รายงานฉบับสมบูรณ์

# โครงการ "ความหลากหลาย และวิวัฒนาการ ของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมขนาดเล็กในประเทศไทย" (BRT 140033)

โดย

เยาวลักษณ์ ชัยมณี

พฤษภาคม 2544

24 พ.ค. 2544

# รายงานฉบับสมบูรณ์

# โครงการ "ความหลากหลาย และวิวัฒนาการ ของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมขนาดเล็กในประเทศไทย" (BRT 140033)

โดย

เยาวลักษณ์ ชัยมณี

พฤษภาคม 2544

BRT 140033

รายงานฉบับสมบูรณ์

# โครงการ "ความหลากหลาย และวิวัฒนาการ ของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมขนาดเล็กในประเทศไทย"

เยาวลักษณ์ ชัยมณี

สนับสนุนโดยโครงการพัฒนาองค์ความรู้และศึกษานโยบาย
การจัดการทรัพยากรชีวภาพในประเทศไทย (โครงการ BRT)

## กิตติกรรมประกาศ (Acknowledgement)

โครงการวิจัยนี้ได้รับทุนสนับสนุนจากโครงการพัฒนาองค์ความรู้และศึกษานโยบายการจัดการทรัพยากรชีวภาพในประเทศไทย ซึ่งร่วมมือจัดตั้งโดยสำนักงานกองทุนสนับสนุนการวิจัยและศูนย์พันธุวิศวกรรมและเทคโนโลยีชีวภาพแห่งชาติ รหัสโครงการ BRT 140033 และกรมทรัพยากรธรณี

BRT 140033

# บทคัดย่อ

สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมขนาดเล็กสามารถเป็นตัวบ่งชี้สภาพแวดล้อม และสภาพภูมิอากาศได้เป็นอย่างดี เนื่องจากมีความไวต่อสภาพแวดล้อม และสภาพอากาศที่เปลี่ยนแปลง และมีความหลากหลายสูง การศึกษาฟอสซิลสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมที่สะสมอยู่ตามถ้ำและโพรงหินปูน เป็นวิธีที่ดีที่สุดที่ทำให้ทราบถึงความหลากหลายทางชีวภาพ และระบบนิเวศน์วิทยาในอดีตของสัตว์เหล่านี้ กล่าวคือถ้ำและโพรงหินปูนเป็นบริเวณที่เหมาะสำหรับการสะสมตัวของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมขนาดเล็ก โดยเฉพาะอย่างยิ่ง สัตว์กัดแทะ สัตว์กินแมลง และ ค้างคาว โดยสัตว์เหล่านี้ได้จากสิ่งสำรอกของนกเค้าแมว หรือมูลสัตว์กินเนื้อขนาดเล็กที่มักล่าเหยื่อที่เป็นสัตว์ขนาดเล็ก ซากสัตว์เหล่านี้จะไหลมาสะสมตัวรวมกันอยู่ตามพื้นถ้ำหรือโพรงหินปูน ซึ่งเป็นแหล่งที่อยู่อาศัยของสัตว์นักล่าเหล่านี้ นานวันเข้าจะกลายเป็นฟอสซิล

ในประเทศไทยโดยเฉพาะอย่างยิ่งบริเวณภาคตะวันตกเป็นบริเวณที่น่าสนใจ เนื่องจากเป็นบริเวณที่มีภูเขาหินปูนและมีภูมิประเทศแบบคาร์สคือมีการสึกกร่อนเป็นถ้ำและโพรงหินจำนวนมากในภูเขาหินปูน นับเป็นแหล่งที่เหมาะสมสำหรับการสะสมตัวของฟอสซิล และมีความจำเป็นอย่างรีบด่วนในการสำรวจเพื่อค้นหาแหล่งสะสมตัวของฟอสซิลดังกล่าว เนื่องจากมีการระเบิดทำเหมืองหินจากภูเขาหินปูนบริเวณนี้เป็นจำนวนมาก การศึกษาที่ผ่านมาโดย Chaimanee (1998) พบแหล่งฟอสซิลประมาณ 20 แหล่ง ทั่วประเทศไทย แหล่งที่น่าสนใจพบฟอสซิลชนิดใหม่และมีอายุเก่าแก่ที่สุดที่ได้ทำการศึกษาได้แก่ บริเวณจังหวัดราชบุรี ซึ่งเป็นแหล่งชี้นำให้ทราบถึงศักยภาพของการค้นหาแหล่งฟอสซิลในบริเวณนี้และบริเวณใกล้เคียง

การศึกษาฟอสซิลสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมขนาดเล็กเหล่านี้ ทำโดยการวิเคราะห์เปรียบเทียบกับตัวอย่างสัตว์ปัจจุบันที่เก็บรวบรวมไว้ตามสถาบันวิจัย และพิพิธภัณฑ์ต่าง ๆ เนื่องจากฟอสซิลสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมขนาดเล็กเหล่านี้มีลักษณะใกล้เคียงกับสัตว์ปัจจุบันมาก การศึกษาในขั้นรายละเอียดสามารถทำให้เราทราบถึงวิวัฒนาการของสัตว์แต่ละชนิด บริเวณที่มีการแผ่กระจายของสัตว์เหล่านี้ในอดีต การเปลี่ยนแปลงของกลุ่มสัตว์เหล่านี้ในแต่ละบริเวณในช่วงเวลาต่าง ๆ แหล่งกำเนิดและวิวัฒนาการของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมขนาดเล็กเหล่านี้ นอกจากนี้ยังช่วยบ่งชี้ให้ทราบถึงการเปลี่ยนแปลงสภาพแวดล้อม และสภาพอากาศในอดีตได้เป็นอย่างดี

การศึกษาครั้งนี้สำรวจพบแหล่งฟอสซิลจำนวน 7 แหล่ง ในจังหวัดกาญจนบุรี ราชบุรี และเพชรบุรี พบฟอสซิลสัตว์กัดแทะจำนวน 34 ชนิด เป็นฟอสซิลชนิดใหม่ 5 ชนิด เป็นกระรอกบิน 1 ชนิด และหนู 4 ชนิด ฟอสซิลที่พบครั้งนี้ยืนยันว่าสภาพแวดล้อมและภูมิอากาศของประเทศไทยเปลี่ยนแปลงตลอดเวลา เมื่อประมาณ 3-4 ล้านปีก่อนมีสภาพเป็นทุ่งหญ้าสลับกับพื้นที่ป่า ต่อมาในช่วงไพลสโตซีนตอนกลางอากาศค่อนข้างแห้งแล้งและหนาวเย็นกว่าปัจจุบันพื้นที่อยู่อาศัยของสัตว์หลายชนิดแตกต่างจากปัจจุบันมาก เมื่อหมดยุคน้ำแข็งอากาศอบอุ่นขึ้น พื้นที่ป่ามีเพิ่มมากขึ้นสัตว์เหล่านี้ปรับตัวและแพร่พันธุ์จนมีความหลากหลายสูงดังปัจจุบัน

BRT 140033


## Abstract

Caves and fissure fillings are the most suitable places for the accumulation of vertebrate fossils material. However, in most cases, the fossil concentration of bones is the result of predator activity, either small (owls) or large (carnivores) and in these cases, the fossil communities show an association of species well representative of the corresponding ecosystem. Therefore, to reconstruct the history of biodiversity and the processes of the deposits, the study of karstic fissures and caves fillings is the best approach. They are numerous, and usually yield very abundant fossil microvertebrates, specially for the late Tertiary and the Quaternary periods. Additionally, preservation of bone is enhanced by the limited amount of weathering within caves and their alkaline environment.

There are many caves opened in limestone mountains all over Thailand but Western Thailand especially Kanchanaburi area provide an exceptionally high number of karstic fissures and caves. This area is also the most active area in Thailand for limestone mining, because of its proximity from Bangkok. Therefore, a detailed survey of limestone quarries of Kanchanaburi area provides the easiest way to find new localities rich in fossils.

Small mammals are good indicators for paleoenvironment and paleoclimatic conditions because they are extremely depend on vegetation cover and nature. They are also easy to identify at the species level with the help of their teeth and on the basis of a comparative study with extant species. The fossil communities can include extinct species, species which show more primitive characters than the extant ones, extant species which had different geographic distribution in the past and also numerous extant species. Therefore the study of the changes in species composition through the Plio-Pleistocene will bring important information concerning the origin and evolution of the extant micromammals communities, but also on the paleoenvironmental changes which were driving these changes. The study of karstic and cave micromammals is the most promising way to understand the history of biodiversity.

Seven localities were discovered from this study. Thirty-four species of rodent were found, of these 5 species are new. These fossils show that environment and climate change through time from grassland mixed with forest at 3-4 million years ago developed to forest as present day. The radiation of rodent is related to the development of forest.

# บทสรุปสำหรับผู้บริหาร

สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมขนาดเล็กจำพวกสัตว์กัดแทะมีมากกว่า 2,000 ชนิดหรือเกือบครึ่งหนึ่งของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมทั้งหมดในโลกนี้ สัตว์เหล่านี้สามารถเป็นตัวบ่งชี้สภาพแวดล้อมและสภาพภูมิอากาศเนื่องจากมีความไวต่อความเปลี่ยนแปลงที่เกิดขึ้น นอกจากนี้ยังมีความหลากหลายสูง มีความสำคัญต่อระบบนิเวศน์วิทยา และมีความเกี่ยวข้องกับมนุษย์สูงเนื่องจากเป็นพาหะนำโรค และเป็นแหล่งเชื้อโรคต่าง ๆ หลายชนิด การแพร่กระจายของสัตว์เหล่านี้ขึ้นกับสภาพแวดล้อมและสภาพภูมิอากาศที่เปลี่ยนแปลง การศึกษาเพื่อเข้าใจประวัติความเป็นมาและวิวัฒนาการของสัตว์เหล่านี้จะช่วยในการคาดคะเนแนวทางการดำเนินชีวิตของสัตว์เหล่านี้ในอนาคตซึ่งเกี่ยวพันกับการแพร่กระจายของโรคต่าง ๆ ที่เกี่ยวข้องด้วย

การศึกษาฟอสซิลของสัตว์กัดแทะเป็นวิธีเดียวที่ทำให้เราทราบประวัติความเป็นมาและวิวัฒนาการของสัตว์เหล่านี้ โดยศึกษาฟอสซิลที่สะสมตัวอยู่ตามถ้ำหรือโพรงหินปูนซึ่งเป็นแหล่งสะสมตัวที่เหมาะสมที่สุดสำหรับฟอสซิลสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมขนาดเล็ก การศึกษาครั้งนี้พบฟอสซิลสัตว์กัดแทะราว 34 ชนิด เป็นชนิดใหม่ 5 ชนิด และทราบว่าสัตว์กัดแทะเมื่อประมาณ 3-4 ล้านปีก่อนแตกต่างจากปัจจุบันมาก สัตว์หลายชนิดสูญพันธ์ไปเนื่องจากไม่สามารถปรับตัวต่อสภาพแวดล้อมและสภาพภูมิอากาศที่เปลี่ยนแปลงได้ ในช่วงเวลาดังกล่าวพื้นที่ประเทศไทยจะมีสภาพค่อนข้างแห้งแล้งมีทุ่งหญ้าสลับกับพื้นที่ป่า ต่อมาช่วงยุคน้ำแข็งมีสัตว์หลายชนิดเคลื่อนย้ายอพยพ บางชนิดมีพื้นที่อยู่อาศัยลดลง และบางชนิดปรับตัวมีขนาดใหญ่ขึ้น เมื่อหมดยุคน้ำแข็งอากาศอบอุ่นขึ้น พื้นที่ป่ามีเพิ่มมากขึ้น ทำให้สัตว์เหล่านี้ปรับตัวอีกครั้งและประสบความสำเร็จจนมีความหลากหลายสูงดังที่เป็นอยู่ในปัจจุบัน

## Summary

Rodents represent the most diverse mammalian order with more than 2,000 extant species. They play an important role in the ecosystems and strongly interact with human, as potential plagues, as vectors of parasites or as reservoirs of diseases. Their distribution is mostly controlled by climatic conditions and associated plant communities. Because of their importance and the forecasting of future climatic changes, it is critical to understand their evolution and the history of their distribution through time. The aim of this project is to reconstruct the history and evolution of rodents in Thailand especially Central Thailand and to study how and when the modern communities of rodents did appear. Several fossiliferous localities from caves deposits and fissure fillings demonstrated that the rodent faunas has underwent drastic changes during the last 3-4 million years in Central Thailand. At this time, several species, now extinct, document the presence of large areas of grasslands. Among them, some species occur only in Assam today were widely distributed all over Thailand during glacial period, in association with some extinct species of surprising large size. Alternatively, some species presently restricted South of the Kra Isthmus expanded their territory to Central Thailand during the warmer period of the Middle Pleistocene. Nevertheless, during most of the Quaternary period, grassland and forests were developed over Thailand. It is only since the end of the last glacial period that forest habitat became largely dominant.

