

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 6 月 13 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2011～2013

課題番号：23370044

研究課題名(和文) 絶滅哺乳類肉歯目の系統的位置と地理的分布についての研究

研究課題名(英文) Phyletic position and paleobiogeographic origin of an extinct mammalian order, Creodonts

研究代表者

江木 直子 (Egi, Naoko)

京都大学・霊長類研究所・助教

研究者番号：80432334

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 5,600,000円、(間接経費) 1,680,000円

研究成果の概要(和文)：現生哺乳類の系統関係は分子系統解析の適用によって近年大きく再編され、生物地理と高次分類群レベルの系統関係との相関が強く示唆されたが、分子データを抽出できない絶滅分類群はこの再編から取り残されている。本課題では、絶滅哺乳類の肉歯目ヒエノドン科について、アジア産の属を中心とした系統分類の見直しと各系統群の産出範囲の再検討を行い、アジアへのアフリカ起源のグループの始新世初期までの移入やこれとは別に北半球中～高緯度地域での拡散が複数回起きたことを明らかにした。また、体肢骨形態的特徴と古生物地理的証拠から肉歯類の近縁とされてきた食肉類との違いを示した。

研究成果の概要(英文)：Phylogeny of extant mammals have been dramatically modified by the application of molecular genetics, and correlation of the new phylogeny and biogeography has been suggested; however, extinct mammals, such as Creodonts, are excluded from such discussion. We determined classification of hyaenodontid creodonts from the Paleogene of Asia and reviewed occurrences of each hyaenodontid lineages. The results suggested that there were several dispersal events between Asia and other continents, including immigration from Africa in the early Eocene and multiple immigration and/or emigration in mid-to-high latitude northern hemisphere in the Eocene and Oligocene. Morphological observations and paleobiogeographical evidences indicated differences between hyaenodontid creodonts and carnivorans, which has been treated as the sister group of creodonts.

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：生物多様性・分類

キーワード：哺乳類 絶滅分類群 系統分類 生物地理 肉歯目

### 1. 研究開始当初の背景

現生哺乳類の系統関係は、分子系統解析の適用によって近年大きく再編された。しかし、分子データが抽出できない絶滅してしまった哺乳類グループは、このような哺乳類の系統関係の再編からとり残され、系統的な位置が検討されないままのものが多い。絶滅哺乳類の一群である肉歯目 (Creodonta) は伝統的に食肉目の姉妹群と扱われ、再編後も常に食肉目に付随する形で哺乳類内での系統位置を与えられてきた。

肉歯類の系統的取り扱いについては、近年幾つかの問題が提示されてきている。第一に、肉歯目には 70 以上の属が含まれ、オキシエナ科とヒエノドン科 (Oxyaenidae と Hyaeodontidae) の 2 科に分けられるが、この 2 科の間には共有派生形質がなく、肉歯目という 1 つのグループを定義できていない。第二に、姉妹群関係であるとされる食肉目と肉歯目の間の共有派生形質がはっきりせず、これらの近縁性が形態データでは示されていない。第三に、食肉目の起源が北半球とされ、化石記録の地理分布とも一致するのに対し、ヒエノドン科肉歯目は古第三紀の南アジアやアフリカにも産出し、同一の地理的起源を持つことが疑わしく、また近年の発掘による初期ヒエノドン科化石証拠の拡充により、この差は広がる一方である。

### 2. 研究の目的

絶滅哺乳類の肉歯目 (Creodonta) は、食肉目の姉妹群と扱われてきた分類群であるが、両者の間に形態特徴についての共有派生形質が定義できていないことから、系統的な位置の再検討を進める。また、近年再編された哺乳類の高次分類群の系統関係では系統関係と生物地理との相関が示されており、この関係が絶滅動物である肉歯類の系統位置の見直しに、どのように影響するかを検証する。

(1) ヒエノドン科肉歯類の有胎盤哺乳類の中での系統的な位置を、体肢骨形態という従来の化石資料での系統解析ではあまり重視されてこなかった形質から検討する。食肉類との近縁性 (= 伝統的な系統位置) とアフリカ獣類との近縁性 (= 地理分布の類似する系統群) の二仮説の比較を行う。

(2) 研究代表者・分担者が行っているアジア地域の発掘資料を中心に、ヒエノドン科化石の記載・再同定分類を行う。各ヒエノドン科肉歯類系統の古生物地理的拡散の地域・時期を明らかにする。

