

## 鰭脚類における系統進化, 食性の多様化, 古環境変遷の連鎖

甲能直樹

国立科学博物館地学研究部古生物第3研究室

### Climatic change and the phylogenetic diversification with feeding adaptation of the pinnipeds

Naoki Kohno

Department of Geology and Paleontology, National Science Museum, Tokyo, 169-0073 Japan (kohno@kahaku.go.jp)

**Abstract.** The pinnipeds (otariids, odobenids, phocids and their fossil allies) are fin-footed carnivores having been adapted to life in water since the late Late Oligocene, ca 28 million years ago (Ma) or much earlier. Recent investigations on the phylogenetic relationship of the pinnipeds reveal that the Oligo-Miocene enigmatic mustelidan, *Potamotherium* species, are recognized to have special affinities with the pinnipeds. The oldest known record (OKR) of *Potamotherium* species are late Late Oligocene in age, ca 26-25 Ma. Therefore, their speciation events are thought to lie near the time of the pinnipeds' OKR. When we recognize such speciations as biotic events of the pinnipeds and their allies, then we can recognize two additional biotic events in the pinnipeds. The second event may be the family level diversification at the boundary of the Early/Middle Miocene, approximately 17-16 Ma. Intriguingly, the depositional environments of early otariids are regarded roughly as bathyal, in contrast to the inshore preference of the contemporaneous odobenids. It suggests that the initial habitat preference of the early otariids had been mainly the pelagic ocean except for the pupping and breeding season. The third biotic event may be the ecological shift of the otariids from pelagic to inshore which may coincide with the change of the dietary preference of odobenids from inshore piscivory to molluskivory during Early Pliocene (ca. 5-3 Ma). These three events must have been introduced by the global climatic changes, especially by the seismic transgression-regression cycles.

**Key words:** Pinnipedia, diversification, feeding adaptation, biotic events, climatic change

#### はじめに

鰭脚類は水生適応によって四肢が鰭状に変化した食肉類の一系統群(クレード)で, 現生鰭脚類は7属14種からなるアシカ科, 1属1種からなるセイウチ科, 10属19種からなるアザラシ科に分類されている(例えばRice, 1998). また, これら3つの科には, 50種前後の絶滅種が記載されているほか, 2属7種からなる中新世のデスマトフォカ科, さらにこれら4つの科のどれにも属さない基幹タクサ(stem taxa) 4属9種が化石によって知られている. 鰭脚類の生息環境の変遷史を化石記録で辿ってみると, 後期漸新世の最初の化石記録から中期中新世に至るまでは, いずれの種も温暖な環境を示す海成層に産出が限られているが, 後期中新世以降になると温冷な環境を示す海成層からも産出が知られるようになり, 鮮新世以降では多くの種が現生種と同様な温冷~寒冷環境の下で堆積した海成層からのみ産出するようになる. 一方, 鰭脚類は生活の大半を浅海域で過ごすものの, 鯨類などと異なって繁殖や休憩の際には岸辺を利用するため, 鰭脚類の化石記録は大部分が浅海性堆積物に限られ, そのような地層が欠落している時代あるいは地域からは化石記録が欠落する傾向が顕著である. したがって, 鰭脚類の水生適応に伴う系統進化史上の生物イ

ベントは, 鰭脚類そのものの生態の進化的変化およびそれに伴う形態の進化とともに, それらが化石として残される際の堆積環境を考慮する必要がある. このような問題もあることから, この仲間の生態の変化や形態の進化をさまざまな古環境変動(例えば広域的あるいは地域的地質事変, 氷河性海水準変動, 海水温変化, 海流変化, 海峡の成立あるいは消失, 他の動物との競合など)との関係において論じた例は, 古生物地理に関するもの以外は極めて少ない(例えばWarheit and Lindberg, 1988). 一方, 近年においてはミトコンドリア遺伝子や核遺伝子に基づいた系統推定(例えばFlynn and Nedbal, 1998; Flynn *et al.*, 2001; Yu *et al.*, 2004など)により, 現生鰭脚類に関する系統情報が急速に蓄積したことから, 前世紀までになされてきた論争(例えば, 鰭脚類の二系統説 vs 単系統説, 鰭脚類のクマ類起源説 vs イタチ類起源説など)の整理が飛躍的に進んだ(Berta and Sumich, 1999; Heyning and Lento, 2002). そこで, 本稿ではそうした鰭脚類の基礎資料に基づいて, 各系統群の出現と絶滅, それに伴って起こったと考えられる食性の多様化などを水生適応過程の生物イベントとして位置づけ, そのような生物イベントが古環境変遷との連鎖においてどう理解し得るかを考察してみたい.

