

令和 2 年 4 月 19 日現在

機関番号：14301

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2016～2019

課題番号：16K17828

研究課題名(和文) 初期ウシ族の爆発的放散と草原適応の検証

研究課題名(英文) Explosive diversification and adaptation to grassland of early Bovini

研究代表者

西岡 佑一郎(Nishioka, Yuichiro)

京都大学・霊長類研究所・研究員

研究者番号：00722729

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,100,000円

研究成果の概要(和文)：東南アジア大陸部における新第三紀の環境変化と初期ウシ族の多様化の関係を明らかにするため、ウシ科化石の記載と系統分類学的研究を行った。ミャンマーでは、後期中新世～鮮新世のイラワジ層(約900万、600万～400万、300万年前の3層準)から発見されたウシ科化石を分類し、種構成の年代変化を調べた。タイでは、ターチャン採砂場から後期中新世(約900万～800万年前)の化石群集を発掘し、ウシ科を分類した。結果として、600万年前頃までは東南アジア大陸部と南アジアで並行してウシ族が多様化した。以降両地域間の動物相の隔離が強まり、東南アジアでは固有種が出現したことが明らかになった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

未解決だった東南アジアの新第三紀ウシ科化石群集の実態を明らかにし、ウシ族の初期進化について生物地理学的観点から検証した。初期のウシ族は草原環境の拡大とともに急激に個体数を増やしたが、種分化や固有種の出現には植生変化よりも地形変化による地理的隔離が強く影響したことを化石記録に基づき証明した。

研究成果の概要(英文)：To understanding the relationship between environmental change and the diversification of early Bovini in the Neogene of continental Southeast Asia, I systematically examined bovid fossils. The bovid fossil assemblages from three stratigraphic units (ca. 9, 6-4, and 3 Ma) of the late Miocene to Pliocene Irrawaddy beds, Myanmar were classified in order to clear the stratigraphic change of species composition. Moreover, the bovid fossil assemblage from the late Miocene beds (ca. 9-8 Ma) on Tha Chang sandpits, Thailand were described. As results, it became clear that early species of the Bovini in continental Southeast Asia had had a faunal correlation with those in South Asia until 6 Ma, and then some Southeast Asian endemic species had diverged, owing to the increase of faunal separation at the Indo-Myanmar boundary.

研究分野：古哺乳動物学

キーワード：ウシ科 哺乳類 東南アジア ミャンマー タイ 化石 新生代

様式 C-19、F-19-1、Z-19（共通）

1. 研究開始当初の背景

後期中新世（約1200万～530万年前）、ヒマラヤ・チベット高原の隆起とモンスーンの発達に伴って世界規模の乾燥化が起き、ユーラシアとアフリカの各地で草原環境が拡大した（Cerling *et al.*, 1997）。ウシ属（*Bos*）やスイギュウ属（*Bubalus*）を含むウシ族（Bovini）は典型的な草原棲哺乳類であり、この時期の環境変化に伴って多様化した動物群である。南アジアのシワリク層からは様々なウシ科化石が発見されており、なかでもウシ族のステム・グループに位置づけられている *Selenoportax* と *Pachyportax* は草原環境への移行期（約1000万～800万年前）に生息した種群として重視されてきた（Bibi, 2007; Bibi *et al.*, 2009）。しかし、南アジアでは800万～300万年前の間でウシ族の化石記録が欠如しており、ウシ族のステム・グループからクラウン・クレード（*Bos*, *Bubalus* 等）への進化史が未解決であった。

研究代表者は、これまでミャンマーとタイで新第三紀哺乳類化石の発掘調査と系統分類学的研究を行ってきた。ミャンマーでは、約1300万～300万年前のイラワジ層から哺乳類化石が数千点発見されており、そのうち70%はウシ科化石が占めている。イラワジ層のウシ科化石の研究は1930-40年代以降全く更新されておらず、現代の古生物学的知見で分類を見直した上でウシ族の進化史を再考し、南アジアと東南アジアの動物相の交流状況、草原環境の拡大に伴った多様化について検証する必要がある。

2. 研究の目的

- (1) アジアの哺乳類化石に関する分類学的・層序学的研究を推進することで、ミャンマーのイラワジ層及びタイのターチャン採砂場の哺乳類化石群集の生層序年代を明らかにする。
- (2) イラワジ層から産出したウシ科化石を記載分類し、東南アジアにおける後期中新世から鮮新世の種構成変化と形態変化を明らかにする。また、南アジアのシワリク動物相との交流状況を明らかにする。
- (3) ターチャン採砂場から産出したウシ科化石を記載分類し、南アジア及びミャンマーとの動物相の交流状況を明らかにする。また、ウシ族のステム・グループ（*Selenoportax*, *Pachyportax*）について分類学的に再検討する。

