ミャンマー中部の新第三系イラワジ動物相:食肉目

江木直子*•荻野慎諧**•高井正成* *京都大学霊長類研究所•**丹波竜化石工房

Neogene Irrawaddy fauna of Central Myanmar: Carnivora

Naoko Egi*, Shinkai Ogino** and Masanaru Takai*

*Primate Research Institute, Kyoto University, 41-2 Kanrin, Inuyama, Aichi 484-8506 Japan (egi.naoko.6z@kyoto-u.ac.jp, takai. masanaru.2s@kyoto-u.ac.jp); **Tambaryu fossil Lab. 1110 Sannan, Tanigawa,Tamba, Hyogo 669-3131, Japan (actowogino@gmail.com).

Abstract. We report occurrences of carnivorans from the Irrawaddy beds in central Myanmar. Intensive expeditions in the recent decade improved understandings on biostratigraphic position of each fauna within the Irrawaddy beds (Late Miocene to Early Pleistocene) and brought out discovery of carnivoran specimens. An amphicyonid has been collected from the Tebingan locality, near the basal horizon (Late Miocene) of the Irrawaddy beds. This large animal is considered to be a new genus endemic to Myanmar. The Chaingzauk fauna (around the Miocene/Pliocene boundary) yields the most abundant remains: An ailurid (Simocyon), a large ursid (Agriotherium), a saber-tooth felid (Homotherium), at least three species of hyaenids including a primitive subfamily member (Ictitherium), a running form (Hyaenictis), and a wolf-like form (Hyaenictitherium). The fauna consists of medium to gigantic forms; sampling biases seem to influence collection of carnivorans as well as those of other mammals. All of these carnivoran genera have cosmopolitan distributions, and the occurrences from Myanmar fill their geological gap at Southeast Asia within Eurasia. Additionally, an indeterminate feliform was collected from the fauna. The Gwebin fauna (Late Pliocene) include a herpestid (Urva), a medium-sized felid, and a viverrid (Viverrinae). This first record of herpestid in the Pliocene of Asia confirms that the extant Asian mongoose lineage had already dispersed into Southeast Asia from South Asia by the Late Pliocene. Postcranial materials from the Sulegon area (Pliocene) provide evidences of additional taxa, a small felid and a large hyaenid. These recently collected carnivoran specimens revealed presence of diverse carnivorans from the Irrawaddy faunas. They fill geographical and/or chronological gaps of carnivoran distributions in Southeast Asia. Furthermore, the comparisons among carnivoran assemblages indicate faunal turnover of carnivorans at the family or subfamily level from the Late Miocene to the Late Pliocene of Myanmar.

Key words: Carnivora, Miocene, Pliocene, Myanmar, biogeography

はじめに

ミャンマー中部に分布するイラワジ堆積層(Irrawaddy beds)からの哺乳類化石の収集は19世紀に始まり(Clift, 1828; Falconer, 1868; Lydekker, 1883),その後欧米の研 究者等によって多くの標本が報告されてきた(Pilgrim, 1910, 1937, 1939; Colbert, 1935, 1938, 1943).しかし, その大部分は奇蹄目,偶蹄目,長鼻目といった大型草食獣 に限られていた.はっきり食肉目とわかる化石標本が研 究者の前に研究用に扱える標本として現れたのは,2005 年のことであり,これはマグウェイ Magway市近郊の村 人によって,国立博物館に寄贈されたアンフィキオン科 の顎だった.また続いて,2006年頃からミャンマー-日 本共同調査,ミャンマー政府宗教文化省考古局の調査, ヤンゴン大学やマンダレー大学の調査によって,食肉類 標本があいついで発見されるようになった(Chit Sein, 2006; Takai *et al.*, 2006; Zin-Maung-Thein, 2010; Chit Sein and Tin Thein, 2011; Nishioka, 2013; 高井ほか, 2018). 2005年まではイラワジ堆積層の哺乳類産出リス トに食肉類は存在してなかったのが,それ以降毎年,新 しい標本が加わっている. この報告に含めた2016年ま での収集標本で,少なくとも7科12属13種以上の食肉 類がイラワジ哺乳動物相には存在したことがわかってき た.うち3種については,記載論文で報告がされている (Chit Sein and Tin Thein, 2011; Egi *et al.*, 2011; Ogino *et al.*, 2011). また,ミャンマー-フランス共同調査に よる哺乳類化石リストにも食肉類の産出が報告されてい る (Chavasseau *et al.*, 2013). しかし,大部分は標本数 の希少さ,不完全さにより,詳細な記載には至っていな い.本報告では,この10年余りで増大したイラワジ堆積 層の食肉類を時代順に紹介するとともに,各産出地域に おける食肉類群集の特徴を考察する.

化石104号

標本所蔵機関

AML-N-IR, ミャンマー考古局 – 北部 – イラワジ堆積 層. MU, マンダレー大学(地質学部). NMMP-KU-IR, ミャンマー国立博物館 – 古生物 – 京都大学 – イラワジ堆 積層. YUDG, ヤンゴン大学地質学部.

歯種の省略標記

P/p, 上顎小臼歯/下顎小臼歯; M/m, 上顎大臼歯/ 下顎大臼歯.

地質の概要と化石産出地点

イラワジ堆積層は, Irrawaddy Series, Irrawaddy Formation (Fm.), Irrawaddy Group と記述されることも あるが、本報告では高井ほか(2018)にしたがいイラワ ジ堆積層 Irrawaddy beds という名称を使用する. イラワ ジ堆積層は、ミャンマーの中央部を流れるエーヤワディ 河 Ayeyarwady River とチンドウィン河 Chindwin Riverの 流域に広く分布する河成層であるが、顕著な火山性の堆 積層が確認されていないため、放射性絶対年代値は得ら れていない (Bender, 1983; 高井ほか, 2018). イラワジ 堆積層は,産出哺乳類から,南アジア地域のシワリク層 群 Siwalik Groupのドク・パタン層 Dhok Pathan Fm., タ トロット層 Tatrot Fm., ピンジョール層 Pinjor Fm. に対 比され、年代は後期中新世~前期更新世とみなされてい る (Colbert, 1938, 1943; Bender, 1983; 高井ほか, 2018). 食肉類化石は新たに収集されたこともあり, 産出地域が 判明していて、それぞれの産出地の地層がイラワジ堆積 層の中でどの層準に位置するかはほぼ確定している.

本報告では、 ミャンマー-日本共同調査隊やミャン マー政府宗教文化省考古局調査隊の発掘および収集標本, ミャンマー国立博物館所蔵標本, ミャンマーの大学の共 同研究者の発掘標本を報告する.これらは、5つの産出 地域から収集された(図1;詳細は高井ほか(2018)を 参照). マグウェイ南東に位置するテビンガンTebingan 地域は "red bed" (例: Chhibber, 1934) として古くか ら知られていた鉄分を含むイラワジ堆積層の基部が露出 し、アンフィキオン科食肉類が基部から近い層準で収集 されている (Chit Sein, 2006; Chit Sein and Tin Thein, 2011). Chit Sein (2006) は産出哺乳類の同定とそのシ ワリク動物相との対比にもとづいて, イラワジ堆積層の 基部が中期中新世末まで遡るとした.しかし,テビンガ ンから10km程度離れたインセイYinseik地域に露出する イラワジ堆積層の基部は、ミャンマー-フランス共同調 査による生層序対比で後期中新世の前期と推定されてお り (Chavasseau et al., 2013), テビンガン地域もこれと 同様の年代と考えられる.

イェーナンジャウン Yenangyaung市の周辺は、イラワ ジ堆積層の下部と上部の層準が分布していて、その両方



図1. ミャンマー中央部の地図と食肉類が収集されたイラワジ堆積 層の化石産出地. 星印が化石産出地:CHZ=チャインザウック, Gbn=グウェビン,SLG=スーレーゴン,YNG=イェーナンジャ ウン,YS/TeB=インセイとテビンガン. 高井ほか(2018)の図 5を改変;地質図はMyanmar Geosciences Society (2014)によ る.Q2, 完新統;Ir,イラワジ堆積層;Tm,ペグー層群上部(ま たはその相当層,中新統);To,ペグー層群下部(またはその相 当層,漸新統);Tem,パウンジー層 Paunggyi Fm(モラッセ型 堆積物,暁新統〜始新統);m2,中生代変成岩(主に三畳系); v2,新生代火山岩;(右側の)灰色の太線,ザガイン断層 Sagaing Fault.

Fig. 1. Map of central Myanmar and the Irrawaddy localities from which the carnivoran fossils were collected. Asterisks indicate fossil locality areas: CHZ = Chaingzauk, Gbn = Gwebin, SLG = Sulegon, YNG = Yenangyaung, YS/TeB = Yinseik and Tebingan. Modified from Takai *et al.* (2018, Table 5); The geological map is from Myanmar Geoscience Society (2014). Q2, Holocene; Ir, Irrawaddy beds; Tm, Upper Member of Pegu Group (or equivalent formation, Miocene); To, Lower Member of Pegu Group (or equivalent formation, Oligocene); Tem, Paunggyi Formation (molasse, Paleocene to Eocene); m2, Mesozoic metamorphic rock (mainly Triassic); v2, Cenozoic volcanic rock; bold grey line (on the right), Sagaing Fault.