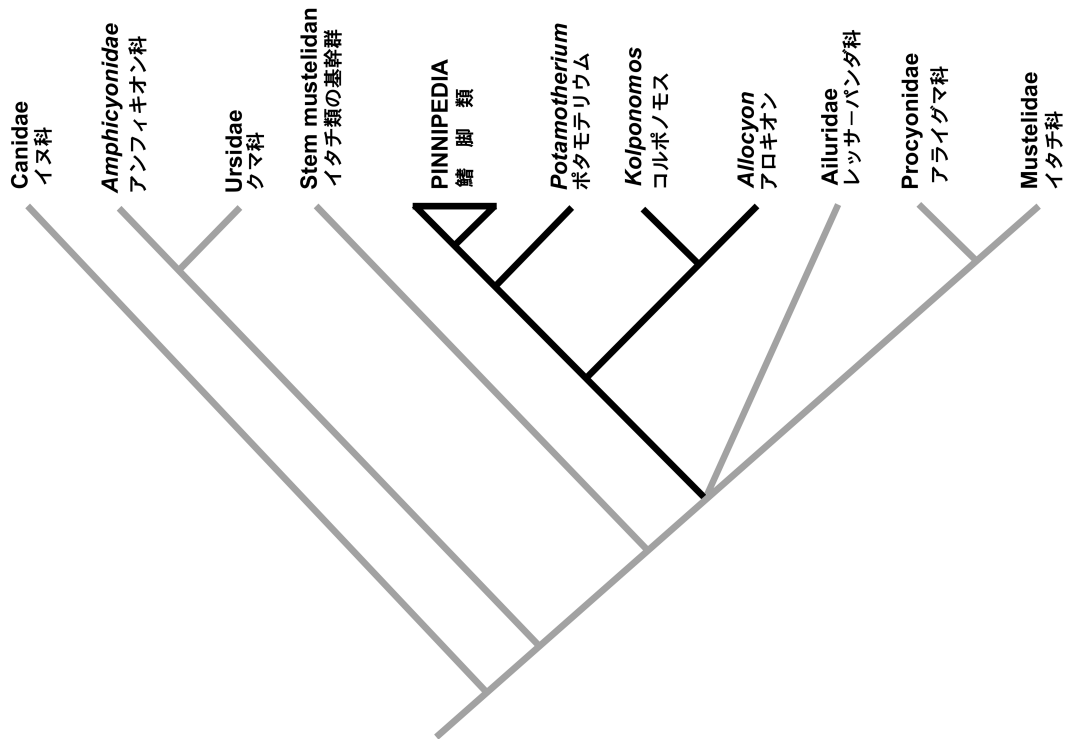


図1. イヌ亜目の形態によるイヌ亜目の絶滅種を含む分岐仮説(Kohno, 1996)と分子による現生種の分岐仮説(Flynn *et al.*, 2001; Yu *et al.*, 2004)との厳密合意樹. 黒色の線からなるクレードは鰭脚類とその姉妹群からなる単系統群を表す. 灰色線は外群を表す.

## 方法

鰭脚類の水生適応過程における生物イベントを認識するためには、鰭脚類の系統発生のパターンが予め明らかとなっている必要がある。何故ならば、適応と関連した派生形質の発現パターンは、系統発生の分岐パターンからしか読み取ることができないからである (Harvey and Pagel, 1991; Maddison and Maddison, 1989)。したがって、鰭脚類に限らず形態の飛躍的進化あるいは生態の変化を生物イベントとして認識するためには、議論の基礎となる分岐パターンが信頼できるものであることが前提となる (甲能, 1997)。また、鰭脚類の各系統群の出現と絶滅は、時空分布から見る生物イベントの中では最も象徴的な出来事なので、これらの情報も本来であれば堆積学的あるいは化石成因論的バイアスから独立したものであるべきであろう。しかしながら、分子に基づく分岐年代は、こうした議論に用いるには統計誤差があまりに大きく、また先に述べたように化石記録は必然的に堆積環境に依存するため、情報の欠落は避けられない。したがって、現時点ではいずれの方法に基づいても数十万年単位の精度で出現と絶滅を含む生物イベントを議論することは困難である。このようなことから、本稿では系統仮説に関しては近年の分子に基づく現生種の系統仮説 (Flynn *et al.*, 2001; Yu *et al.*, 2004) を基礎として、Kohno (1996) による絶滅種を含めた形態に基づく系統解析の結果を用いて厳密合意樹 (図1) を作成し、タクサの出現 (分岐) と絶滅の時期に関しては、最も古い

化石の産出層準の年代 (Walsh, 1998のOldest Known Record, 以下OKRと略す) と最も新しい化石の産出層準の年代 (Walsh, 1998のYoungest Known Record, 以下YKRと略す) を以てそれぞれの近似値とした (表1)。とくに、地質事変や古環境変動との対比のうえで重要な生物イベントの絶対年代の比定には、近年の微化石生層序の情報 (Yanagisawa and Akiba, 1998; 斎藤, 1999) および古地磁気層序の情報 (Prothero *et al.*, 2001a, b) 等に基づいて、これまでの記録を改訂した。また、その後の新たな化石記録と年代データについても、一部未公表データを加えて整理した。

