総説

始新世後半における哺乳類相の変遷と ポンダウン化石哺乳類相（ミャンマー）

鏑本武久・高井正成・江木直子・茂原信生

京都大学霊長類研究所

はじめに

ミャンマー中央部に分布するポンダウン層 (Pondaung Formation; Cotter, 1914; Bender, 1983; Aye Ko Aung, 1999) は、始新世 (約 5500 万年前～3400 万年前) の陸上哺乳類化石を産出することで、20 世紀初頭から知られていた (Pilgrim & Cotter, 1916; Pilgrim, 1925, 1928)。特に、20 世紀前半に報告された 2 種類の霊長類 Primates の化石、*Pondaungia* と *Amphipithecus* は、当時、最古の真猿類 Anthroipoidea とみなされ (Pilgrim, 1927; Colbert, 1937, 1938)、霊長類学者・人類学者に注目されていた。

しかしその後、エジプトの Fayum 盆地の Jebel Qatrani 層から確実な (=眼窩後壁が閉じている) 真猿類化石が続々と発見された (Simons, 1967, 1968, 1995; Fleagle, 1999)。Jebel Qatrani 層の地質時代については、全て後期始新世であるという説 (Van Couvering & Harris, 1991) や、後期始新世から前期漸新世にまたがり、中央部付近に始新世-漸新世の境界があるとする説 (Rasmussen *et al.*, 1992; Kappelman, 1992, Kappelman *et al.*, 1992)、およびすべてが漸新世であるとする説 (Gingerich, 1993) があり確定されていないという問題はあるものの、ポンダウンの化石を除けば Fayum の化石が最古の真猿類化石であり、真猿類はアフリ

カで起源したという説が有力であった (Simons, 1995; Fleagle, 1999)。

ところが 1990 年代になって、東アジアの始新統から原始的な真猿類とされる化石が発見され始めた (Beard *et al.*, 1994, 1996; Tong, 1997; Chaimanee *et al.*, 1997, 2000a; Ducrocq, 1999a)。ポンダウン層からも *Pondaungia* と *Amphipithecus* の新標本だけでなく、新しい種類の化石も複数見つかりだした (Pondaung Fossil Expedition Team, 1997; Jaeger *et al.*, 1998, 1999; 高井ら, 1999; Takai *et al.*, 2000, 2001, in press; Chaimanee *et al.*, 2000b; Ciochon *et al.*, 2001; Shigehara *et al.*, 2002; Gunnell *et al.*, 2002; Gebo *et al.*, 2002)。これらの発見により、真猿類の起源はアジアではないかという説が提唱されるようになった (Beard *et al.*, 1994, 1996; Jaeger *et al.*, 1998, 1999; Ducrocq, 2001)。しかし、これらの発見にもかかわらず、ポンダウンの霊長類化石は真猿類であるのか原猿類 Prosimii であるのか、未だに結着はついていない (Jaeger *et al.*, 1998, 1999; Chaimanee *et al.*, 2000b; Takai *et al.*, 2001; Ciochon *et al.*, 2001; 高井, 2002; Shigehara *et al.*, 2002; Gunnell *et al.*, 2002; Ciochon & Gunnell, 2002)。

このようにポンダウンからの霊長類化石の研究が進む一方で、ポンダウンの化石哺乳類相 (ポンダウン相) の研究は、Colbert (1938) の研究以

来,さまざまな理由によりほとんど行われていなかった。さらに,ポンダウン層の位置する東アジア南部の始新世の化石哺乳類相の研究はあまり進んでいない。

東アジアの古第三紀(約6500万年前~2400万年前)の化石哺乳類相の研究は,モンゴルや中国北部(東アジア北部)の化石相を中心に進められてきた。特に,東アジア北部においては,20世紀前半にアメリカ自然史博物館を中心とした調査隊が多く、古第三紀の哺乳類化石を発掘・研究した(e.g., Berkey & Granger, 1923; Mellett, 1968 and references therein)。最近でも多くの化石が発掘され,それらの化石と北米の同時代の化石との比較研究が多くなされてきた。これにより,東アジアの後期暁新世~漸新世の陸上哺乳類の時代区分は東アジア北部の化石相をもとに区分されている(Romer, 1966; Russell & Zhai, 1987; Meng & McKenna, 1998)。しかし,東アジアの古第三紀の陸成層は,北米やヨーロッパのそれと違って,火山性の堆積物や海成層の挟みが乏しいため,その詳しい地質時代については不確定な部分が多い。東アジアの古第三紀の陸成層の時代は,ほとんどがそこに含まれる哺乳類の形態を北米やヨーロッパのそれと比較することで推定されている。

東アジア南部の始新世の哺乳類化石は,発掘されている化石が東アジア北部のそれに比べて少ないことに加えて,産出する化石の種類が後者のそれとはやや異なっている(e.g., Tong, 1989; Tong *et al.*, 1995, 1996)。また,北部と同様に火山性の堆積物や海成層の挟みが乏しいため,その詳しい地質時代については,北部以上に不確定な部分が多い。したがって,東アジア南部の始新世の化石哺乳類相の研究は北部のそれと比べてもあまり進んでいないのが現状である。その中で,ポンダウン層は上下を海成層で挟まれていて(Stamp, 1922; Bender 1983),また最近,凝灰岩層も含まれていることがわり,放射年代測定がおこなわれている(Tsubamoto *et al.*, 2002b)。東アジアの中期~後期始新世の哺乳類相の中で,放射年代測定がされているのはこのポンダウン相だけである。

我々は,1998年からポンダウン層の調査を続

けている。まだ研究中的のこともたくさんあるが,ここでは現時点でのポンダウン層の哺乳類相についての概説とまとめをおこなう。それに先立ち,始新世後半における地球環境とアジアを中心とした哺乳類相の変遷を概説する。

資料と方法

ポンダウンの化石哺乳類相(表1)は,最近の我々の研究で明らかにされつつある(高井ら, 1999; Egi & Tsubamoto, 2000; Tsubamoto *et al.*, 2000a, b, 2002a, b; Tsubamoto, 2001; 鏝本ら, 2001; Takai *et al.*, 2000, 2001, in press; 江木ら, 2002; Shigehara *et al.*, 2002; Gebo *et al.*, 2002)。ここで比較に用いた東アジアの始新世における各哺乳類相(図1)は,以下の文献をもとにまとめた: Beard (1998a), Beard *et al.* (1994), Chaimanee *et al.* (1997), Dashzeveg & Hooker (1997), Ducrocq (1997, 1999b), Ducrocq *et al.* (1995, 1996, 1997, 1998), Guo *et al.* (1999, 2000), Huang (1999), Huang *et al.* (1998), Lavrov (1996), Li & Ting (1983), Liu (2001), Lucas *et al.* (1996, 1997), Lucas & Emry (1996), Marivaux *et al.* (2000), McKenna & Bell (1997), Meng & McKenna (1998), Métais *et al.* (2000, 2001), Peigné *et al.* (2000), Qi & Zhou (1989), Qi & Beard (1996, 1998), Qi *et al.* (1991, 1996), Russell & Zhai (1987), Shi (1989), Ting (1993), Tong (1997), Tong & Wang (1998), Tong & Zhao (1986), Tong *et al.* (1999), Tsubamoto (2001), Tsubamoto *et al.* (2000a, b, 2002a), Vislobokova (1998), Wang (1988, 1994, 2001), Wang & Wang (1997)。本稿では,東アジアの化石哺乳類相を,便宜上,北部・中部・南部の3地域にわけた(図1)。ポンダウン相は東アジア南部に位置する。

年代尺度

「霊長類研究」誌の読者にとって,地質時代お

表1 ポンダウン相の脊椎動物リスト。

魚類および爬虫類のリストは Hutchison & Holroyd (1996) による。鳥類および哺乳類のリストは Takai *et al.* (2000, 2001), Tsubamoto *et al.* (2000a, b, 2002a), Egi & Tsubamoto (2000), Shigehara *et al.* (2002), Gebo *et al.* (2002), および現在進行中のデータによる。* は、固有属を示す。

CHONDRICHTHYES (軟骨魚綱)	<i>Hsanotherium* parvum</i>
Galeomorpha (ヤモリザメ目)	Artiodactyla (偶蹄目)
Carcharhinidae (メジロザメ科)	Dichobunidae (ディコブネ科)
<i>Galeocerdo</i> sp.	Gen. et sp. nov.*
OSTEICHTHYES (硬骨魚綱)	Cf. gen. et sp. nov.*
Siluriformes (ナマズ目)	Anthracotheriidae (アントラコテリウム科)
Clariidae (ヒレナマズ科)	<i>Anthracotherium pangan</i>
Gen. et sp. nov.	<i>Anthracotherium crassum</i>
REPTILIA (爬虫綱)	<i>Anthracotherium birmanicum</i>
Chelonia (カメ目)	<i>Anthracotherium tenuis</i>
Cryptodira (潜頸亜目)	Helohyidae (ヘロヒウス科)
Trionychoidea (スッポン上科)	<i>Pakkokuhyus* lahirii</i>
Carettochelyidae (スッポンモドキ科)	Ruminantia (反芻亜目)
Gen. et sp. indet.	Fam. indet. (所属科不明)
Trionychidae (スッポン科)	<i>Indomeryx cotteri</i>
Gen. et sp. indet.	<i>Indomeryx arenae</i>
Squamata (有鱗目)	Cf. <i>Indomeryx cotteri</i>
Lacertilia (トカゲ亜目)	Perissodactyla (奇蹄目)
?Agamidae (?アガマ科)	Brontotheriidae (ブロントテリウム科)
Gen. et sp. indet. 1	<i>Sivatitanops* cotteri</i>
Gen. et sp. indet. 2	<i>Sivatitanops* birmanicum</i>
Crocodylia (ワニ目)	<i>Metatelmatherium? lahirii</i>
Crocodylidae (クロコダイル科)	<i>Bunobrontops* savagei</i>
Gen. et sp. indet. 1	Ceratomorpha (有角亜目)
Gen. et sp. indet. 2	Fam. indet. (所属科不明)
AVES (鳥綱)	Gen. et sp. indet.
Ciconiiformes (コウノトリ目)	Rhinocerotidae (サイ上科)
?Threskiornithidae (?トキ科)	Hyracodontidae (ヒラコドン科)
Gen. et sp. nov.*	Cf. <i>Iliaodon lunanensis</i>
MAMMALIA (哺乳綱)	Amynodontidae (アミノドン科)
Primates (霊長目)	<i>Paramynodon birmanicus</i>
Anthropoidea (真猿亜目)	Gen. et sp. indet.
Eosimiidae (エオシミアス科)	Tapiroidea (バク上科)
<i>Bahinia* pondaungensis</i>	Fam. indet. (所属科不明)
? <i>Eosimias</i> sp.	<i>Indolophus* guptai</i>
Amphipithecidae (アンフィピテクス科)	Deperetellidae (デペレテラ科)
<i>Amphipithecus* mogaungensis</i>	<i>Deperetella birmanica</i>
<i>Pondaungia* cotteri</i>	
Fam. indet. (所属科不明)	
<i>Myanmarpithecus* yarshensis</i>	
Creodonta (肉齒目)	
Hyaenodontidae (ヒエノドン科)	
Gen. et sp. nov.*	
" <i>Pterodon</i> " <i>dahkoensis</i>	
Rodentia (齧歯目)	
Anomaluridae or Phiomysidae	
(ウロコオリス科またはフィオミス科)	
Gen. et sp. nov.*	
Ungulata (有蹄上目)	
Order et fam. indet. (所属目・科不明)	

よび陸上哺乳類の時代区分はあまりなじみがないと思われるので、始新世～漸新世の詳しい地質時代および陸上哺乳類の時代区分を図2に示しておく。本稿で使用した年代尺度は、Berggren *et al.* (1995) に従った。

1980年代の終わりから1990年代前半にかけて、新生代の年代尺度および生層序は、古地磁気年代層序の再検討とアルゴン-アルゴン放射年代法 ($^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ 法) の発達により改定された

図1 東アジアの始新世における主な化石産地。

東アジア南部：1, ポンダウン Pondaung ; 2, Krabi ; 3, 象山 Xiangshan (麗江 Lijiang) ; 4, 上部路美邑 Upper Lumeiyi・下部路美邑 Lower Lumeiyi ; 5, 蔡家冲 Caijiachong ; 6, 洞均 Dongjun・那讀 Naduo・公康 Gongkang ; 7, 嶺茶 Lingcha. 東アジア中部：8, 上黄 Shanghuang ; 9, 河堤 Heti ; 10, 上部盧氏 Upper Lushi ; 11, 核桃園 Hetaoyuan ; 12, 黄庄 Huangzhuang (曲阜 Qufu) ; 13, 官庄 Guanzhuang ; 14, 五図 Wutu. 東アジア北部：15, Kholboldzhi-Nur ; 16, 阿山頭 Arshanto・伊尔丁曼哈 Irdin Manha ; 17, 烏尔登敖包 Urtyn Obo ; 18, 烏蘭希熱 Ulan Shireh・沙拉木命 Shara Murun・烏蘭格楚 Ulan Gochu ; 19, Khaychin (II, III, V) ; 20, Sevkul ; 21, Ergilin ; 22, Bumban.