# สารบัญ


| | หน้า |
|---|---|
| กิตติกรรมประกาศ | |
| บทคัดย่อ | |
| บทสรุปสำหรับผู้บริหาร | |
| สารบัญตาราง | |
| สารบัญภาพ | |
| บทนำ | 1 |
| วัตถุประสงค์ | 3 |
| บริเวณที่ทำการศึกษา | 3 |
| วิธีการดำเนินการ | 4 |
| การหาอายุสัมพัทธ์ | 4 |
| การบรรยายลักษณะฟันสัตว์ | 7 |
| ผลการดำเนินการ | 7 |
| บริเวณที่ทำการศึกษาและฟอสซิล | 12 |
| ความสำคัญของฟอสซิลที่พบ | 18 |
| สภาพแวดล้อมและสภาพภูมิอากาศโบราณ | 23 |
| ลำดับชั้นชีวภาพ | 24 |
| การเผยแพร่ผลงาน | 24 |
| ปัญหาอุปสรรคพร้อมแนวทางแก้ไข | 25 |
| สรุปผลการวิจัย | 26 |
| เอกสารอ้างอิง | 27 |
| รายงานประกอบ | |

# สารบัญตาราง


| | | หน้า |
|---|---|---|
| **ตารางที่** 1 | ฟอสซิลสัตว์กัดแทะที่ค้นพบในแหล่งต่าง ๆ ที่ทำการศึกษา | 11 |
| **ตารางที่** 2 | ตารางแสดงความสัมพันธ์ของอายุ แหล่งฟอสซิล และฟอสซิลหลัก | 24 |

# สารบัญภาพ


| | | หน้า |
|---|---|---|
| ภาพที่ 1 | ไดอะแกรมแสดงสัดส่วนของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมประเภทต่าง ๆ ในประเทศไทย | 2 |
| ภาพที่ 2 | ไดอะแกรมแสดงสัดส่วนของสัตว์กัดแทะในประเทศไทย | 2 |
| ภาพที่ 3 | แหล่งฟอสซิลที่ทำการศึกษา | 5 |
| ภาพที่ 4 | การละลายตัวอย่างหินตะกอนที่มีฟอสซิล | 6 |
| ภาพที่ 5 | การบรรยายลักษณะฟันหนู (Murinae) | 8 |
| ภาพที่ 6 | การบรรยายลักษณะฟันบนและล่างของกระรอกบิน (Petauristinae) | 9 |
| ภาพที่ 7 | การบรรยายลักษณะฟันของกระรอก (Sciurinae) | 10 |
| ภาพที่ 8 | โพรงหินปูนที่มีการสะสมตัวของตะกอนซึ่งพบจำนวนมากในบริเวณแหล่งเขาคันหอก จังหวัดกาญจนบุรี | 11 |
| ภาพที่ 9 | เก็บตัวอย่างตะกอนจำนวนมากจากโพรงหินปูนบริเวณแหล่งเขาทะโมน จังหวัดเพชรบุรี | 19 |
| ภาพที่ 10 | ฟอสซิลหัวกระโหลกลิงที่มีสภาพสมบูรณ์ จากแหล่งเขาคันหอก จังหวัดกาญจนบุรี | 22 |

# บทนำ

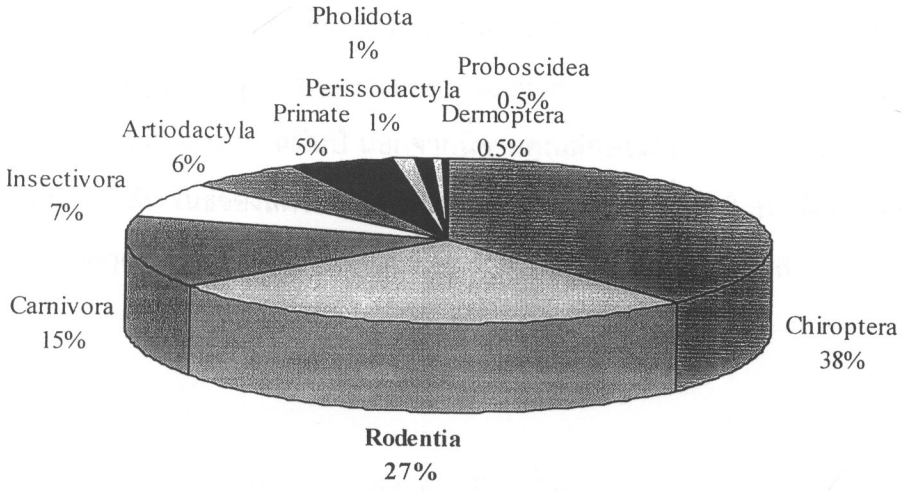
สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมขนาดเล็กในประเทศไทย มีความหลากหลายสูงคิดเป็น 71% ของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมทั้งหมด โดยแบ่งออกเป็นสัตว์จำพวกกัดแทะ (Rodentia) 27% ค้างคาว (Chioptera) 37 % และสัตว์จำพวกกินแมลง (Insectivora) 7% (**ภาพที่** 1) สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมขนาดเล็กเหล่านี้สามารถเป็นตัวบ่งชี้สภาพแวดล้อม และสภาพภูมิอากาศได้เป็นอย่างดี เนื่องจากมีความไวต่อการเปลี่ยนแปลงของสภาพแวดล้อม และสภาพอากาศ การศึกษาฟอสซิลสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมที่สะสมอยู่ตามถ้ำและตามโพรงหินปูน เป็นวิธีที่ดีที่สุดที่ทำให้ทราบถึงความหลากหลายทางชีวภาพ และระบบนิเวศน์วิทยาในอดีต กล่าวคือถ้ำและโพรงหินปูนเป็นแหล่งสะสมตัวที่เหมาะสมที่สุดสำหรับฟอสซิลสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมขนาดเล็กเหล่านี้ ฟอสซิลเหล่านี้ส่วนใหญ่เกิดจากการสะสมตัวจากสิ่งสำรอกของนกเค้าแมว หรือ จากมูลสัตว์กินเนื้อขนาดเล็ก ที่มักล่าเหยื่อที่มีขนาดเล็กเป็นอาหาร โดยสัตว์นักล่าเหล่านี้มีที่อยู่อาศัยตามถ้ำ และซากสัตว์เหล่านี้จะสะสมตัวตามถ้ำและโพรงหินปูนดังกล่าว

ในจำพวกสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมทั้งหมด สัตว์กัดแทะเป็นสัตว์ที่ประสบความสำเร็จมากที่สุดเนื่องจากมีจำนวนมาก มีความหลากหลายชนิดสูง และแพร่พันธุ์ได้อย่างรวดเร็ว สัตว์จำพวกกัดแทะในประเทศไทยมีประมาณ 30 สกุล (genera) 67 ชนิด (species) แบ่งเป็น 3 ตระกูล ได้แก่ หนู (Muridae) กระรอก (Sciuridae) และ เม่น (Hystricidae) โดยเป็นพวกหนูมากที่สุดถึง 58% กระรอก 39% และเม่น 3% สัตว์ตระกูลหนู (Muridae) แบ่งออกได้ 3 ตระกูลย่อย ได้แก่ หนู (Murinae) มี 35 ชนิด หนูน้ำ (Avicolinae) มีเพียง 1 ชนิด และอ้น (Rhizomyinae) มี 3 ชนิด สัตว์ตระกูลกระรอก (Sciuridae) แบ่งเป็น 2 ตระกูลย่อย ได้แก่ กระรอกบิน (Petauristinae) มี 10 ชนิด และกระรอก (Sciurinae) มี 16 ชนิด ส่วน เม่น (Hystricidae) มีเพียง 2 ชนิดเท่านั้น (Musser and Carleton, 1993) (Corbet and Hill, 1992) และ(Lekagul and McNeely, 1977) ดัง**ภาพที่** 2

สัตว์กัดแทะเฉพาะถิ่นของไทย มี 2 ชนิด (Marshall, 1976) เป็นสัตว์จำพวกหนู ได้แก่ หนูขนเสี้ยนเขาหินปูน (*Niviventer hinpoon*) พบบริเวณถ้ำที่ ภูน้ำตก อำเภอแก่งคอย จังหวัดสระบุรี ต่อมาพบเพิ่มเติมบริเวณเขาหินปูนในจังหวัดลพบุรี อีกชนิดหนึ่งคือหนูถ้ำ (*Leopoldamys neilli*) พบอยู่บริเวณเดียวกันกับหนูขนเสี้ยนเขาหินปูน ในบริเวณภูเขาหินปูนบริเวณภาคกลางของไทย โดยจุดที่ค้นพบได้แก่ บริเวณอำเภอแก่งคอย จังหวัดสระบุรี ต่อมาพบเพิ่มเติมบริเวณซอกเขาหินปูนที่อำเภอไทรโยค จังหวัดกาญจนบุรี

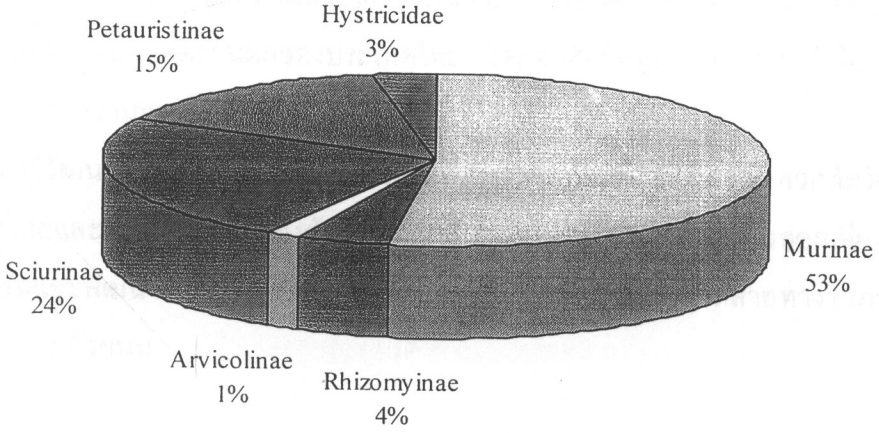
การสำรวจและศึกษาฟอสซิลสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมขนาดเล็กจากแหล่งสะสมตัวตามถ้ำและตามโพรงหินปูนในประเทศไทย เพิ่งเริ่มมีการศึกษาในราวปี 2533 การศึกษาเริ่มแรกโดยการเก็บตัวอย่างฟอสซิล

**The relative abundance of mammals (species) in Thailand**




**ภาพที่** 1. ไดอะแกรมแสดงสัดส่วนของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมชนิดต่าง ๆ ในประเทศไทย

**The relative abundance of extant rodents (species) in Thailand**




**ภาพที่** 2. ไดอะแกรมแสดงสัดส่วนของสัตว์กัดแทะในประเทศไทย

เหล่านี้จากแหล่งภูเขาหินปูน และถ้ำจากหลาย ๆ บริเวณทั่วประเทศ จากการสำรวจที่ผ่านมาทำให้ค้นพบแหล่งสะสมตัวของฟอสซิลประมาณ 20 แหล่ง และพบฟอสซิลสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมขนาดเล็กจำพวกสัตว์กัดแทะชนิดใหม่ ๆ หลายชนิด เมื่อทำการศึกษาทำให้ทราบรายละเอียดของชนิด อายุ สภาพแวดล้อม และสภาพภูมิอากาศ ของฟอสซิลสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมขนาดเล็กในประเทศไทย ตั้งแต่ตอนปลายยุคเทอร์เชียรี่ถึงยุคควอเทอร์นารี ประมาณ 3 ล้าน ถึง 2 หมื่นปี นอกจากนี้จากคุณลักษณะของฟอสซิลที่ค้นพบสามารถทราบถึงวิวัฒนาการ และความสัมพันธ์ของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมขนาดเล็กเหล่านี้ได้เป็นอย่างดี (Chaimanee, 1998; Chaimanee and Jaeger, 1993, 1998; Chaimanee et al.,1993a, 1993b, 1996)

## วัตถุประสงค์

1. เพื่อศึกษาความหลากหลาย (Biodiversity) ของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมขนาดเล็ก ได้แก่ สัตว์กัดแทะ สัตว์กินแมลง และค้างคาว (Rodentia, Insectivora and Chiroptera) ที่พบตามถ้ำ และโพรงหินปูน (Caves and fissure fillings) ในยุคเทอร์เชียรี และ ควอเทอร์นารี่บริเวณ ภาคตะวันตกของประเทศไทย โดยในขั้นแรกจะเน้นเฉพาะ สัตว์กัดแทะ (Rodentia) ก่อน

2. เพื่อวิเคราะห์เปรียบเทียบฟอสซิลสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมขนาดเล็ก กับ สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมขนาดเล็ก ที่อาศัยอยู่ในบริเวณนี้ในปัจจุบัน

3. เพื่อนำไปประยุกต์ใช้ในการจัดทำลำดับชั้นชีวภาพ (Biostratigraphy) โดยอาศัยข้อมูลจากกลุ่มฟอสซิลสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมขนาดเล็ก (Fossil assemblage)