から化石が産出するが、本報告での食肉類は下部からの ものである.この下部の哺乳動物相の年代はヒッパリオ ンの産出から10.5 Ma以降と考えられ(高井ほか,2018), 同じ後期中新世の前期でもイェーナンジャウン下部の 動物相の方がマグウェイ近郊地域よりやや新しいと位置 づけられている(Chavasseau *et al.*, 2013; Wang *et al.*, 2013).

パウク Pauk 市近郊のチャインザウック Chaingzauk 地域 ではミャンマー-日本共同調査隊が集中的な調査を行っ ており,大量の動物化石が得られたことから,その哺乳 動物相の年代は中新世末〜鮮新世初頭と推定されている (Zin-Maung-Maung-Thein, 2010; Ogino *et al.*, 2011; 高井 ほか, 2018). パウクをベースとして行った調査範囲には この他にスーレーゴンSulegon地域があり,ここからも食 肉類化石が見つかっている.他の調査地域ほどには哺乳類 標本が豊富に得られていないが,後期鮮新世以降の指標で あるスマトラサイ Dicerorhinus sp. cf. D. sumatrensisが出 土している (Zin-Maung-Maung-Thein *et al.*, 2010). 一方 で, Sivachoerus (イノシシ科)やMerycopotamus (アント ラコテリウム科)の産出があり (高井ほか, 2018), これら は前期鮮新世でいなくなる分類群である (Thaung-Htike, 2008; Lihoreau and Ducrocq, 2007; 高井ほか, 2018). こ こではスーレーゴン地域の時代を暫定的に鮮新統として 扱う.

チャウク Chauk 市のエーヤワディ河対岸に位置する グウェビン Gwebin 地域も集中的な調査が行われてきた (Moe Nyunt, 1987; Nishioka, 2013; Takai *et al.*, 2016). ここからはイラワジ堆積層では稀な小型哺乳類が大量に 得られている. 齧歯類の産出状況にもとづいて, この動 物相の年代は後期鮮新世~前期更新世に相当すると考え られている (Nishioka, 2013; Nishioka *et al.*, 2015).

このほかに, Chavasseau et al. (2013) はミャンマー -フランス共同調査隊による発掘標本にもとづき,上述 のマグウェイ近郊のインセイ地域の動物相リストに科属 種不明の食肉目と,チャウンターChaungtha地域の動物 相リストに属種不明のジャコウネコ科 Viverridae を含め ている.チャウンター地域はシュウェボーShwebo市の 近郊にあり,上記の地域に比べて北に位置し,中部中新 統の上部と考えられているが (Chavasseau et al., 2013; 高井ほか, 2018),リストにあげられた標本は食肉類では ないと訂正されている (Grohé, pers. comm.) ため,現 段階でミャンマー中部中新統からの食肉類は確認されて いない.

テビンガン地域とイェーナンジャウン地域

テビンガン地域からの食肉類化石

1. アンフィキオン科 (Amphicyonidae)

現生食肉類はイヌ型亜目 Caniformia とネコ型亜目 Feliformia に二分される.アンフィキオン科はイヌ型亜 目に含まれる絶滅科で,中期始新世に出現し,中新世 まで存続した.「クマイヌ (bear dog)」と表現されるこ の科の系統位置は、イヌ型亜目の中からイヌ科を除い たクマ下目 Arctoidea に含める場合(例: McKenna and Bell, 1997)とイヌ型亜目の基底に位置づける場合があ る(Hunt, 2003; Wesley-Hunt and Flynn, 2005).テビン ガン地域からは、村人によって国立博物館に寄贈された 上顎標本(図2; Takai *et al.*, 2006)と、研究者自身が現



図2. テビンガン産出の食肉類化石. アンフィキオン科の上顎P⁴−M² (NMMP-KU-IR 414)の咬合面観. スケールは3 cm.

Fig. 2. Carnivoran from the Tebingan area. A maxillary fragment with P^4-M^2 (NMMP-KU-IR 414) of an amphicyonid. Occlusal view. Scale = 3 cm.

地で採集した下顎標本 (Chit Sein and Tin Thein, 2011) がある. いずれの報告も *Amphicyon* sp. としているが,本 研究では,大きさや頬歯形態からこれら2つの標本は同 一種のものと考えている.

Amphicyonは、この科を代表する属であり、ヨーロッ パ、北米、アジア、アフリカから産出報告があるが、分類 群としてはいわゆる「ガラクタ入れwaste-basket taxon」 である.現在では, Amphicyon属で有効な種はヨーロッ パからの3種,北米からの3種,アフリカからの1種のみ とされており (Hunt, 1998a, 2003; Morales et al., 1998, 2003), アジアのAmphicyon化石は他の属に分類される 必要があるか, 断片的すぎて大型のアンフィキオン科で あるという以上の同定は難しく,別属に分類される可能 性が高いと指摘されている (Peigné, et al., 2006; Wang et al., 2016). テビンガンのアンフィキオン科はAmphicyon との類似点も多いが、かなり大型であり、Amphicyonと は異なる形態も見られる.シワリクや中国から報告され ている既存の"Amphicyon"の種(Lydekker, 1876, 1884; Pilgrim, 1912, 1932; Colbert, 1935, 1939; Young, 1937; Qi, 1989)の中にも同一の種は認められず、イラワジ堆 積層に固有の新属新種と見られる.

イェーナンジャウン地域からの食肉類化石

後期中新世前半の食肉類としては,他にイェーナンジャ ウンの下部層からも食肉類と思われる歯が収集されてい る.小臼歯の破片で詳細な分類はできないが,大きさは 上述のテビンガン産の動物と合致する.鈍丘の歯冠形状 やエナメル質の厚さや皺の発達程度からアンフィキオン 科の可能性が高い.

後期中新世前期のイラワジ堆積層からのアンフィキオ ン類

後期中新世の前期のイラワジ堆積層からの食肉類としては、ミャンマー-フランス共同調査隊によってマグウェイの動物相リストにCarnivora indet.が報告されている(Chavasseau *et al.*, 2013)が、他の地域との関係を考察できる資料は、現時点では上述のアンフィキオン科のみになる.

アンフィキオン科は中期始新世に出現し,後期中新世 まで生きながらえるが、前期中新世に小型の種がいなく なるという形で多様性が減少する.これは、ヨーロッパ・ 北米・アジアで共通の現象で,残ったのはAmphicyonも 含む複数の大型の系統である(Hunt, 1998a; Agustí and Antón, 2002; Wang et al., 2016). アンフィキオン科の絶 滅はヨーロッパではVallesian crisis (MN9/10 = 9.8 Ma; Agustí and Antón, 2002), 北米では Clarendonian North American Land Mammal Ageの終わり (10.3 Ma; Hunt, 1998a), アジアでは7 Ma (Barry and Flynn, 1989; Dong and Qi, 2013), アフリカでは5.5 Ma (Werdelin and Peigné, 2010)といずれも後期中新世の途中になっている. アジアでは中期中新世までは,シワリクや中国で複数の産 出例があり (Pilgrim, 1932; Qiu et al., 2013b; Wang et al., 2016), この他に日本やタイからの産出もあって(Kohno, 1997; Peigné, et al., 2006), ある程度の多様性が保たれ ている.後期中新世の化石記録を持つアジアのアンフィ キオン科は3種のみである. Amphicyon palaeindicusは, シワリクでは中部中新統チンジ層 Chinji Fm. から出現し, 上部中新統下部のナグリ層 Nagri Fm. レベルまで存続し (Pilgrim, 1932; Colbert, 1935), また中国雲南省Yunnan Provinceの8~7 MaのYuanmou Fm. からも報告されて いる (Qi, 2006; Dong and Qi, 2013). Yuanmou Fm.か らはシワリクのチンジ層の産出種である cf. Vishnucyon chinjiensis も報告されており、これらが年代のはっきり したアジア産アンフィキオン科の最後の化石記録である (Qi, 2006; Dong and Qi, 2013). シワリクからはドクパ タン層から Arctamphicyon lydekkeriが産出するが層準が不 明である (Pilgrim, 1932; Colbert, 1935). 後期中新世と いう時期に存在したという点で、イラワジ堆積層の化石 記録は、各大陸それぞれで最後まで生き残ったアンフィ キオン科の1つであると考えられる.

チャインザウック地域

チャインザウック地域からの食肉類化石

1. レッサーパンダ科 (Ailuridae)

チャインザウック地域の地層から見つかっている下顎 骨標本(NMMP-KU-IR 3710)は p_4 - m_1 が残存しており, 最近の解析でレッサーパンダ科の Simocyonと同定された (図3A). Simocyonはイヌ科,アンフィキオン科,アライ グマ科を始めとしたイタチ上科内の様々な系統位置にす えられてきたが,現在ではレッサーパンダ科に入れられ ている(Wang, 1997). Simocyonは中型の食肉類で,頭 蓋形質からレッサーパンダ科への系統分類が示唆された ほか(Wang, 1997),体肢骨からは樹上性適応が推定さ れている(Salesa et al., 2008).歯顎形態の適応として は,イヌ科の絶滅亜科Borphaginaeの骨破砕型との共通 性が指摘されている(Peigné et al., 2005).