(Swisher & Prothero, 1990; Berggren & Prothero, 1992; Cande & Kent, 1992, 1995; Berggren *et al.*, 1995; Berggren & Aubry, 1996; Aubry *et al.*, 1996)。これにより、新生代の年代尺度は、それまでの Berggren *et al.* (1985) および Aubry *et al.* (1988) のそれとは大きく異なっている (野村ら, 1997)。特に、始新世後半～漸新世はその時代対比が歴史的に大きく変化した (Cavalier & Pomerol, 1976; Berggren *et al.*, 1978; Cavalier, 1979; Holroyd & Ciochon, 1994)。それに伴い、陸生哺乳類の時代区分の対比も、1990年代前半以前とそれ以降では大きく異なっている (Woodburne, 1987; Russell & Zhai, 1987; Woodburne & Swisher, 1995; Meng & McKenna, 1998)。

ここでは、基本的に最新の区分を用いるが、東

Ma	European Standard Stages	NALMAS	EALMAS
25	Oligocene (漸新世) late	Chattian	Tabenbulakian
30	Oligocene (漸新世) early	Rupelian	Hсандоголийан
		Whitneyan	
		Orellan	
35	Oligocene (漸新世) late	Priabonian	Ergilian (Ulangochuan)
40	Eocene (始新世) middle	Bartonian	Sharamurunian
45	Eocene (始新世) middle	Uintan	Irdinmanhan
		Lutetian	(Arshantan)
50	Eocene (始新世) early	Ypresian	Bumbanian
55		Wasatchian	

図2 始新世-漸新世の詳しい地質時代区分と陸生哺乳類の時代区分。

略号：Ma, 百万年前 (単位) ; NALMA, 北米の陸上哺乳類生層序区分 ; EALMA, 東アジアの陸上哺乳類生層序区分。以下の文献をもとにまとめた : Russell & Zhai (1987), Woodburne & Swisher (1995), Meng & McKenna (1998)。

アジアにおける陸上哺乳類の時代区分の Arshantan 期と Ulangochuan 期は、便宜上、Russell & Zhai (1987) にしたがってそれぞれ Irдинmanhan 期および Ergilian 期に含めることとする(図2)。ただし、陸上哺乳類の時代区分境界における時代対比の精度にはまだ議論の余地が残されていることは注意すべきであろう。特に、東アジアのそれは北米のそれに比べてもまだまだ不確定な部分が多い。例えば、図2では東アジアの Ergilian 期と Hsandagolian 期との境界が始新世-漸新世境界に対比されているが、Ergilian 期の中(モンゴルの Sevkhuil 部層と Ergilin 部層との境界)に始新世-漸新世境界があるとする意見もある(Dashzeveg, 1993, 1996)。

始新世後半の地球環境とアジアの哺乳類相の変遷

始新世における世界の気候は現在よりもかなり暖かかった(e.g., Buchardt, 1978; Prothero, 1994)。特に前期始新世(約5500万年前~4900万年前)は非常に暖かく、高緯度地域でもヤシの木やソテツなどの植生が卓越していたらしい(Prothero, 1994)。中期始新世(約4900万年前~3700万年前)に入ると徐々に寒冷化していく。それでも世界中が現在よりもかなり温暖だったことには変わりなく、海中でも陸上でも熱帯~亜熱帯性の生物が卓越していた。中期始新世の後半から末期にかけて地球全体で寒冷化・乾燥化が進み、中期始新世の終わりに大量絶滅と呼べるイベントがあった(e.g., Wolfe, 1971; Miller, 1992; Prothero, 1994; 野村ら, 1997)。このとき、海では熱帯性の種類の有孔虫やナノプランクトンの大絶滅が起こったが、これは、古第三紀の中で最も大きな絶滅イベントである(Prothero, 1994)。後期始新世(約3700万年前~3400万年前)になると、地球全体の気候がやや回復して、暖かくなった(Miller, 1992; 野村ら, 1997)。しかし、始新世末期から次の漸新世の初期にかけて、さらに寒冷化・乾燥化が進んだと考えられている。漸新世(約3400万年前~2400万年前)は、始新世よりも世界的な気候が寒冷化・乾燥化し、季節性も増

していったが、現在に比べればより温暖・湿潤で、気温の緯度勾配もそれほど高くなかった(Janis, 1993)。

古地理をみると、始新世には、ベーリング地峡によって、北米大陸は東アジア大陸塊とたびたびつながっており(Beard, 1998b)、この二つの間の動物相の交流はある程度保たれていたらしい。実際に、始新世における東アジアの動物相と北米の動物相との間には多くの同科・同属の哺乳類が共存している(Tong *et al.*, 1996; Bread, 1998b)。一方、インド亜大陸・アフリカ大陸(含アラビア半島)は、始新世の間、まだ東アジアとは Tethys 海によって隔てられていた(Smith *et al.*, 1994; 図3)。それでも、インド亜大陸は、アジア大陸にかなり近づいていた。ヨーロッパも、始新世の間は、東アジアとは Turgai 海峽・Tethys 海によって、隔てられていた(Smith *et al.*, 1994; 図3)。また、ヨーロッパは中期始新世以降、北米とも大西洋の拡大によって隔てられていた。したがって、始新世後半の間は、ヨーロッパは東アジアおよび北米とは、動物相の交流はほとんどなかった(Beard, 1998b)。実際に、東アジアとヨーロッパの動物相の間には共通する哺乳類の科や属はあまりない(Tong *et al.*, 1996)。

中期始新世には、奇蹄類 Perissodactyla が放散してきて哺乳類相の中の大半を占めるようになって

図3 始新世後半(約3700万年前)の古地理図(Smith *et al.*, 1994をもとに作成)。

略号: Af, アフリカ; Ar, アラビア半島; At, 南極; Au, オーストラリア; EAs, 東アジア; Eu, ヨーロッパ; GL, グリーンランド; NA, 北米; SA, 南米。

る (Savage & Russell, 1983; Tong, 1989; Tong *et al.*, 1995, 1996; Meng & McKenna, 1998)。また、東アジア・北米では、中期始新世は前期始新世に比べて哺乳類の体のサイズが非常に大きくなったことが知られている (特に、ブロンテリウム科 *Brontotheriidae*・アミノドン科 *Amynodontidae* などの奇蹄類) (Prothero, 1994; Meng & McKenna, 1998)。これは、中期始新世の森林は暁新世や前期始新世の密林に比べて、開けた場所が多くなった (つまり、やや乾燥化した) ことを示していると考えられる。東アジアでは、奇蹄類の中でも、その前半にはブロンテリウム科・デペレテラ科 *Deperetellidae*・ロフィアレテス科 *Lophiaetidae* が繁栄した。後半には、ロフィアレテス科は衰退し、一方で、アミノドン科・ヒラコドン科 *Hyracodontidae* が繁栄してくる。ブロンテリウム科・デペレテラ科は中期始新世の後半においても依然として繁栄していた。ロフィアレテス科は、中期始新世の終わりには絶滅してしまう (Meng & McKenna, 1998)。特に、巨大な奇蹄類のブロンテリウム科は、中期・後期始新世のアジアおよび北米を代表する特徴的な動物である。

中期始新世の後半から末期にかけて寒冷化した時期に、北米大陸では、Uintan 期後半における東アジアからの哺乳動物の移入により、密林に適応したプレシアダピス類 *Plesiadapiformes* や顎節類 *Condylarthra* などの多くが絶滅していった。次の Duchesnean 期の終わり (中期始新世の終わり) までに、Uintan 期に生息していた属の 80 % が絶滅した (Prothero, 1994)。しかし、東アジアやヨーロッパの陸上哺乳類相は、北米大陸ほどの変化はなかったらしい (Prothero, 1994)。

後期始新世においては、東アジアの哺乳類相では、依然として奇蹄類が繁栄しているが、偶蹄類 *Artiodactyla* もその数が増えてくる。また、ブロンテリウム科は極度に体が大型化し、吻部に大きな角を持つようになる。始新世末には、奇蹄類のブロンテリウム科・デペレテラ科および無肉齒類 *Acreodi* (これまでクジラ類 *Cetacea* に一番近いとされていたが、現在ではクジラ類に一番近

いのは偶蹄類だとされている ; Thewissen *et al.*, 2001; Gingerich *et al.*, 2001) は絶滅してしまう (Meng & McKenna, 1998)。

始新世末期から次の漸新世の初期にかけて、オーストラリア・南米が南極からより離れていくことによって、南極を周回する海流 (環南極周回流) が形成され、南極を冷やしてそこに大陸規模の氷河が形成された。また、Turgai 海峡が消滅し、インド亜大陸がアジアにほぼ完全にぶつかることにより、Tethys 海もほぼ消滅した。これにより、温暖な赤道周回流も消滅してしまった。したがって、始新世以前とは逆に、環南極周回流が卓越して海流を冷やし、一方で赤道海流が局部的になったため、低緯度地域から流れてきた海流が高緯度で冷やされるという状態になり (Van Andel, 1994, p. 203, fig. 10.6), 地球全体が寒冷化した。このとき、陸上のヨーロッパではアジアから動物 (齧歯類 *Rodentia*・ウサギ類 *Lagomorpha*, 進歩的な偶蹄類や奇蹄類) が移動してきたことにより、それまでヨーロッパに生息していた固有の陸上哺乳動物の多くが絶滅しまったことが知られている (e.g., Prothero, 1994; Hartenberger, 1998)。この現象は、Grande Coupure (大断絶) と呼ばれている (Stehlin, 1909)。Grande Coupure 後の動物相はより乾燥化した植生に適応している (Legendre, 1986, 1989; Legendre & Hartenberger, 1992)。モンゴル高原 (東アジア北部) では、このとき、大型で低冠歯型の奇蹄類が優勢な動物相が小型で中-高冠歯型の齧歯類・ウサギ類が優勢な動物相に置き換わり、大型の哺乳動物の数が激減した (Mongolian Remodeling) (Meng & McKenna, 1998)。これは、モンゴル高原でも、漸新世に入ると急速に乾燥化が進んだことを示している。ただし、モンゴル高原の Mongolian Remodeling における動物相の変遷は東アジアの中での新しい分類群の進化によることが特徴で、ヨーロッパの Grande Coupure における他地域からの動物の移入による変遷とはこの点で異なっている。一方、海や北米大陸では、始新世-漸新世境界にそれほど大きな絶滅はなかった (e.g., Prothero, 1994;