4. เพื่อสร้างแบบจำลองสภาพแวดล้อมและสภาพภูมิอากาศในอดีต (Paleoenvironment and Paleoclimate) ของพื้นที่บริเวณภาคตะวันตกของประเทศไทย โดยอาศัยข้อมูลจากกลุ่มสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมขนาดเล็กเหล่านี้ ในการตีความหมาย

5. เพื่อทราบถึงวิวัฒนาการ (Evolution) ของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมขนาดเล็ก จำพวกสัตว์กัดแทะ (Rodentia) ในประเทศไทยและความสัมพันธ์ของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมในบริเวณเอเชียตะวันออกเฉียงใต้

6. เพื่อส่งเสริมและพัฒนาความรู้ แก่นักศึกษาที่สนใจในด้านความหลากหลายทางชีวภาพและวิวัฒนาการของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม

## บริเวณที่ทำการศึกษา

บริเวณที่ทำการศึกษาครั้งนี้ ได้แก่บริเวณจังหวัด กาญจนบุรี ราชบุรี และเพชรบุรี เนื่องจากเป็นบริเวณที่มีภูเขาหินปูนจำนวนมาก มีภูมิประเทศแบบคาร์สคือภูเขาที่มีการกัดเซาะสูงทำให้มีรอยแตกและโพรงถ้ำจำนวนมากที่เหมาะสมสำหรับการสะสมตัวของฟอสซิล มีการทำเหมืองหินปูนจำนวนมาก และจาก

การศึกษาที่ผ่านมามีการค้นพบฟอสซิลชนิดใหม่ ๆ หลายชนิดในพื้นที่บริเวณนี้ การดำเนินงานได้ทำการสำรวจค้นหาแหล่งสะสมตัวฟอสซิล โดยเน้นทำการสำรวจหาตามบริเวณเหมืองหินปูนที่มีการดำเนินอยู่ในปัจจุบัน และที่ได้เลิกดำเนินการไปแล้ว เนื่องจากเป็นบริเวณที่สามารถเข้าถึงพื้นที่ได้ง่าย และบริเวณที่มีการทำเหมืองจะมีการระเบิดภูเขาและขนย้ายหินออกอย่างรวดเร็วทุกวัน ถ้าไม่ทำการสำรวจเก็บตัวอย่างโดยรีบด่วนข้อมูลหลักฐานทางฟอสซิลก็จะสูญหายไป การศึกษาครั้งนี้ได้ค้นพบแหล่งสะสมตัวฟอสซิลใหม่ ๆ หลายบริเวณ แต่บางบริเวณจะมีปริมาณฟอสซิลน้อยไม่เพียงพอสำหรับการศึกษาในขั้นรายละเอียด แหล่งสะสมตัวฟอสซิลที่ได้ทำการศึกษารายละเอียดครั้งนี้มีจำนวน 7 แหล่ง ได้แก่ แหล่ง KK Marble, แหล่งถ้ำแก้ว และแหล่งเขาคันหอก ในจังหวัดกาญจนบุรี แหล่งเขาสามง่าม, แหล่งเขาอ่างหิน และแหล่งเขาถ้ำพระเอก ในจังหวัดราชบุรี และแหล่งเขาทะโมน ในจังหวัดเพชรบุรี ดัง**ภาพที่** 3

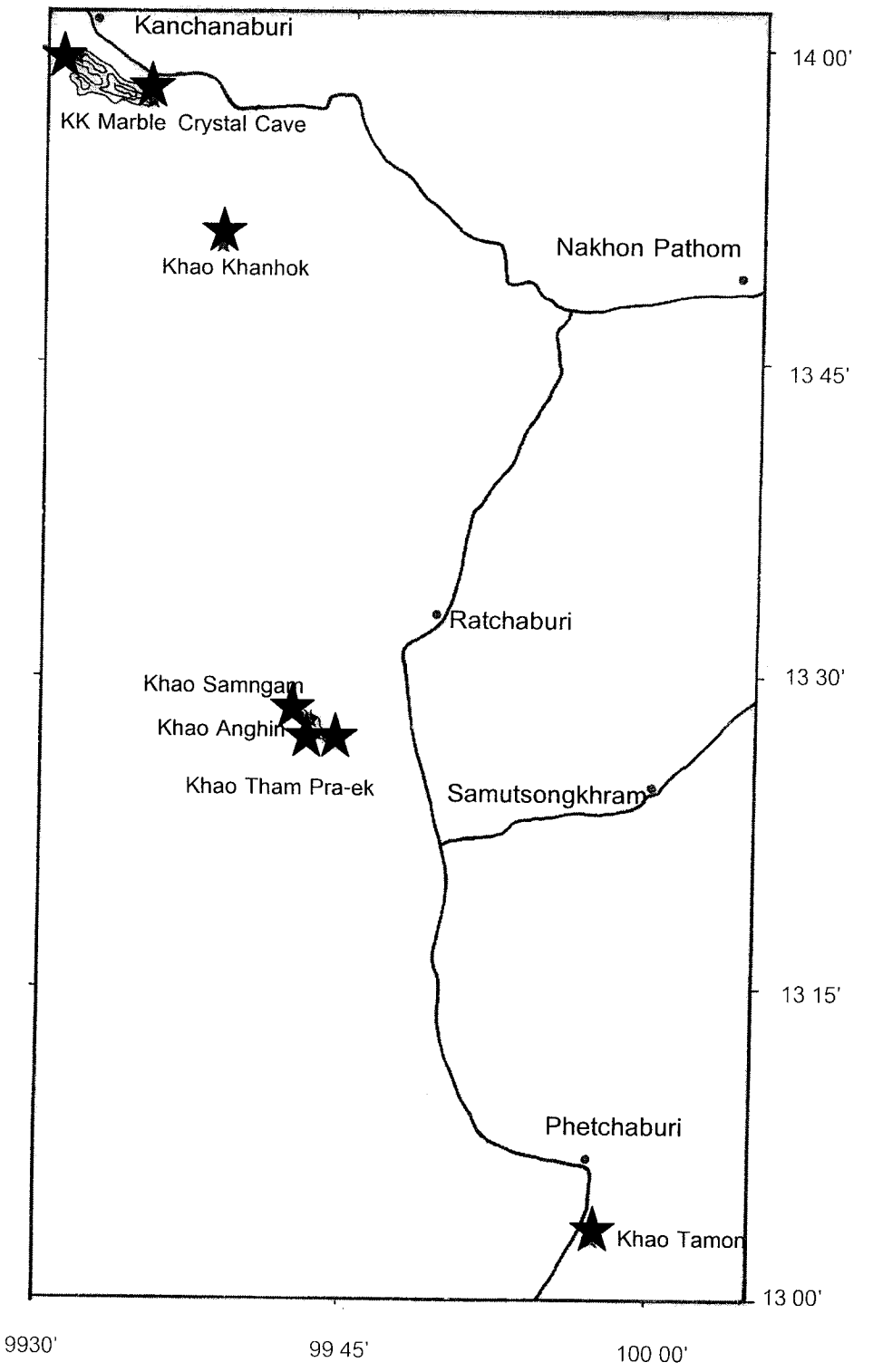
## วิธีการดำเนินการ

การศึกษาวิจัย ฟอสซิลสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมขนาดเล็ก ในพื้นที่บริเวณภาคตะวันตกของประเทศไทย เริ่มดำเนินการโดยการออกสำรวจค้นหาแหล่งที่มีการสะสมตัวของฟอสซิล โดยมุ่งสำรวจบริเวณภูเขาหินปูนจากบริเวณถ้ำ หรือตามเหมืองหินปูน เมื่อพบแหล่งดังกล่าวจะทำการเก็บตัวอย่างที่มีฟอสซิลให้ได้ตัวอย่างจำนวนมากจากหลายบริเวณ ตัวอย่างเหล่านี้จะถูกนำเข้าห้องปฏิบัติการ และทำการละลายด้วยกรดฟอร์มิคเจือจางประมาณ 10% เพื่อละลายสารที่เชื่อมตะกอนออก นำตัวอย่างที่ละลายแล้วมาล้างด้วยน้ำ ตัวอย่างที่ได้ถูกนำมาร่อนโดยตระแกรงร่อนขนาดประมาณ 0.7 มิลลิเมตร นำส่วนที่เหลือบนตะแกรงมาตากให้แห้ง ตัวอย่างที่ยังไม่ละลายให้ใส่กรดใหม่ ทำซ้ำจนตัวอย่างเหล่านี้ละลายหมด (**ภาพที่** 4) นำตะกอนที่ละลายแล้วมาตากแห้งแล้วมาคัดเลือกเอาฟอสซิลออกภายใต้กล้องขยาย ซึ่งจะได้ส่วนกระดูกและฟัน มาทำการศึกษาวิจัยต่อไป

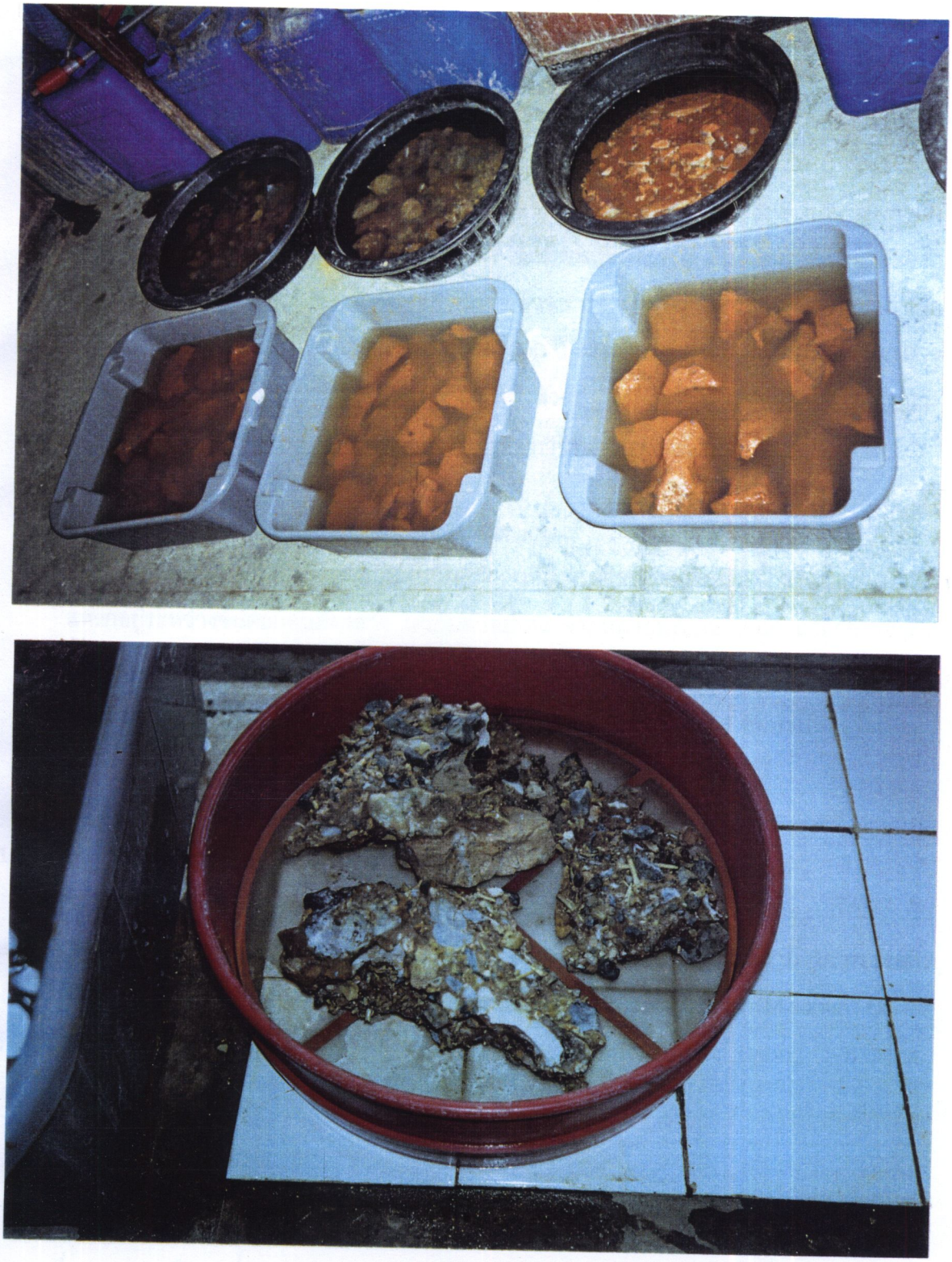
ส่วนที่มีประโยชน์ในการวิจัยมากที่สุด ได้แก่ ชิ้นส่วนฟัน เนื่องจากสัตว์แต่ละชนิดมีลักษณะฟันที่บ่งชี้เฉพาะตัว และฟันเป็นส่วนที่แข็งแรงที่สุดที่เหลืออยู่เนื่องทนทานต่อการสึกกร่อนได้เป็นอย่างดี โดยจะนำมาศึกษาวิเคราะห์เปรียบเทียบกับฟอสซิลที่ศึกษามาแล้วและฟันสัตว์ปัจจุบัน ที่มีเก็บไว้ตามพิพิธภัณฑ์ต่าง ๆ โดยทำการจำแนกชนิด วัดขนาด ศึกษาในขั้นรายละเอียด ถ่ายภาพรายละเอียดของฟันโดยใช้วิธีการถ่ายภาพแบบสแกนนิงอิเลคตรอนไมโครสโคพ และจัดทำรายงานผลจากการศึกษาต่อไป