(3) 研究代表者・分担者が行っているアジア地域の発掘資料を中心に、ヒエノドン科化石と共伴する哺乳類化石の記載・再同定分類を進める。哺乳類相の古生物地理的拡散イベントとヒエノドン科の拡散イベントとの関係を明らかにする。

### 3. 研究の方法

(1) ヒエノドン科肉歯目の系統位置推定の

### ための形態データの収集

現生骨格標本および化石標本から、ヒエノドン科肉歯目の系統位置を検討するための形態データを収集した。ヒエノドン科と比較する現生分類群は、肉歯目の姉妹群とされてきた食肉類とその現生姉妹群である有鱗類、地理的分布に類似性が見られるアフリカ獣類を重点とし、ローラシア獣類や主齧兔類、異節類、有袋類についてもサンプルに含めた。化石種は、初期食肉類と初期アフリカ獣類を標本観察し、また形態データを文献の図・写真にもとづいて、得た。

現生種のサンプルは以下の機関に所蔵のものを使用した: 京都大学霊長類研究所 (愛知県犬山市)、国立科学博物館 (茨城県つくば市)、アメリカ合衆国国立自然史博物館 (ワシントン DC)。ヒエノドン科の化石標本は、これまで研究代表者が調査の際に収集したミャンマー国立博物館 (ヤンゴン) とミシガン大学古生物博物館 (アンアーバー) の所蔵標本のキャストと、モンゴル科学アカデミー所蔵の林原古生物博物館共同調査の発掘標本、アメリカ合衆国国立自然史博物館 (ワシントン DC)、デューク大学霊長類センター (ダラム)、カリフォルニア大学古生物博物館 (パークリー) の所蔵標本を使用した。また初期アフリカ獣類の化石標本は、デューク大学霊長類センターで観察した。

データ収集は、体肢骨外形形態の観察、写真撮影、ノギスによる計測、交連骨格の観察と写真撮影および CT 機器を使っての足骨などの関節状態の観察、部位の有無などの定量的な形質観察を行った。

### (2) ヒエノドン科肉歯類化石の記載・分類と地理分布データの収集

ヒエノドン科肉歯類は幾つかの系統を含む多様なグループであるが、その標本の多くは専門家の同定を経ないまま、博物館に保管されているものも多い。これらがどの系統に属するものであるかを、検討した。

対象とした標本は、アジア産出のものに重点を置き、研究代表者と分担者が参加してきたミャンマー政府文化省と京都大学との共同発掘調査、モンゴル科学アカデミーと林原古生物博物館の共同発掘調査で得られた標本、モンゴル科学アカデミー所蔵標本である。この他に、期間中に中国産出の標本についてはアメリカ自然史博物館 (ニューヨーク) と文献からデータ収集を行った。アジア以外からの産出種の比較観察のために、フランス国立自然史博物館 (パリ)、アメリカ自然史博物館 (ニューヨーク) デューク大学霊長類センター (ダラム) でもデータ収集を行った。

データ収集は、系統分類に用いられる歯型形態について行った。実物標本が歯型模型にもとづいた観察、写真撮影、ノギスによる計測を行った。

(3) 共伴哺乳類の記載

ヒエノドン科肉歯類と共伴する哺乳類の記載・同定を歯顎形態にもとづいて行った。主に対象とした標本は、ミャンマー政府文化省と京都大学との共同発掘調査、モンゴル科学アカデミーと林原古生物博物館の共同発掘調査で得られた標本、モンゴル科学アカデミー所蔵標本である。これらの記載と各動物の系統分類を明らかにすることで、産出地へ到達した古生物地理イベントを推定した。

#### 4. 研究成果

##### (1) ヒエノドン科肉歯目の体肢骨に見られる系統的特徴

肉歯目(ヒエノドン科とオキシエナ科)、伝統的に肉歯目の姉妹群とされてきた食肉目、その現生姉妹群である有鱗類、そして生物地理的分布がヒエノドン科と良く似るアフリカ獣類を中心とし、更に哺乳類間での派生極性の判断のためにユーラシア獣類なども加えて、形態比較を行った。

化石で見つかりやすい部位の観察を行った、ヒエノドン科肉歯目と食肉目の間には、長骨筋肉付着部の位置や形態(より遠方で巨大な三角筋稜、第三点、脛骨突起)、前腕と下腿骨の相対的太さ、手根・足根関節の各骨の位置に違いが認められた。

手根骨については、ヒエノドン科は食肉類で見られる月状骨・舟状骨の癒合も、アフリカ獣類で見られる三角骨の増大と手根骨配列の変化も見られず、有胎盤類の原始的形質を保持していることが明らかになった。