## 鰭脚類の系統発生とその分岐年代

鰭脚類の水生適応過程を知る上で、鰭脚類に最も近縁な姉妹群が何であり、その姉妹群が鰭脚類といつ分岐したかを知ることは、彼らの水生適応過程を輪郭づける上で欠かせない情報のひとつである。鰭脚類の起源に関しては、これまでも数多くの議論がなされてきているが、分子・形態のどちらについても永らく見解の一致を見ていなかった (Flynn and Nedbal, 1998; Vrana *et al.*, 1994; Wozencraft, 1989; Wyss and Flynn, 1993; Wolsan, 1993)。しかしながら、近年の信頼できる分子系統学的研究によれば、鰭脚類は少なくとも現生の食肉類の中ではイタチ上科の食肉類に最も近縁 (Flynn *et al.*, 2001; Yu *et al.*, 2004) とする考えが方法的・材料的に支持されつつある。一方、形態に基づく絶滅種を含んだ系統解析では、Wolsan (1993) とKohno

表1. 鰭脚類の姉妹群および鰭脚類内群の各タクサにおける化石記録の初産年代(OKR=Oldest Known Record).  
絶対年代は：Mg, 地磁気極性年代, Prothero *et al.* (2001a, b)；D, 珪藻生層序, Yanagaisawa and Akiba (1998)；  
F, 浮遊性有孔虫生層序, 斎藤 (1999)；Or, 原記載による.

<b>SISTER TAXA</b> (Mörs and Koenigswald, 2000; Tedford <i>et al.</i> , 1994)		
<i>Kolponomos newportiensis</i> Tedford <i>et al.</i> , 1994: Oregon, USA	late Late Oligocene	<b>28.0–26.0 Ma</b> (Mg: C9n–C8n)
<i>Potamotherium valletoni</i> Geoffroy, 1833: Westerwald, Germany	late Late Oligocene	<b>26–25 Ma</b> (Or: MP 28)
<i>Allocyon loganensis</i> Merriam, 1930 : Oregon, USA	late Late Oligocene	<b>25–23 Ma</b> (Or)
<b>STEM TAXA</b> (Barnes, 1989; Berta, 1991, 1994; Kohno, 1994)		
<i>Enaliarctos tedfordi</i> Berta, 1991: Oregon, USA	late Late Oligocene	<b>27–25 Ma</b> (Or)
<i>Pinnarctidion</i> spp.: Oregon, Washington, USA	early Early Miocene	<b>23.3–21.5 Ma</b> (Or)
<i>Pteronarctos goedartae</i> Barnes, 1989: Oregon, USA	Early Miocene	<b>20.2–19.1 Ma</b> (Mg: C6n)
Genus and species indet.: Gifu, Japan	late Early Miocene	<b>18.4–16.9 Ma</b> (D: 2B)
<b>ODDENIDAE</b> (Kohno, 1994; Kohno <i>et al.</i> , 1995a)		
<i>Proneotherium repenningi</i> Barnes in Kohno <i>et al.</i> , 1995: Oregon, USA	early Middle Miocene	<b>17.3–16.6 Ma</b> (Mg: C5Cr)
<i>Prototaria planicephala</i> Kohno, 1994: Miyagi, Japan	early Middle Miocene	<b>16.4–15.1 Ma</b> (F: N. 8)
<b>OTARIIDAE</b> (Kohno, 2004)		
Genus and species indet.: Nagano, Japan	middle Middle Miocene	<b>14–13 Ma</b> (F: N. 11–12?)
<b>DESMATOPHOCIDAE</b> (Barnes, 1987)		
<i>Desmatophoca brachycephala</i> Barnes, 1987	early Early Miocene	<b>23.3–21.5 Ma</b> (Or)
<b>PHOCIDAE</b> (Ray, 1976)		
“ <i>Monotherium</i> ” <i>wymani</i> (Leidy, 1853): Maryland, Virginia, USA	early Middle Miocene	<b>16.3–14.2 Ma</b> (Or)

(1996) がイタチ上科を鰭脚類の姉妹群とする仮説を示している。また, Kohno (1996) によれば, 鰭脚類は西ヨーロッパの後期漸新世～前期中新世から知られる *Potamotherium valletoni* Geoffroy, 1833 との間に数多くの派生形質を共有している。このことから, *Potamotherium* 属は鰭脚類の姉妹群であると判断される。さらに, 鰭脚類の内部系統に関する形態に基づいた分岐分析 (Berta, 1991) によれば, 北東太平洋沿岸の後期漸新世から知られる鰭脚類 *Enaliarctos mealsi* Mitchell and Tedford, 1973 は, 鰭脚類の共有派生形質以外にはその種類固有の派生形質を持たないことから, *E. mealsi* とその近縁種の中に鰭脚類全体のメタタクソン (Archibald, 1994) が含まれている可能性が極めて高いと考えられている。これらのことを考慮すると, 鰭脚類の分岐年代は *Enaliarctos* 属と *Potamotherium* 属およびそれらの姉妹群のOKR年代分布とそれぞれのタクサの分岐に必要な仮想的な時間関係 (ghost lineage) を最小にする理論値として見積もることができる。これらタクサのOKRは, これま