**การหาอายุสัมพัทธ์** (Absolute Dating)

การบอกอายุที่แน่นอนของฟอสซิลที่พบทำได้ยากมากเนื่องจากฟอสซิลพบอยู่ในแหล่งสะสมตัวที่เป็นถ้ำหรือโพรงหินที่ไม่มีลำดับชั้นหินในการสะสมตัวของตะกอน โพรงถ้ำแต่ละโพรงถือเป็นอิสระต่อกันไม่




ภาพที่ 3 แหล่งฟอสซิลที่ทำการศึกษา



**ภาพที่** 4 การละลายตัวอย่างหินตะกอนที่มีฟอสซิลในห้องปฏิบัติการโดยใช้กรดฟอร์มิกเจือจาง ล้างด้วยน้ำ แล้วร่อนด้วยตะแกรงร่อนขนาด 0.7มิลลิเมตร ทำซ้ำจนตะกอนละลายหมดเหลือเพียงฟอสซิลกระดูกและฟันสัตว์เพื่อนำมาศึกษาต่อไป

สามารถบอกความสัมพันธ์กันโดยตรงได้ เพื่อสร้างความสัมพันธ์ระหว่างกลุ่มฟอสซิลจึงต้องมีค่าอายุจากวิธีทางกายภาพหรือเคมีช่วยในการหาอายุประกอบ ในการศึกษาครั้งนี้ได้หาอายุสัมพัทธ์ประกอบ 2 วิธี ได้แก่

1. ***การหาอายุจากขั้วแม่เหล็กโลกโบราณ*** *(Paleomagnetic Dating)* –
เพื่อทราบอายุโดยประมาณของชั้นตะกอนที่มีฟอสซิลสะสมตัว โดยเปรียบเทียบทิศทางขั้วแม่เหล็กที่บันทึกอยู่ในชั้นหินกับทิศทางมาตรฐานที่ใช้เปรียบเทียบ ได้เก็บตัวอย่างเพื่อหาค่าจากแหล่ง KK Marble และแหล่งเขาคันหอก พบว่า ตัวอย่างจากแหล่ง KK Marble ให้ขั้วแม่เหล็ก reverse แสดงว่าตัวอย่างนี้มีอายุ มากกว่า 700,000 ปี เนื่องจากขั้วแม่เหล็กโลกตั้งแต่ 700,000 ปีจนถึงปัจจุบันเป็นขั้วแม่เหล็กแบบ normal ส่วนตัวอย่างอื่นวัดค่าไม่ได้อาจเนื่องจากมีแร่บางชนิดที่เข้ามาแทรกภายหลังการตกตะกอนเข้าไปรบกวนทิศทางขั้วแม่เหล็ก

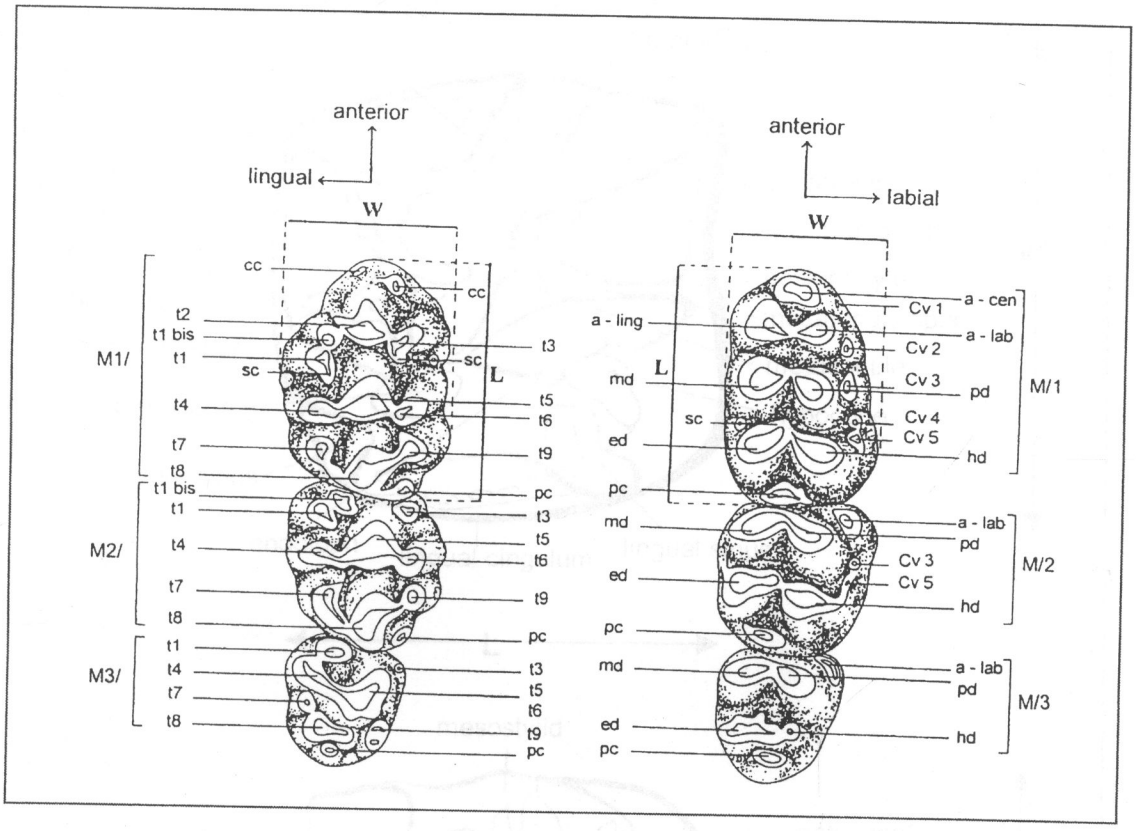
2. ***การหาอายุโดยวิธีกัมมันตภาพรังสี*** *(U/Th Dating)* –
โดยเก็บตัวอย่างสายแร่แคลไซด์ที่ปิดทับชั้นตะกอนที่มีฟอสซิลสะสมตัวอยู่ หรือชั้นแคลไซด์ที่แทรกอยู่ระหว่างชั้นตะกอนดังกล่าว ได้เก็บตัวอย่างแร่จากหลายบริเวณ ได้แก่ ถ้ำแก้ว, เขาคันหอก และเขาทะโมนไปทำการตรวจสอบหาอายุดังกล่าว ตัวอย่างแคลไซด์จากถ้ำแก้ว และเขาคันหอก ไม่สามารถหาค่าได้เนื่องจากสายแร่ที่เก็บมาไม่บริสุทธิ์พอ มีตะกอนปะปนอยู่ในเนื้อแร่จำนวนมาก ส่วนตัวอย่างแคลไซด์จากเขาทะโมนได้อายุประมาณ 400,000 ปี

**การบรรยายลักษณะฟันสัตว์** (Dental Nomenclature)

เนื่องจากสัตว์กัดแทะที่ทำการศึกษาครั้งนี้มี 3 กลุ่มใหญ่ ๆ ได้แก่ พวกหนู (Murinae) กระรอกบิน (Petauristinae) และกระรอก (Sciurinae) การศึกษาเปรียบเทียบลักษณะฟันของสัตว์เหล่านี้ใช้การบรรยายลักษณะฟันสัตว์กัดแทะ โดยพวกหนู (Murinae) ใช้การบรรยายลักษณะตามวิธีของ Misonne (1969) สำหรับสัตว์กัดแทะพวกกระรอกบินและกระรอก ใช้การบรรยายลักษณะตามวิธีของ Dehm (1962) และ McKenna (1962) **ดังภาพที่** 5, 6, 7 **ตามลำดับ**

## ผลการดำเนินงาน

เนื่องจากการศึกษาที่ผ่านมาพบว่าภาคตะวันตกของประเทศไทยเป็นบริเวณที่มีแนวโน้มในการค้นพบฟอสซิลสัตว์มีกระดูกสันหลังโดยเฉพาะอย่างยิ่งสัตว์กัดแทะชนิดใหม่หลายชนิด การศึกษาครั้งนี้จึงเน้นศึกษาในขั้นรายละเอียดเฉพาะบริเวณ เนื่องจากบริเวณภาคตะวันตกมีศักยภาพในการพบฟอสซิลได้ง่ายและฟอสซิลที่พบมีความน่าสนใจสูง ผลการศึกษาครั้งนี้พบแหล่งฟอสซิลและฟอสซิลชนิดใหม่ ๆ เพิ่มขึ้น รายละเอียดของฟอสซิลที่พบในแต่ละบริเวณแสดงใน**ตารางที่** 1

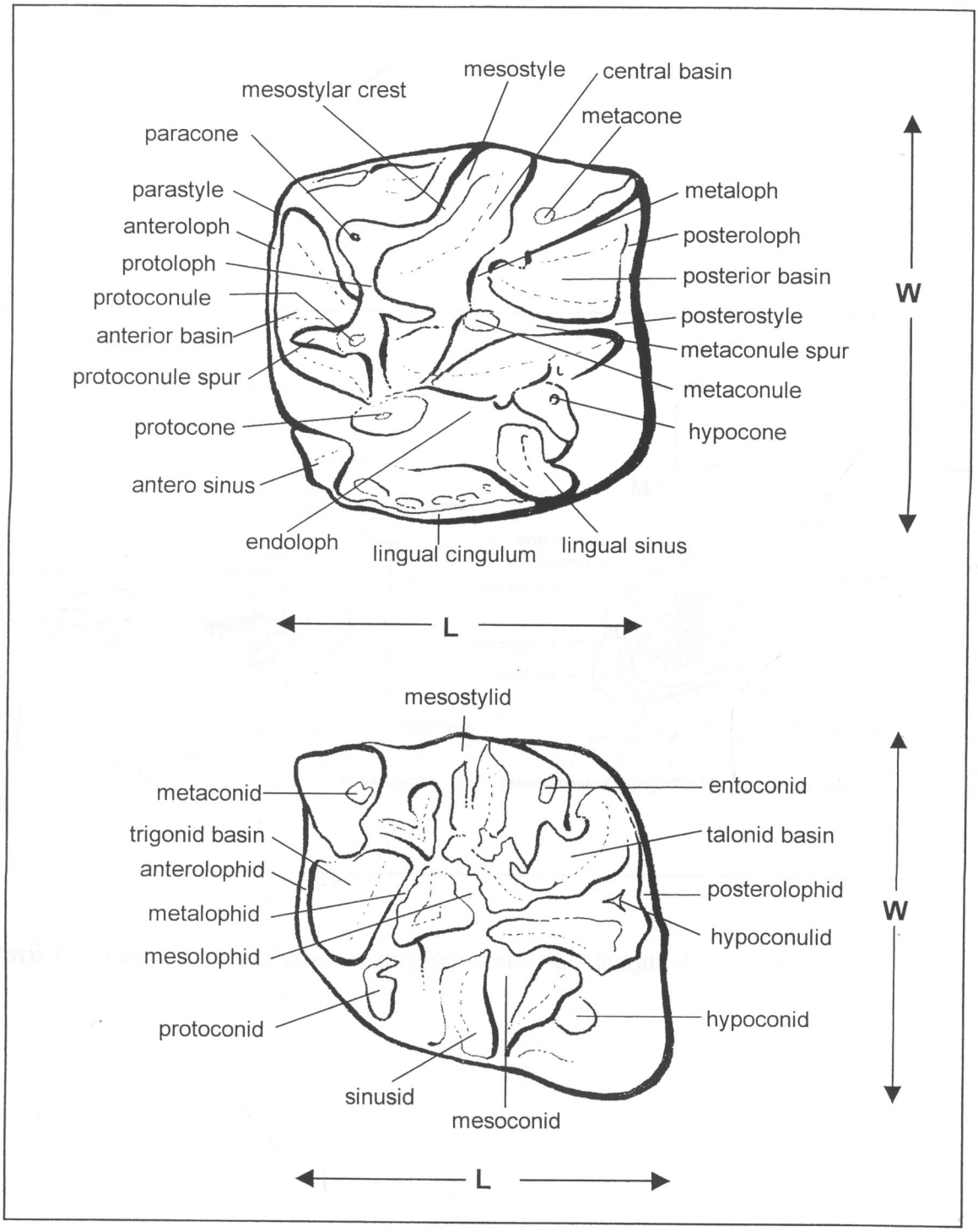



**ภาพที่** 5. การบรรยายลักษณะฟันของหนู (Murinae)

ฟันบน (แถวซ้าย): pc = posterior cingulum, cc = cingular conule, sc = stephanodont crest, t1-t9 = cusp numbers.