2. クマ科 (Ursiidae)

クマ科の Agriotherium はチャインザウック相の食肉 類のうち最初に発見された(Ogino et al., 2011; 図3B, NMMP-KU-IR 542). クマ科はいくつかの亜科に分類さ れるが,研究者によって分類体系が異なっており混乱状 態にある. Agriotheriumは, Ursavinae, Agriotheriinae, Hemicyoninae(あるいはHemicyonidae)という化石属の みの亜科に含められていることもあれば(例: McKenna and Bell, 1997; Hunt, 1998b; Qiu, 2003),現生属のクマ 亜科Ursinaeとメガネグマ亜科Tremarctinaeの区別の枠組 みの中でクマ亜科に含められることもある(例: Krause et al., 2008).

チャインザウック産出の Agriotheriumは,近縁属の Indarctosより大きく,幅広な m_2 ,下顎体後方に見られる 発達した前咬筋窩によって区別される.また,下顎体下 縁が丸みを帯びず,直線的であること,犬歯後縁から p_4 前縁までの距離が短く,吻部が短いと思われること,下 顎歯列の中で相対的に p_4 が大きいことから,独立の種A. myanmarensisとされた.近隣のシワリクや中国の種よ りもヨーロッパ産種A.insigneに近いと考えられている (Ogino et al., 2011). Agriotheriumはクマ科としても大 型であり,大型種の方が多く出土するチャインザウック 地域では,食肉類のうち,もっとも標本数が多い.記載 論文発表後の追加標本(例:図3C,NMMP-KU-IR 2183) もあり,保存状態が異なる部位も追加されたことから, 他の種との関係や変異の検討も更に詳細に評価できるこ とが期待される.

3. ネコ科 (Felidae)

ネコ科は初期の属を除くと、系統的に saber-toothed cat (剣歯虎) と conical-toothed cat (円錐型の歯のネ コ)に二分される (Antón and Turner, 1997).前者は Machairodontinae と同一である.チャインザウック地域か ら出土したネコ科は、下顎歯列での咬耗から、裂肉刃と して機能している部分が m_1 だけでなく、 p_4 の遠心部まで 及んでおり、 m_1 の talonid が完全に喪失し、 p_4 - m_1 が頬舌 方向に狭いことから、大型の剣歯虎である Homotherium と同定された (図3D, MU-PUK-15).チャインザウック 相からは大型のネコ科標本は他にも下顎2標本 (NMMP-KU-IR 2180, NMMP-KU-IR 2181) を含む複数の標本が 見つかっているが, すべて Homotherium と考えられる.

4. ハイエナ科 (Hyaenidae)

ハイエナ科は,現生種は3属しか存在しない (Wozencraft, 2005)が,中新世から鮮新世にかけての旧 世界大陸で高い多様性が知られている科である(Werdelin and Solonias, 1996; Werdelin and Turner, 1996; Agustí and Antón, 2002; Werdelin and Peigné, 2010). チャイ ンザウック地域のイラワジ堆積層から見つかった化石か ら,東南アジアにもこの多様性が存在した事があきらか になった.

チャインザウック産出のハイエナ科には、少なく とも3つの属が存在する. *Ictitherium*(図3E, NMMP-KU-IR 3139)はハイエナ科の中で原始的な亜科で



- 図3. チャインザウック動物相産出の食肉類化石. A, レッサーパンダ科 Simocyonの下顎 p₄-m₁ (NMMP-KU-IR 3710)の頬側観. B, クマ 科 Agriotherium myanmarensisの下顎 m₁ talonid-m₂ (NMMP-KU-IR 542)の頬側観. C, Agriotherium myanmarensisの m₁ (NMMP-KU-IR 2183)の咬合面観. D, ネコ科 Homotheriumの下顎 p₄-m₁ (MU-PUK-15)の頬側観. E, ハイエナ科 IctitheriumのP⁴ (NMMP-KU-IR 3139) の咬合面観. F, Hyaenictisの下顎 i₃, c, p₂₋₃ (NMMP-KU-IR 2182)の頬側観. G, Hyaenictitheriumの下顎 p₂₋₄ (AML-N-IR-0003)の頬側 観. H, 属種未定のハイエナ科のP⁴ (NMMP-KU-IR 1316). I, 属種未定のハイエナ科の小臼歯 (NMMP-KU-IR 2751). J, 科未定のネコ 型亜目の下顎 (NMMP-KU-IR 1317)の頬側観. スケールは3 cm.
- Fig. 3. Carnivorans from the Chaingzauk fauna. A, A mandibular fragment with p₄-m₁ (NMMP-KU-IR 3710) of an ailurid, *Simocyon*. Buccal view. B, A mandibular fragment with m₁ talonid-m₂ (NMMP-KU-IR 542) of an ursid, *Agriotherium myanmarensis*. Buccal view. C, m₁ (NMMP-KU-IR 2183) of *Agriotherium myanmarensis*. Occlusal view. D, A mandibular fragment with p₄-m₁ (MU-PUK-15) of a felid, *Homotherium*. Buccal view. E, P⁴ (NMMP-KU-IR 3139) of a hyaenid, *Ictitherium*. Occlusal view. F, A mandibular fragment with i₃, c, p₂₋₃ (NMMP-KU-IR 2182) of a hyaenid, *Hyaenictis*. Buccal view. G, A mandibular fragment with p₂₋₄ (AML-N-IR-0003) of a hyaenid, *Hyaenictitherium*. Buccal view. H, P⁴ (NMMP-KU-IR 1316) of an indeterminate hyaenid. Occlusal view. I, A premolar fragment (NMMP-KU-IR 2751) of an indeterminate hyaenid. Occlusal view. J, A mandibular fragment (NMMP-KU-IR 1317) of a feliform. Buccal view. Scales = 3 cm.

ある Ictitheriinae に属す.残りの2つは Hyaeninae に属す Hyaenictis (図3F, NMMP-KU-IR 2182) と Hyaenictitherium (図3G, AML-N-IR-0003) である. ハ イエナ科の化石属ではいくつかの生態型が知られており, 初期のものはジャコウネコ型やマングース型の虫食・雑 食性から始まり,ジャッカル/オオカミ型と走行型の肉 食性・骨破砕型,そして現生のシマハイエナ Hyaena など の骨破砕型などがある (Werdelin and Solonias, 1996). Ictitherium と Hyaenictitheriumは亜科は異なるが,ジャッ カル/オオカミ型で, Hyaenictisは走行型である. チャイ ンザウック相からのこれらのハイエナ科は,サイズとし ては現在のハイエナほど大きくはないが,オオカミ程度 の大きさはある. ハイエナ科の標本は年々増えてきてい るが,どれも中型種で,残念ながらどの分類群に属すか 分からない物も多い (図3H, I).

5. 科不明のネコ型亜目 (Feliformes indet.)

チャインザウック地域からは、上述の属とは異なる食 肉類の標本が1つ収集されているが、歯が残っていない 下顎標本である(図3J, NMMP-KU-IR 1317). チャイ ンザウック動物相からは6目の哺乳類が産出し、標本数 も豊富であるが、小型哺乳類の収集が少なく、現在確認 されている動物では体サイズの下限は、 ラングール (霊 長類)、マメジカ(偶蹄類)、ヤマアラシ(齧歯類)など になる (Zin-Maung-Maung-Thein, 2010; Nishioka et al., 2011; Takai et al., 2015; 高井ほか, 2018). 歯のついてい ない下顎標本もキツネ程度のサイズで, チャインザウッ クからの収集哺乳類の体サイズの下限にあたる. 下顎は 華奢で, 歯槽から異型性が強く, 頬舌方向に拡大してい ない歯列と判断され、2根のm1の後ろに1根の前後に長 いm2があり、m3はなく、小臼歯はp3-4は少なくとも2根 で近遠心方向での減少は顕著ではない. これらから, 少 なくともネコ型亜目であると同定している.

中新世末〜鮮新世初頭のチャインザウック動物相の食肉 類集団の特徴

チャインザウック地域の地層からは、小型哺乳類の欠 落というサンプリング・バイアスにもかかわらず、多く の分類群が出土し、食肉類は少なくとも4科7属が存在す る。そのうち、属レベルでの同定ができた6つすべてが広 範囲にわたって生息する汎存属であった.ユーラシアだ けでなく、アフリカからも知られており、更にアメリカ 大陸に到達しているものもいる(図4).イェーナンジャ ウン〜テビンガンに分布する後期中新世前半のイラワジ 堆積層の食肉目化石がその時代には稀になってきていた アンフィキオン科の固有種のみしか見つかっていないの とは、対照的である.ヨーロッパやシワリクなどでは幾 つかの動物相の交代イベントが示唆されており(Agustí and Antón, 2002; Barry *et al.*, 2002), これらがイラワジ 動物相の食肉類集団の変遷にも関係しているのかもしれ ない.