Woodburne & Swisher, 1995; 野村ら, 1997)。

漸新世における東アジア北部の哺乳類相では、中-高歯冠型の齧歯類・ウサギ類が卓越していた (Tong *et al.*, 1995, 1996; Meng & McKenna, 1998)。また、漸新世になると、ヨーロッパと東アジアの動物相には多くの共通する哺乳類の科や属が現われる (Tong *et al.*, 1996)。これは、Turgai 海峡・Tethys 海が消滅してヨーロッパと東アジアの大陸塊がつながり、上で述べた Grande Coupure が起こった結果である。

一方、東アジア南部では、漸新世のまとまった化石哺乳類相はこれまで発見されていないが、最近、これまで中新世とされていた南アジアのパキスタン南部 Baluchistan 州の Bugti Hill の “Nari 層” Bugti 部層からの化石哺乳類相 (e.g., Pilgrim, 1912; Flynn *et al.*, 1986) が漸新世のものであることがわかってきた (Welcomme & Ginsburg, 1997; Welcomme *et al.*, 1999, 2001; Marivaux *et al.*, 1999, 2001, 2002)。しかも、最近ここからキツネザル類 Lemuriformes やその他の霊長類 (シバラダピス科 Sivaladapidae, アンフィピテクス科 Amphipithecidae, オリゴピテクス科 Oligopithecidae) の化石が次々とみつかっている (Marivaux *et al.*, 2001, 2002)。Bugti 部層からは、これらの霊長類の他に偶蹄類のアントラコテリウム科 Anthracotheriidae や低歯冠の齧歯類などが含まれ、熱帯～亜熱帯性の湿潤な気候を示すと考えられる。Bugti 部層から見つかっている *Guangxilemur* (シバラダピス科) は中国南部広西壮族自治区の後期始新世の公康 [Gongkang] 相 (図1) からも見つかっている (Qi & Beard, 1998; Marivaux *et al.*, 2002)。アンフィピテクス科および *Anthracotherium* (アントラコテリウム科) はポンダウン相やタイの後期始新世の Krabi 相 (図1) からも見つかっている (Pilgrim, 1912; Jaeger *et al.*, 1998; Ducrocq, 1999b; Marivaux *et al.*, 2001; 高井, 2002; Tsubamoto *et al.*, 2002a)。また、低歯冠型齧歯類の *Baluchimys* は Krabi 相からも見つかっている (Flynn *et al.*, 1986; Marivaux *et al.*, 2000)。このように、漸新世の Bugti 部層の化石

相は東アジア南部の始新世の化石相との間に共通する属を含む一方で、中-高歯冠型の齧歯類・ウサギ類が卓越する東アジア北部の漸新世の哺乳類相とは大きく異なっている。

ポンダウン化石哺乳類相

上で述べたの始新世後半の地球環境・動物相の変遷の枠組みのなかで、東南アジアに位置するミャンマーのポンダウン化石哺乳類相の特徴を見てみたい。ポンダウン層からは哺乳類化石の他に、他の脊椎動物化石および植物や巻貝の化石もみついている (Hutchison & Holroyd, 1996; Pondaung Fossil Expedition Team, 1997)。表1にはポンダウン層の脊椎動物のリストを示す。

地質・時代

ポンダウン層はミャンマー中央部、Irrawaddy 川の支流である Chindwin 川流域の右岸を中心に分布している (図4)。もともとは、Pondaung Sandstones とよばれ、南部では海成～汽水成、北部では陸成 (淡水成) の堆積物から成る地層として記載されていた (Cotter, 1914)。Aye Ko Aung (1999) は、この Pondaung Sandstones の陸成層の部分だけをポンダウン層 (Pondaung Formation) と再定義した。ポンダウン層は下位の Tabyin 層を整合に覆い、上位の Yaw 層に整合に覆われる (Stamp, 1992; Bender, 1983; Aye Ko Aung, 1999)。

下位の Tabyin 層は海成層であり、底生有孔虫の *Nummulites acutus* が産出することから (Cotter, 1914; Stamp, 1922; Bender, 1983)、インドの Khirthar Stage に対比される (Eames, 1951)。Khirthar Stage はヨーロッパの Lutetian Stage に対比されることから (Eames, 1951; Gingerich & Russell, 1990)、Tabyin 層も Lutetian Stage (中部始新統下半部) に対比されると考えられる。

上位の Yaw 層も海成層であり底生有孔虫の *Nummulites yawensis* や *Discocyclina sella* など

Aung, 1999, Aung Naing Soe *et al.*, 2002), 確実な層序関係を判断するのは難しい。

ポンダウン層が分布する地域のなかで、我々は、Bahin 地域の Pk1 と呼ぶ哺乳類化石産出地点 (図 4) に露出していた厚さ約 20 cm の酸性凝灰岩からジルコンを抽出し、フィッシュン・トラック年代測定 (放射年代測定法の一つ) をおこなった (Tsubamoto *et al.*, 2002b)。算出された年代値は、約 3720 万年前 (誤差 $\pm$ 130 万年) であり、これは、中期-後期始新世境界付近の時代に相当する。また、2001 年の調査では哺乳類化石が産出する別の地点 (Kd) から酸性凝灰岩を発見し、フィッシュン・トラック年代測定をおこなった。まだ未公表なデータなので詳しい数値は差し控えるが、ここで算出された年代値は Pk1 のものよりわずかに古い値 (中期始新世後期) を示した。ただし、両地点のフィッシュン・トラック年代値の誤差 (1 シグマ) は重なり合っていた。

この二つの地点の凝灰岩の正確な層序関係は、現在のところ不明であるが、フィッシュン・トラック年代値がほぼ同様の値を示しており、また、ポンダウン層中の数ある哺乳類産出地点において、産出する哺乳類の形態に時代差と考えられる違いは確認されていないことから、両地点はほぼ同層準に位置すると考えられる。したがって、ポンダウン相の時代は中期始新世末期と考えられる。

これまで、ポンダウン層の地質時代は、そこから産出する陸上哺乳類化石の形態を北米・ヨーロッパ・モンゴル/中国北部のそれと比較することによって推定されてきた。ポンダウンの哺乳類の形態の進化段階は中期始新世中期のものに対比されるものから後期始新世のものに対比されるものまでいて、中間をとることで中期始新世の後期 (Bartonian 期; 4100 万年前~3700 万年前; 東アジアの陸上哺乳類生層序の Sharamurunian 期) と推定されていた (e.g., Colbert, 1938; Holroyd & Ciochon, 1994)。フィッシュン・トラック年代値から推定されるポンダウン哺乳類相の地質時代は、中期始新世後期のなかでもその末期を示している。もし、Fayum の原始的な真猿類を産出する Jebel Qatrani 層の地質時代が、Van

Couvering & Harris (1991) の言うように全て後期始新世であるとする、ポンダウンの霊長類は Fayum の最古の霊長類よりも年代的にわずかに古いだけと解釈される。

哺乳類相

現在のところ、ポンダウン相からは、6 目 16 科 22 属 29 種の哺乳類が確認されている (表 1)。全哺乳類 22 属の中で、半分以上 (12 属) が固有属である (表 1)。まず、原始的な霊長類 5 属が見つかっている (Pilgrim, 1927; Colbert, 1937; Jaeger *et al.*, 1999; Takai *et al.*, 2001; Gebo *et al.*, 2002), これらは初期真猿類と思われる特徴をいくつかもっている (例えば、下顎体が深いことなど)。霊長類が多産する東アジアの始新世の哺乳類相は他に例がほとんどない。霊長類が多く産出することはポンダウン相の特徴の一つである。小型の哺乳類は、低歯冠の齧歯類とエオシミアス科 Eosimiidae の霊長類が見つかっているだけで、標本数も少ない (図 5; Tsubamoto *et al.*, 2000a)。これは、実際に個体数が少なかったとするよりも、タフノミーの影響かもしれない。なぜなら、現在の森林では非常に多くの小型哺乳類が生息しており、中国の中期始新世の河堤 [Hetu] 相や上黄 [Shanghuang] 相 (図 1) などでは小型哺乳類が数多く見つかっているからである。なお、ポンダウンからの齧歯類は、Tsubamoto *et al.* (2000a) では原始的なフィオミス科 Phiomysidae ではないかと報告したが、再度比較検討したところ、原始的なウロコオリス科 Anomaluridae である可能性がでてきた。いずれにしても、この齧歯類の両科はアフリカや西アジアの後期始新世以降からしか報告されていなかった種類である。食肉性の哺乳類としては、原始的な肉食動物であるヒエノドン科 Hyaenodontidae (肉齒目 Creodonta) の 2 種 (“*Pterodon*” と未記載の新属新種) が見つかっている (Egi & Tsubamoto, 2000)。Pondaung の “*Pterodon*” は中期始新世後期とされる中国中部の Hetu 相からの “*Pterodon*” に形態が類似する。また、未記載の新属新種のヒエノドン科の方はプロビベラ亜科 Proviverrinae

の中の派生的なグループに属すると考えられる。さらに、原始的で非常に小型な低歯冠の有蹄類 Ungulata (*Hsanotherium*) も見つかっている (Ducrocq *et al.*, 2000)。Ducrocq *et al.* (2000) は *Hsanotherium* を有蹄類のアントラコブネ科 Anthracobunidae と記載したが、その歯の形態は他の Anthracobunidae のものとは大きく異なっており、分類学的に所属不明の有蹄類としておいた方がよいと考えられる。

ポンダウン相において圧倒的に標本数が多く、繁栄していたと思われるのは奇蹄類と偶蹄類でどちらも原始的な種類が見つかっている。その比率は標本数では偶蹄類の方がやや多いが、科・属の数では奇蹄類の方が多い (表 1 ; 図 5 ; Tsubamoto, 2001)。

ポンダウン相の奇蹄類はすべて大型の哺乳動物である。特に、ブロンテリウム科とアミノドン科は非常に巨大な動物であり、標本が数多く見つかっていて (図 5), ポンダウン相で繁栄していたことがうかがえる。ブロンテリウム科は若葉

や新芽など柔らかい植物を食べていた動物である (Mader, 1998)。ポンダウン相のブロンテリウム科は、その歯の稜の発達程度などが東アジア北部の Irudinmanhan 期の種 (*Metatelmatherium* など) や北米の Bridgerian 期や Uintan 期の種 (*Palaeosyops* や *Sphenocoelus* [= *Dolichorhinus*], *Eotitanotherium* など) と似ている (Colbert, 1938; Holroyd & Ciochon, 2000; Mader, 1998)。ポンダウン相で最大の動物はブロンテリウム科の *Sivatitanops birmanicum* であり、体重は約 2 トンほどであったと推定される (Tsubamoto, 2001)。これは現生のアフリカにすむシロサイ (*Ceratotherium simum*) に匹敵する大きさである。サイ上科 Rhinoceroidea のアミノドン科にはいろいろな生態のものがいるが、ポンダウンから見つかっているメタミノドン族 *Metamynodontini* の *Paramynodon* は、半水生で川辺に住み、カバのような生態をしていた動物であると考えられている (Wall, 1989, 1998)。 *Paramynodon* は北米の Duchesnean 期の

図 5 ポンダウン相中の哺乳類の標本数の比率。
同定可能な歯の化石計 665 標本中の割合を示した。

Megalamynodon に形態が非常によく似ていて、同属にすべきかもしれないと Wall (1989) は述べている。同じくサイ上科のヒラコドン科 Hyracodontidae は比較的脚の長い、走行性の動物で、やや開けた場所に住んでいたとされている (Prothero, 1998)。ボンダウン相のバク上科 Tapiroidea (*Indolophus* および *Deperetella*) は上記の奇蹄類に比べると小さい (体重約 30-40 kg; Tsubamoto, 2001) が、それでもボンダウン相では大型の動物である。これらバク上科の標本数は少ない (図 5)。どちらも森林に住んでいた葉食性の動物である。*Indolophus* の歯の形態はブロンテリウム科と同じく、北米の Duchesnean 期や Chadronian 期よりも Uintan 期の種 (*Isectolophus* など) と似ている (Colbert, 1938; Radinsky, 1965)。*Deperetella* は当時の東アジアでは普遍的に存在していた種類である (Tsubamoto *et al.*, 2000b)。