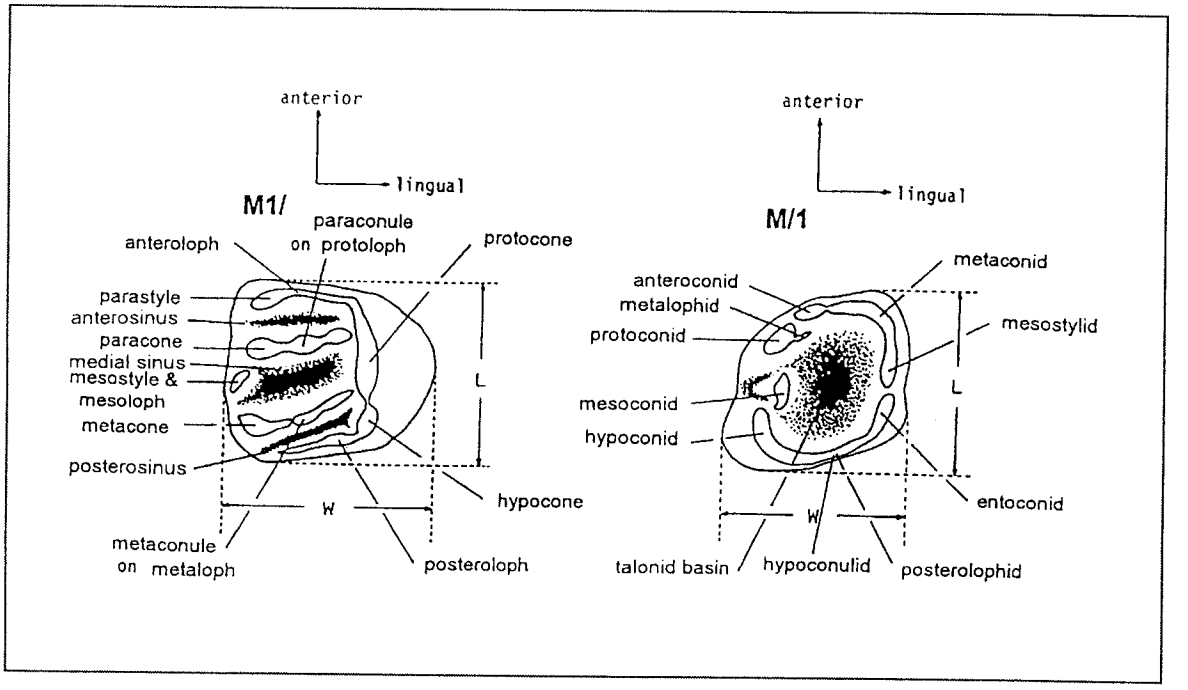
ฟันล่าง ( แถวขวา): a-cen = anterocentral cusp, a-ling = anterolingual cusp, a-lab = anterolabial cusp, md = metaconid, pd = protoconid, ed = entoconid, hd = hypoconid, pc = posterior cingulum, Cv1-Cv5 = labial cusplets.

L = length, W = width




**ภาพที่** 6. การบรรยายลักษณะฟันบนและล่างของกระรอกบิน (Petauristinae):

L = length, W = width.




**ภาพที่** 7. การบรรยายลักษณะฟันของกระรอก (Sciurinae), L = length, W = width.

ตารางที่ 1 ฟอสซิลสัตว์กัดแทะที่ค้นพบในแหล่งต่าง ๆ ที่ทำการศึกษา

| Fauna\Localities | | KK Marble | Crystal Cave (Dense) | Crystal Cave (Breccia) | Khao Kan Hok (Insitue) | Khao Kan Hok (Monkey) | Khao Kan Hok (Breccia 98 | Khao Kan Hok (Breccia 99 | Khao Samngam | Khao Anghin | Khao Tham Phra-ek | Khao Thamon 1 | Khao Thamon 2 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| **Order Rodentia** | | | | | | | | | | | | | |
| **Family Sciuridae** | | | | | | | | | | | | | |
| *Callosciurus* cf. *finlaysonii* | กระรอกหลายสี | X | X | | | | X | X | X | X | | X | |
| *Menetes berdmorei* | กระแต | | X | X | | | X | | X | X | | X | |
| *Rhinosciurus laticaudatus* | กระรอกหน้ากระแต | | | | | | | | X | | | | |
| *Nannosciurus melanotis* | กระรอกจิ๋วหูดำ | | | | | | | | X | | | | |
| *Belomys pearsonii* | กระรอกบินเท้าขน | | | | | | X | | | X | | X | |
| *Belomys thamkaewi n. sp.* | กระรอกบินเท้าขนยักษ์ | | | X | | | | | | | | | |
| *Petaurista petaurista* | พญากระรอกบิน | | | X | | | X | | X | | | | |
| *Hylopetes phayrei* | กระรอกบินเล็กแก้มขาว | X | X | X | | | X | | X | | X | X | |
| *Hylopetes spadiceus* | กระรอกบินเล็กแก้มแดง | | X | X | | | X | X | X | | X | X | |
| *Petinomys setosus* | กระรอกบินจิ๋วท้องขาว | | | X | | | | | | | | | |
| **Family Muridae** | | | | | | | | | | | | | |
| *Vandeleuria oleracea* | หนูมือลิง | | | | | | | | X | | | | |
| *Chiropodomys gliroides* | หนูหริ่งไม้หางพู่ | X | X | | X | X | X | | X | X | | X | |
| *Hapalomys delacouri* | หนูไผ่เล็บแม่มือแบนขนาดเล็ก | | | | | X | | | | | | | |
| *H. longicaudatus* | หนูไผ่เล็บแม่มือแบนขนาดใหญ่ | | X | | | | X | | X | | | X | |
| *Maxomys surifer* | หนูฟานเหลือง | | X | | | | | | X | | | | |
| *Bandicota indica* | หนูพุกใหญ่ | | | | | | | | | | | | X |
| *Leopoldamys sabanus* | หนูหวาย | | | X | | | X | | | | | | |
| *L. minutus* | หนูหวายเล็ก | | | | | | | X | X | X | | X | |
| *Niviventer fulvescens* | หนูขนเสี้ยนหางยาว | X | X | | | | | | | | | | |
| *Rattus sikkimensis* | หนูขนเสี้ยนดอย | | | X | | | | | | | | | |
| *R. rattus* | หนูท้องขาว | | X | | | | | | | | | | |
| *R. jaegeri* | หนูคุณเจเจ้ | | | | | | | | X | X | | X | |
| *Mus shortridgei* | หนูหริ่งป่าใหญ่ขนเสี้ยน | | X | X | | | X | | X | | | X | X |
| *M. cookii* | หนูหริ่งใหญ่ | | | | | | X | | X | X | | | |
| *M. caroli* | หนูหริ่งนาหางยาว | | | | | | | | X | | | | |
| *Ratchaburimys ruchae* | หนูคุณรุจา | | | | | | | | X | X | | X | |
| *Ratchaburimys* sp. (smaller) | หนูคุณรุจาเล็ก | | | | | <? | <? | | | | | | |
| *Ratchaburimys* sp. (larger) | หนูคุณรุจาใหญ่ | | | | | | | | | | | >? | |
| *Prohadromys* sp. (larger) | หนูคุณวราวุธใหญ่ | | | | | | | | | | | >? | |
| *Prohadromys varavudhi* | หนูคุณวราวุธ | | | | | | | | X | | | | |
| *Hadromy humei* | หนูคุณฮูม | | X | | | | | | | | | | X |
| *Saidomys siamensis* | หนูสยาม | | | | | | | | X | | | | |
| *Saidomys* sp. (*smaller*) | หนูสยามเล็ก | | | | | <? | | | | | | | |
| *Rhizomys* sp. | อ้น | | | | | X | X | | X | | | | |

**แหล่งฟอสซิล**

ในการศึกษาครั้งนี้ได้ค้นพบแหล่งฟอสซิลใหม่ ๆ หลายบริเวณ แต่บริเวณที่พบฟอสซิลเป็นจำนวนมากพอสำหรับการศึกษาเปรียบเทียบในขั้นรายละเอียดมีจำนวน 7 แหล่ง ได้แก่ แหล่ง KK Marble, แหล่งถ้ำแก้ว แหล่งเขาคันหอก ในจังหวัดกาญจนบุรี แหล่งเขาสามง่าม แหล่งเขาอ่างหิน แหล่งเขาถ้ำพระเอก ในจังหวัดราชบุรี และแหล่งเขาทะโมนในจังหวัดเพชรบุรี

**ฟอสซิล**

ได้ค้นพบฟอสซิลสัตว์กัดแทะจำนวน 34 ชนิด โดยเป็นสัตว์จำพวกหนู 23 ชนิด กระรอก 4 ชนิด กระรอกบิน 6 ชนิด และอ้น 1 ชนิด ค้นพบฟอสซิลสัตว์กัดแทะชนิดใหม่จำนวน 5 ชนิด เป็น กระรอกบิน 1 ชนิด ได้แก่ *Belomys thamkaewi* n. sp. และหนู 4 ชนิด ได้แก่ หนู *Ratchaburimys* n. sp. 2 ชนิด, *Prohadromys* n. sp. และ *Saidomys* n. sp.

**บริเวณที่ทำการศึกษา และฟอสซิล** (Geographic setting and Faunal composition)

**แหล่ง** KK Marble

บริเวณที่พบฟอสซิลเป็นเหมืองหินอ่อน ของบริษัท KK Marble อำเภอเมือง จังหวัดกาญจนบุรี ตั้งอยู่ทางตอนใต้ของอำเภอเมือง จังหวัดกาญจนบุรี ราว 10 กม. ที่จุดพิกัด N 13° 59.8' E 99° 31' อยู่ที่ระดับความสูงราว 100 เมตรจากระดับน้ำทะเล ตัวอย่างหินตะกอนที่มีฟอสซิลพบสะสมตัวเป็นกะเปาะขนาดเล็กอยู่ในหินปูนยุคเพอร์เมียน (Permian) ได้เก็บตัวอย่างทั้งหมดมาละลายกรดราว 15 กก.

ฟอสซิลที่พบในบริเวณนี้ส่วนใหญ่ได้แก่ ค้างคาว โดยชิ้นส่วนที่พบเป็นชิ้นส่วนของกระดูก (limb bone) ที่แตกหักไม่ครบสมบูรณ์ และส่วนของกระดูกหู (ear bone) สัตว์กัดแทะพบอยู่น้อยมากแต่พบทั้งพวกกระรอก (Sciuridae) และพวกหนู (Muridae) โดยพวกกระรอกพบทั้งกระรอก (*Callosciurus cf. finlaysonii)* และ กระรอกบินเล็ก (*Hylopetes phayrei*) ส่วนพวกหนูพบ หนูหริ่งไม้หางพู่ (*Chiropodomys gliroides*) และหนูขนเสี้ยน (*Niviventer fulvescens*)

จากการเจาะเก็บตัวอย่างบางส่วนเพื่อหาอายุโดยวิธีวัดค่าขั้วแม่เหล็กโลกโบราณ พบว่าตัวอย่างบริเวณนี้มีค่าขั้วแม่เหล็กโลกเป็น reverse ซึ่งแสดงว่ามีอายุมากกว่า 7 แสนปี หรือ ไพลสโตซีนตอนต้น (Early Pleistocene)

**แหล่งถ้ำแก้ว** (Crystal Cave)

บริเวณนี้เป็นเหมืองหินปูนเก่าที่เลิกดำเนินการไปแล้ว โดยทางจังหวัดต้องการพัฒนาให้เป็นแหล่งท่องเที่ยวเนื่องจากพบโพรงถ้ำที่มีผลึกแคลไซต์ที่สวยงามอยู่จำนวนมาก บริเวณที่เก็บตัวอย่างตั้งอยู่บริเวณเขาแรด อำเภอท่าม่วง จังหวัดกาญจนบุรี ซึ่งเป็นหินปูนยุคเพอร์เมียน (Permian) อยู่ห่างจากอำเภอเมือง

ราว 10 กม. ที่จุดพิกัด N 13° 57' E 99° 35' อยู่ที่ระดับความสูงราว 100 เมตรจากระดับน้ำทะเล เนื่องจากบริเวณนี้มีโพรงหินปูนที่มีการสะสมตัวของฟอสซิลอยู่จำนวนมาก จึงได้เก็บตัวอย่างจำนวนมากจากหลายจุด โดยแยกแต่ละจุด เพื่อนำมาละลายหาฟอสซิล ได้แก่ Crytal Cave (Dense), Crystal Cave (Breccia), Crystal Cave (F-matrix) และ Crystal Cave (C-matrix)