ヨーロッパでは, European Land Mammal Agesの Vallesian期(後期中新世前半)の前半と後半で、それ まで同じニッチェを異なる食肉類分類群が共有していた 状況が崩れ,分類的多様性が減少する(Vallesian crisis; MN9/10 = 9.8 Ma; Agustí and Antón, 2002). その後, 地 中海が干上がることによって生じたアフリカとの交流 (Messinian crisis; $5.8 \sim 5.6$ Ma; Agustí and Antón, 2002) も経験する.中新世/鮮新世境界までには、小型のイヌ 亜科が北米からユーラシアやアフリカに渡ってきており, これも既存の食肉類集団に影響を与えたとされる (Agustí and Antón, 2002; Qiu, 2003; Wang et al., 2008; Werdelin and Peigné, 2010). この結果, ユーラシア西部で中新世 から鮮新世まで生き延びた大型食肉類は1割に過ぎない というデータも提示されている (Werdelin and Turner, 1996). 後期中新世のシワリク動物相でも, 10.3 Ma頃の 大型哺乳類分類群の絶滅,8Ma頃の新しい分類群の出現, 7.3~7.0 Maの絶滅と出現のイベントが示唆されている (Barry et al., 2002). この解析は植物食の哺乳類を使っ て行われており、サンプル数の少ない食肉類は含まれて いないが、絶滅・出現パターンはある程度同じ傾向があ ると思われる.

チャインザウック地域でみつかっているハイエナ科 3属のうち, Ictitheriumは南東ヨーロッパと西ヨーロッ パ,中国甘粛省 Gansu Province で後期中新世前半に現 れ (Werdelin and Solonias, 1996; Deng et al., 2013), 後 期中新世にはアフリカからも記録がある(Werdelin and Peigné, 2010). しかし, アフリカ以外では中新世/鮮新 世境界を生き延びたという報告はない. シワリクからも ドクパタン層から産出報告がある(Pilgrim, 1932)が, 時代がはっきりしない. Hyaenictitheriumは後期中新世 初め (MN9, Vallesian 期前半) の西ヨーロッパから西ア ジアにかけてが最古の記録であるが、その後の記録は南 東ヨーロッパとアジアになる (Werdelin and Solonias, 1996; Tseng and Wang, 2007; Koufos, 2013; Ataabadi et al., 2013; Deng et al., 2013). ヨーロッパでは後期中新 世の途中(MN12)で化石記録が途絶えるが,アフリカ (ケニヤ)や中央アジア(ウクライナ,カザフスタン)で はこの時期に出現し (Tseng and Wang, 2007; Werdelin and Peigné, 2010), また中国では中新世末(およそ MN13)の各地の産地(陝西省 Shaanxi, 甘粛省 Gansu, 山西省 Shanxi, 内蒙古自治区 Nei Mongol) から報告があ る (Deng et al., 2013; Kaakinen et al., 2013; Qiu et al., 2013a; Zhang et al., 2013). シワリクではドクパタン層 から産出しているが、時代がはっきりしない(Werdelin and Solonias, 1991; Tseng and Wang, 2007). この属も, アフリカで鮮新世初めまで生き延びるが、他では中新世 末までには絶滅する. Hyaenictisは他の2属と異なり、中

Epoch	Late Miocene					E.Plio.		L.Plio	Pleisto.
Ma 11	.1 9	.8 8	.7 8	.0 6	7 4	.9 4	.2 3	.6 2.	6
European MN zones	9	10	11	12	13	14	15	16	17
European Land Mammal Ages	Vallesian		Turolian			Ruscinian		Villanyan	
Siwalik (Fm.)	Nagri			Dh	ok Pat	than		Tatrot	Pinjor
East Asian Land Mammal Ages	Bahean			Baodean		Yushea		an	Nihe- wanian
Ictitherium									
Europe & W. Asia	+	+	+	+	+				
Africa				+	+	+			
South Asia		?	?	?	?	?	?		
East Asia	?	+	+	+	+	?			
Hyaenictis	L	1	1	1	1				
Europe & W. Asia		+		+					
Africa	+	+	+	+	+	+			
Hyaenictitherium	1	1	1		1	1	1	1	
Europe & W. Asia	+	+	+	+	+				
Africa				+	+	+			
South Asia		?	?	?	?	?	?		
East Asia		+	+	+	+	+			
Simocyon				•		•	•		
Europe & W. Asia	+	+	+	+	+				
East Asia			+	+	+	?			
North America				+	+				
Agriotherium									
Europe & W. Asia			+	+	+	+	+	+	
Africa					+	+	+		
South Asia			?	?	?	?	?		+
East Asia	?	+		+	+	+	+	+	+
North America					+	+			
Homotherium	L	1	1	1	1				
Europe & W. Asia								+	+
Africa							+	+	+
South Asia							?	?	
East Asia							+	+	+
North America						+	+	+	+

図4. チャインザウック動物相から産出する食肉類属の地理的・時間的分布. +, 産出報告あり;?, 詳細な産出層準が不明か産出層の年代 が決定していなくて, 推定産出年代に幅がある報告. E., Early; L., Late; Plio., Pliocene; Pleisto., Pleistocene; Fm., Formation; W., West. Data from: Pilgrim, 1932; Mein, 1989; Werdelin, 1996; Werdelin and Solonias, 1996; Werdelin and Turner, 1996; Wang, 1997; Baskin, 1998; Hunt, 1998b; Martin, 1998; Agustí and Antón, 2002; Qiu, 2003; Viranta and Werdelin, 2003; Peigné *et al.*, 2005; Tseng and Wang, 2007; Werdelin and Peigné, 2010; Ataabadi *et al.*, 2013; Deng *et al.*, 2013; Dong and Qi, 2013; Kaakinen *et al.*, 2013; Koufos, 2013; Qiu *et al.*, 2013a; Qiu *et al.*, 2013b; Woodburne *et al.*, 2013; Zhang *et al.*, 2013.

Fig. 4. Geographical and chronological occurrences of the carnivoran genera collected from the Chaingzauk fauna. +, fossil record present; ?, fossil record without detailed geological age due to a lack of information of stratigraphic level of collection or lack of age calibration for formation boundaries. 期中新世から鮮新世初めまでアフリカでの化石記録が あり(Werdelin and Peigné, 2010),西ヨーロッパには Vallesian crisisの際に現れ(Agustí and Antón, 2002),中 期中新世後半(MN12)には南東ヨーロッパにも存在する (Werdelin and Solonias, 1996; Koufos, 2013). *Hyaenitis* はシワリクの上部鮮新統ピジョール層から報告されてい たものが、分類の見直しによってこの属から除外され ている(Werdelin and Solonias, 1991; Werdelin, 1994). チャインザウック相からの標本は*Hyaenitisがアジアにも* 分布域をのばしたことを示す.いずれの属も中期中新世 後半(MN12)でもっとも地理的な産出範囲が大きくな るが、*Hyaenictitherium*はアジアに広く化石記録があり、 東アジアでやや遅くまで生き延び、*Hyaenictis*はアフリカ で主に分布するという違いが見られる.

レッサーパンダ科の Simocyonは,まず後期中新世初め のヨーロッパに現れ (Vallesian 期~Turolian 期; Peigné *et al.*, 2005),ついで後期中新世後半の中国にも現れ (East Asian Land Mammal Ages の Baodean 期; Wang, 1997), 7 Maには北米に現れる (Baskin, 1998). いずれの大陸 でも、中新世末で滅びる.シワリクやアフリカからの化 石記録は報告がない.

クマ科の Agriotheriumの最古の化石記録は後期中新世 前半(9Ma)の中国とされていて、その後5.3 Ma頃に各 地に出現するまで空白期間があった(Qiu, 2003)が、最 近の中国甘粛省の動物相リストの更新により、この空白 期間がつなげられつつある(Deng et al., 2013).また出 現時期も後期中新世初め(11.1 Ma)まで遡る可能性があ る(Qiu et al., 2013b).中国以外の地域では、ヨーロッ パ、アフリカ、北米で中新世末に現れ、鮮新世境界を超 えるが(Mein, 1989; Werdelin and Peigné, 2010; Hunt, 1998b)、ヨーロッパでの出現は Messinian event と関係し ているとされている(Agustí and Antón, 2002).シワリ クではドクパタン層とピンジョール層から産出記録があ り(Pilgrim, 1932)、中国でも更新世まで存続する(Qiu et al., 2013b).

ネコ科の Homotherium はチャインザウック地域の地層 から産出した食肉類の中では、一番若い化石記録を持ち、 更新世まで存続する.各大陸での最古の化石記録は、北米 では前期鮮新世の4.5 Ma (North American Land Mammal Ages の Blancan 期; Martin, 1998)、アフリカでは4.2 Ma (Werdelin and Peigné, 2010)、中国では後期鮮新世(約 3.6 Ma; Qiu *et al.*, 2013b)、ヨーロッパでは3.2 Ma (Mein, 1989; Agustí and Antón, 2002)である.Qiu (2003)は、 シワリクと中国の Homotheriumの形態が北米種より原始 的であることから、年代的には化石記録の出現順が逆で あっても、ユーラシアから北米に Homotherium が拡散し たと推測している。チャインザウック相の Homotherium は時代的にもっとも古く、この仮説を支持している.