でのところ “*Enaliarctos*” spp. が北東太平洋沿岸の27-25Ma (Berta, 1991), *Potamotherium* 属が西ヨーロッパの26-25Ma (Mörs and Koenigswald, 2000), さらに *Potamotherium* 属と鰭脚類の姉妹群のひとつである *Kolponomos* 属が北東太平洋沿岸の28-26Ma (Tedford *et al.*, 1994) である (表1)。以上から, 鰭脚類は前期/後期漸新世境界 (28.4Ma) に北東太平洋沿岸域で分岐した可能性が強く暗示される (図2)。一方, 現在知られている鰭脚類の科のレベルの分岐は, それぞれのOKR からアシカ科 (Kohno, 2004) が北太平洋の中期中新世前期 (14Ma前後) 以前, セイウチ科が北太平洋の前期中新世後期 (16Ma前後) 以前であったことが示唆され, またデスマトフォカ科 (Barnes, 1987) は北太平洋の前期中新世前期 (23.3-21.5Ma前後) 以前であったことが示唆される。なお, デスマトフォカ科の姉妹群と考えられているアザラシ科の信頼できるOKR (Deméré *et al.*, 2003) は, 今のところ北西大西洋の中期中新世 (16.3-14.2Ma) で, この時代あるいはそれ以前からは化石記録が知られていな



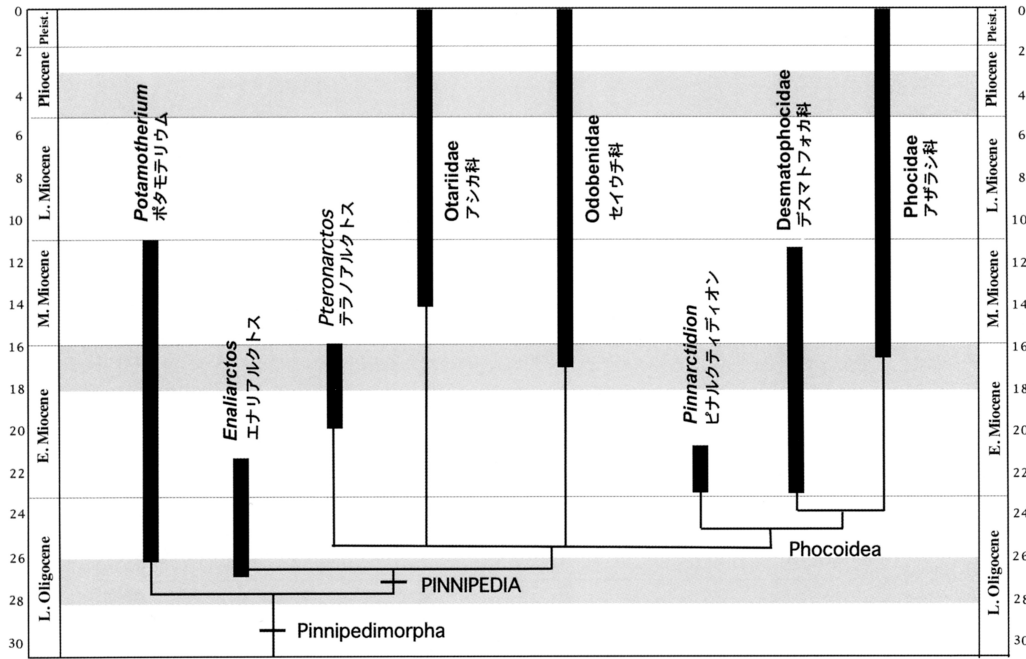


図2. 鯨類の各タクサの化石記録に基づく最も古い化石の産出年代 (OKR) と最も新しい化石の産出年代 (YKR) の年代分布 (太線) と系統関係 (細線). 灰色の帯は、鯨類に認識される生物イベントの起こった時期.

い。鯨類の内部で科が分岐して以降の個々の系統群の多様化過程はここでは扱わないが、現生種をもつ3つの科それぞれにおける現生属の分岐は、アシカ科とセイウチ科のそれぞれのOKR (2.7-2.4Ma 前後) から、後期鮮新世に起こったことが示唆される (Berta and Deméré, 1986; Kohno *et al.*, 1995b). アザラシ科に関しては、今なお分類が混乱しているため (Deméré *et al.*, 2003), 現生属も含めて内群の分岐年代を扱える段階にはない。