足根骨では、アフリカ獣類で良く見られ、またヒエノドン科でも存在する距骨 *cotylar fossa* について比較を行った。*Cotylar fossa* は霊長目でもあるとされるが、位置的に異なり、前者では甲屈時の関節固定に機能するのに対し、後者では内返しで機能し、ヒエノドン科のものはアフリカ獣類のものと同等のものであることを明らかにした。また、食肉目や有鱗目、ユーラシア獣類でこの形質が生じない構造的な要因について検討した。

##### (2) アジア産ヒエノドン科肉歯類化石の記載・分類の再検討と古生物地理

研究代表者と分担者が参加してきたミャンマー政府文化省と京都大学との共同発掘調査、モンゴル科学アカデミーと林原古生物博物館の共同発掘調査で得られた標本を中心に、再同定を進めた。モンゴル産化石については、平成 25 年度に先行研究で収集された標本についても観察許可が得られたため、これらのデータの収集と分類の再検討を行った。また、個々のアジア産ヒエノドンが、他地域のどの系統からいつ移入してきたか、あるいはアジア起源の場合はアジアのどの地理範囲で生じたかを検討した。

アジア地域の最古のヒエノドン科化石は暁新世末の内モンゴルのもので、この証拠をもとに 1990 年代末にヒエノドン科のアジア起源説が提示されていた。2000 年以降にミヤ

ンマーからの化石記録や前期始新世アフリカや南アジアからの新種の化石記録の報告があつた。本研究で、アジアにおける各属の産出状況と系統を整理した結果、低緯度地域の属については、アフリカ、南アジアを經由して東南アジア地域に侵入したことが示された。これは、ヒエノドン科の歴史の早い時期にアフリカを地理的起源として拡散が起きたことを示唆する。また、漸新世の終わりまでアフリカには侵入しない食肉類の分布とは、ヒエノドン科の拡散経路と古生物地理学的な起源が明らかに異なることが示された。

##### (3) 共伴哺乳類相の記載と古生物地理

ヒエノドン科化石の場合と同様に、共伴する哺乳類についてもミャンマー政府文化省と京都大学との共同発掘調査、モンゴル科学アカデミーと林原古生物博物館の共同発掘調査で得られた標本、モンゴル科学アカデミー所蔵標本を中心に、再同定を進めた。

モンゴル地域は長い発掘調査の歴史を持ち、アジアの典型的哺乳動物相として扱われてきたが、個々の分類については他の大陸地域のタイプ種との関係が不明な場合も多く、再分類・再記載を進めた。一方、東南アジアの標本は近年になって発見されたものが多い。固有種が多く、ヒエノドン科の場合と同様に偶蹄類などではアフリカからの哺乳類の移入を支持した。

化石肉食哺乳類(肉歯目のヒエノドン科とオキシエナ科、食肉目、メソニクス類など)については、古第三紀東アジアにおける産出記録をもとに、産出状況の時代変化と地理的分布について、化石肉食哺乳類分類群間で違いを見出した。ヒエノドン科から食肉類が優勢になるの変化が低緯度地域で早く、食肉類の一部の科や上科は中期始新世にこの地域を起源としている可能性がある。一方で、ヒエノドン科には食肉類とは異なり、東アジアの低緯度～中高緯度をまたいだ異動は見られず、個々の系統の存在は他大陸からの独立の移入によると推察される。また、アジアの初期肉食哺乳類相の特徴としてメソニクス類の優勢が明らかになり、これはヒエノドン科が優勢なヨーロッパとアフリカや、肉歯目と食肉目が同等に存在する北米に対し、独特である。

#### 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文](計 11 件)

1. Khin Zaw, Meffre, S., Takai, M., Suzuki, H., Burrett, C., Thauung Htike, Zin Maung Maung Thein, Tsubamoto, T., Egi, N., Maung Maung (in press): The oldest anthropoid primates in SE Asia: Evidence from LA-ICP-MS U-Pb zircon