チャインザウック相に含まれる食肉類の汎存属は、そ

れぞれの化石記録をたどると西ヨーロッパ・南東ヨー ロッパ(ギリシャ)・西アジア(トルコ,イラン),アフ リカ,中国とその地理的起源は様々であり,中新世末ま でに絶えるものも鮮新世や更新世に生き延びるものもい る.シワリク食肉類の年代に詳細なデータがないことや 系統分類の再検討が進んでいないことから,残念ながら シワリク相との直接の対比はできない.*Homotherium*以 外の5属では,もっとも産出地の地理的分布が広がるの は後期中新世のMN12(8.0~6.7 Ma)かMN13(6.7~ 4.9 Ma)となっており(図4),この時期の各属の移動拡 散の影響を受けて,チャインザウック相の食肉類集団は 構成されていると考えられる.

グウェビン地域

グウェビン地域からの食肉類化石

1. ネコ科 (Felidae)

全ての現生のネコ科は conical-toothed cat (円錐型の 歯のネコ)になる. saber-toothed cat (剣歯虎) に対し て Machairodontinae という亜科の系統群名がついている (例: McKenna and Bell, 1997)が、これと対になる分類 群である現生のネコ科をまとめたグループには定着した 名がない. Antón and Turner (1997) は, conical-toothed cat に対し Felinae (Felinae sense lato) を用い、その下の 分類は族(tribe)としたが、これは一般的に浸透していな い. 現生のネコ科はネコ亜科 Felinae (Felinae sense strict), ヒョウ亜科 Pantherinae, チーター亜科 Achinonyxinae など に分けられてきた (McKenna and Bell, 1997; Wozencraft, 2005)が、近年の分子系統解析ではヒョウ亜科以外のク レードが支持されていないことから, 亜科という言葉を 用いず、イエネコ、オオヤマネコ、カラカルなどの系統 に分ける分類が用いられている(O'Brien and Johnson, 2005).

グウェビン地域からは2つの産出地点からそれぞれP⁴ (図5A, NMMP-KU-IR 3958)と切歯が1つずつ見つかっ ている.サイズは中型で,ピューマやジャガーの大きさ に相当する.破損しているがP⁴のprotoconeの発達度合 いから, conical-toothed catと考えられる.標本資料が断 片的であるうえに,ネコ科は歯の形態差を見出すのが難 しいため,ヒョウ系統かそれ以外の現生ネコ科のいずれ に近いかの同定には至っていない.

2. マングース科 (Herpestidae)

マングース科の地理的分布は、人為的な移入によるもの を除くと、アジアとアフリカに限られている。アジアのマ ングースはHerpestes属とされてきた(Wozencraft, 2005) が、近年の分子系統解析によりアフリカ産Herpestesの種 とアジア産種は単系統を形成しないこと、Herpestes属の 模式種がアフリカ産のHerpestes ichneumonであることか



- 図5. グウェビン動物相産出の食肉類化石. A, ネコ科のP⁴ (NMMP-KU-IR 3958)の頬側観. B, マングース科 UrvaのM¹ (NMMP-KU-IR 1559)の咬合面観. C, ジャコウネコ亜科の下顎小臼歯 (NMMP-KU-IR 1612)の頬側観. スケールはA, 1cm; B-C, 5 mm.
- Fig. 5. Carnivorans from the Gwebin fauna. A, P⁴ (NMMP-KU-IR 3958) of a felid. Buccal view. B, M¹ (NMMP-KU-IR 1559) of a herpestid, *Urva*. Occlusal view. C, A lower premolar (NMMP-KU-IR 1612) of a viverrid. Buccal view. Scale = 1 cm (A) and 5 mm (B-C).

ら,アジア産種に対して Herpestesを使用するのは分類学 的に適切でないとされた(Patou et al., 2009).また,ア ジア産マングースは単系統を形成する.属名としてあま り一般的に浸透してはいないが,アジア産マングースに 対してはカニクイマングースの属名として用いられたこ とがある Urvaの属名を使用することになる.

グウェビン地域から見つかっているマングースの標本 は、上顎のM¹のみである(図5B, NMMP-KU-IR 1559, Egi *et al.*, 2011). 単一の遊離歯からの種同定はできない が、インドマングース *U. edwardsii*くらいの大きさの動 物であり、これと近縁で現在ミャンマー地域に分布する ジャワマングース *U. auropunctatus* などの種とも形態的 な差異は見られない.

3. ジャコウネコ科 (Viverridae)

ジャコウネコ科には上述のマングース科も含め、今では 他のクレードに属すと考えられている多くの科が含まれ てきた.ここでは、Patou *et al.* (2008)の分類にしたがい、 ジャコウネコ科をジャコウネコ亜科Viverrinae、ジェネッ ト亜科Genettinae、パームシベット亜科Paradoxurinae、 ヘミガルス亜科Hemigalinaeに分類する.アジアに分布 するのはジェネット亜科以外の3つの亜科である.この うち、パームシベット類は果実食傾向が強く、咬頭は低 くなり、鈍臼歯化している.ヘミガルス類はotter civet "ラッコジャコウネコ"なども含み、大臼歯や小臼歯の咬 頭が高く尖って発達している.

グウェビン地域からの標本は小臼歯(図5C, NMMP-KU-IR 1612)と犬歯の遊離歯のみで、サイズは現生の ジャワジャコウネコ Viverra tangalungaよりやや大きい. パームシベット類やヘミガルス類の特殊化した形態は認 められず,アジアに分布する3 亜科のうち,原始的な歯 形態を保持しているジャコウネコ亜科であると同定した.

後期鮮新世のグウェビン動物相での食肉類集団の特徴

グウェビン動物相からは7目の哺乳類が報告され,大型 哺乳類も産出するが,小型哺乳類も産出する(Nishioka, 2013; Nishioka *et al.*, 2015; 高井ほか, 2018). 食肉類も 様々なサイズのものが見つかったが,全て断片的である. 詳細な系統分類はどれも現時点では難しいが,チャイン ザウック動物相までとは異なり,アジアのこの地域に現 在分布する亜科や属と直接対比しうる標本で構成されて いる.

アジアでのマングースの化石記録は、上部中新統 (9.5 Maと8 Ma)のシワリクからのHerpestes sp. (Barry, 1983)と更新統の中国広東省Guandong Provinceや湖北 省Hubei Provinceからの現生種(Huang et al., 1988; Liu et al., 2010)やインドのKarnul洞窟からの産出(Pilgrim, 1932)が知られていた.グウェビン動物相からの標本は、 アジアの鮮新統~下部更新統からのマングースの初めて の産出で,Urva属がこの時代に既に南アジアから東南ア ジアに拡散していたことを裏付けた.Patou et al. (2009) の系統解析による分岐年代と対比した場合、ミャンマー地 域やその隣接地域に現在分布するジャワマングース(U. auropunctatus,U. javanicus)とインドマングース(U. edwardsii)は既に後期中新世に他の種から分岐している ので、このクレードに属す可能性が強い.

最近の分子系統解析によれば、ジャコウネコ科は後期 漸新世に起源し、現生4亜科の分化は中新世初めには完 了する(Patou et al., 2008). このことから、後期鮮新世 の標本が現生亜科に属すことに矛盾はない. 文献でジャ コウネコ科と記載されている産出物については、属未同 定の場合、マングース科やリンサン科やネコ型亜目の幹 群も混ざっているため、その化石記録をたどることは難 しい. グウェビン動物相と同時代のジャコウネコ科とし て、アジアからはシワリクのピンジョール層から Viverra bakerii と Vishnuictis durandi、中国山西省 Shanxi Province の Mazegou動物相から Megaviverra sp. が報告されている (Pilgrim, 1932; Qiu et al., 2013b).

現生ネコ科の分岐年代は、分子系統解析によって後期 中新世10.2 Ma(推定幅13.96~9.67 Ma)で、地理的起 源はインドマラヤ動物区と推定されている(O'Brien and Johnson, 2005). ジャコウネコ科の場合と同様に、シワリ クのピンジョール層から Felis, Panthera, Sivapanthera,中 国山西省のMazegou動物相から Felis, Lynx, Sivapanthera が報告されており(Pilgrim, 1932; Qiu et al., 2013b),こ の時期になると汎存的に存在している.



図6. スーレーゴン産出の食肉類化石. A, ネコ科の脛骨遠位 部 (NMMP-KU-IR 401). B, ハイエナ科の第3中手骨近位部 (NMMP-KU-IR 369). スケールは3 cm.

Fig. 6. Carnivoran fossils from the Sulegon area. A, A distal tibia (NMMP-KU-IR 401) of a felid. B, A proximal metacarpal III (NMMP-KU-IR 369) of a hyaenid. Scale = 3 cm.