一方、偶蹄類は奇蹄類よりも小型の動物が多い。アントラコテリウム科の *Anthracotherium* は、ボンダウン層からみつかると偶蹄類の中では大型の動物で、ボンダウン相の哺乳類の中で最も標本数が多く (図 5)、最も繁栄していたと考えられる。4 種が共存していたと考えられるが、これらは *Anthracotherium* 属の中では、互いに非常に近縁なグループであり、他の地域からの同属の種とは形態的に区別される (Tsubamoto *et al.*, 2002a)。その形態はヨーロッパの後期始新世や前期漸新世の同属のものよりも原始的であり (Pilgrim, 1928; Colbert, 1938; Ducrocq, 1999b; Tsubamoto *et al.*, 2000a)、若葉や新芽など柔らかい植物を食べ、川辺に住んでいたと考えられている (Kron & Manning, 1998)。*Pakkokuhys* と新種のディコブネ科 *Dichobunidae* はどちらも非常に原始的な偶蹄類で、森林性の若葉食者と考えられる。歯の進化段階はどちらも北米の Uintan 期の *Helohys* や *Pentacemylus* にそれぞれ類似する。*Indomeryx* は非常に原始的な小型の反芻類 Ruminantia で、現生のマメジカに似て森林で下層の柔らかい植物を食べていたらしい。歯の進化段階はヨーロッパの後期始新世の *Gelocus*

などに類似する (Colbert, 1938)。

これらの化石種やボンダウン層の層序からボンダウン相の古環境を推定すると、まず、草原の環境を示す高冠型の歯を持つ動物 (現生のウマなど) は発見されておらず、低歯冠の若葉食性の動物がいて (ブロンテリウム科、アントラコテリウム科、バク上科、原始的の反芻類)、また、森林性の種類 (バク上科や原始的の反芻類および原始的の霊長類など) がいることから、森林が発達していたと推測される。しかし、ボンダウン相のブロンテリウム科は巨大化しており、また走行性のヒラコドン科がいることから、完全な密林ではなく開けたところ (open land) もあったと推測できる。ボンダウン層に河川の堆積相が卓越している (Aung Naing Soe, 1999; Aung Naing Soe *et al.*, 2002) ことから、大きな河川があったことが示唆される。この河辺に、水生のワニやカメ (Hutchison & Holroyd, 1996) や半水生と考えられる *Paramynodon* や *Anthracotherium* が生息していたと推測される。また、前述のようにボンダウン層の上位・下位の地層は海成層であり、ボンダウン層は南部では汽水～海成層の地層に漸移していて (Bender, 1983; Aye Ko Aung, 1999)、メジロザメ科 *Carcharhinidae* の軟骨魚類化石が報告されている (Hutchison & Holroyd, 1996) ことから、海岸部 (おそらく Tethys 海) から遠く離れていないことがわかる。また、ボンダウン相の位置するミャンマー中央部は現在と同様、低緯度に位置していた (Smith *et al.*, 1994) ことから、熱帯～亜熱帯の環境は支持される。したがって、ボンダウン相の古環境は、海岸からあまり遠くない熱帯～亜熱帯湿潤性の森林部で、開けた部分もあり、大きな河川の近くであったと推測される。おそらく地理的には現在のボンダウン地域と大きく異なることはないだろう。

東アジアの中でのボンダウン相と始新世後半における哺乳類相の変遷

ボンダウン相中の哺乳類化石を東アジア各地の始新世の化石動物相 (図 1) と比較すると、全哺乳類 22 属の中で、東アジアの中・北部の同時代の

哺乳類化石相と共通しているものはわずか4属 (*Eosimias*, "*Pterodon*", *Metatelmatherium*, *Deperetella*) である (表2)。東アジア南部の動物相との間では, 7属 ("*Pterodon*", *Anthracotherium*, *Indomeryx*, *Metatelmatherium*, *Ilianodon*, *Paramynodon*, *Deperetella*) が共通しているだけである (表2)。したがって, 東アジア全体の中でみると, ポンダウン相の22属の中で8属だけが他の動物相からも見つかることになる。これは, ポンダウン相が始新世の東アジアにおける化石哺乳類相の分布域の中で, 地理的にやや外れたところに位置していることを

反映しているのかもしれない。

表3に東アジアの始新世の各哺乳類相の組成を示す。中期～後期始新世の哺乳類相では奇蹄類が繁栄していることがわかる。ここで注目されるのは, 後期始新世になると, 東アジア南部では奇蹄類の属数が減少し, 偶蹄類の属数が増えていることである (表3)。奇蹄類と偶蹄類はともに中～大型の哺乳類であり, 生態的にも非常に近いと考えられるので, 両者を数で比べるときにタフ・ノミーやサンプリング・バイアスの影響は多少無視しても大きな問題はないだろう。東アジア北部では後期始新世においても依然として奇蹄類が卓

表2 属レベルでのポンダウン相と東アジアの始新世の主な哺乳類相との比較。

哺乳類相の並べ方は Tsubamoto *et al.* (in prep.) による。略号: N, 東アジア北部; M, 東アジア中部; S, 東アジア南部; EE, 前期始新世; ME, 中期始新世; LE, 後期始新世; EALMA, 東アジアの陸上哺乳類生層序区分, Bu, Bumbanian; Ir, Irindmanhan; Sh, Sharamurunian; Er, Ergilian。

	Pondang	Bumban	Kholobdzh-Nur	Arshanto	Khaychin (II, III, V)	Irdin Manha	Ulan Shireh	Shara Murun	Ulan Gochu	Uryn Obo	Sekbul	Ergilin	Wutu	Guanghuang	Hetaoyuan	Upper Lushi	Huangzhuang	Shanghuang	Heti	Lingcha	Lower Luneyi	Xiangshan	Dongjun	Upper Luneyi	Naduo	Gongkang	Krabi	Cajichang
Age	ME	EE	ME	ME	ME	ME	ME	ME	LE	LE	LE	LE	EE	ME	ME	ME	ME	ME	ME	EE	ME	ME	ME	ME	LE	LE	LE	LE
EALMA	Sh	Bu	Ir	Ir	Ir	Ir	Ir	Sh	Er	Er	Er	Er	Bu	Ir	Ir	Ir	Ir	Sh	Sh	Bu	Ir	Ir	Ir	Sh	Er	Er	Er	Er
Region	S	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	M	M	M	M	M	M	M	S	S	S	S	S	S	S	S	S
<i>Eosimias</i>	X																		X									
" <i>Pterodon</i> "	X							X			X	X							X				?	X				
<i>Anthracotherium</i>	X																									X	X	X
<i>Indomeryx</i>	X																									X	cf.	cf.
<i>Metatelmatherium</i>	?				X		X		?														X		?			
<i>Ilianodon</i>	cf.																							X				
<i>Paramynodon</i>	X																						cf.	cf.	X			
<i>Deperetella</i>	X				X			X			X				X	X	X	X	X		X	X	X	X	X			

表3 東アジアの始新世の主な哺乳類相の組成 (属数で計算した)。

哺乳類相の並べ方は Tsubamoto *et al.* (in prep.) による。"Archaic mammals" 古代型哺乳類 = Arctostylopoda アルクトスティロプス類 + Pantodonta 汎歯類 + Pantolestia パントレステス類 + Tillodontia 裂歯類 + Dinocerata 恐角類 + Condylarthra 類節類 + Anagalida アナガレ類。略号は表2に同じ。

	Bumban	Kholobdzh-Nur	Arshanto	Khaychin (II, III, V)	Irdin Manha	Ulan Shireh	Shara Murun	Ulan Gochu	Uryn Obo	Sekbul	Ergilin	Wutu	Guanghuang	Hetaoyuan	Upper Lushi	Huangzhuang	Shanghuang	Heti	Lingcha	Lower Luneyi	Xiangshan	Dongjun	Upper Luneyi	Pondang	Naduo	Gongkang	Krabi	Cajichang
Age	EE	ME	ME	ME	ME	ME	ME	LE	LE	LE	LE	EE	ME	ME	ME	ME	ME	ME	EE	ME	ME	ME	ME	ME	LE	LE	LE	LE
EALMA	Bu	Ir	Ir	Ir	Ir	Ir	Sh	Er	Er	Er	Er	Bu	Ir	Ir	Ir	Ir	Ir	Sh	Bu	Ir	Ir	Ir	Sh	Sh	Er	Er	Er	Er
Region	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	M	M	M	M	M	M	M	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S
Perissodactyla	1	12	14	9	14	15	17	6	7	10	10	4	11	9	13	7	10	12	2	17	15	10	17	9	7	4	2	8
Artiodactyla	1	0	0	2	2	1	3	0	1	1	4	1	0	0	3	1	4	5	0	2	4	1	3	4	12	7	11	6
Rodentia + Lagomorpha	6	1	4	4	1	4	4	5	1	2	1	5	1	20	2	1	9	15	2	0	0	0	0	1	0	0	2	6
Creodonta + Carnivora	1	0	0	1	3	3	2	0	0	2	4	2	1	5	5	1	7	3	0	2	2	1	3	2	4	2	6	0
Primates	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	1	0	4	6	0	0	0	0	0	5	0	1	2	1
Acreodi	1	1	3	2	5	3	0	1	1	2	0	2	0	1	3	0	0	1	1	1	2	1	0	0	2	0	0	0
"Archaic mammals"	5	4	4	1	3	2	0	1	0	0	0	6	7	1	2	1	3	2	3	1	0	1	0	0	0	0	0	0
Other mammals	7	1	2	2	1	1	0	1	0	1	0	7	0	7	0	1	5	7	3	0	0	0	0	1	1	0	3	3
Total	23	19	27	21	29	29	26	14	10	18	19	31	20	43	29	12	42	51	11	23	23	14	23	22	26	14	26	24

越し、偶蹄類は少ないままである(表3)。これにより、後期始新世では、東アジアの北部と南部との間で、哺乳類相の違いが大きくなっていく(Tsubamoto, 2001: Tsubamoto *et al.*, in prep.)。偶蹄類は始新世の後半から放散し始め、現在では、奇蹄類をはるかにしのいで大型草食獣の大部分を占めている。ボンダウン相では、属の数では奇蹄類の方が多く、標本数では偶蹄類の方が多く(図5; Tsubamoto, 2001)、東アジア南部におけるその後の時代の動物相の変化(偶蹄類が卓越し、奇蹄類が衰退する)を暗示していると考えられる。

この中期から後期始新世にかけての東アジア南部における哺乳類相の変遷(faunal transition)が、上で述べた寒冷にともなう海での大絶滅および北米の陸上動物相の変遷の時期に対応することは興味深い。しかし、東アジア南部は低緯度に位置しており、地球全体の気候の寒冷化にもそれ程大きな影響を受けるとは考えにくい。東南アジア地域には始新世末までは広く熱帯雨林が存在していたらしい(Morley, 1998, 1999)。セノグラム(動物相中の食肉性哺乳類と翼手類 Chiroptera を除く全ての哺乳類を体重順に並べ、その体重の自然対数を縦軸にとって点をプロットしたグラフ; Legendre, 1986, 1989; Legendre & Hartenberger, 1992)の解析からも、この中期から後期始新世にかけての気候変化の時期に東アジアの哺乳類相のセノグラムに大きな変化は認められず、熱帯～亜熱帯の湿潤な環境だったと考えられる(Ducrocq *et al.*, 1995, fig. 2)。