พบฟอสซิลสัตว์กัดแทะจำนวนมากบริเวณนี้ โดยพบฟอสซิลคล้ายคลึงกันทั้ง 4 จุด จุดCrystal Cave (Breccia) พบฟอสซิลมากที่สุด โดยพบฟอสซิลทั้งพวกกระรอก (Sciuridae) และพวกหนู (Muridae) โดยฟอสซิลกระรอกที่พบส่วนใหญ่เป็นพวกกระรอกบิน ได้ค้นพบฟอสซิลกระรอกบินชนิดใหม่ที่มีลักษณะคล้ายคลึงกับฟอสซิลกระรอกบินเท้าขน แต่มีขนาดใหญ่กว่าราว 50% ให้ชื่อว่า *Belomys thamkaewi* n. sp. ซึ่งได้เสนอฟอสซิลชนิดใหม่นี้ตีพิมพ์ในวารสาร Mammalia นอกจากกระรอกบินชนิดใหม่ดังกล่าวแล้วยังพบกระรอกบินชนิดอื่น ๆ ได้แก่ กระรอกบินเล็ก(*Hylopetes phayrei* และ *H. spadiceous*) กระรอกบินจิ๋ว (*Petinomys setosus*) และยังพบพญากระรอกบิน (*Petaurista petaurista*) ด้วยแต่มีจำนวนน้อย นอกจากนี้ยังพบกระรอก (*Calloscirus* sp.) และ กระแต (*Menetes berdmorei*) แต่มีจำนวนน้อย ส่วนฟอสซิลจำพวกหนูที่ค้นพบมีหลายชนิดได้แก่ หนูหริ่งไม้หางพู่ *(Chiropodomys gliroides)* หนูไผ่เล็บแม่มือแบนขนาดใหญ่ (*Hapalomys longicaudatus*) หนูฟานเหลือง (*Maxomys surifer*) หนูหวาย (*Leopoldamys sabanus*) หนูท้องขาวหางยาว (*Rattus sikkimensis*) และหนูหริ่ง (*Mus shortridgei*) แต่ฟอสซิลทั้งหมดที่พบร่วมกับ *Belomys thamkaewi* ดังกล่าวมีขนาดปกติ นอกจากนี้ยังพบฟอสซิลหนูคุณฮูม (*Hadromys humei*) ซึ่งเป็นหนูที่อยู่บริเวณแห้งแล้งและอากาศค่อนข้างหนาวเย็น ซึ่งการค้นพบดังกล่าวได้ตีพิมพ์ในวารสาร Journal of Mammalogy

เนื่องจากฟอสซิลที่พบทั้งหมดในบริเวณนี้ยังไม่มีชนิดใดสูญพันธุ์ไปเลย เว้นแต่กระรอกบินเท้าขนขนาดใหญ่ ส่วนบางชนิดไม่พบในประเทศไทยอีกเลยแต่ยังพบอาศัยอยู่ในบริเวณอื่น เช่นหนูคุณฮูม (*Hadromys humei*) จากการเปรียบเทียบกลุ่มสัตว์ที่พบคาดว่าสัตว์เหล่านี้น่าจะมีอายุอยู่ในช่วงปลายยุคไพลสโตซีนตอนกลาง ถึงยุคไพลสโตซีนตอนปลาย (late Middle Pleistocene–Late Pleistocene)

**แหล่งเขาคันหอก** (Khao Khan Hok)

เขาคันหอกเป็นเขาโดดขนาดเล็ก ตั้งอยู่ในอำเภอท่าม่วง จังหวัดกาญจนบุรี ที่จุดพิกัด N 13° 50' E 99° 38' อยู่ที่ระดับความสูงราว 140 เมตรจากระดับน้ำทะเล บริเวณนี้เป็นเหมืองหินปูนที่กำลังดำเนินการอยู่ เนื่องจากบริเวณนี้มีโพรงหินปูนที่มีการสะสมตัวของฟอสซิลอยู่จำนวนมาก (**ภาพที่** 8) จึงได้เก็บตัวอย่างจากหลายจุดเพื่อมาละลายหาฟอสซิล ได้แก่ Khao Khanhok (Insitue), Khao Khan Hok (Monkey), Khao Khan Hok (Breccia 98) และ Khao Khan Hok (Breccia 99) พร้อมทั้งได้ทำการเจาะเก็บตัวอย่างตะกอนที่มีฟอสซิลหลายจุดเพื่อหาอายุแม่เหล็กโลกโบราณ แต่ผลปรากฏว่าตัวอย่างที่เก็บมาไม่สามารถวัดค่าได้เนื่องจากมีแร่บางตัวแทรกเข้ามาภายหลัง เข้าไปรบกวนทิศทางแม่เหล็กเดิม

**ภาพที่** 8 โพรงหินปูนที่มีการสะสมตัวของตะกอน (สีแดง) ซึ่งพบจำนวนมากในบริเวณแหล่งเขาคันหอก จังหวัดกาญจนบุรี

Khao Khan Hok (Insitue) พบฟอสซิลน้อยมาก ส่วนจุดอื่นพบฟอสซิลคล้ายคลึงกัน จุดที่พบฟอสซิลหลายชนิดและฟอสซิลมีลักษณะพิเศษคือ Khao Khan Hok (Monkey) และ Khao Khan Hok (Breccia 98) โดยพบทั้งพวกกระรอก (Sciuridae) และพวกหนู (Muridae) ฟอสซิลกระรอกที่พบส่วนใหญ่เป็นพวกกระรอกบิน ได้แก่ กระรอกบินเท้าขน (*Belomys pearsonii)* และกระรอกบินเล็ก (*Hylopetes phayrei* และ *H. spadiceous*) ส่วนพญากระรอก (*Petaurista petaurista*) พบน้อยมาก นอกจากนี้ยังพบกระรอก (*Callosciurus* sp.) และกระแต (*Menetes berdmorei*) ด้วยแต่มีจำนวนน้อย ส่วนฟอสซิลจำพวกหนูที่ค้นพบมีหลายชนิดได้แก่ หนูหริ่งไม้หางพู่ *(Chiropodomys gliroides)* หนูหวาย (*Leopoldamys sabanus*) และหนูหริ่ง (*Mus shortridgei*) และหนูไผ่เล็บแม่มือแบนขนาดเล็ก (*Hapalomys delacouri*) เป็นการพบหนูไผ่เล็บแม่มือแบนขนาดเล็กครั้งแรกในบริเวณภาคตะวันตกของประเทศไทย เนื่องจากหนูดังกล่าวมีพื้นที่อาศัยอยู่เฉพาะถิ่นบริเวณภาคเหนือของประเทศลาว เวียดนาม และที่เกาะไหหลำของจีนเท่านั้น (Musser, 1972) ฟอสซิลของหนูไผ่เล็บแม่มือแบนขนาดเล็ก (*Hapalomys delacouri*) เคยพบเพียงที่เดียวคือถ้ำจังหวัดชัยภูมิ นอกจากนี้ยังพบฟอสซิลที่มีลักษณะก้ำกึ่งระหว่าง *Maxomys-Ratchaburimys* ซึ่งการค้นพบดังกล่าวช่วยสนับสนุนสมมุติฐานว่า หนู *Ratchaburimys* มีวิวัฒนาการมาจาก หนูฟาน (*Maxomys*) ซึ่งเป็นหนูที่มีถิ่นกำเนิดดั้งเดิมอยู่ในพื้นที่ Sundaic Subregion (Chaimanee et al., 1996) ขณะนี้กำลังทำการศึกษาลักษณะโดยละเอียดและจัดเตรียมรายงานเพื่อนำเสนอเรื่องนี้ต่อไป ยังมีการค้นพบหนู *Saidomys* ซึ่งมีขนาดเล็กกว่า *Saidomys siamensis* ที่เคยค้นพบที่แหล่งเขาสามง่าม จังหวัดราชบุรี หนู *Saidomys* เป็นหนูที่มีถิ่นกำเนิดในทวีปแอฟริกา พบตั้งแต่ยุคไมโอซีนตอนปลาย หรือประมาณ 8 ล้านปีมาก่อน (Winkler, 1997) พบครั้งแรกที่ประเทศอียิปต์เมื่อราว 3-4 ล้านปีก่อน (James and Slaughter, 1974) และ (Slaughter and James, 1979) และมีการเคลื่อนย้ายมาสู่ทวีปเอเชียโดยพบหนูชนิดนี้ที่ประเทศอาฟกานิสถานเมื่อราว 3 ล้านปี (Sen, 1983) และพบหนูชนิดนี้ครั้งแรกที่จังหวัดราชบุรีในภูมิภาคเอเชียตะวันออกเฉียงใต้และพบวิวัฒนาการของหนูชนิดนี้ในประเทศไทย หนูชนิดนี้ชอบอาศัยอยู่ตามทุ่งหญ้า การค้นพบหนูชนิดนี้ในประเทศไทยสามารถบอกสภาพแวดล้อมของบริเวณนี้ซึ่งน่าจะมีสภาพค่อนข้างเปิดเป็นทุ่งหญ้าในช่วงเวลาดังกล่าว นอกจากนี้ยังพบฟอสซิลอ้นด้วยแต่มีจำนวนน้อย

นอกจากฟอสซิลสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมขนาดเล็กแล้วบริเวณนี้ยังพบฟอสซิลของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมขนาดใหญ่ด้วย เช่น แรด ลิง กวาง สำหรับฟอสซิลแรดและกวางพบเพียงฟันซี่เดี่ยว ๆ ส่วนฟอสซิลลิงที่พบหลังจากการเตรียมตัวอย่างละลายเอาตะกอนที่เคลือบออกซึ่งใช้เวลาราว 1 ปี พบว่าเป็นส่วนหัวกระโหลกที่มีสภาพสมบูรณ์มาก ได้นำไปศึกษาเปรียบเทียบรายละเอียดกับกระโหลกลิงปัจจุบันในพิพิธภัณฑ์ต่าง ๆ พบว่ามีขนาดใหญ่กว่าลิงปัจจุบันที่ค้นพบในประเทศไทยและเพื่อนบ้านทุกชนิด ขณะนี้กำลังศึกษาเปรียบเทียบกับฟอสซิลลิงที่มีการค้นพบในภูมิภาคนี้

ฟอสซิลที่พบทั้งหมดในบริเวณนี้มีความน่าสนใจมากเนื่องจากเป็นฟอสซิลชนิดใหม่หลายชนิดและฟอสซิลที่พบเป็นตัวเชื่อมโยงและอธิบายช่องว่างที่ขาดหายไปของฟอสซิลที่เคยมีการศึกษามาก่อน

จากการเปรียบเทียบกลุ่มสัตว์ที่พบซึ่งมีหลายชนิดที่สูญพันธุ์ไปแล้ว คาดว่าสัตว์เหล่านี้น่าจะมีอายุอยู่ในช่วงปลายยุคไพลโอซีนตอนต้น (late Early Pliocene) ราว 2-3 ล้านปีก่อน

**แหล่งเขาสามง่าม** (Khao Samngam)

บริเวณนี้เป็นเหมืองหินปูนที่กำลังดำเนินการอยู่ บริเวณที่เก็บตัวอย่างตั้งอยู่บริเวณเทือกเขาสามง่าม อำเภอปากท่อ จังหวัดราชบุรี อยู่ห่างจากอำเภอเมืองราว 14 กม. ที่จุดพิกัด N 13° 50' E 99° 38' อยู่ที่ระดับความสูงราว 140 เมตรจากระดับน้ำทะเล ตัวอย่างที่เก็บได้เป็นหินตะกอนที่สะสมตัวในถ้ำมาก่อน และถ้ำนี้โดนระเบิดจากการทำเหมืองหินครั้งนี้ เนื่องจากจุดที่เก็บตัวอย่างเป็นบริเวณที่เคยเป็นถ้ำขนาดใหญ่ จึงมีการสะสมตัวของตะกอนและมีซากฟอสซิลเป็นจำนวนมาก ได้เก็บตัวอย่างจำนวนมากมาละลายหาฟอสซิล

พบฟอสซิลสัตว์กัดแทะจำนวนมากบริเวณนี้ ทั้งพวกกระรอก (Sciuridae) และพวกหนู (Muridae) โดยฟอสซิลกระรอกที่พบส่วนใหญ่เป็นพวกกระรอกบิน ได้แก่ กระรอกบินเล็ก (*Hylopetes phayrei* และ *H. spadiceous*) และพญากระรอกบิน (*Petaurista petaurista*) นอกจากนี้ยังพบกระรอก (*Callosciurus* sp.) กระแต (*Menetes berdmorei*) ส่วนกระรอกหน้ากระแต (*Rhinosciurus laticaudatus*) พบจำนวนน้อย กระรอกชนิดนี้ปกติมีอยู่เฉพาะใน Sundaic subregion คือใต้คอคอดกระลงไปเท่านั้น นอกจากนี้ยังพบฟอสซิลกระรอกจิ๋ว (*Nannosciurus melanotis*) ซึ่งเป็นกระรอกจิ๋วหายากมากปัจจุบันมีอยู่จำนวนน้อยมากบนเกาะบอร์เนียว เกาะสุมาตรา และเกาะชวาเท่านั้น ฟอสซิลกระรอกชนิดนี้เคยพบที่แหล่งเขาทอย จังหวัดพังงา ภาคใต้ของไทย การค้นพบฟอสซิลกระรอกชนิดนี้ในภาคกลางของไทย แสดงให้เห็นถึงบริเวณการแพร่กระจายของกระรอกชนิดนี้กว้างขวางมากในอดีต ส่วนฟอสซิลจำพวกหนูที่ค้นพบมีหลายชนิดได้แก่ หนูมือลิง (*Vandelauria oleracea*) หนูหริ่งไม้หางพู่ (*Chiropodomys gliroides*) หนูไผ่เล็บแม่มือแบนขนาดใหญ่ (*Hapalomys longicaudatus*) หนูฟานเหลือง (*Maxomys surifer*) หนูหริ่ง (*Mus shortridgei*) นอกจากนี้ยังพบหนูหลายชนิดที่สูญพันธุ์ไปแล้ว ได้แก่ หนู *Ratchaburimys ruchae* ซึ่งคาดว่าวิวัฒนาการมาจากหนูฟาน (*Maxomys*) หนู *Saidomys siamensis* และ หนู *Prohadromys varavudhi* หนูทั้ง 3 ชนิดดังกล่าวเป็นหนูที่ดำรงชีวิตอยู่ตามบริเวณที่มีอากาศค่อนข้างแห้งแล้งและบริเวณที่เป็นทุ่งหญ้าเนื่องจากฟันหนูเหล่านี้มีลักษณะพิเศษสำหรับการบดเคี้ยวหญ้าดังกล่าว นอกจากนี้ยังพบหนูหวายเล็ก (*Leopoldamys minutus*) ซึ่งเป็นหนูเฉพาะถิ่นของไทยในช่วงไพลโอซีน หนู *Rattus jaegeri* ซึ่งเป็นหนู *Rattus* ที่เก่าแก่ที่สุดพบครั้งแรกที่เขาสามง่ามนี้

