tong-Buffetaut, H., 1993. Biostratigraphy of the Mesozoic Khorat Group of northeastern Thailand: the contribution of vertebrate palaeontology. *Proceedings of the International Symposium on Biostratigraphy of Mainland Southeast Asia: Facies and Paleontology*, 51–63.
- Buffetaut, E., Suteethorn, V., Tong, H., Chaimanee, Y. and Khansubha, S., 1997. New dinosaur discoveries in the Jurassic and Cretaceous of northeastern Thailand. *Proceedings of the International Conference* on Stratigraphy and Tectonic Evolution of Southeast Asia and the South Pacific (Geothai 97), 19–24.
- 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. L., Khansubha, S., Tong, H. and Wongko, K., 2005. The Dinosaur Fauna from the Khok Kruat Formation (Early Cretaceous) of Thailand. *Proceedings of the International Conference on Geology, Geotechnology and Mineral Resources of Indochina (GEOINDO 2005)*, 575–581.
- Buffetaut, E., Cuny, G., Le Loeuff, J. and Suteethorn, V., 2009. Late Palaeozoic and Mesozoic continental ecosystems of SE Asia: an introduction. *Geological Society, London, Special Publications*, 315, 1–5.
- Buffetaut, E. and Suteethorn, V., 2011. A new iguanodontian dinosaur from the Khok Kruat Formation (Early Cretaceous, Aptian) of northeastern Thailand. *Annales de Paléontologie*, **97**, 51–62.
- Chen, P. J., Li, J., Matsukawa, M., Zhang, H., Wang, Q. and Lockley, M. G., 2006. Geological ages of dinosaur-track-bearing formations in China. *Cretaceous Research*, **27**, 22–32.
- Department of Mineral Resources., 1999. *Geological Map of Thailand; Scale 1:2,500,000.* Department of Mineral Resources, Bangkok, Thailand.
- Gillette, D. D. and Lockley, M. G., 1989. *Dinosaur Tracks and Traces*. 454p., Cambridge: Cambridge University Press, Cambridge.
- Hitchcock, E., 1836. Ornithichnology—description of the foot marks of birds (Ornithichnites) on New Red Sandstone in Massachusetts. *American Journal of Science*, 29, 307–340.
- Horiuchi, Y., Charusiri, P., and Hisada, K. I., 2012. Identification of an anastomosing river system in the Early Cretaceous Khorat Basin, northeastern Thailand, using stratigraphy and paleosols. *Journal of Asian Earth Sciences*, **61**, 62–77.
- 石垣 忍, 1988. 足跡学の用語. 生物科学, 40, 31-38.
- Kim, J. Y., Lockley, M. G., Woo, J. O. and Kim, S. H., 2012. Unusual Didactyl Traces from the Jinju Formation (Early Cretaceous, South)

Korea) Indicate a New Ichnospecies of Dromaeosauripus. *Ichnos*, **19**, 75–83.

- Kim, J. Y., and Pickerill, R., 2002. Cretaceous Nonmarine Trace Fossils from the Hasandong and Jinju Formations of the Namhae Area, Kyongsangnamdo, Southeast Korea. *Ichnos*, 9, 41–60.
- 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*, 5, 287–292.
- Le Loeuff, J., Suteethorn, V., Buffetaut, E., Kamonlak, W., Tong, H., Wanida, T., Souillat, C. and Cavin, L., 2003. The first dinosaur footprints from the Khok Kruat formation (Aptian of northeastern Thailand). *Mahasarakham University Journal, Special Issue*, 22, 83–91.
- Le Loeuff, J., Saenyamoon, T., Suteethorn, V., Khansubha, S. and Buffetaut, E., 2005. Vertebrate Footprints of South East Asia (Thailand and Laos): a Review. Proceedings of the International Conference on Geology, Geotechnology and Mineral Resources of Indochina (GEOINDO 2005), 582–587.
- Le Loeuff, J., Saenyamoon, T., Suteethorn, V., Souillat, C. and Buffetaut, E., 2007. Triassic trackways from Thailand. *Proceedings* of International Conference on Geology of Thailand: Towards Sustainable Development and Sufficiency Economy, 362–363.
- Le Loeuff, J., Suteethorn, V. and Souillat, C., 2008. Tracks in the Triassic: New vertebrate footprints from Thailand. *Proceedings of* 6th Meeting of the European Association of Vertebrate Paleontologist, 132, 58–59.
- Le Loeuff, J., Saenyamoon, T., Souillat, C., Suteethorn, V. and Buffetaut, E., 2009. Mesozoic vertebrate footprints of Thailand and Laos. *Geological Society, London, Special Publications*, **315**, 245–254.
- Leonardi, G., 1987. *Glossary and manual of tetrapod footprint palaeoichnology*. 75p., Departamento nacional da produção mineral, Brasilia.
- Lockley, M., Sato, Y. and Matsukawa, M., 2002. A New Dinosaurian Ichnogenus from the Cretaceous in Thailand. *Proceedings of the Symposium on Geology of Thailand*, 117–119.
- Lockley, M., Matsukawa, M., Sato, Y., Polahan, M. and Daorerk, V., 2006. A distinctive new theropod dinosaur track from the Cretaceous of Thailand: implications for theropod track diversity. *Cretaceous Research*, **27**, 139–145.
- Lockley, M. G., McCrea, R. T. and Matsukawa, M., 2009. Ichnological evidence for small quadrupedal ornithischians from the basal Cretaceous of SE Asia and North America: implications for a global radiation. *Special Publications, Geological Society of London*, 315, 255–269.
- 増田富士雄・伊勢屋ふじこ,1985. "逆グレーディング構造":自然 堤防帯における氾濫原洪水堆積物の示相堆積構造. 堆積学研究会 報,22-23,108-116.
- Matsukawa, M., Lockley, M. G. and Jianjun, L., 2006. Cretaceous terrestrial biotas of East Asia, with special reference to dinosaurdominated ichnofaunas: towards a synthesis. *Cretaceous Research*, 27, 3–21.
- Meesook, A., 2011. Cretaceous. In Ridd, M. F., Barber, A. J. and