Prothero (1999) は北米大陸の新生代の哺乳類の進化と地球環境・気候の変化との関係を調べ、短期間の急激な環境変化に対しては、哺乳類相はほとんど反応していないと論じている。哺乳類相の変遷は急激な環境変化の数百万年前あるいは後に起こっているらしい。これに対する説明として、彼は気候変動が哺乳類の進化に与える影響はこれまでに考えられていた以上に複雑であるか、それとも、哺乳類の進化は生物のなんらかの内因性の生物体の制御(それが何であるのか詳しくは述べられていない)に原因があるのかもしれないとし

ている。後期始新世において東アジア南部で偶蹄類が繁栄してくるのは、単純に中期-後期始新世境界における気候の寒冷化と結びつけることは難しく、Prothero (1999) が言うように、複雑な要因が重なっているか、または、生物の内的な要因が大きくなるからでいるのかもしれない。

西部ユーラシア・アフリカとの関係

一方、ボンダウン相の哺乳類には西部ユーラシア・アフリカの動物と系統的に近いものがあり、動物の移動を考える上で興味深い。ボンダウン相から産出している偶蹄類アントラコテリウム科の *Anthracotherium* はヨーロッパの後期始新世や漸新世の哺乳類相に含まれていて、多くの種が19世紀から記載されている(Savage & Russell, 1983; Ducrocq, 1999b)。 *Anthracotherium* は南アジアのパキスタンの漸新統 "Bugti" 部層およびインド-パキスタンの中新統からもみつかる(Pilgrim, 1912; Colbert, 1935)。ボンダウン相の種はヨーロッパおよび南アジアの種よりもその歯の形態が原始的な形態をしていて、後者の種の祖先であると考えられる(Pilgrim & Cotter, 1916; Pilgrim, 1928; Colbert, 1938; Ducrocq, 1999b; Tsubamoto *et al.*, 2002a)。また、上述のように、ボンダウン相の齧歯類はフィオミス科あるいはウロコオリス科の非常に原始的なものと考えられる(Tsubamoto *et al.*, 2000a)。フィオミス科はエジプトの後期始新世～前期漸新世の Fayum 相(図3)やオマーンの前期漸新世の Dhofar 相などアフリカや西アジアの後期始新世以降からしか見つかっていなかった(Wood, 1968; McKenna & Bell, 1997; Thomas *et al.*, 1999)。ウロコオリス科はアルジェリアの後期始新世の Nementcha 相などアフリカの後期始新世以降からしか見つかっていなかった(Jaeger *et al.*, 1985; McKenna & Bell, 1997)。一方、ボンダウン相の新属新種のヒエノドン科はプロビベラ亜科の中の派生的なグループに属していて、これらはアラビア半島やアフリカおよび南アジアの始新統～中新統からしか見つかっていなかった(Holroyd, 1994; Morlo & Habersetzer, 1999)。

また、霊長類のアンフィピテクス科はボンダウン相とパキスタンの "Bugti" 相との間で共通している (Marivaux *et al.*, 2001, 2002)。

Ducrocq (1994, 1995) はアントラコテリウム科の起源は東南アジアにあり、後期始新世にアジアからアフリカ・ヨーロッパへ進出していったと述べている。また、Holroyd & Maas (1994) はアントラコテリウム科だけでなく、齧歯類も始新世にアジアからアフリカに移動していった可能性があると述べている。上述のようにボンダウン相には原始的な *Anthracotherium* および原始的なフィオミス科またはウロコオリス科の齧歯類がいて、このことは、中期始新世末期から後期始新世の間のある時期に、すでに浅海化していたであろう Turgai 海峡・Tethys 海を通じて、東アジア南部からアフリカ・ヨーロッパへの動物の移動が、少なくとも一回はあったことを示唆している。ボンダウン相には5属の真猿類的な霊長類が存在しており、もし本当にこれらが原始的な真猿類であるならば、始新世後半にアントラコテリウム科や齧歯類と一緒にアフリカや西アジアに渡っていった可能性がある。これを確かめるには、やはり、ボンダウン相の霊長類の頭骨化石を発見し、眼窩後壁が閉じているかどうか確認するのが最も重要で直接的な証拠となる。

まとめ

5属の霊長類化石を産出するボンダウン化石哺乳類相の現時点でのまとめを、始新世後半におけるアジアの哺乳類相の変遷と関連しながらおこなった。ボンダウン相の時代は最近の放射年代測定の研究から、中期始新世末期と考えられる。これは、これまで哺乳類種の進化段階をもとにしたボンダウン相の年代、中期始新世後期、と整合的である。ボンダウン相からはこれまでに22属の哺乳類が確認されている。その中で、半分以上(12属)は固有属である。奇蹄類と偶蹄類が種類数・標本数ともに多く見つかった。その比率は標本数(≒個体数)は偶蹄類(特にアントラコテリウム科)の方が多いが(図5)、科・属の数

は奇蹄類の方が多い(表1)。このことは、後期始新世の東アジア南部における偶蹄類の放散の初期段階を示していると考えられる。奇蹄類の中では、プロントテリウム科・アミノドン科の標本数が多い。ボンダウン相の古環境は、海岸からあまり遠くない熱帯〜亜熱帯湿潤性の森林部で、開けた部分もあり、大きな河川の近くであったと推測される。ボンダウン相に含まれる哺乳類の属の中で東アジア始新世の哺乳類相と共通するものは8属であり、それほど多くない。一方で、ボンダウン相の *Anthracotherium* (アントラコテリウム科) はヨーロッパの後期始新世および漸新世の *Anthracotherium* よりも原始的な形態を持っていて、ヨーロッパの種の祖先と考えられる (Ducrocq, 1999b; Tsubamoto *et al.*, 2002a)。また、ボンダウン相の齧歯類は、アフリカおよび西アジアの後期始新世以降からしか見つからないフィオミス科またはウロコオリス科の原始的な種類と考えられる。これらのことは、中期始新世末期から後期始新世の間のある時期に、東アジア南部からアフリカ・ヨーロッパへの動物の移動があったという説 (e.g., Holroyd & Maas, 1994; Ducrocq, 1994, 1995) を支持している。もし、ボンダウンの霊長類がほんとうに原始的な真猿類であるならば、これらのアントラコテリウム科や齧歯類と一緒に西アジアやアフリカに渡っていった可能性がある。

謝辞

本研究には文部省科学研究費(課題番号14405019, 代表: 茂原信生)およびCOE(中核的研究機関)科学研究費補助金(課題番号10 CE 2005, 代表: 竹中修)を使用した。調査にあたって全面的援助を頂いたミャンマー連邦国防軍のThan Tun 准将, Bo Bo 少佐ほか関係者一同に深く感謝いたします。この調査・研究において御協力いただきました以下の方々にも、記して感謝いたします: ヤンゴン大学 Tin Thein 教授・Chit Sein 氏・Soe Thura Tun 氏, ダゴン大学 Aye Ko Aung 教授, パセイン大学 Aung Naing Soe

氏, マンダレー大学 Maung Maung 氏・Thaung Htike 氏, カリフォルニア大学 P.A. Holroyd 博士・T.A. Stidham 博士, モンペリエ大学 J.-J. Jaeger 教授・S. Ducrocq 博士, タイ地質調査所 Y. Chaimanee 博士・W. Songtham 氏, チェンマイ大学 B. Ratanasthien 教授, カーネギー自然史博物館 M.R. Dawson 博士・K.C. Beard 博士, アメリカ自然史博物館 M.C. McKenna 博士・J. Alexander 博士, インド地質調査所 D. Halder 博士, ミャンマー連邦駐日大使館領事部金子由美氏, 京都大学鈴木寿志博士・国松豊博士・中井将嗣博士, 香川大学仲谷英夫博士, および国立科学博物館富田幸光博士。本論文は三枝春生博士(兵庫県立人と自然の博物館)および宮田和周博士(福井県立恐竜博物館)のお二人の丁寧な査読により改善されました。

引用文献

- Aubry M-P, Berggren WA, Kent DV, Flynn JJ, Klitgord KD, Obradovich JD, Prothero DR 1988: Paleogene chronology: An integrated approach. *Paleoceanography* 3: 707-742.
- Aubry M-P, Berggren WA, Stott L, Sinha A 1996: The upper Paleocene-lower Eocene stratigraphic record and the Paleocene-Eocene boundary carbon isotope excursion: implications for geochronology. In Knox RW, Corfield R, Dunay RE (eds): *Correlation of the Early Paleogene in Northwest Europe*. *Geol Soc Spec Publ* 101: 353-380.
- Aung Naing Soe 1999: Sedimentary facies of the upper part of the Pondaung Formation (in central Myanmar) bearing late Middle Eocene anthropoid primates. In Pondaung Fossil Expedition Team (ed): *Proceedings of the Pondaung Fossil Expedition Team*. Office of Strategic Studies, Ministry of Defence, Yangon, pp. 152-178.
- Aung Naing Soe, Myitta, Soe Thura Tun, Aye Ko Aung, Tin Thein, Marandat B, Ducrocq S, Jaeger J-J 2002: Sedimentary facies of the late Middle Eocene Pondaung Formation (central Myanmar) and the palaeoenvironments of its Anthropoid Primates. *C R Palevol* 1: 153-160.
- Aye Ko Aung 1999: Revision on the stratigraphy and age of the primates-bearing Pondaung Formation. In Pondaung Fossil Expedition Team (ed): *Proceedings of the Pondaung Fossil Expedition Team*. Office of Strategic Studies, Ministry of Defence, Yangon, pp. 131-151.
- Aye Ko Aung 2001: The primate-bearing Pondaung Formation in the upland area, north-west of central Myanmar. In *Abstracts of Anthropoid Origins Symposium* (Powdermill Nature Reserve, April 20-21, 2001), pp. 10-11.
- Beard KC 1998a: A new genus of Tarsiidae (Mammalia: Primates) from the middle Eocene of Shanxi Province, China, with notes on the Historical biogeography of tarsiers. *Bull Carnegie Mus Nat Hist* 34: 260-277.
- Beard KC 1998b: East of Eden: Asia as an important center of taxonomic origination in mammalian evolution. *Bull Carnegie Mus Nat Hist* 34: 5-39.
- Beard KC, Qi T, Dawson MR, Wang B, Li C 1994: A diverse new primate fauna from middle Eocene fissure-fillings in southeastern China. *Nature* 368: 604-609.
- Beard KC, Tong Y, Dawson MR, Wang J, Huang X 1996: Earliest complete dentition of an anthropoid primate from the late middle Eocene of Shanxi Province, China. *Science* 272: 82-85.
- Bender F 1983: *Geology of Burma*. Gebruder Borntraeger, Berlin.
- Berggren WA, Aubry M-P 1996: A late Paleocene-early Eocene NW European and North Sea magnetobiochronological correlation network. In Knox RW, Corfield R, Dunay RE (eds): *Correlation of the Early Paleogene in Northwest Europe*. *Geol Soc Spec Publ* 101: 309-352.
- Berggren WA, Kent DV, Flynn JJ, Van Couvering JA 1985: *Cenozoic geochronology*. *Bull Geol Soc Amer* 96: 1407-1418.
- Berggren WA, Kent DV, Swisher CC III, Aubry M-P 1995: A revised Cenozoic geochronology and chronostratigraphy. In Berggren W A, Kent, DV, Aubry M-P, Hardenbol J (eds), *Geochronology, Time Scales and Global Stratigraphic Correlation*. *SEPM Spec Publ* #54, SEPM, Oklahoma. pp. 129-212.
- Berggren WA, McKenna MC, Hardenbol J, Obradovich JD 1978: Revised Paleogene polarity time scale. *J Geol* 86: 67-81.
- Berggren WA, Prothero DR 1992: *Eocene-Oligocene climatic and Biotic Evolution: An overview*. In Prothero DR, Berggren, WA (eds): *Eocene-Oligocene Climatic and Biotic Evolution*. Princeton University Press, New Jersey, pp. 1-28.
- Berkey CP, Granger W 1923: Later sediments of the desert basins of Central Mongolia. *Am Mus Novit* 77: 1-16.
- Buchardt B 1978: Oxygen isotope paleotemperatures from the Tertiary period in the North Sea area. *Nature* 275: 121-123.
- Cande SC, Kent DV 1992: A new geomagnetic polarity time scale for the Late Cretaceous and Cenozoic. *J Geophys Res* 97 (B10): 13917-13951.
- Cande SC, Kent DV 1995: Revised calibration of the geomagnetic polarity time for the Late Cretaceous