การค้นพบหนูชนิดนี้ในประเทศไทยสามารถบอกสภาพแวดล้อมของบริเวณนี้ซึ่งน่าจะมีสภาพค่อนข้างเปิดเป็นทุ่งหญ้าในยุคนั้น นอกจากนี้ยังพบอ้นด้วยแต่มีจำนวนน้อย

พบฟอสซิลสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมขนาดเล็กอื่นอีกหลายชนิด ได้แก่ ค้างคาว สัตว์จำพวกกินแมลง (Insectivora) พวก กระแต (*Tupaia glis*) สัตว์กินเนื้อขนาดเล็ก และสัตว์เลื้อยคลานขนาดเล็ก

จากการค้นพบหนูหลายชนิดที่สูญพันธุ์ไปแล้วดังกล่าวคาดว่า แหล่งเขาสามง่ามมีอายุอยู่ในช่วงปลายยุคไพลโอซีน (Late Pliocene) หรือราว 3 ล้านปีก่อน

**แหล่งเขาอ่างหิน** (Khao Anghin)

บริเวณนี้เป็นเหมืองหินปูนที่กำลังดำเนินการอยู่ แหล่งนี้อยู่ห่างจากแหล่งเขาสามง่ามมาทางใต้ราว 500 เมตร บริเวณที่เก็บตัวอย่างตั้งอยู่บริเวณเทือกเขาสามง่าม อำเภอปากท่อ จังหวัดราชบุรี อยู่ห่างจากอำเภอเมืองราว 14 กม. ที่จุดพิกัด N 13° 50' E 99° 38' อยู่ที่ระดับความสูงราว 140 เมตรจากระดับน้ำทะเล ตัวอย่างที่เก็บได้เป็นหินตะกอนที่สะสมตัวในถ้ำมาก่อน และถ้ำนี้โดนระเบิดจากการทำเหมืองหิน

พบฟอสซิลสัตว์กัดแทะจำนวนมากบริเวณนี้ ทั้งพวกกระรอก (Sciuridae) และพวกหนู (Muridae) โดยฟอสซิลส่วนใหญ่เป็นกระรอก (*Callosciurus* cf. *finlaysonii)* และกระแต (*Menetes berdmorei*) พบกระรอกบินเท้าขน (*Belomys pearsonii)* บ้างแต่มีจำนวนน้อย ส่วนฟอสซิลจำพวกหนูที่ค้นพบมีหลายชนิด ได้แก่ หนูหริ่งไม้หางพู่ *(Chiropodomys gliroides)* หนูหริ่ง (*Mus cookii*) พบฟอสซิลหนูที่สูญพันธุ์ไปแล้วเช่นเดียวกับแหล่งเขาสามง่าม ได้แก่ หนุคุณรุจา (*Ratchaburimys ruchae*) และ หนูหวายเล็ก (*Leopoldamys minutus*)

นอกจากยังพบฟอสซิลสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมชนิดอื่น เช่น ค้างคาว สัตว์กินแมลง (Insectivora) พวกหนูผี (*Crocidura* sp.) กระแต (*Tupaia glis*) ฟอสซิลลิง พบเฉพาะชิ้นส่วนฟันเท่านั้น นอกจากนี้ยังพบฟอสซิลสัตว์เลื้อยคลานขนาดเล็กอีกหลายชนิด

จากกลุ่มฟอสซิลที่พบมีลักษณะคล้ายคลึงกับฟอสซิลแหล่งเขาสามง่ามแต่เนื่องจากพบฟอสซิลปริมาณน้อยกว่าแหล่งเขาสางง่ามมาก คาดว่ามีอายุเดียวกันกับเขาสามง่าม คือ ไพลโอซีนตอนปลาย (late Pliocene) ราว 3 ล้านปีก่อน

**แหล่งเขาถ้ำพระเอก** (Khao Tham Phra-ek)

เขาถ้ำพระเอกตั้งอยู่ในที่อำเภอปากท่อ จังหวัดราชบุรี ที่จุดพิกัด N 13° 50' E 99° 38' อยู่ที่ระดับความสูงราว 140 เมตรจากระดับน้ำทะเล บริเวณนี้เป็นเหมืองหินปูนที่กำลังดำเนินการอยู่ พบฟอสซิลจำนวนน้อยมาก ลักษณะตะกอนจะเป็นเศษหินปูนมาตกตะกอนใหม่พร้อมฟอสซิลคล้ายหินจากผนังถ้ำเดิมถล่มลงมาทับถมกันใหม่ เก็บตัวอย่างได้น้อยมากมาทำการละลายหาฟอสซิล

พบฟอสซิลสัตว์กัดแทะจำนวนไม่มากนักจากบริเวณนี้ แต่พบทั้งพวกกระรอก (Sciuridae) และพวกหนู (Muridae) โดยฟอสซิลกระรอกที่พบส่วนใหญ่เป็นพวกกระรอกบิน ได้แก่ กระรอกบินเล็ก (*Hylopetes phayrei* และ *H. spadiceous*)

**แหล่งเขาทะโมน** (Khao Tamon)

เขาทะโมนเป็นเขาหินปูนลูกโดดขนาดเล็ก ตั้งอยู่บนพื้นที่ราบที่เป็นทุ่งนา บริเวณนี้เป็นเหมืองหินปูนเก่าที่เลิกดำเนินการไปหลายปีแล้ว บริเวณที่พบฟอสซิลเป็นส่วนของถ้ำที่เหลือจากการระเบิดทำเหมืองหิน เนื่องจากหินบริเวณนี้มีคุณภาพต่ำในเชิงอุตสาหกรรม ตั้งอยู่ในอำเภอบ้านลาด จังหวัดเพชรบุรี ห่างจากตัวอำเภอเมืองราว 10 กิโลเมตร ที่จุดพิกัด N 13° 02' E 99° 57' อยู่ที่ระดับความสูงราว 140 เมตรจากระดับน้ำทะเล พบร่องรอยฟอสซิลสะสมตัวอยู่จำนวนมากตามเพดาน และผนังถ้ำ ได้เก็บตัวอย่างจำนวนมากมาทำการศึกษา เรียกจุดนี้ว่า Khao Tamon 1 ห่างออกไปราว 100 เมตร พบโพรงหินซึ่งมีฟอสซิลจำนวนมาก เรียกจุดนี้ว่า Khao Tamon 2 (**ภาพที่** 9)

จุด Khao Tamon 1 พบฟอสซิลสัตว์กัดแทะจำนวนมาก ทั้งพวกกระรอก (Sciuridae) และพวกหนู (Muridae) โดยฟอสซิลกระรอกที่พบส่วนใหญ่เป็นพวกกระรอกบินเล็ก (*Hylopetes phayrei)* และ กระรอกบินเท้าขน (*Belomys pearsonii)* มีกระรอกบินเล็ก (*H. spadiceous*) บ้างแต่จำนวนน้อย นอกจากนี้ยังพบกระรอก (*Callosciurus* sp.) และกระแต (*Menetes berdmorei*) ด้วยแต่มีจำนวนน้อย ส่วนฟอสซิลจำพวกหนูที่พบมีหลายชนิดได้แก่ หนูหริ่งไม้หางพู่ (*Chiropodomys gliroides*) หนูไผ่เล็บแม่มือแบนขนาดใหญ่ (*Hapalomys longicaudatus*) หนูหวาย (*Leopodamys* cf.*minutus*) หนู (*Rattus* cf. *jaegeri*) และหนูหริ่ง (*Mus shortridgei*) นอกจากนี้ยังพบหนูหลายชิดที่สูญพันธุ์ไปแล้ว ได้แก่หนู (*Ratchaburimys sp.*) แต่พบจำนวนน้อยมาก พบหนูชนิดใหม่ที่มีลักษณะคล้ายหนูคุณวราวุธ แต่มีขนาดใหญ่กว่า (*Prohadromys* n. sp.) พบว่ามีความน่าสนใจมากเนื่องจากมีลักษณะก้ำกึ่งระหว่างหนูอาฟริกา (*Saidomys*) และหนูที่มีลักษณะดั้งเดิมกว่า *Hadromys* แต่มีขนาดใหญ่กว่า ซึ่งอาจพบการวิวัฒนาการต่อเนื่องของหนูชนิดนี้ แต่เนื่องจากพบฟอสซิลจำนวนน้อยมากจึงยังไม่สามารถสรุปผลออกมาได้

ฟอสซิลที่พบทั้งหมดในบริเวณนี้มีความน่าสนใจมากและกำลังศึกษาในขั้นรายละเอียด มีฟอสซิลหลายชนิดที่สูญพันธุ์ไปแล้ว เช่น *Ratchaburimys* และ *Prohadromys* n. sp. เมื่อเปรียบเทียบกลุ่มฟอสซิลจากเขาสามง่ามที่มีลักษณะคล้ายคลึงกันพบว่าฟอสซิลบริเวณนี้มีวิวัฒนาการมากกว่า คาดว่ามีอายุอ่อนกว่าเขาสามง่ามน่าจะอยู่ในช่วงไพลสโตซีนตอนต้น (Early Pleistocene) ได้ทำการเก็บสายแร่แคลไซด์ที่แทรกเข้ามาในชั้นหินเพื่อหาอายุทางกัมมันตภาพรังสี U/Th พบว่าได้อายุราว 400,000 ปี แต่สายแร่ดังกล่าวอาจจะเกิดขึ้นภายหลังและคาดว่าชั้นฟอสซิลน่าจะเกิดก่อนที่สายแร่จะตัดเข้ามามาก

จุด Khao Tamon 2 พบฟอสซิลน้อยมากแต่พบหนูฮูม (*Hadromys humei*) หนูหริ่ง (*Mus shortridgei*) และ หนูพุก (*Bandicota*) ฟอสซิลที่พบจุดนี้น่าจะมีอายุปลายไพลสโตซีนตอนกลาง (late Middle Pleistocene)

**ความสำคัญของฟอสซิลที่พบ**

**หนูคุณฮูม** (*Hadromys humei*)

**ภาพที่** 9 เก็บตัวอย่างตะกอนจำนวนมากจากโพรงหินปูนบริเวณแหล่งเขาทะโมน จังหวัดเพชรบุรี เขาโดดด้านซ้ายคือ เขาทะโมน 1 ส่วนบริเวณที่กำลังเก็บตัวอย่างคือ เขาทะโมน 2

หนู *Hadromys* ปัจจุบันมีเพียงชนิดเดียวเท่านั้น ได้แก่ *Hadromys humei* (Hume's rat) และเป็นหนูเฉพาะถิ่น พบอาศัยอยู่เฉพาะบริเวณตะวันออกเฉียงเหนือของอินเดียในแคว้นมานิเปอร์ และแคว้นอัสสัม ที่ความสูงประมาณ 1,150-1,320 เมตร ในบริเวณค่อนข้างแห้งแล้ง และเป็นทุ่งหญ้าผสมป่าละเมาะ (Musser, 1987) และพบทางตะวันตกของมณฑลยูนนานในประเทศจีน

การค้นพบฟอสซิลหนู *Hadromys humei* ในหลายบริเวณทั่วประเทศไทย ทั้งบริเวณภาคเหนือ ภาคตะวันออกเฉียงเหนือ ภาคตะวันตก ภาคกลาง และภาคใต้จนถึงบริเวณชายแดนประเทศไทย-มาเลเซีย ทำให้ทราบว่า ในราว 150,000-200,000 ปีมาแล้ว หรือปลายยุคไพลสโตซีนตอนกลาง (late Middle Pleistocene) หนูชนิดนี้มีแหล่งอาศัยอยู่ในบริเวณแผ่นดินเอเชียตะวันออกเฉียงใต้ โดยเฉพาะอย่างยิ่งในประเทศไทย เนื่องจากช่วงเวลาดังกล่าวเป็นช่วงที่มีภูมิอากาศหนาวเย็น มีสัตว์หลายชนิดที่ปัจจุบัน อาศัยอยู่ในพื้นที่อากาศหนาวเย็นได้อพยพลงมาทางใต้ เช่น แพนด้า (*Ailuropoda melanoleuca*) และหนูหริ่ง (*Mus pahari*) ดังที่ทราบกันดีว่าในยุคน้ำแข็งครั้งสุดท้าย ระดับน้ำทะเลลดลงราว 140 เมตร ทำให้เกิดแผ่นดินใหม่ที่เรียกว่า แผ่นดินซุนด้า (Sundaland) เชื่อมต่อผืนทวีปเข้ากับหมู่เกาะในบริเวณเอเชียตะวันออกเฉียงใต้นี้ บริเวณตอนกลางของแผ่นดินซุนด้าเกิดแนวแห้งแล้งหรือที่เรียกว่า savanna corridor เนื่องจากเป็นแผ่นดินที่อยู่ไกลจากลมมรสุม พบว่ามีพืชหลายชนิดซึ่งอยู่ทางตอนเหนือได้แพร่กระจายลงใต้ตามแนวแห้งแล้งนี้ สันนิษฐานว่า หนู *Hadromys humei* ซึ่งเป็นหนูที่อยู่บริเวณทุ่งหญ้าและอากาศหนาวเย็นน่าจะแพร่กระจายลงมาทางใต้ในช่วงเวลาดังกล่าวด้วย

ผลการศึกษาได้ตีพิมพ์ในวารสารสมาคมสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมของอเมริกา Journal of Mammalogy เรื่อง "Occurrence of *Hadromys humei* (Rodentia: Muridae) during the Pleistocene in Thailand" ปี 2543, ฉบับที่ 81 (3) หน้า 659-665.