スーレーゴン地域

スーレーゴン地域は,詳細な時代は不明であるが,鮮 新世と考えられる.食肉類は,体肢骨の断片しか収集さ れていないが,いずれも上述の地域の動物相とは異なる 分類群の存在を示している.1つ目は脛骨遠位端(図6A, NMMP-KU-IR 401)で,イエネコ程度の小型のネコ科の もので,チャインザウック地域産出の剣歯虎やグウェビ ン地域の中型のネコ科とは異なる.2つ目は中手骨(図 6B, NMMP-KU-IR 369)で,大型のハイエナ科のもので, チャインザウック地域産出のハイエナ科より大きい動物 である.Pachycrocuttaのような超大型ハイエナではない が,シマハイエナHyaenaやブチハイエナCrocuttaといっ た骨破砕型の現生ハイエナ科に相当する大きさである.

まとめ

イラワジ堆積層からの産出食肉類を表1にまとめた.食 肉類化石が得られた6つの化石産出地域は、イラワジ堆積 層の広大な分布域の中ですべてが中部ミャンマー地域に あり、イラワジ河をはさんで直線距離で約160kmの範囲 の中に分布している.イラワジ河東岸で6地域の中で南 に位置する3地域(テビンガン、マグウェイ、イェーナ ンジャウン)はイラワジ堆積層の下部に近い層準で、そ の動物相の年代は後期中新世前期と考えられており、少 なくとも1種が存在する.6地域の中でもっとも北西に位 置するチャインザウックは、中新世末/鮮新世初頭の動 物相を産出し、少なくとも4科7属の食肉類を含む.グ ウェビン地域は他の産出地域と異なり、小型哺乳類も豊 富に得られている地域で、後期鮮新世と推定されていて、 3科3属の食肉類が得られている.チャインザウックと グウェビンの間に位置する鮮新世のスーレーゴンからは 表1. イラワジ堆積層の各産出地域からの食肉類産出状況. *, Chavasseau *et al.*, (2013)より.

Table 1. List of carnivorans from the locality areas of the Irrawaddy beds. *, listed in Chavasseau *et al.*, (2013).

Tebingan (後期中新世前期) Caniformia Amphicyonidae gen. et sp. nov.

Magway(後期中新世前期) Fam. et sp. indet.*

Yenangyaung (後期中新世前期) Caniformia ?Amphicyonidae gen.et sp. indet.

Chaingzauk (中新世末/鮮新世初頭) Caniformia Ailuridae Simocyoninae Simocyon sp. Ursidae Agriotherium myanmarensis Feliformia Felidae Machairodontinae Homotherium sp. Hvaenidae Ictitheriinae Ictitherium sp. Hyaeniinae Hyaenictis sp. Hyaenictitherium sp. Family et sp. indet.

Gwebin (後期鮮新世) Feliformia Felidae Felinae sensu lato gen. et sp. indet. (medium) Herpestidae Urva sp. Viverridae Viverrinae gen. et sp. indet.

Sulegon (鮮新世) Feliformia Felidae Felinae *sensu lato* gen. et sp. indet. (small) Hyaenidae Hyaeninae

gen. et sp. indet. (large)

2科2属の食肉類がいたことが明らかになった. これら は古生物地理学的な分布での東南アジア地域の空白を埋 める化石記録である.他のイラワジ堆積層の哺乳類と同 様に、食肉類でも、動物相ごとに産出種の体サイズが偏 り, サンプリング・バイアスが見られたが, 年代の近い テビンガンとイェーナンジャウンからの標本が同一種で ある可能性がある以外は,産出地域間で産出食肉類の分 類群に属レベルでの重なりは見られない.後期中新世前 期の産出種はアンフィキオン科の最後の化石記録の1つ で、固有種と考えられるのに対し、中新世/鮮新世境界 ではユーラシアからアフリカ、場合によっては北米を含 む分布域をもつ汎存属が多く存在し、また後期鮮新世に なると現在のこの地域に分布する属とのつながりが見ら れ, 食肉類動物相の入れ替わりが示唆された. 後期中新 世にはヨーロッパや南アジアの哺乳動物相で動物相交代 イベントがあったことや,東南アジアの現生属の分岐の 推定年代と照らし合わしても, イラワジ堆積層での産出 食肉類の年代による入れ替わりは矛盾しない.

肉食哺乳類は捕食する植物食哺乳類より個体数が少な いので、当然化石記録での標本数は少なくなり、多くの 場合、系統分類の同定に使える部位は大部分が欠損し、 変異の評価も難しい.これは今回紹介したイラワジ堆積 層からの新標本に限らず、この標本との比較対象となる 近隣地域の既存標本にもあてはまる.イラワジ堆積層か らの食肉類の系統分類学的な同定や古生物地理の検討を 行うには、今後他地域の既存化石記録の系統分類の見直 しも進むことが必要である.

謝辞

ミャンマーにおける調査とヤンゴンとマンダレーにおけ る化石観察では、ミャンマー連邦宗教文化省,在日ミャン マー大使館, 宗教文化省考古局, ミャンマー国立博物館, 在ミャンマー日本大使館, そして多くのミャンマー人研究 者と日本人調査隊員から援助を受けた.新第三紀食肉類 の同定にあたり Wang Xiaoming (王暁鳴), Lars Werdelin, Qiu Zhanxiang (邱占祥)から、ミャンマー-フランス共 同調査隊の標本について Camille Grohé からコメントを いただいた. 同定にあたって, 以下の機関の所蔵標本を 参考にさせていただいた:インド地質調査所 (Kolkata), 自然史博物館(London),アメリカ自然史博物館(New York), アメリカ国立自然史博物館 (Washington, D.C.), フランス国立博物館 (Paris),国立科学博物館 (つくば), 京都大学霊長類研究所 (犬山), 京都大学理学研究科動物 学教室自然人類学研究室(京都).本研究は、日本学術振 興会科学研究費補助金・基盤B(20405015, 26304019, 高井;23370044, 江木), 学術研究助成基金助成金・基 盤C(15K05330, 江木)の助成を受けた.

文献

- Agustí, J. and Antón, M., 2002. Mammoths, Sabertooths, and Hominids: 65 Million Years of Mammalian Evolution in Europe. 513p., Columbia University Press., New York.
- Antón, M. and Turner, A., 1997. The Big Cats and Their Fossil Relatives: An Illustrated Guide to Their Evolution and Natural History. 256p., Columbia University Press., New York.
- Ataabadi, M. M., Bernor, R. L., Kostopoulos, D. S., Wolf, D., Orak, Z., Zare, G., Nakaya, H., Watabe, M. and Fortelius, M., 2013. Recent Advances in Paleobiological Research of the Late Miocene Maragheh Fauna, Northwest Iran. *In* Wang, X., Flynn, L. J. and Fortelius, M., *eds., Fossil Mammals of Asia: Neogene Biostratigraphy and Chronology*, 546–565. Columbia University Press, New York.
- Barry, J. C., 1983. *Herpestes* (Viverridae, Carnivora) from the Miocene of Pakistan. *Journal of Paleontology*, 57, 150–156.
- Barry, J. C. and Flynn, L., 1989. Key biogeographic events in the Siwalik sequence. *In* Lindsay, E. H., Fahlbusch, V. and Mein. P., *eds., European Neogene Mammal Chronology*, 557–571. Plenum Press, New York.
- Barry, J. C., Morgan, M. E., Flynn, L. J., Pilbeam, D., Behrensmeyer, A. K., Raza, S. M., Khan, I. A., Badgley, C., Hicks, J. and Kelley, J., 2002. Faunal and environmental change in the Late Miocene Siwaliks of Northern Pakistan. *Paleobiology*, 28, supplement, 1–71.
- Baskin, J. A., 1998. Procyonidae, In Janis, C. M., Scott, K. M. and Jacobs, L. L., eds., Evolution of Tertiary Mammals of North America, vol. 1: Terrestrial Carnivores, Ungulates, and Ungulatelike Mammals, 144–151, Cambridge University Press, Cambridge.
- Bender, F., 1983. *Geology of Burma*. 293p., Gebrüder Bortraeger, Berlin.
- Chavasseau, O., Aung Aung Kyaw, Chaimanee, Y., Coster, P., Emonet, E.-G, Aung Naing Soe, Rugumbrung, M., Soe Thura Tun and Jaeger, J.-J., 2013. Advances in the biochronology and biostratigraphy of the continental Neogene of Myanmar. *In* Wang, X., Flynn, L. J. and Fortelius, M., eds., Fossil Mammals of Asia: Neogene Biostratigraphy and Chronology, 461–474. Columbia University Press, New York.
- Chhibber, H. L., 1934. *The Geology of Burma*. 538p., Macmillan and Co. Ltd., London.
- Chit Sein, 2006. Miocene-Pleistocene vertebrate fauna of central Myanmar with special reference to Kyauksaungsan, Tebingan, and Kyitsonbwe areas. 250p., Unpublished Ph D dissertation, Department of Geology, University of Yangon, Yangon, Myanmar.
- Chit Sein and Tin Thein, 2011. New amphicyonid (Mammalia, Carnivora) from the Ayeyarwady Formation of central Myanmar. *Universities Research Journal*, 4, 45–57.
- Clift, W., 1828. On the fossil remains of two new species of Mastodon, and other vertebrated animals, found on the left Bank of the Irawadi. Transactions of the Geological Society of London, (2), II, III, 369–375.
- Colbert, E. H., 1935. Siwalik mammals in the American Museum of Natural History. *Transactions of the American Philosophical Society, New York*, 26, 1–401.
- Colbert, E. H., 1938. Fossil mammals from Burma in the American Museum of Natural History. Bulletin of the American Museum of Natural History, 74, 255–436.
- Colbert, E. H., 1939. Carnivora of the Tung Gur Formation of Mongolia. Bulletin of the American Museum of Natural History, 76, 47–81.
- Colbert, E. H., 1943. Pleistocene vertebrates collected in Burma by the American Southeast Asiatic Expedition. *Transactions of the American Philosophical Society, New Series*, 32, 395–429.
- Deng, T., Qiu, Z.-X., Wang, B.-Y., Wang, X.-M. and Hou, S.-K., 2013. Late Cenozoic biostratigraphy of the Linxia Basin, Northwestern

China. In Wang, X., Flynn, L. J. and Fortelius, M., eds., Fossil Mammals of Asia: Neogene Biostratigraphy and Chronology, 243–273. Columbia University Press, New York.