- and Cenozoic. *J Geophys Res* 100 (B4): 6093-6095.
- Cavalier C 1979: La limite Eocene-Oligocene in Europe occidentale. *Univ L Pasteur Strasb Sci Geol Mem* 54: 1-280.
- Cavalier C, Pomerol C 1976: Les rapports entre le Bartonien et le Priabonien. Incidence sur la position de la limite Éocène moyen-Éocène supérieur. *C. R. Somm. Soc Geol France* 2: 49-51.
- Chaimanee Y, Khansubha S, Jaeger J-J 2000a: A new jaw of *Siamopithecus eocaenus* from the Late Eocene of Thailand. *C R Acad Sci Paris (Life Sci)* 323: 235-241.
- Chaimanee Y, Suteethorn V, Jaeger J-J, Ducrocq S, 1997: A new Late Eocene anthropoid primate from Thailand. *Nature* 385: 429-431.
- Chaimanee Y, Tin Thein, Ducrocq S, Aung Naing Soe, Benammi M, Than Tun, Thit Lwin, San Wai, Jaeger J-J 2000b: A lower jaw of *Pondaungia cotteri* from the Late Middle Eocene Pondaung Formation (Myanmar) confirms its anthropoid status. *Proc Natl Acad Sci USA* 97: 4102-4105.
- Ciochon RL, Gingerich PD, Gunnell GF, Simons EL 2001: Primate postcrania from the late middle Eocene of Myanmar. *Proc Natl Acad Sci USA* 98: 7672-7677.
- Ciochon RL, Gunnell GF 2002: Eocene primates from Myanmar: Historical perspectives on the origin of Anthropoidea. *Evol Anthropol* 11: 156-168.
- Colbert EH 1935: Siwalik mammals in the American Museum of Natural History. *Trans Am Phil Soc (N. S.)* 26: 1-401.
- Colbert EH 1937: A new primate from the upper Eocene Pondaung Formation of Burma. *Am Mus Novit* 951: 1-18.
- Colbert EH 1938: Fossil mammals from Burma in the American Museum of Natural History. *Bull Am Mus Nat Hist* 74: 255-434.
- Cotter GP 1914: Some newly discovered coal-seams near the Yaw River, Pakokku District, Upper Burma. *Rec Geol Surv India* 44: 163-185, pl. 5-11.
- Cotter GP, Clegg ELG 1938: Geology of parts of Minbu, Myingyan, Pakokku, and lower Chindwin Districts, Burma. *Mem Geol Surv India* 72: 1-36.
- Dashzeveg D 1993: Asynchronism of the main mammalian faunal events near the Eocene-Oligocene boundary. *Tert Res* 14: 141-149.
- Dashzeveg D 1996: Some carnivorous mammals from the Paleogene of eastern Gobi Desert, Mongolia, and the application of Oligocene carnivorous to stratigraphic correlation. *Am Mus Novit* 3179: 1-14.
- Dashzeveg D, Hooker JJ 1997: New ceratomorph perissodactyls (Mammalia) from the Middle Eocene of Mongolia: their implications for phylogeny and dating. *Zool J Linn Soc London* 120: 105-138.
- Ducrocq S 1994: The Palaeogene anthracotheres from Thailand: palaeogeography and phylogeny. *C. R. Acad. Sci. Paris (ser. II)* 318: 549-554. (in French with abridged English version)
- Ducrocq S 1995: The contribution of Paleogene anthracotheriid artiodactyls in the paleobiogeographical history of Southern Europe. *N. Jb. Geol Paläontol Mh* 1995 (H.6): 355-362.
- Ducrocq S 1997: The anthracotheriid genus *Bothriogenys* (Mammalia, Artiodactyla) in Africa and Asia during the Paleogene: Phylogenetical and paleobiogeographical relationships. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde (ser B)* 250: 1-44.
- Ducrocq S 1999a: *Siamopithecus eocaenus*, a late Eocene anthropoid primate from Thailand: its contribution to the evolution of anthropoids in Southeast Asia. *J Hum Evol* 36: 613-635.
- Ducrocq S 1999b: The late Eocene Anthracotheriidae (Mammalia, Artiodactyla) from Thailand. *Palaeontographica Abt A* 252: 93-140, pls. 1-14.
- Ducrocq S 2001: Palaeogene anthropoid primates from Africa and Asia: new phylogenetical evidences. *C R Acad Sci Paris (Earth Planet. Sci.)* 332: 351-356.
- Ducrocq S, Aung Naing Soe, Bo Bo, Benammi M, Chaimanee Y, Than Tun, Tin Thein, Jaeger J-J 2000: First record of an Anthracobunidae (Mammalia, ? Tethytheria) from the Eocene of the Pondaung Formation, Myanmar. *C R Acad Sci Paris (Earth Planet. Sci.)* 330: 725-730.
- Ducrocq S, Chaimanee Y, Suteethorn V, Jaeger J-J 1995: Mammalian faunas and the ages of the continental Tertiary fossiliferous localities from Thailand. *J Southeast Asian Earth Sci* 12: 65-78.
- Ducrocq S, Chaimanee Y, Suteethorn V, Jaeger J-J 1996: An unusual anthracotheriid artiodactyl from the late Eocene of Thailand. *N Jb Geol. Paläontol. Mh*, 1996 (H.7): 389-398.
- Ducrocq S, Chaimanee Y, Suteethorn V, Jaeger J-J 1997: First discovery of Helohyidae (Artiodactyla, Mammalia) in the Late Eocene of Thailand: a possible transitional form for Anthracotheriidae. *C R Acad Sci Paris (Earth Planet Sci)* 325: 367-372.
- Ducrocq S, Chaimanee Y, Suteethorn V, Jaeger J-J 1998: The earliest known pig from the upper Eocene of Thailand. *Palaeontology* 41: 147-156.
- Eames F E 1951: A contribution to the study of the Eocene in western Pakistan and western India: D. Discussion of the faunas of certain standard sections, and their bearing on the classification and correlation of the Eocene in western Pakistan and western India. *Quart J Geol Soc London* 107: 173-200.
- 江木直子, 高井正成, 茂原信生, 鏑本武久 2002: ポンダウン霊長類の体重推定. *霊長類研究* 18: 1-18.
- Egi N, Tsubamoto T 2000: A preliminary report on

- carnivorous mammals from Pondaung fauna. In Oversea Research Report of Studies on "Origin and Evolution of Hominoids in East Asia" (1997-99 Grant-in-Aid for Scientific Research Reports for Oversea Scientific Survey, "Asian Paleoprimatology, vol. 1, 2000"). Primate Research Institute, Kyoto University, Japan, pp. 103-114.
- Fleagle JG 1999: Primate Adaptation and Evolution, 2nd edn. Academic Press, San Diego.
- Flynn LJ, Jacobs LL, Cheema IU 1986: Baluchimyinae, a new ctenodactyloid rodent subfamily from the Miocene of Baluchistan. *Am Mus Novit* 2841: 1-58.
- Gebo DL, Gunnell GF, Ciochon RL, Takai M, Tsubamoto T, Egi N 2002: New eosimiid primate from Myanmar. *J Hum Evol* 43: 549-553.
- Gingerich PD 1993: Oligocene age of the Gebel Qatrani Formation, Fayum, Egypt. *J Hum Evol* 24: 207-218.
- Gingerich PD, ul Haq M, Zalmout IS, Khan IH, Malkani MS 2001: Origin of whales from early artiodactyls: Hands and feet of Eocene Protocetidae from Pakistan. *Science* 293: 2239-2242.
- Gingerich PD, Russell DE 1990: Dentition of early Eocene *Pakicetus* (Mammalia, Cetacea). *Contrib Mus Paleontol Univ Michigan* 28: 1-20.
- Gunnell GF, Ciochon RL, Gingerich PD, Holroyd PA 2002: New assessment of *Pondaungia* and *Amphipithecus* (Primates) from the late middle Eocene of Myanmar, with a comment on 'Amphipithecidae'. *Contrib Mus Paleontol Univ Michigan* 30 (13): 337-372.
- Guo J, Dawson MR, Beard KC 2000: *Zhailimeryx*, a new lophiomerycid artiodactyl (Mammalia) from the late middle Eocene of Central China and the early evolution of ruminants. *J Mammal Evol* 7: 239-258.
- Guo J, Qi T, Sheng H 1999: A restudy of the Eocene ruminants from Baise and Yongle basins, Guangxi, China, with a Discussion of the systematic positions of *Indomeryx*, *Notomeryx*, *Gobiomeryx* and *Prodremotherium*. *Vert Palasiat* 37: 18-39. (in Chinese with English summary)
- Hartenberger J-L 1998: An Asian *Grande Coupure*. *Nature* 394: 321.
- Holland TH 1926: Classification and correlation of Burma Tertiaries with those of Java and western India. *Mem Geol Surv India* 51: 27.
- Holroyd PA 1994: An examination of dispersal origins for Fayum Mammalia. Ph.D. dissertation, Duke University, Durham, North Carolina, USA.
- Holroyd PA, Ciochon RL, 1994: Relative ages of Eocene primate-bearing deposits of Asia. In Fleagle, JG, Kay, RF (eds): *Anthropoid Origins*. Plenum Press, New York, pp. 123-141.
- Holroyd PA, Ciochon RL 1995: A new artiodactyl (Mammalia) from the Eocene Pondaung Sandstones, Burma. *Annals Carnegie Mus* 64: 177-183.
- Holroyd PA, Ciochon RL 2000: *Bunobrontops savagei*: a new genus and species of brontotheriid perissodactyl from the Eocene Pondaung fauna of Myanmar. *J Vert Paleontol* 20: 408-410.
- Holroyd PA, Maas MC 1994: Paleogeography, paleobiogeography, and anthropoid origins. In Fleagle JG, Kay RF (eds): *Anthropoid Origins*. Plenum Press, New York, pp. 297-334.
- Huang X 1999: Middle Eocene mammals of Lijiang Basin, Yunnan. In Wang Y, Deng T (eds): *Proceedings of the Seventh Annual Meeting of the Chinese Society of Vertebrate Paleontology*. China Ocean Press, Beijing, pp. 125-138.
- Huang X, Tong Y, Wang J, Shi J 1998: Discovery of *Juxia Sharamurenense* in Yuanqu basin. *Vert Palasiat* 36: 54-57, pl. 1. (in Chinese with English abstract)
- Hutchison JH, Holroyd PA 1996: Preliminary report on the lower vertebrate fauna of the late middle Eocene Pondaung Sandstones. *J Vert Paleontol* 16: 43A.
- Jaeger J-J, Denys C, Coiffait B 1985: New Phiomorpha and Anomaluridae from the Late Eocene of North-West Africa: phylogenetic implications. In Luchett WP, Hartenberger J-L (eds): *Evolutionary Relationships among Rodents, a Multidisciplinary Analysis*. Plenum Press, New York, pp. 567-589.
- Jaeger J-J, Tin Thein, Benammi M, Chaimanee Y, Aung Naing Soe, Thit Lwin, Than Tun, San Wai, Ducrocq S 1999: A new primate from the middle Eocene of Myanmar and the Asian early origin of anthropoids. *Science* 286: 528-530.
- Jaeger J-J, U Aung Naing Soe, U Aye Ko Aung, Benammi M, Chaimanee Y, Ducrocq R-M, Col Than Tun, U Tin Thein, Ducrocq S 1998: New Myanmar middle Eocene anthropoids. An Asian origin for catarrhines? *C R Acad Sci Paris (Life Sci.)* 321: 953-959.
- Janis CM 1993: Tertiary mammal evolution in the context of changing climates, vegetation, and tectonic events. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24: 467-500.
- Kappelman J 1992: The age of the Fayum primates as determined by paleomagnetic reversal stratigraphy. *J Hum Evol* 22: 495-503.
- Kappelman J, Simons EL, Swisher CC III 1992: New age determinations for the Eocene-Oligocene boundary sediments in the Fayum Depression, Northern Egypt. *J Geol* 100: 647-668.
- Kron DG, Manning E 1998: Anthracotheriidae. In Janis CM, Scott KM, Jacobs LL (eds): *Evolution of Tertiary Mammals of North America. Volume 1: Terrestrial Carnivores, Ungulates, and Ungulatelike Mammals*. Cambridge University