- age in the Late Middle Eocene Pondaung Formation, Myanmar. *Gondwana Research*. 査読有. DOI: 10.1016/j.gr.2013.04.007.
2. Tsubamoto, T., Egi, N., Takai, M., Thaug-Htike, Zin-Maung-Maung-Thein (2013): A new genus and species of bunodont artiodactyl from the Eocene Pondaung Formation, Myanmar. *Paleontological Research*, 17 (4) 297-311. 査読有. DOI: 10.2517/1342-8144-17.4.297.
  3. 岩間由希・西本昌司・近藤光一郎・飯田浩史・ヒシグジャウ=ツオクトバトル・鏝本武久(2013): 3次元データを活用した化石の新しい展示方法. 名古屋市科学館紀要, 39: 39-43. 査読無. DOI/URL: 無し.
  4. Tsubamoto, T., Tsogtbaatar, Kh., Chinzorig, Ts., Mainbayar, B., Egi, N., Mototaka Saneyoshi, M., Nishido, H. (2013): Dental morphology of '*Pterodon* sp.' (Mammalia; Hyaenodontidae) described from the Eocene Ergilin Dzo Formation, Mongolia. *The Bulletin of Research Institute of Natural Sciences, Okayama University of Science*, 39: 43-44. 査読無. DOI/URL: 無し.
  5. Tsubamoto, T., Tsogtbaatar, Kh., Saneyoshi, M., Mainbayar, B., Watabe, M., Chinzorig, Ts., Khatanbaatar, P., Nishido, H. (2013): New specimens of *Entelodon gobiensis* (Mammalia; Artiodactyla; Entelodontidae) from the Eocene Ergilin Dzo Formation, Mongolia. *The Bulletin of Research Institute of Natural Sciences, Okayama University of Science*, 39: 37-41. 査読無. DOI/URL: 無し.
  6. Tsubamoto, T., Egi, N., Takai, M., Thaug-Htike, Zin-Maung-Maung-Thein (2013): A new specimen of a small dichobunoid artiodactyl from the Eocene Pondaung Formation, Myanmar. *Journal of Fossil Research*, 45 (2) 70-73. 査読有. DOI/URL: 無し.
  7. Tsubamoto, T., Egi, N., Takai, M., Thaug-Htike, Zin-Maung-Maung-Thein (2012): Dental morphology of an enigmatic artiodactyl from the Eocene Pondaung Formation, Myanmar. *Journal of Fossil Research*, 45 (1) 6-10. 査読有. DOI/URL: 無し.
  8. Tsubamoto, T., Tsogtbaatar, Kh., Saneyoshi, M., Mainbayar, B., Watabe, M., Chinzorig, Ts., Suzuki, S., Khatanbaatar, P., Ishigaki, S., Barsbold, R. (2012): Fossil evidence of a mesonychid mammal from the upper Eocene Ergilin Dzo Formation, Mongolia. *Paleontological Research*, 16 (2) 171-174. 査読有. DOI: 10.2517/1342-8144-16.2.171.
  9. Tsubamoto, T., Tsogtbaatar, Kh., Watabe, M., Saneyoshi, M., Chinzorig, Ts. (2012): The function of the crown cementum of *Teleolophus*, an Eocene deperetellid perissodactyl. *Journal of Fossil Research*, 44 (2) 78-79. 査読有. DOI/URL: 無し.
  10. Tsubamoto, T., Saneyoshi, M., Watabe, M., Tsogtbaatar, Kh., Mainbayar, B. (2011): The entelodontid artiodactyl fauna from the Eocene Ergilin Dzo Formation of Mongolia with comments on *Brachyhyops* and the Khoer Dzan locality. *Paleontological Research*, 15 (4) 258-268. 査読有. DOI: 10.2517/1342-8144-15.4.258.
  11. Tsubamoto, T., Tsogtbaatar, Kh., Saneyoshi, M., Mainbayar, B., Watabe, M., Chinzorig, Ts., Suzuki, S., Khatanbaatar, P., Ishigaki, S., Barsbold, R. (2011): A new specimen of *Gobiopithecus khan* (Mammalia; Pantolesta) from the Eocene Ergilin Dzo Formation, Mongolia. *Journal of Fossil Research*, 44 (1) 20-23. 査読有. DOI/URL: 無し.
- [学会発表](計11件)
1. Tsubamoto, T., Koda, Y., Hasegawa, Y., Nabana, S., Tomida, Y. (2013): A Paleogene mammalian fauna from the Iwaki Formation, Japan: its implication to the age and paleobiogeography. *Program and Abstracts, 73rd Annual Meeting, Society of Vertebrate Paleontology*, p. 228. (2013年10月30日-11月2日, Los Angeles, California, USA)
  2. Egi, N., Tsubamoto, T., Watabe, M., Saneyoshi, M., Tsogtbaatar, Kh. (2013): Nimravids and stenoplesictids (Mammalia, Carnivora) from the upper Eocene of Mongolia and its paleobiogeographic significances. *Program and Abstracts, 73rd Annual Meeting, Society of Vertebrate Paleontology*, p. 120-121. (2013年10月30日-11月2日, Los Angeles, California, USA)
  3. 江木直子 (2013): 有胎盤類における距骨 cotylar fossa の保持についての機能のおよび系統的意義. 第29回日本霊長類学会・日本哺乳類学会2013年度合同大会プログラム・講演要旨集, p. 153. (2013年9月6-9日, 岡山県岡山市)
  4. 鏝本武久・江木直子・高井正成・タウンタイ・ジンマウンマウンテイン (2013): ポンダウン層からの新種偶蹄類: ラオエラ科はポンダウン層にいたか? 日本古生物学会