### 生物イベントとしての食性と生息環境の多様化

現生の鯨類においては、アシカ類が主に魚類を摂餌するのに対して、セイウチは主に底生軟体動物を摂餌する。また、系統群の分岐が深いアザラシ類では、主にオキアミを摂餌するカニクイアザラシのような種類から、主に頭足類を摂餌するゾウアザラシ、さらにはペンギンなどの中型脊椎動物を頻りに摂餌するヒョウアザラシなど、その食性や摂餌法は科ごとにあるいは科の中で著しく多様化している (Adam and Berta, 2002)。このため、現在の食性分布から鯨類の食性の多様化過程を具体的な食性と共に復元することは、今のところ極めて困難である。しかしながら、系統の分岐の際に食性と関連していると考えられる形質にも変化が伴っていれば、食性の相対的な変化が起こったことだけは示唆することはできるものと思われる。そこで、本稿では分岐分析に基づいて食性に直接関連する歯の形態、とくに裂肉歯の有無とその形態、同形歯化の程度、口蓋の形態、下顎骨の形態の極性分布を鯨類とその姉妹群である *Potamotherium* 属について検討した (図2)。鯨類と *Potamotherium* 属は、共に拡大した眼球と著しく肉食に特化

した歯を持つと同時に、嗅覚を保持したまま吻部の感覚機能を強化させていることから、イタチ科のカワウソやラッコと同様に水辺あるいは水中で索餌を行っていたと推測される。そして、*Potamotherium* 属と鯨類の分岐後、すなわち *Enaliarctos* spp. 以降に嗅覚の著しい退化が認められることから、鯨類となった時点で索餌の場が水辺から完全に水中に移ったものと推定される。また、脳の鋳型に基づく脳機能の推定から、科のレベルの分岐に伴って咀嚼に関連する多様化が認められると共に、視覚や聴覚にも多様化が起こっていたことが示唆される (Kohno, in prep.)。このことは、科のレベルの分化が起こった時に初めて海洋資源を沿岸だけではなく「空間的」に利用できるようになったことを示唆しているものと思われる。事実、初期のアシカ科鯨類は、同時期の他の科の鯨類が浅海性の堆積物から産出するのは対照的に、大陸棚斜面が深海性の堆積物から産出し、この仲間が分岐と同時に外洋を「餌空間」として利用していた可能性を示唆している (Kohno, 2004)。一方、Kohno *et al.* (1995) によれば、中新世の間のセイウチ科鯨類は口蓋と歯の構造および生息環境から主に沿岸性の魚食であったが、鮮新世以降に沿岸性の底生軟体動物食へと食性を変化させたと推定されている。興味深いことに、セイウチ類に見られるこのような食性の変化に少し遅れるようにして、アシカ類が沿岸性堆積物から多産するようになる。このことは、セイウチ科鯨類とアシカ科鯨類とに、この時期に生態的地位の転換があった可能性を示唆しているものと思われる (Kohno, 2004)。前節で述べたように、前期鮮新世から後期鮮新世にかけての時期は、それぞれの科で現生属が出現する時期にあたることから、こうした生態的地位の転換も、古環境変動に呼応して起