3. 研究の方法

- (1) ミャンマー中部のイエーナンジャウン地域、チャインザウック地域、グウェビン地域に分布するイラワジ層と、タイ北東部コラート地域のターチャン採砂場を対象に地質調査と化石発掘調査を実施した。アジアとヨーロッパの新第三紀・第四紀哺乳類化石のデータを整理し、イラワジ層とターチャン採砂場の哺乳類化石群集の生層序年代を推定した。
- (2) イラワジ層から産出したウシ科化石（頭骨・角・歯）を同定し、記載分類した。異なる層準から得られた化石群集の種構成変化を追跡し、地質学的・地形学的データと対応づけて動物相の交流状況及び隔離プロセスについて考察した。比較標本は国立科学博物館、大阪市立自然史博物館、スミソニアン自然史博物館、アメリカ自然史博物館、パリ自然史博物館、バーゼル自然史博物館を訪問し、ウシ科の現生種とヨーロッパおよび南アジア産の化石種の形態を観察した。形態データは、形質観察、写真撮影、ノギス計測、シリコン型によるキャスト作成により収集した。
- (3) タイ北東部のコラート地域に分布するターチャン採砂場から産出したウシ科化石（頭骨・角）を同定し、記載分類、古生物地理学的考察を行った。比較標本と手法は上と同じ。

4. 研究成果

(1) 東南アジア、中国、日本の新第三紀・第四紀哺乳類化石に関するこれまでの研究を整理して哺乳類化石の生層序対比を行った結果、ウシ科化石が発見されたイエーナングャウン地域、チャインザウック地域、グウェビン地域のイラワジ層は、それぞれ後期中新世前期（約900万年前）、後期中新世末／前期鮮新世（約600万～400万年前の間）、後期鮮新世（約300万年前）であることが明らかになった（発表論文：西岡・高井，2018a, 2018b；西岡ほか，2018；高井ほか，2018）。また、ターチャン採砂場の哺乳類化石群集はイエーナングャウン地域の化石群集に相当することがわかり、学会発表を行った。

(2) イラワジ層の各層準から採取されたウシ科の頭骨及び角化石を分類した結果、イエーナングャウン地域からは2種 (*Helicoportax* sp., *Selenoportax vexillarius*)、チャインザウック地域からは7種 (Caprinae gen. et sp. indet., *Sivaportax dolabella*, *Tragoportax* sp., *Selenoportax vexillarius*, *Selenoportax falconeri*, *Pachyportax giganteus*, *Proleptobos birmanicus*)、グウェビン地域からは2種 (*Sivaportax dolabella*, *Proleptobos birmanicus*) が発見された。この他、産出層準が不明の産地から、*Duboisia* sp. と *Pachyportax latidens* が発見された。これらの種のうち、トラゴポルタキン族に含まれる *Helicoportax* と *Tragoportax*、ウシ族ステム・グループに含まれる *Selenoportax*, *Pachyportax* は、属または種レベルでシワリク層の種と一致しており、後期中新世において南アジアとミャンマーの間に動物相の交流が存在したことが明らかになった。さらに、チャインザウック地域から発見されたヤギ族の Caprinae gen. et sp. indet. は、ヨーロッパの後期中新世ピケルミ動物群を構成する *Palaeoreas* に類似していたことから、この時代の動物相の移入は南アジアからだけではなく、ヨーロッパからもあった可能性が高い。一方、トラゴポルタキン族（またはニルガイ族）の *Sivaportax* とウシ族の *Proleptobos* はイラワジ層の固有種で、これらが後期中新世末から鮮新世における優占種であることが判明した。したがって、ウシ科化石の種構成の年代変化に基づくと、後期中新世前期から後期中新世末の間に動物相の交流を隔てる障壁が出現した可能性が示唆され、おそらくインドとミャンマーの国境を縦断するインド・ビルマ山脈の隆起など地形変化が要因ではないかと推察される（図1）。

イラワジ層の各層準から産出したウシ科の類歯化石をエナメルパターンやサイズなどの形質で形態型として分類し、その産出頻度の年代変化を追跡した結果、後期中新世前期から後期中新世末の間に歯のエナメルパターンが複雑化していることが明らかになった。とくに上顎臼歯内部のエナメル褶曲や頬側面に張り出す肋と茎錐の発達が強くなる傾向が観察された。この変化は約900万～600万年前に起きた種の入替わりと草原環境への移行の関連と考えられる。以上の成果は、論文に公表した（発表論文：Nishioka *et al.*, 2019）。