- Press, Cambridge, pp. 381-388.
- Lavrov AV 1996: A new genus *Neoparapterodon* (Creodonta, Hyaenodontidae) from the Khaichin-Ula-2 locality (Khaichin Formation, middle-upper Eocene, Mongolia) and the systematic position of the Asiatic Pterodon representatives. *Paleontol J* 30: 593-604.
- Legendre S 1986: Analysis of mammalian communities from the late Eocene and Oligocene of southern France. *Palaeovertebrata* 16: 191-212.
- Legendre S 1989: Les communautés de mammifères du Paléogène (Eocène supérieur et Oligocène) d'Europe occidentale: structures, milieux et évolution. *Munch Geowiss Abh (Reihe A)* 16: 1-110. (in French with English abstract)
- Legendre S, Hartenberger J-L 1992: Evolution of mammalian faunas in Europe during the Eocene and Oligocene. In Prothero DR, Berggren WA (eds): *Eocene-Oligocene Climatic and Biotic Evolution*. Princeton Univ Press, Princeton, pp. 516-528.
- Li C, Ting S 1983: The Paleogene mammals of China. *Bull Carnegie Mus Nat Hist* 21: 1-98.
- Liu L 2001: Eocene suoids (Artiodactyla, Mammalia) from Bose and Yongle basins, China, and the classification and evolution of the Paleogene suoids. *Vert Palasiat* 39: 115-128, pl. 1.
- Lucas SG, Emry RJ 1996: Late Eocene entelodonts (Mammalia: Artiodactyla) from the Inner Mongolia, China. *Proc Biol Soc Washington* 109: 397-405.
- Lucas SG, Emry RJ, Bayshashov BU 1996: *Zaisanamynodon*, a Late Eocene amynodontid (Mammalia, Perissodactyla) from Kazakhstan and China. *Tert Res* 17: 51-58.
- Lucas SG, Emry RJ, Bayshashov BU 1997: Eocene Perissodactyla from the Shinhzhal River, eastern Kazakhstan. *J Vert Paleontol* 17: 235-246.
- Mader BJ 1998: Brontotheriidae. In Janis CM, Scott KM, Jacobs LL (eds): *Evolution of Tertiary Mammals of North America. Volume 1: Terrestrial Carnivores, Ungulates, and Ungulatelike Mammals*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 525-536.
- Marivaux L, Benammi M, Ducrocq S, Jaeger J-J, Chaimanee Y 2000: A new baluchimyine rodent from the Late Eocene of the Krabi Basin (Thailand): palaeobiogeographic and biochronologic implications. *C R Acad Sci Paris (Earth Planet. Sci.)* 331: 427-433.
- Marivaux L, Vianey-Liaud M, Welcomme J-L 1999: Première découverte de Cricetidae (Rodentia, Mammalia) oligocènes dans le synclinal sud de Gandoi (Bugti Hills, Balouchistan, Pakistan). *C R Acad Sci Paris (Earth Planet. Sci.)* 329: 839-844.
- Marivaux L, Welcomme J-L, Antoine P-O, Metais G, Baloch IM, Benammi M, Chaimanee Y, Ducrocq S, Jaeger J-J 2001: A fossil lemur from the Oligocene of Pakistan. *Science* 294: 587-591.
- Marivaux L, Welcomme J-L, Ducrocq S, Jaeger J-J 2002: Oligocene sivaladapid primate from the Bugti Hills (Balochistan, Pakistan) bridges the gap between Eocene and Miocene adapiform communities in Southern Asia. *J Hum Evol* 42: 379-388.
- McKenna MC, Bell SK 1997: *Classification of Mammals, Above the Species Level*. Columbia Univ. Press, New York.
- Melletts JS 1968: The Oligocene Hsanda Gol Formation Mongolia: A revised faunal list. *Am Mus Novit* 2318: 1-16.
- Meng J, McKenna MC 1998: Faunal turnovers of Palaeogene mammals from the Mongolian Plateau. *Nature* 394: 364-367.
- Métais G, Benammi M, Chaimanee Y, Jaeger J-J, Than Tun, Tin Thein, Ducrocq S 2000: Discovery of new ruminant dental remains from the Middle Eocene Pondaung Formation (Myanmar): reassessment of the phylogenetic position of *Indomeryx*. *C R Acad Sci Paris (Earth Planet. Sci.)* 330: 805-811.
- Métais G, Chaimanee Y, Jaeger J-J, Ducrocq S, 2001: New remains of primitive ruminants from Thailand: evidence of the early evolution of the Ruminantia in Asia. *Zool Scripta* 30: 231-248.
- Miller KG 1992: Middle Eocene to Oligocene stable isotopes, climate, and deep-water history: The Terminal Eocene Event? In Prothero DR, Berggren, WA (eds): *Eocene-Oligocene Climatic and Biotic Evolution*. Princeton Univ Press, New Jersey, pp. 160-177.
- Morley RJ 1998: Palynological evidence for Tertiary plant dispersals in the SE Asian region in relation to plate tectonics and climate. In Hall R, Holloway JD (eds): *Biogeography and Geological Evolution of SE Asia*, Backhuys Publishers, Leiden, pp. 211-234.
- Morley RJ 1999: *Origin and Evolution of Tropical Rain Forests*. John Wiley & Sons Ltd.
- Morlo M, Habersetzer J 1999: The Hyaenodontidae (Creodonta, Mammalia) from the lower Middle Eocene (MP 11) of Messel (Germany) with special remarks on new x-ray methods. *Cour Forsch-Inst Senckenberg* 216: 31-73.
- 野村律夫, 瀬戸浩二, 西 弘嗣, 竹村厚司, 岩井雅夫, 本山功, 丸山俊明 1997: インド洋の新生代古海洋—モンスーン発達以前の古海洋の変遷—. *地質学雑誌* 15: 280-303.
- Okada H 1981: Calcareous nannofossils of Cenozoic formations in central Java. In Saito T (ed): *Micropaleontology, Petrology and Lithostratigraphy of Cenozoic Rocks of the Yogyakarta Region, Central Java*, Yamagata University, Yamagata, pp. 25-34.
- Peigné S, Chaimanee Y, Jaeger J-J, Suteethorn V,

- Ducrocq S 2000: Eocene nimravid carnivorans from Thailand. *J Vert Paleontol* 20: 157-163.
- Pilgrim GE 1912: The vertebrate fauna of the Gaj Series in the Bugti Hills and Punjab. *Palaeontol Indica* NS 4 (Mem. 2): 1-83, pls. 1-30.
- Pilgrim GE 1925: The Perissodactyla of the Eocene of Burma. *Palaeontol Indica* NS 8 (Mem. 3): 1-28, pls. 1-2.
- Pilgrim GE 1927: A *Sivapithecus* palate and other primate fossils from India. *Palaeontol Indica* NS 14: 1-26.
- Pilgrim GE 1928: The Artiodactyla of the Eocene of Burma. *Palaeontol. Indica* NS 13: 1-39, pls. 1-4.
- Pilgrim GE, Cotter GP 1916: Some newly discovered Eocene mammals from Burma. *Rec Geol Surv India* 47: 42-77.
- Pondaung Fossil Expedition Team 1997: Report on work achieved by the Pondaung Fossil Expedition Team. Office of Strategic Studies, Ministry of Defence, Yangon. (in Burmese, partly in English)
- Prothero DR 1994: The Eocene-Oligocene Transition. *Paradise Lost*. Columbia Univ. Press, New York.
- Prothero DR 1999: Does climatic change drive mammalian evolution? *GSA Today* 9: 1-7.
- Purnamaningsih S, Harsono P 1981: Stratigraphy and planktonic foraminifera of the Eocene-Oligocene Nanggulan Formation, central Java. *Publ Geol Res Devel Centre Paleont Series* 1: 9-28.
- Qi T, Beard KC 1996: *Nanotitan shanghuangensis*, gen. et sp. nov.: the smallest known brontothere (Mammalia: Perissodactyla). *J Vert Paleontol* 16: 578-581.
- Qi T, Beard KC 1998: Late Eocene sivaladapid primate from Guangxi Zhuang Autonomous Region, People's Republic of China. *J Hum Evol* 35: 211-220.
- Qi T, Beard KC, Wang B, Dawson MR, Guo J, Li C 1996: The Shandong mammalian fauna, middle Eocene of Jiangsu: history of discovery and Significance. *Vert Palasiat* 34: 202-214. (in Chinese with English summary)
- Qi T, Zhou M 1989: A new species of *Juxia* (Perissodactyla), Nei Mongol. *Vert Palasiat* 27: 205-208. (in Chinese with English summary)
- Qi T, Zong G, Wang Y 1991: Discovery of *Lushilagus* and *Miacis* in Jiangsu and its zoogeographical significance. *Vert Palasiat* 29: 59-63. (in Chinese with English summary)
- Radinsky LB 1965: Early Tertiary Tapiroidea of Asia. *Bull Am Mus Nat Hist* 129: 181-264.
- Rasmussen DT, Bown TM, Simons EL 1992: The Eocene-Oligocene transition in continental Africa. In Prothero DR, Berggren, WA (eds): *Eocene-Oligocene Climatic and Biotic Evolution*. Princeton Univ. Press, New Jersey, pp. 548-566.
- Romer AS 1966: *Vertebrate Paleontology*, 3rd edition. University of Chicago Press, Chicago.
- Russell DE, Zhai R 1987: The Paleogene of Asia: mammals and stratigraphy. *Mém Mus Nat Hist Natl (ser. C)* 52: 1-488.
- Saito T (ed) 1981: *Micropaleontology, Petrology and Lithostratigraphy of Cenozoic Rocks of the Yogyakarta Region, Central Java*, Yamagata University, Yamagata, Japan.
- Savage DE, Russell DE 1983: *Mammalian Paleofaunas of the World*. Addison-Wesley Publishing Company, London.
- Shi R 1989: Late Eocene mammalian fauna of Huangzhuang, Qufu, Shandong. *Vert. Palasiat* 27: 87-102, pls. 1-3. (in Chinese with English summary)
- Shigehara N, Takai M, Kay RF, Aye Ko Aung, Aung Naing Soe, Soe Thura Tun, Tsubamoto T, Tin Thein 2002: The upper dentition and face of *Pondaungia cotteri* from central Myanmar. *J Hum Evol* 42: 143-166.
- Simons EL, 1967: Review of the phyletic interrelationships of Oligocene and Miocene Old World Anthropeidea. *Actes CNRS Coll Int* 163: 597-602.
- Simons EL, 1968: Early Cenozoic mammalian faunas Fayum Province, Egypt. Part I. African Oligocene mammals: Introduction, history of Study, and faunal succession. *Bull Peabody Mus Nat Hist. Yale Univ* 28: 1-27.
- Simons EL, 1995: Egyptian Oligocene primates: A review. *Yrbk Phys Anthropol* 38: 199-238.
- Smith AG, Smith DG, Funnell BM 1994: *Atlas of Mesozoic and Cenozoic Coastlines*. Cambridge Univ Press, Cambridge.
- Stamp LD 1922: An outline of the Tertiary geology of Burma. *Geol Mag* 59: 481-501.
- Stehlin HG 1909: Remarques sur les faunules de Mammifères des couches Éocènes et Oligocènes du Bassin de Paris. *Bull Soc Geol France* 19: 488-520.
- Swisher CC III, Prothero, DR 1990: Single-Crystal $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ dating of the Eocene-Oligocene transition in North America. *Science* 249: 760-762.
- 高井正成 2002: 東アジア地域における第三紀霊長類の進化プロセス. *霊長類研究* 18: 69-90.
- Takai M, Shigehara N, Aye Ko Aung, Soe Thura Tun, Aung Naing Soe, Tsubamoto T, Tin Thein 2001: A new anthropoid from the latest middle Eocene of Pondaung, central Myanmar. *J Hum Evol* 40: 393-409.
- Takai M, Shigehara N, Egi N, Tsubamoto T in press: Endocranial cast and morphology of the olfactory bulb of *Amphipithecus mogaungensis* (latest middle Eocene of Myanmar). *Primates* 44.
- Takai M, Shigehara N, Tsubamoto T, Egi N, Aye Ko Aung, Tin Thein, Aung Naing Soe, Soe Thura Tun 2000: The latest middle Eocene Primate fauna in the Pondaung area, Central Myanmar. In *Oversea Research Report of Studies on "Origin and*