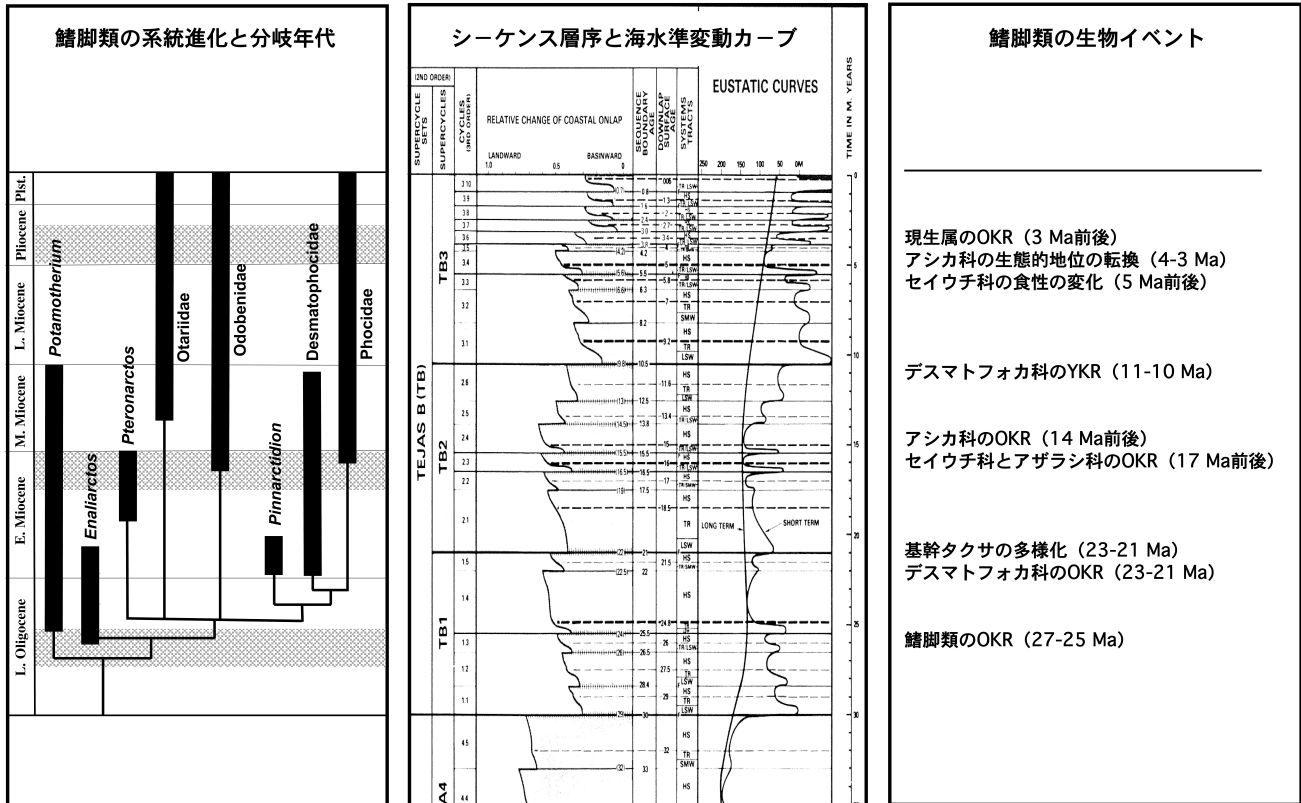


図3. 鯨類の各タクサの分岐パターンと海進海退の堆積シーケンスを指標として認識される生物イベント。シーケンス層序と海水準変動のカーブはHaq *et al.* (1988)を改変。

こった生物イベントとして認識される。

### 鯨類における生物イベントと古環境変遷 —今後の展望—

鯨類の水生適応過程における内部系統群の出現と絶滅および食性の多様化のパターンを、この中間の系統進化と分岐年代に基づいて整理すると、少なくとも3回の「進化的刷新」が大スケールの生物イベントとして認識される。1回目は後期漸新世(28Ma前後)における鯨類の出現、2回目は北太平洋の前期/中期中新世境界(17-16Ma前後)における科のレベルで認識されるタクサの出現と食性の多様化、そして3回目は前期/後期鮮新世境界(4-3Ma前後)におけるセイウチ類とアシカ類の食性に関する生態的地位の転換である。この他にも、本稿では取り上げなかったが、前期中新世前期(23-21Ma前後)における基幹タクサの多様化や、後期中新世(11Ma前後)におけるデスマトフォカ類の絶滅、さらには後期鮮新世(3 Ma前後)における現生属の出現などが、鯨類における生物イベントとして認識できるものと考えられる。

鯨類にとって、生態学的に大きな影響を受けるであろう地質イベントは、古水温などの広域的な海洋環境の変動よりも、おそらく海進海退に伴う沿岸域の生息環境の出現や消滅あるいは改変であろう。したがって、鯨類が出現する漸新世以降の海進海退のシーケンスと生物多様性との

関係に何らかの傾向が見いだせれば、鯨類の水生適応過程あるいは生態的地位の確立を、古環境変動に伴う沿岸域の生態系全体の変化の中での挙動として意味づけすることができると考えられる。このような観点に立って、鯨類に認識される生物イベントをシーケンス層序学に基づく堆積イベント(Loutit *et al.* 1988)と対照してみると、少なくとも鯨類の起源として認識される生物イベントが起こった時期は、急激な海退が起こった後に短い周期での海進海退を繰り返しながら穏やかに温暖化が進んでいった時期にあたる(図3)。一方、鯨類における2回目と3回目の生物イベントは、温暖で穏やかな環境から急激に短い周期で海進海退が起こった時期にOKRが知られることから、最初のイベントが起こった時の沿岸環境の変化過程とは正反対の過程で起こっているように見える。とくに、科のレベルの分化、すなわち食性の多様化が生じたと考えられる前期/中期中新世境界付近では、数百万年の間に数回の規模の大きな海進海退が起こった極めて環境の不安定な時期であったことが指摘されている(小笠原, 2001)。しかしながら、鯨類の内部系統群のOKRに先行する無化石の期間(ghost lineage)を考慮すると、これらの生物イベントが起こった本当の時期、言い換えれば真に分岐が起こった時期が、鯨類の生息に適した環境が緩やかに広がった時期だったのか、逆に緩やかに失われた時期だったのか、あるいは急激に海進が起こった時期だったのか、逆に急激に海退が起こった時期、すなわち堆積学的には無堆

積あるいは削剥の時期だったのか, 現時点の年代推定の精度では議論することができない。今後より多くの標本資料とともに, より精度の高い年代データと層序学的情報を集積することが必要である。また, 鰭脚類の被食対象となる海鳥類や魚類, 頭足類などの多様性の時空的変動についても, そうした年代データと堆積学的情報に基づいて, 詳細に検討し直さなければならないことは言うまでもない。そして, Haq *et al.* (1988) のカーブで示される海進海退の絶対年代も, 最新の微化石生層序と地磁気極性年代尺度で改訂した上で利用する必要がある。これらの情報の集積により, 鰭脚類の水生適応過程における生物イベントも, いずれサードオーダーでの議論が可能になるものと思われる。