- Dong, W. and Qi, G.-Q., 2013. Hominoid-producing localities and biostratigraphy in Yunnan. *In* Wang, X., Flynn, L. J. and Fortelius, M., eds., Fossil Mammals of Asia: Neogene Biostratigraphy and Chronology, 293–313. Columbia University Press, New York.
- Egi, N., Thaung-Htike, Zin-Maung-Maung-Thein, Maung-Maung, Nishioka, N., Tsubamoto, T., Ogino, S. and Takai, M., 2011. A mongoose remain (Mammalia: Carnivora) from the Upper Irrawaddy sediments, Myanmar and its significance in evolutionary history of Asian herpestids. *Journal of Asian Earth Science*, 42, 1204–1209.
- Falconer, H., 1868. Palaeontological Memoirs and Notes of H. Falconer, with a Biographical Sketch of the Author, vol. I: Fauna Antiqua Sivalensis. 590p., Robert Hardwicke, London.
- Huang, W., Song, F., Guo, X. and Chen, D., 1988. First discovery of *Megalovis guangxiensis* and *Alligator* cf. *sinensis* in Guangdong. *Vertebrata Palasiatica*, 26, 227–231.
- Hunt, R. M. Jr., 1998a. Amphicyonidae, In Janis, C. M., Scott, K. M. and Jacobs, L. L., eds., Evolution of Tertiary Mammals of North America, vol. 1: Terrestrial Carnivores, Ungulates, and Ungulatelike Mammals, 196–227. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hunt, R. M. Jr., 1998b. Ursidae, In Janis, C. M., Scott, K. M. and Jacobs, L. L., eds., Evolution of Tertiary Mammals of North America, vol. 1: Terrestrial Carnivores, Ungulates, and Ungulatelike Mammals, 174–195. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hunt, R. M. Jr., 2003. Intercontinental migration of large mammalian carnivores: earliest occurrence of the Old World beardog *Amphicyon* (Carnivora, Amphicyonidae) in North America. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 279, 77–115.
- Kaakinen, A., Passey, B. H., Zhang, Z.-Q., Liu, L.-P., Pesonen, L. J. and Fortelius, M., 2013. Stratigraphy and paleoecology of the classical Dragon Bone localities of Baode County, Shanxi Province. *In* Wang, X., Flynn, L. J. and Fortelius, M., *eds.*, *Fossil Mammals of Asia: Neogene Biostratigraphy and Chronology*, 203–217. Columbia University Press, New York.
- Kohno, N., 1997. The first record of an amphicyonid (Mammalia: Carnivora) from Japan, and its implication for amphicyonid paleobiogeography. *Paleontological Research*, **1**, 311–315.
- Koufos, G. D., 2013. Neogene Mammal Biostratigraphy and Chronology of Greece. In Wang, X., Flynn, L. J. and Fortelius, M., eds., Fossil Mammals of Asia: Neogene Biostratigraphy and Chronology, 595–621. Columbia University Press, New York.
- Krause, J., Unger, T., Noçon, A., Malaspinas, A.-S., Kolokotronis, S.-O., Stiller, M., Soibelzon, L., Spriggs, H., Dear, P. H., Briggs, A. W., Bray, S. C. E., O'Brien, S. J., Rabeder, G., Matheus, P., Cooper, A., Slatkin, M., Pääbo, S. and Hofreiter, M., 2008. Mitochondrial genomes reveal an explosive radiation of extinct and extant bears near the Miocene-Pliocene boundary. *BMC Evolutionary Biology*, 8, 1–12.
- Lihoreau, F. and Ducrocq, S., 2007. Family Anthracotheriidae. In Prothero, D. R. and Foss, S. E., eds., The Evolution of Artiodactyls, 89–105. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Liu, W., Wu, X., Pei, S., Wu, X. and Norton, C. J., 2010. Huanglong Cave: a late Pleistocene human fossil site in Hubei Province, China. *Quaternary International*, **211**, 29–41.
- Lydekker, R., 1876. Molar teeth and other remains of Mammalia. Memoirs of the Geological Survey of India — Palaeontologia Indica, serie 10, 1, 19–87.
- Lydekker, R., 1883. Synopsis of the fossil vertebrata of India. *Records* of the Geological Survery of India, **16**, 61–93.
- Lydekker, R., 1884. Siwalik and Narbada Carnivora. Memoirs of the Geological Survey of India — Palaeontologia Indica, serie 10, 2, 178–355

- Martin, L. D., 1998. Felidae, In Janis, C. M., Scott, K. M. and Jacobs, L. L., eds., Evolution of Tertiary Mammals of North America, vol. 1: Terrestrial Carnivores, Ungulates, and Ungulate-like Mammals, 236–242, Cambridge University Press, Cambridge.
- McKenna, M. C. and Bell, S. K. 1997. *Classification of Mammals Above the Species Level.* 631p., Columbia University Press, New York.
- Mein, P., 1989. Updating of MN zones. In Lindsay, E. H., Fahlbusch, V. and Mein. P., eds., European Neogene Mammal Chronology, 73–90. Plenum Press, New York.
- Moe Nyunt, 1987. Geology and vertebrate fossils of Gwebin area, Seikpyu Township, 253p., Master's Thesis, Department of Geology, University of Yangon (= University of Rangoon), Yangon, Myanmar.
- Morales, J., Pickford, M., Soria, D. and Fraile, S., 1998. New carnivores from the basal Middle Miocene of Arrisdrift Namibia. *Eclogae geologicae Helvetiae*, **91**, 27–40.
- Morales, J., Pickford, M., Fraile, S., Salesa, M. J. and Soria, D., 2003. Creodonta and Carnivora from Arrisdrift, early Middle Miocene of Southern Namibia. *Memoir of the Geological Survey of Namibia*, 19, 177–194.
- Myanmar Geosciences Society, 2014. *Geological Map of Myanmar: Explanatory Brochure.* 32p., Myanmar Geosciences Society, Yangon.
- Nishioka, Y., 2013. The mammalian fauna and paleoenvironmental change in the late Neogene Irrawaddy sediments of central Myanmar. 113p., Ph. D. Thesis, Kyoto University. http://hdl. handle. net/2433/175159
- Nishioka, Y, Takai, M., Nishimura, T., Thaung-Htike, Zin-Maung-Maung-Thein, Egi, N., Tsubamoto, T. and Maung-Maung, 2015. Plio– Pleistocene rodents (Mammalia) from the Irrawaddy sediments of central Myanmar and palaeogeographical significance. *Journal of Systematic Palaeontology*, **13**, 287–314.
- Nishioka, Y., Zin-Maung-Maung-Thein, Egi, N., Tsubamoto, T., Nishimura, T., Ito, T., Thaung-Htike and Takai, M., 2011. New *Hystrix* (Rodentia, Mammalia) from the late Miocene/early Pliocene of Myanmar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **31**, 919–924.
- O'Brien, S. J. and Johnson, W. E., 2005. Big cat genomics. Annual Review of Genomics and Human Genetics, 6, 407–429.
- Ogino, S., Egi, N., Zin-Maung-Maung-Thein, Thaung-Htike and Takai, M., 2011. New species of *Agriotherium* (Mammalia, Carnivora) from the late Miocene to early Pliocene of central Myanmar. *Journal of Asian Earth Sciences*, **42**, 408–414.
- Patou, M.-L., Debruyne, R., Jennings, A. P., Zubaid, A., Rovie-Ryan, J. J. and Veron, G., 2008. Phylogenetic relationships of the Asian palm civets (Hemigalinae and Paradoxurinae, Viverridae, Carnivora). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 47, 883–892.
- Patou, M.-L., Mclenachan, P. A., Morley, C. G., Couloux, A., Jennings, A. P. and Veron, G., 2009. Molecular phylogeny of the Herpestidae (Mammalia, Carnivora) with a special emphasis on the Asian *Herpestes*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 53, 69–80.
- Peigné, S., Chaimanee, Y., Yamee, C., Tian, P. and Jaeger, J.-J., 2006. A new amphicyonid (Mammalia, Carnivora, Amphicyonidae) from the late middle Miocene of northern Thailand and a review of the amphicyonine record in Asia. *Journal of Asian Earth Sciences*, 26, 519–532.
- Peigné, S., Salesa, M. J., Antón, M. and Morales, J., 2005. Ailurid carnivoran mammal *Simocyon* from the late Miocene of Spain and the systematics of the genus. *Acta Palaeontologia Polonica*, 50, 219–238.
- Pilgrim, G. E., 1910. Notices of new mammalian genera and species from the Tertiaries of India. *Records of the Geological Survey of India*, 40, 63–71.
- Pilgrim, G. E., 1912. Notices of new mammalian genera and species

from the Tertiaries of India. *Records of the Geological Survey of India*, 40, 63–71.