図1 イラワジ層のウシ科化石群集に基づく南アジアと東南アジアの動物相隔離プロセス

(3) ターチャン採砂場から発見されたウシ科化石群集には *Selenoportax vexillarius*, *Selenoportax falconeri*, *Pachyportax giganteus* の3種が含まれており、イラワジ層やシワリク層の後期中新世哺乳類相と一致していたことから、この時代は南アジアから東南アジア大陸部にかけて、ウシ族のステム・グループが広く分布していたことが明らかになった（発表論文:Nishioka *et al.*, in press). イラワジ層の化石と合わせ、*Selenoportax*, *Pachyportax* 各種の保存状態の良い化石が多く発見されたため、種同定に必要な識別形質を見直し、各種の Diagnosis を再定義した。

(4) ターチャン採砂場から採取された層準不明のウシ科化石を報告し、ジャワ島の更新統から産出する *Duboisia santeng* に類似する種 (*D. aff. santeng*) に分類した（発表論文:Nishioka & Vidthayanon, 2018). 本種は、ジャワ島の固有種として知られていたが、それに類似した化石種がタイとミャンマーから発見されたため、東南アジア広域に分布していたことが明らかになった (Nishioka *et al.* 2019). タイとミャンマーの化石種はいずれも産出年代が不明であるが、ジャワ島の *Duboisia santeng* と形態がほとんど変わらないことから、おそらく同時代に生息していたのではないかと推察される。 *Duboisia* を含むニルガイ族は、南アジア系統 (*Boselaphus* と *Tetracerus*) と東南アジア系統 (*Duboisia*) で構成されており、これら両系統の分岐は研究成果 (1) で示した動物相の隔離プロセスを支持している。

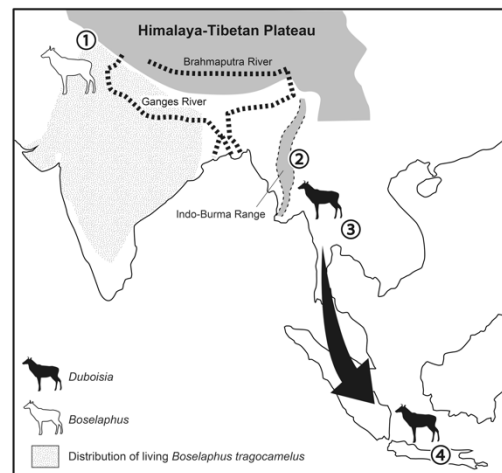


図2 ニルガイ族の分布と南アジア-東南アジア間に存在する生物地理境界

<引用文献>

- ① Bibi F (2007) Origin, paleoecology, and paleobiogeography of early Bovini. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 248, 60-72.
- ② Bibi F, Bukhsianidze M, Gentry AW, Geraads D, Kostopoulos DS, Vrba ES (2009) The fossil record and evolution of Bovidae: state of the field. *Palaeontologia Electronica*, 12. 3. 10A.
- ③ Cerling ET, Harris JM, MacFadden, BJ, Leakey MG, Quade J, Eisenmann V, Ehleringer JR (1997) Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary. *Nature* 389, 153-158.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計16件（うち査読付論文 15件 / うち国際共著 10件 / うちオープンアクセス 9件）