### 謝辞

本稿は, 2004年6月26日に行われた日本古生物学会2004年年会シンポジウム「生物イベントとしての哺乳類の水生適応」における講演「鰭脚類における系統進化, 食性の多様化, 古環境変遷の連鎖」の内容をまとめたものである。本稿をまとめるにあたって, Lawrence G. Barnes 博士, Annalisa Berta 博士, Thomas A. Demere 博士, Gina M. Lento 博士には, 鰭脚類の系統仮説に関していろいろと教えていただいた。Peter J. Adam 氏には, 鰭脚類の食性の進化について討論していただいた。谷村好洋博士には, 最近の微化石年代と海洋事変について多くのご教示いただいた。真鍋真博士および2名の査読者の方には原稿を読んでいただき, 有益なコメントをいただいた。また, シンポジウムにおける討論は, 本稿をまとめるにあたって大変参考になった。以上の方々に深くお礼申し上げる。

### 文献

Adam, P. J. and Berta, A., 2002. Evolution of prey capture strategies and diet in the Pinnipedimorpha (Mammalia, Carnivora). *Oryctos*, **4**, 83-107.  
 Archibald, J. D., 1994. Metataxon concepts and assessing possible ancestry using phylogenetic systematics. *Systematic Biology*, **43**, 27-40.  
 Barnes, L. G., 1987. An Early Miocene pinniped of the genus *Desmatophoca* (Mammalia: Otariidae) from Washington. *Contributions in Science*, (382), 1-20  
 Barnes, L. G., 1989. A new enaliarctine pinniped from the Astoria Formation, Oregon, and a classification of the Otariidae (Mammalia: Carnivora). *Contributions in Sciences*, (403), 1-26.  
 Berta, A., 1991. New *Enaliarctos*\* (Pinnipedimorpha) from the Oligocene and Miocene of Oregon and the role of "enaliarctids" in pinniped phylogeny. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, **69**, 1-33.  
 Berta, A., 1994. A new species of phocoid pinniped *Pinnarctidion* from the Early Miocene of Oregon. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **14**, 405-413.  
 Berta, A. and Deméré, T. A., 1986. *Callorhinus gilmorei* n. sp., (Carnivora: Otariidae) from the San Diego Formation (Blancan) and its implications for otariid phylogeny. *Transactions of the San Diego Society of Natural History*, **21**, 111-126.  
 Berta, A. and Sumich, J. L., 1999. *Marine Mammals: Evolutionary Biology*. 494p. Academic Press, San Diego.  
 Deméré, T. A., Berta, A. and Adam, P. J., 2003. Pinnipedimorph