Crow, M. J. eds., The Geology of Thailand, 169–184. Geological Society, London.

- Meesook, A. and Saengsrichan, W., 2011. Jurassic. *In* Ridd, M. F., Barber, A. J. and Crow, M. J., *eds.*, *The Geology of Thailand*, 151–168. Geological Society, London.
- Metcalfe, I., 2011. Paleozoic-Mesozoic history of SE Asia. Geological Society, London, Special Publications, 355, 7–35.
- Metelkin, D. V., Vernikovsky, V. A., Kazansky, A. Y. and Wingate, M. T., 2010. Late Mesozoic tectonics of Central Asia based on paleomagnetic evidence. *Gondwana Research*, 18, 400–419.
- Polahan, M. and Daorerk, V., 1993. Report on additional discovery of dinosaur's footprints in Thailand. *Proceedings of International Symposium on Biostratigraphy of Mainland Southeast Asia: Facies* and Paleontology, 225–230.
- Rust, B. R., 1979. Facies Models 2. Coarse Alluvial Deposits. *In* Roger G. W. *ed., Facies Models*, 9–22. Geological Association of Canada, Ontario.
- Saenyamoon, T., 2006MS. Early Cretaceous vertebrate footprints from Huai Dan Chum site, Tha U-thane district, Nakhon Phanom province. *Thesis for the Master of science degree in biology*, 61p., Mahasarakham University, Mahasarakham.
- Sato, Y. and Tumpeesuwan, S., 2005. Superexcellent preservation of dinosaur foot prints in Nakhon Phanom in northeast Thailand. Proceedings of the International Conference on Geology, Geotechnology and Mineral Resources of Indochina (GEOINDO 2005), 570–574.
- Sattayarak, N., Srigulwong, S., and Patarametha, M., 1991. Subsurface stratigraphy of the non-marine Mesozoic Khorat Group, NE Thailand. Proceeding of the Seventh Regional Congress on Geology, Mineral and Energy Resources of Southeast Asia, 16–25.
- Scotese, C. R., 2001. Atlas of Earth History: Paleogeographic Maps. 52p., Paleomap Project, Arlington.
- Shibata, M., Jintasakul, P. and Azuma, Y., 2011. A new iguanodontian dinosaur from the Lower Cretaceous Khok Kruat Formation, Nakhon Ratchasima in northeastern Thailand. *Acta Geologica Sinica* (English Edition), 85, 969–976.
- Suraprasit, M. K., 2008MS. Sedimentary Characteristics and Dinosaur Footprints at Amphoe Tha-Uthane Changwat Nakhonphanom. *Doctoral dissertation*, Chulalongkorn University, Bangkok.
- Tagart, E., 1846. On Markings in the Hastings Sand Beds near Hastings, supposed to be the Footprints of Birds. *Quarterly Journal* of the Geological Society, 2, 267–267.
- Thulborn, R. A., 1982. Speeds and gaits of dinosaurs. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology,* **38**, 227–256.
- Thulborn, R. A., 1989. The gaits of dinosaurs. In Gillette, D. D. and Lockley, M. G., eds., Dinosaur Tracks and Traces, 39–50, Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Ward, D. E. and Bunning, D., 1964. Stratigraphy of the Mesozoic Khorat Group in Northeast Thailand. *Report of Investgation*, (6), 95p. Department of Mineral Resources, Bangkok.

(2013年12月27日受付, 2016年6月14日受理)