- Pilgrim, G. E., 1932. The fossil Carnivora of India. Palaeontologia Indica (New Series), 18, 1–232.
- Pilgrim, G. E., 1937. Siwalik antelopes and oxen in the American Museum of Natural History. *Bulletin of American Museum of Natural History*, **72**, 729–874.
- Pilgrim, G. E., 1939. The fossil Bovidae of India. Palaeontologia Indica, 26, 1–356.
- Qi, G.-Q., 2006. Order Carnivora. In Qi, G.-Q. and Dong, W., eds., Lufengpithecus hudienensis Site, 148–177. Science Press, Beijing.
- Qi, T. 1989. Miocene Carnivores from Altai Region. Xinjiang. Vertebrata PalAsiatica, 27, 133–139.
- Qiu, Z-X., 2003. Dispersals of Neogene carnivorans between Asia and North America. Bulletin of American Museum of Natural History, 279, 18–31.
- Qiu, Z.-D., Wang, X.-M. and Li, Q., 2013a. Neogene faunal succession and biochronology of central Nei Mongol (Inner Mongolia). *In* Wang, X., Flynn, L. J. and Fortelius, M., *eds., Fossil Mammals of Asia: Neogene Biostratigraphy and Chronology*, 155–186. Columbia University Press, New York.
- Qiu, Z.-X., Qiu, Z.-D., Deng, T., Li, C.-K., Zhang, Z.-Q., Wang, B.-Y. and Wang, X., 2013b. Neogene Land Mammal Stages/Ages of China. *In* Wang, X., Flynn, L. J. and Fortelius, M., *eds.*, *Fossil Mammals of Asia: Neogene Biostratigraphy and Chronology*, 29–90. Columbia University Press, New York.
- Salesa, M. J., Antón, M. and Peigné, S., 2008. Functional anatomy and biomechanics of the postcranial skeleton of *Simocyon batalleri* (Viret, 1929) (Carnivora, Ailuridae) from the Late Miocene of Spain. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **152**, 593–621.
- 高井正成・楠橋 直・西岡佑一郎・タウンタイ・ジンマウンマウン テイン,2018. ミャンマー中部の新第三系の地質と動物相の変 遷. 化石.(104), 5-20.
- Takai, M., Nishioka, Y., Thaung-Htike, Maung-Maung, Kyaw-Khaing, Zin-Maung-Maung-Thein, Tsubamoto, T. and Egi, N., 2016. Late Pliocene *Semnopithecus* fossil from central Myanmar: rethinking of the evolutionary history of cercopithecid monkeys in Southeast Asia. *Historical Biology*, 28, 171–187.
- Takai, M., Saegusa, H., Thaung-Htike and Zin-Maung-Maung-Thein, 2006. Neogene mammalian fauna in Myanmar. Asian Paleoprimatology, 4, 143–172.
- Takai, M., Thaung-Htike, Zin-Maung-Maung-Thein, Soe, A. N., Maung-Maung, Tsubamoto, T., Egi, N., Nishimura, T. D. and Nishioka, Y., 2015. First discovery of colobine fossils from the Late Miocene/Early Pliocene of central Myanmar. *Journal of Human Evolution*, 84, 1–15.
- Thaung-Htike, 2008. Paleontological analysis of Suidae and Hippopotamidae (Mammalia, Artiodactyla) from the Neogene of central Myanmar. 124p., Ph. D. Theisis, Kyoto University, Japan. http://hdl. handle. net/2433/136949
- Tseng, Z. J. and Wang, X., 2007. The first record of the Late Miocene Hyaenictitherium hyaenoides Zdansky (Carnivora: Hyaenidae) in Inner Mongolia and an evaluation of the genus. Journal of Vertebrate Paleontology, 27, 699–708.
- Viranta, S. and Werdelin, L., 2003. Carnivora. In Fortelius, M., Kappeleman, J. Sen, S. and Bernor, R. L., eds., Geology and paleontology of the Sinap Formation, Turkey, 178–193. Columbia University Press, New York.
- Wang, X., 1997. New cranial material of *Simocyon* from China, and its implications for phylogenetic relationship to the red panda (*Ailurus*). *Journal of Vertebrate Paleontology*, **17**, 184–198.
- Wang, X., Flynn, L. J. and Fortelius, M., 2013. Introduction: Toward a continental Asian biostratigraphic and geochronologic framework. *In Wang, X., Flynn, L. J. and Fortelius, M., eds., Fossil Mammals of Asia: Neogene Biostratigraphy and Chronology*, 1–25.

Columbia University Press, New York.

- Wang, X., Tedford, R. H. and Antón, M., 2008. Dogs: Their Fossil Relatives and Evolutionary History. 219p., Columbia University Press., New York.
- Wang, X-M., Wang, H-J. and Jiang, Q-G., 2016. New record of a haplocyonine amphicyonid in Early Miocene of Nei Monfol fills a long-suspected geogeraphic hiatus. *Vertebrata PalAsiatica*, 54, 21–35.
- Werdelin, L., 1994. Studies of fossil hyaenids: the genera *Hyaenictis* Gaudry and *Chasmaporthetes* Hay, with a reconsideration of the Hyaenidae of Langebaanweg, South Africa. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **111**, 197–217.
- Werdelin, L., 1996. Carnivores, exclusive of Hyaenidae, from the later Miocene of Europe and western Asia. In Bernor, R. L., Fahlbusch, V. F. and Mittmann, H. W., eds., The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas, 271–289. Columbia University Press, New York.
- Werdelin, L. and Peigné, S., 2010. Carnivora. In Werdelin, L. and Sanders, W. J., eds., Cenozoic Mammals of Africa, 603–657. University of California Press, Berkeley.
- Werdelin, L. and Solonias, N., 1991. The Hyaenidae: taxonomy, systematic and evolution. *Fossils and Strata*, **30**, 1–104.
- Werdelin, L. and Solonias, N., 1996. The evolutionary history of hyaenas in Europe and western Asia during the Miocene. In Bernor, R. L., Fahlbusch, V. F. and Mittmann, H. W., eds., The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas, 290–306. Columbia University Press, New York.
- Werdelin, L. and Turner, A., 1996. Turnover in the guild of larger carnivores in Eurasia across the Miocene-Pliocene boundary. Acta Zoologica Cracoviensia, 39, 585–592.
- Wesley-Hunt, G. D. and Flynn, J. J., 2005. Phylogeny of the Carnivora: basal relationships among the carnivoramorphans, and assessment of the position of "Miacoidea" relative to Carnivora. *Journal of Systematic Palaeontology*, **3**, 1–28.
- Woodburne, M. O., Tedford, R. H. and Lindsay, E. H., 2013. North China Neogene Biochronology. *In Wang, X., Flynn, L. J. and* Fortelius, M., eds., Fossil Mammals of Asia: Neogene Biostratigraphy and Chronology, 91–123. Columbia University Press, New York.
- Wozencraft, W. C., 2005. Order Carnivora. In Wilson, D. E. and Reeder, D. M., eds., Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference, third edition., 279–348. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Young, C. C., 1937. On a Miocene Mammalian fauna from Shantung. Bulletin of the Geological Society of China, 17, 209–238.
- Zhang, Z.-Q., Kaakinen, A., Liu, L.-P., Lunkka, J. P., Sen, S., Gose, W. A., Qiu, Z.-D., Zheng, S.-H. and Fortelius, M., 2013. Mammalian biochronology of the Late Miocene Bahe Formation. *In* Wang, X., Flynn, L. J. and Fortelius, M., *eds.*, *Fossil Mammals of Asia: Neogene Biostratigraphy and Chronology*, 187–202. Columbia University Press, New York.
- Zin-Maung-Maung-Thein, 2010. Plaeoenvironmental analysis of the Chaingzauk mammalian fauna (late Neogene, Myanmar) using stable isotopes of tooth enamel. 78p., Ph. D. Thesis, Kyoto University, Japan. http://hdl. handle. net/2433/120713
- Zin-Maung-Maung-Thein, Takai, M., Tsubamoto, T., Egi, N., Thaung-Htike, Nishimura, T. and Maung-Maung, 2010. A review of fossil rhinoceroses from the Neogene of Myanmar with description of new specimens from the Irrawaddy Sediments. *Journal of Asian Earth Sciences*, 37, 154–165.

(2017年6月24日受付, 2017年10月31日受理)