- 2013 年年会講演予稿集, p. 20. (2013 年 6 月 28-30 日, 熊本県熊本市)
5. 江木直子・鏝本武久・渡部真人・実吉玄貴・Kh. Tsogtbaatar・B. Mainbayar・Ts. Chinzorig・P. Khatanbaatar (2012): モンゴル上部始新統産出のネコ亜目食肉類と食肉類冠群の初期の拡散についての解釈. 日本古生物学会 2012 年年会講演予稿集, p. 56. (2012 年 6 月 29 日-7 月 1 日, 愛知県名古屋市)
  6. 鏝本武久・Kh. Tsogtbaatar・実吉玄貴・B. Mainbayar・渡部真人・Ts. Chinzorig・鈴木茂・P. Khatanbaatar・江木直子 (2012): モンゴルの上部始新統 Ergilin Dzo 層産の哺乳類化石群: 最新の研究成果. 日本古生物学会第 161 回例会講演予稿集, p. 54. (2012 年 1 月 20 日-22 日, 群馬県富岡市)
  7. Egi, N., Tsubamoto, T., Takai, M. (2011): Carnivorous mammal faunas in the Paleogene of East Asia: Timing of faunal turnovers and geographical differences. 22nd International Senckenberg Conference: The World at the Time of Messel: Puzzles in Palaeobiology, Palaeoenvironment, and the History of Early Primates. Conference Volume, p. 54-55. (2011 年 11 月 15-19 日, Frankfurt am Main, Germany)
  8. 江木直子・鏝本武久・高井正成・ジン・マウン・マウン・テイン・タウン・タイ (2011): 初期霊長類を産するポンダウン哺乳動物相 (中期始新世; ミャンマー) の古生物地理的特徴. 第 27 回日本霊長類学会大会. 霊長類研究, 27 (Supplement) 34. (2011 年 7 月 16-18 日, 愛知県犬山市)
  9. 鏝本武久・江木直子・高井正成・タウン・タイ・ジン・マウン・マウン・テイン (2011): 現生霊長類の距骨サイズの計測とポンダウンの化石霊長類の体重推定への応用. 第 27 回日本霊長類学会大会. 霊長類研究, 27 (Supplement) 34. (2011 年 7 月 16-18 日, 愛知県犬山市)
  10. 江木直子・鏝本武久・高井正成 (2011): 古第三紀東ユーラシアの肉食哺乳動物相: 構成要素の時間的変化と地理的変異. 日本古生物学会 2011 年年会講演予稿集, p. 46. (2011 年 7 月 1-3 日, 石川県金沢市)
  11. 江木直子・鏝本武久・高井正成 (2011): 古第三紀ユーラシア東部における肉食哺乳動物相: 時間的変遷と地理的変異. 地球惑星科学連合 2011 年度連合大会, BPT26-02. (2011 年 5 月 24 日, 千葉県千葉市美浜区)

〔図書〕(計 1 件)

1. Egi, N., Tsubamoto, T., Takai, M. (2011) Carnivorous mammal faunas in the Paleogene of East Asia: timing of faunal turnovers and geographical differences. In "The World at the Time of Messel:

Puzzles in Palaeobiology, Palaeoenvironment, and the History of Early Primates. 22nd International Senckenberg Conference Volume." T. Lehmann & S.F.K. Schaal (eds) p. 54-55. Senckenberg Gesellschaft für Naturforschung: Frankfurt.

〔産業財産権〕  
出願状況 (計 0 件)

取得状況 (計 0 件)

〔その他〕  
ホームページ等

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

江木 直子 (EGI NAOKO)

京都大学・霊長類研究所・助教

研究者番号: 80432334

### (2) 研究分担者

鏝本 武久 (TSUBAMOTO TAKEHISA)

岡山理科大学・地球環境科学部・研究員

研究者番号: 20522139

### (3) 連携研究者

該当なし