1. 著者名 Nishioka, Y., Vidthayanon, C., Hanta, R., Duangkrayom, J., Jintasakul, P.	4. 巻 -
2. 論文標題 Neogene Bovidae from Tha Chang Sandpits, Nakhon Ratchasima, Northeastern Thailand	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 The Thailand Natural History Museum Journal	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する
1. 著者名 西岡佑一郎	4. 巻 60
2. 論文標題 後頭骨基底部はウシ科化石の分類に役立つのか?	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 哺乳類科学	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Handa, N., Nishioka, Y., Duangkrayom, J., Jintasakul, P.	4. 巻 -
2. 論文標題 Brachypotherium perimense (Perissodactyla, Rhinocerotidae) from the Miocene of Nakhon Ratchasima, Northeastern Thailand, with comments on fossil records of Brachypotherium	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Historical Biology	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/08912963.2020.1723578	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する
1. 著者名 Nishioka, Y., Takai, M., Tsubamoto, T., Egi, N., Nishimura, T., Kono, R., Ogino, S., Thaug-Htike, Zin-Maung-Maung-Thein, Vidthayanon, C.	4. 巻 314
2. 論文標題 Bovidae (Mammalia, Artiodactyla) from the Neogene Irrawaddy beds, Myanmar	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Palaeontographica Abteilung A	6. 最初と最後の頁 11-68
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1127/pala/2019/0088	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Nishioka Y., Vidthayanon C.	4. 巻 21
2. 論文標題 First occurrence of Duboisia (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia) from Thailand	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Fossil Record	6. 最初と最後の頁 291-299
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.5194/fr-21-291-2018	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Duangkrayom J., Nishioka Y., Shaokun C., Jintasakul P., Thungprue N., Worawansongkham R.	4. 巻 2018-001
2. 論文標題 Proboscidean fossils (Mammalia) from the Quaternary deposits on Stegodon Cave, Thungwa, Satun Province, southern Thailand	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 WIAS Discussion Paper	6. 最初と最後の頁 1-19
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 西岡佑一郎, 鏑本武久, タウン・タイ, ジン・マウン・マウン・テイン, 高井正成	4. 巻 104
2. 論文標題 ミャンマー中部の新第三系イラワジ動物相: 奇蹄目・偶蹄目	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 化石	6. 最初と最後の頁 5-20
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 西岡佑一郎, 高井正成	4. 巻 103
2. 論文標題 ミャンマー中部の鮮新統から発見された骨化石密集層	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 化石	6. 最初と最後の頁 1-2
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 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	4. 巻 103
2. 論文標題 ミャンマー中部の新第三系の地質と動物相の変遷	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 化石	6. 最初と最後の頁 5-20
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 西岡佑一郎, 高井正成	4. 巻 103
2. 論文標題 ミャンマー中部の新第三系イラワジ動物相: 霊長目・トガリネズミ形目・齧歯目・兎形目	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 化石	6. 最初と最後の頁 21-36
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Stidham TA, Tsubamoto T, Zin-Maung-Maung-Thein, Thaug-Htike, Egi N, Nishioka Y, Maung-Maung, Takai M	4. 巻 19.2.36A
2. 論文標題 A night heron (Ciconiiformes, Ardeidae) and a stork (Ciconiidae) from the Pliocene of Myanmar (Burma)	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Palaeontologia Electronica	6. 最初と最後の頁 1-12
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Shimada K, Egi N, Tsubamoto T, Maung-Maung, Thaug-Htike, Zin-Maung-Maung-Thein, Nishioka Y, Sonoda T, Takai M	4. 巻 4161(2)
2. 論文標題 The extinct river shark <i>Glyphis pagoda</i> from the Miocene of Myanmar and a review of the fossil record of the genus <i>Glyphis</i>	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Zootaxa	6. 最初と最後の頁 237-251
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.11646/zootaxa.4161.2.6	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

〔学会発表〕 計13件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 2件）

1. 発表者名 西岡佑一郎
2. 発表標題 ニルガイ族（ウシ科）の化石記録と進化史
3. 学会等名 日本哺乳類学会2019年度大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 西岡佑一郎
2. 発表標題 草食動物の歯の進化傾向
3. 学会等名 日本進化学会第20回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 西岡佑一郎, 高井正成, 鏑本武久, 江木直子, タウンタイ, ジンマウンマウンティン
2. 発表標題 新第三紀ミャンマーにおけるウシ科群集の隔離過程
3. 学会等名 日本古生物学会2018年年会・総会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 西岡佑一郎・甲能直樹・工藤雄一郎
2. 発表標題 Proboselaphus watasei Matsumotoホロタイプの再発見
3. 学会等名 第167回日本古生物学会例会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 半田直人・西岡佑一郎
2. 発表標題 タイ北東部ナコンラチャシマより産出した中新世Brachypotherium (奇蹄目, サイ科)化石
3. 学会等名 第167回日本古生物学会例会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Duangkrayom J., Nishioka Y., Chen S., Jintasakul P., Thungprue N., Worawansongkham, R.
2. 発表標題 Quaternary mammalian fossils from Wang Kluai Cave, Thungwa, Satun, southern Thailand
3. 学会等名 第167回日本古生物学会例会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 西岡佑一郎・高井正成・河野礼子・タウンタイ・ジンマウンマウンテイン
2. 発表標題 ミャンマー中央部の後期中新世ホミノイド産地から発見されたウシ科化石群集に基づく年代考察
3. 学会等名 第71回日本人類学会大会シンポジウム
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 西岡佑一郎・Chavalit Vidthayanon
2. 発表標題 タイで初めて見つかったDuboisia属 (偶蹄目ウシ科)化石
3. 学会等名 第166回日本古生物学会例会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Nishioka Y, Nakaya H, Suzuki K, Ratanasthien B, Jintasakul P, Hanta R, Kunimatsu Y
2. 発表標題 Large fossil rodents from Thailand
3. 学会等名 76th Society of Vertebrate Paleontology (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 西岡佑一郎
2. 発表標題 アフリカとアジアをつなぐ新第三紀ウシ類の進化
3. 学会等名 第32回日本霊長類学会自由集会
4. 発表年 2016年

〔図書〕 計1件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
--	---------------------------	-----------------------	----