evolutionary biogeography. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **279**, 32-76.  
 Flynn, J. J. and Nedbal, M. A., 1998. Phylogeny of the Carnivora (Mammalia): congruence vs incompatibility among multiple data sets. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **9**, 414-426.  
 Flynn, J. J., Nedbal, M. A., Dragoo, J. W. and Honeycutt, R. L., 2001. Whence the red panda? *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **17**, 190-199.  
 Haq, B. U., Hardenbol, J. and Vail, P. R., 1988. Mesozoic and Cenozoic chronostratigraphy and cycle of sea-level change. In Wilgus, C. K., Hastings, B. S., Kendall, G. C. St. C., Posamentier, H., Ross, C. A. and Van Wagonar, J. C., eds., *Sealevel - changes: an integrated approach. Society of Economic Paleontologist and Mineralogists Special Publication*, (42), 71-108.  
 Harvey, P. H. and Pagel, M. D., 1991. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. 239p. Oxford University Press, Oxford. 邦訳: ハーヴェイ, P. H., ・ペイジェル, M. D. (粕谷英一訳, 1996) 進化生物学における比較法. 283p. 北海道大学図書刊行会, 札幌.  
 Heyning, J. E. and Lento, G. M., 2002. The evolution of marine mammals. In Hoelzel, A. R. ed., *Marine Mammal Biology*, 38-72. Blackwell Science Ltd., Oxford.  
 Kohno, N., 1994. A new Miocene pinniped in the genus *Prototaria* (Carnivora: Odobenidae) from the Moniwa Formation, Miyagi, Japan. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **14**, 414-426.  
 Kohno, N., 1996. The Oligo-Miocene aquatic arctoid carnivore *Potamotherium*, and its bearing on the relationships of pinnipeds. *Resumes, la Readaptation au Milieu Aquatique*, **1**, 22-23.  
 甲能直樹, 1997. 形態形質に基づく分岐学的系統推定と化石記録—鰭脚類の系統仮説を例に—。哺乳類科学. **36**, 199-208.  
 Kohno, N., 2004. Ecological shift in the otariid pinnipeds from pelagic to inshore: evidence from the Middle Miocene record of the North Pacific. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **24**, 79A.  
 Kohno, N., Barnes, L. G. and Hirota, K., 1995a. Miocene fossil pinnipeds of the genera *Prototaria* and *Neotherium* (Carnivora; Odobenidae; Imagotariinae) in the North Pacific Ocean: evolution, relationships and distribution. *The Island Arc*, **3** (for 1994), 285-308.  
 Kohno, N., Tomida, Y., Hasegawa, Y. and Furusawa, H., 1995b. Pliocene tusked odobenids (Mammalia: Carnivora) in the western North Pacific, and their paleobiogeography. *Bulletin of the National Science Museum, Series C (Geology and Paleontology)*, **21**, 111-131.  
 Loutit, T. S., Hardenbol, J., Vail, P. R. and Baum, G. R., 1988. Condensed sections: The key to age determination and correlation of continental margin sequences. In Wilgus, C. K., Hastings, B. S., Kendall, G. C. St. C., Posamentier, H., Ross, C. A. and Van Wagonar, J. C., eds., *Sealevel - changes: an integrated approach. Society of Economic Paleontologist and Mineralogists Special Publication*, (42), 183-213.  
 Maddison, W. P. and Maddison, D. R., 1989. Interactive analysis of phylogeny and character evolution using the computer program MacClade. *Folia Primatologica*, **53**, 190-202.  
 Mörs, T. and Koenigswald, W. von., 2000. *Potamotherium valletoni* (Carnivora, Mammalia) aus dem Oberoligozän von Enspel im Westerwald. *Senckenbergiana Lethaea*, **80**, 257-273.  
 小笠原憲四郎, 2001. 本邦新生代貝類群集変遷の古海洋環境的背景。生物科学, **53**, 185-191.  
 Prothero, D. R., Bitboul, C. Z., Moore, G. W. and Moore, E. J., 2001a. Magnetic stratigraphy of the Lower and Middle Miocene Astoria Formation, Lincoln County, Oregon. In Prothero, D. R., ed., *Magnetic Stratigraphy of the Pacific Coast Cenozoic*. The Pacific Section, Society of Economic Paleontologist and Mineralogists, Book 91, 272-283.  
 Prothero, D. R., Bitboul, C. Z., Moore, G. W. and Niem, A. R., 2001b. Magnetic stratigraphy and tectonic rotation of the Oligocene Alsea, Yaquina, and Nye Formations, Lincoln County, Oregon. In Prothero, D. R., ed., *Magnetic Stratigraphy of the Pacific Coast Cenozoic*. The Pacific Section, Society of Economic Paleontologist and Mineralogists, Book 91, 184-194.  
 Ray, C. E., 1976. *Phoca wymani* and other Tertiary seals (Mammalia:

- Phocidae) described from the eastern seaboard of North America. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, (28), 1-36.
- Rice, D. W., 1998. *Marine Mammals of the World*. Society for Marine Mammalogy, Special Publications, **4**, 1-231.
- 斎藤常正. 1999. 最近の古地磁気層序の改訂と日本の標準化石層序. 石油技術協会誌, **64**, 2-15.
- Tedford, R. H., Barnes, L. G., and Ray, C. E., 1994. The Early Miocene littoral ursoid carnivoran *Kolponomos*: Systematics and mode of life. *Proceedings of the San Diego Society of Natural History*, (29), 11-32.
- Vrana, P. B., Milinkovitch, M. C., Powell, J. R. and Wheeler, W. C., 1994. Higher level relationships of the arctoid Carnivora based on sequence data and "total evidence". *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **3**, 47-58.
- Walsh, S. L., 1998. Fossil datum and paleobiological event terms, paleostratigraphy, chronostratigraphy, and definition of land mammal "age" boundaries. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **18**, 150-179.
- Warheit, K. I. and Lindberg, D. R., 1988. Interactions between seabirds and marine mammals through time: interference competition at breeding sites. In Burger, J., ed., *Seabirds and Other Marine Vertebrates: Competition, Predation and Other Interactions*, Chapter 9, 292-328. Columbia University Press, New York.
- Wolsan, M., 1993. Phylogeny and classification of early European Mustelida (Mammalia: Carnivora). *Acta Theriologica*, **38**, 345-384.
- Wozencraft, W. C., 1989. The phylogeny of the Recent Carnivora. In Gittleman, J. L., ed., *Carnivore Behavior, Ecology and Evolution*, **1**, 495-527. Cornell University Press, New York.
- Wyss, A. R. and Flynn, J. J., 1993. A phylogenetic analysis and definition of the Carnivora. In Szalay, F. S. Novacek, M. J. and McKenna, M. C., eds., *Mammal Phylogeny: Placentals*, 33-52. Springer-Verlag, New York.
- Yanagisawa, Y. and Akiba, F., 1998. Refined Neogene diatom biostratigraphy for the northwest Pacific around Japan, with an introduction of code numbers for selected diatom biohorizons. *Journal of the Geological Society of Japan*, **104**, 395-414.
- Yu, L., Li, Q., Ryder, O. A. and Zhang, Y., 2004. Phylogenetic relationships within mammalian order Carnivora indicated by sequences of two nuclear DNA genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **33**, 694-705.

(2004年9月31日受付, 2005年1月15日受理)