- Evolution of Hominoids in East Asia" (1997-99 Grant-in-Aid for Scientific Research Reports for Oversea Scientific Survey, "Asian Paleoprimatology, vol. 1, 2000"). Primate Research Institute, Kyoto University, Japan, pp. 7-28.
- 高井正成, 鏑本武久, 國松 豊, 茂原信生 1999: ポンダウンの霊長類化石とその年代—ミャンマーの後期始新世のホニウ類化石相について—. 霊長類研究 15: 17-38.
- Thewissen JGM, Williams EM, Roe LJ, Hussain ST 2001: Skeletons of terrestrial cetaceans and the relationship of whales to artiodactyls. *Nature* 413: 277-281.
- Thomas H, Roger J, Sen S, Pickford M, Gheerbrant E, Al-Sulaimani Z, Al-Busaidi S 1999: Oligocene and Miocene terrestrial vertebrates in the Southern Arabian Peninsula (Sultanate of Oman) and their geodynamic and palaeogeographic settings. In Whybrow PJ, Hill A (eds): *Fossil Vertebrates of Arabia*. Yale Univ. Press, New Haven, pp. 430-473.
- Ting S 1993: A preliminary report on an early Eocene mammalian fauna from Hengdong, Hunan Province, China. *Kaupia, Darmstadter Beitrage zur Naturgeschichte* 3: 201-207.
- Tong Y 1989: A review of middle and late Eocene mammalian faunas from China. *Acta Palaeontol Sinica* 28: 663-68.
- Tong Y 1997: Middle Eocene small mammals from Liguanqiao basin of Henan Province and Yuanqu basin of Shanxi Province, central China. *Palaeontol. Sinica* 186 (NS C 26): 1-256. (in Chinese with English summary)
- Tong Y, Wang J 1998: A preliminary report on the early Eocene mammals of the Wutu fauna, Shandong Province, China. *Bull Carnegie Mus Nat Hist* 34: 186-193.
- Tong Y, Wang J, Huang X 1999: Discovery of a nearly complete lower jaw of *Hoanghoniuss stehlini* Zdansky, 1930 (Mammalia, Primates). *Vert Palasiat* 37: 105-119, pl. 1. (in Chinese with English summary)
- Tong Y, Zhao Z 1986: *Odoichoerus*, a new suoid (Artiodactyla, Mammalia) from the early Tertiary of Guangxi. *Vert Palasiat* 24: 129-138, pl. 1. (in Chinese with English summary)
- Tong Y, Zheng S, Qiu Z, 1995: Cenozoic mammal ages of China. *Vert Palasiat* 33: 290-314. (in Chinese with English summary)
- Tong Y, Zheng S, Qiu Z 1996: Evolution of Cenozoic mammalian faunal regions of China. *Vert Palasiat* 34: 215-227. (in Chinese with English summary)
- Tsubamoto T 2001: The Pondaung mammal fauna: an analysis of a terrestrial mammal fauna in the latest middle Eocene of central Myanmar (Southeast Asia). DSc dissertation, Kyoto University, Kyoto, Japan.
- Tsubamoto T, Egi N, Takai M, Shigehara N, Aye Ko Aung, Tin Thein, Aung Naing Soe, Soe Thura Tun 2000a: A preliminary report on the Eocene mammals of the Pondaung fauna, Myanmar. In Oversea Research Report of Studies on "Origin and Evolution of Hominoids in East Asia" (1997-99 Grant-in-Aid for Scientific Research Reports for Oversea Scientific Survey, "Asian Paleoprimatology, vol. 1, 2000"). Primate Research Institute, Kyoto University, Japan, pp. 29-101.
- Tsubamoto T, Holroyd PA, Takai M, Shigehara N, Aye Ko Aung, Tin Thein, Aung Naing Soe, Soe Thura Tun 2000b: Upper premolar dentitions of *Deperetella birmanica* (Mammalia: Perissodactyla: Deperetellidae) from the Eocene Pondaung Formation, Myanmar. *Paleontol Res* 4: 183-189.
- 鏑本武久, 鈴木寿志, 江木直子, 高井正成, 茂原信生 2001: ミャンマーでの哺乳類化石発掘調査. 地質学雑誌 107: XVII-XVIII.
- Tsubamoto T, Takai M, Egi N in prep.: Quantitative analyses of the middle to late Eocene mammalian faunas in East Asia and inferences on regional differentiation of faunal evolution.
- Tsubamoto T, Takai M, Egi N, Shigehara N, Soe Thura Tun, Aye Ko Aung, Aung Naing Soe, Tin Thein 2002a: The Anthracotheriidae (Mammalia: Artiodactyla) from the Eocene Pondaung Formation (Myanmar) and comments on some other anthracotheres from the Eocene of Asia. *Paleontol Res* 6: 363-384.
- Tsubamoto T, Takai M, Shigehara N, Egi N, Soe Thura Tun, Aye Ko Aung, Maung Maung, Danhara T, Suzuki H 2002b: Fission-track zircon age of the Eocene Pondaung Formation, Myanmar. *J Hum Evol* 42: 361-369.
- Van Andel TH 1994: *New Views on An Old Planet*, 2nd edition. Cambridge Univ Press, Cambridge.
- Van Couvering JA, Harris JA 1991: Late Eocene age of Fayum mammal faunas. *J Hum Evol* 21: 241-260.
- Vislobokova I 1998: A new representative of the Hypertraguloidea (Tragulina, Ruminantia) from the Khoer-Dzan Locality in Mongolia, with remarks on the relationships of the Hypertragulidae. *Am Mus Novit* 3225: 1-24.
- Wall PW 1989: The phylogenetic history and adaptive radiation of the Aymnodontidae. In Prothero D R, Schoch R M (eds): *The Evolution of Perissodactyls*. Oxford Univ Press, Oxford, pp. 341-354.
- Wall PW 1998: Aymnodontidae. In Janis CM, Scott KM, Jacobs LL (eds): *Evolution of Tertiary Mammals of North America. Volume 1: Terrestrial Carnivores, Ungulates, and Ungulatelike Mammals*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 583-588.
- Wang B 2001: Late Eocene ctenodactyloids (Rodentia, Mammalia) from Qujing, Yunnan,

- China. Vert PalAsiat 39: 24-42, pls. 1-3.
- Wang J 1988: A new species of ceratomorphs (Mammalia) from the middle Eocene of China. Vert PalAsiat 26: 20-34, pl. 1. (in Chinese with English summary)
- Wang J 1994: A new species of *Eudinoceras* (Pantodonta, Mammalia) from Sishui, Shandong Province. Vert PalAsiat 32: 200-208, pl. 1. (in Chinese with English summary)
- Wang Y, Wang J 1997: A new brontothere from late middle Eocene of Qufu, Shandong. Vert PalAsiat 35: 68-77, pls. 1-2. (in Chinese with English summary)
- Welcomme J-L, Benammi M, Crochet J-Y, Marivaux L, Métais G, Antoine P-O, Baloch I 2001: Himalayan Forelands: palaeontological evidence for Oligocene detrital deposits in the Bugti Hills (Balochistan, Pakistan). Geol Mag 138: 397-405.
- Welcomme J-L, Ginsburg, L 1997: Mise en évidence de l'Oligocène sur le territoire des Bugti (Balouchistan, Pakistan). C R Acad Sci Paris (Earth Planet Sci) 325: 999-1004.
- Welcomme J-L, Marivaux L, Antoine P-O, Benammi M 1999: Mammifères fossiles des collines Bugti (Balouchistan, Pakistan). Nouvelles données. Bull Soc Hist Toulouse 135: 135-139.
- Wolfe JA 1971: Tertiary climatic fluctuations and methods of analysis of Tertiary floras. Palaeogeogr. Palaeoclimatol Palaeoecol 9: 25-57.
- Wood AE 1968: The African Oligocene Rodentia. Bull. Peabody Mus Nat Hist Yale Univ 28: 29-105.
- Woodburne MO (ed) 1987: Cenozoic Mammals of North America. University of California Press, Berkeley.
- Woodburne MO, Swisher CC III 1995: Land mammal high-resolution Geochronology, intercontinental overland dispersals, sea level, climate, and vicariance. In Berggren WA, Kent DV, Aubry, M-P, Hardenbol J (eds): Geochronology, Time Scales and Global Stratigraphic Correlation. SEPM Spec Publ #54, p. 335-364. SEPM, Oklahoma.
- Zachello M 1984: The Eocene mollusc fauna from Nanggulan (Java) and its palaeogeographic bearing. Mem Sci Geol 34: 377-390.

(Summary)

Mammalian Faunal Change in Eocene Asia and the Pondaung Mammal Fauna of Myanmar

Takehisa TSUBAMOTO, Masanaru TAKAI, Naoko EGI and Nobuo SHIGEHARA

Primate Research Institute, Kyoto University

We briefly review the primate-bearing Pondaung mammal fauna (Eocene, Myanmar). The age of the Pondaung fauna has been determined as latest middle Eocene based on the radiometric (fission-track) dates analyzed recently. The Pondaung fauna consists of six orders of mammals, including 22 genera and 29 species. Among the 22 genera, more than half (12 genera) are endemic to this fauna. Although both artiodactyls and perissodactyls are abundant, the former is less diversified in familial and generic numbers than the latter, but is slightly more dominant in collection size [in particular, *Anthracotherium* (Artiodactyla; Anthracotheriidae) has been most dominantly collected from the field]. This suggests the beginning of the radiation of artiodactyls and decline of perissodactyls in the later Eocene of southern East Asia. Among the Pondaung perissodactyls, brontotheres and amynodonts are dominant in the collection size. The

paleoenvironment of the Pondaung fauna is estimated as subtropical/tropical forest with large rivers and patches of open areas near seashore. Among the mammalian genera of the Pondaung fauna, only eight genera were shared with other Eocene faunas of East Asia. On the other hand, the Pondaung fauna shares *Anthracotherium* with the late Eocene to Oligocene faunas of Europe, and the Pondaung species are more primitive than the European ones. The Pondaung rodent is probably assigned to very primitive phiomyid or anomalurid, both of which had been recorded only in the late Eocene and latter age of Africa/West Asia. These suggest faunal migration from southern East Asia to Africa/West Eurasia during the later Eocene. If the Pondaung primates are really assigned to primitive anthropoids, they might migrate to Africa/West Asia with anthracotheres and/or rodents.

鏑本武久 京都大学霊長類研究所
〒484-8506 犬山市官林41-2

Takehisa TSUBAMOTO Primate Research Institute, Kyoto University
41-2 Kanrin, Inuyama, Aichi 484-8506, Japan
e-mail: tsuba@pri.kyoto-u.ac.jp