**กระรอกบินชนิดใหม่ของโลก *Belomys thamkaewi* n. sp.**

กระรอกบิน *Belomys* ปัจจุบันมีเพียงชนิดเดียวเท่านั้นในโลกนี้ ได้แก่กระรอกบินเท้าขน (*Belomys pearsonii*) โดยพบแพร่กระจายอยู่เฉพาะบริเวณท้องที่หิมาลัย (Himalayan subregion) ได้แก่ ประเทศเนปาล แคว้นสิกขิม แคว้นอัสสัม ของประเทศอินเดีย และบริเวณท้องที่อินโดจีน (Indochinese subregion) ได้แก่ทางใต้ของประเทศจีน ทางเหนือของประเทศพม่า ลาว เวียดนาม และเกาะไต้หวัน (Musser and Carleton, 1993) ส่วนในประเทศไทยพบกระรอกชนิดนี้อยู่บริเวณ แนวเทือกเขาเพชรบูรณ์ ถึงจังหวัดนครราชสีมา (Lekagul and McNeely, 1977) ต่อมาพบเพิ่มเติมบริเวณเขตรักษาพันธุ์สัตว์ป่าห้วยขาแข้ง (Robinson et al, 1995)

การค้นพบฟอสซิลกระรอกบินชนิดใหม่ (*Belomys thamkaewi*) ที่มีลักษณะเหมือนกับกระรอกบินเท้าขน (*Belomys pearsonii*) แต่มีขนาดใหญ่กว่าราว 50% ครั้งนี้ อาจเนื่องมาจาก 2 สมมุติฐาน ได้แก่ วิวัฒนาการเฉพาะถิ่นของกระรอกบินเท้าขนที่เกิดขึ้นในช่วงปลายยุคไพลสโตซีนซึ่งเป็นยุคน้ำแข็งแล้วสูญ

พันธุ์ไป หรือ กระรอกบินชนิดใหม่นี้มีพื้นที่อาศัยอยู่ทางตอนเหนือ ได้แพร่กระจายลงมาทางใต้ในช่วงปลายไพลสโตซีนตอนกลางเมื่อมีสภาพภูมิอากาศหนาวเย็นและแห้งแล้ง หลังจาก๓มิอากาศอบอุ่นขึ้น สัตว์ชนิดนี้ก็สูญพันธุ์ไป

ผลการค้นพบครั้งนี้ได้นำเสนอในวารสาร Mammalia ซึ่งเป็นวารสารสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมของฝรั่งเศส ผลงานเรื่อง "A new flying squirrel *Belomys thamkaewi* n. sp. (Mammalia: Rodentia) from the Pleistocene of West Thailand and its biogeography" ปี 2543, ฉบับที่ 64 (3) หน้า 307-318

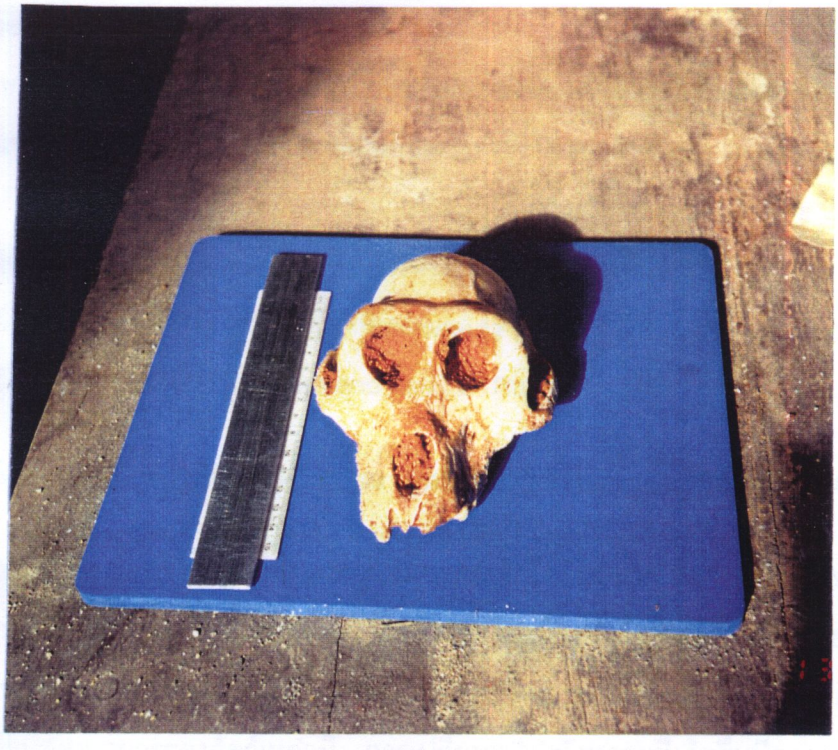
**การวิวัฒนาการ** (Evolutionary lineage) **ของ** *Maxomys – Ratchaburimys*

การค้นพบ Evolutionary lineage เป็นเรื่องที่ค่อนข้างน่าสนใจ เนื่องจากเป็นสิ่งแสดงให้ทราบถึงการวิวัฒนาการของสัตว์บางชนิดที่เปลี่ยนแปลงไปโดยได้รับแรงกดดันจากสภาวะแวดล้อมที่เปลี่ยนไป หรือโดยการแข่งขันเพื่อความอยู่รอด *Ratchaburimys* ซึ่งเป็นหนูที่มีชีวิตอยู่ในช่วงยุคไพลโอซีน (5-1.8 ล้านปี) ซึ่งปัจจุบันสูญพันธุ์ไปแล้ว มีลักษณะพิเศษคือมีฟันที่ใช้สำหรับกินแมลง จึงอาศัยอยู่ตามทุ่งหญ้า การค้นพบฟอสซิลของ *Ratchaburimys* ที่มีการเปลี่ยนแปลงของรูปร่างและขนาดต่อเนื่องในช่วงเวลาดังกล่าวแสดงถึงการพยายามปรับตัวของสัตว์ชนิดนี้ สิ่งที่น่าสนใจอีกประเด็นหนึ่งคือการที่พบว่า *Ratchaburimys* มีความสัมพันธุ์ต่อเนื่องกับหนูฟาน (*Maxomys*) จากการศึกษาโดยหลายวิธีทั้ง Immunological distances (Watts and Baverstock, 1994) และทางด้าน repeated DNA L1 (Line 1) transposor (Verneau et al., 1997, 1998) พบว่า หนูฟานเป็นหนูที่ค่อนข้าง primitive เป็นหนูจำพวกแรกที่มีก่อนที่จะมีการวิวัฒนาการมาเป็นหนูพวก *Rattus* senso lato (หนู Murinae ส่วนใหญ่ที่พบในประเทศไทย เช่น *Rattus, Leopoldamys, Niviventer, Berylmys, Sundamys* และ *Bandicota*) และจากการศึกษาลักษณะฟันของหนูทั้ง 2 ชนิดพบว่ามีลักษณะหลายอย่างคล้ายคลึงกัน สิ่งที่น่าสนใจคือ หนู *Ratchaburimys* พยายามปรับตัวเองจนกลายเป็นหนูประจำถิ่น (endemic) และสูญพันธุ์ไปในช่วงยุคน้ำแข็ง (Pleistocene) แต่หนูฟานยังคงมีชีวิตต่อมาจนปัจจุบันนี้

การค้นพบครั้งนี้กำลังจัดเตรียมเพื่อตีพิมพ์เผยแพร่ เรื่อง "The evolutionary lineage of *Maxomys-Ratchaburimys* (Rodentia: Muridae) significance for biochronology"

**ลิง** (Macaca)

การค้นพบฟอสซิลหัวกระโหลกลิงที่ครบสมบูรณ์พร้อมฟัน (**ภาพที่** 10) จากแหล่งเขาคันหอก อำเภอท่าม่วง จังหวัดกาญจนบุรีครั้งนี้ถือว่าเป็นหลักฐานสำคัญในการค้นหากำเนิดของลิงมีหางจำพวก (Cercopithecidae) ในทวีปเอเชีย เนื่องจากหลักฐานการค้นพบฟอสซิลลิงในภูมิภาคนี้ยังมีน้อยมาก และการค้นพบส่วนใหญ่จะเป็นเพียงชิ้นส่วนของฟันที่พบเพียงซี่เดี่ยว ๆ ไม่สมบูรณ์ หลักฐานการค้นพบฟอสซิลต้นกำเนิดของลิงกลุ่มนี้ส่วนใหญ่มาจากทวีปอาฟริกา ฟอสซิลที่เก่าแก่ที่สุดพบที่ประเทศเคนยา ได้แก่



**ภาพที่** 10 ฟอสซิลหัวกระโหลกลิงที่มีสภาพสมบูรณ์ จากแหล่งเขาคันหอก จังหวัดกาญจนบุรี ก่อน และหลังละลายด้วยกรด และสะกัดหินตะกอนออกจากฟอสซิล

*Victoriapithecus* และ *Prohylobates* จากประเทศอียิปต์ ในช่วงยุคไมโอซีนตอนกลาง หรือราว 15 ล้านปี นอกจากนี้ในช่วง 3 ล้านปีก่อนพบฟอสซิล *Theropithecus* แพร่หลายอยู่ทั่วในทวีปอาฟริกา แต่ปัจจุบันลิงชนิดนี้พบอาศัยอยู่เฉพาะบริเวณที่ราบสูงในประเทศเอธิโอเปียเท่านั้น

การศึกษาได้เริ่มดำเนินการศึกษารายละเอียดทางกายภาพ เช่นการศึกษารูปร่างกระโหลก ฟัน และขนาดทั้งหมดโดยรวม นอกจากนี้ยังได้ใช้วิธี 3D morphometrical analysis โดยเปรียบเทียบกับกระโหลกลิงปัจจุบันหลายชนิด พบว่าฟอสซิลที่ค้นพบครั้งนี้มีรูปร่างไม่ต่างจากลิงปัจจุบันมากนัก แต่มีขนาดใหญ่กว่าลิงปัจจุบันมาก จากขนาดของฟันที่วัดได้เมื่อนำไปหาน้ำหนักตัวโดยวิธีของ Gingerich et al. (1980) พบว่ามีน้ำหนักราว 22 กก. ในขณะที่ลิงปัจจุบันมีน้ำหนักราว 15 กก. เท่านั้น

สัตว์ที่มีขนาดใหญ่กว่าปกติส่วนใหญ่พบเมื่ออยู่บนเกาะเท่านั้น (Island isolation) แต่การค้นพบฟอสซิลครั้งนี้ไม่สามารถอธิบายโดยใช้หลักการดังกล่าวได้ สาเหตุอื่นน่าจะเนื่องมาจากการระบบนิเวศวิทยาที่เปลี่ยนแปรหรือไม่มีการแข่งขันกับลิงชนิดอื่น

การค้นพบฟอสซิลลิงที่มีอายุไพลโอซีนตอนปลาย หรือราว 3 ล้านปีครั้งนี้ สามารถชูประเด็นปัญหาหลายอย่าง ได้แก่ ลิงชนิดนี้อาจเป็นลิงทางตอนเหนือได้เคลื่อนย้ายมาทางใต้เนื่องจากภูมิอากาศที่เปลี่ยนแปลง หรือ เป็นลิงชนิดที่สูญพันธุ์ไปแล้ว ถ้าเป็นลิงชนิดใหม่จะสามารถอธิบายความสัมพันธุ์กับฟอสซิลชนิดอื่นที่ค้นพบในบริเวณนี้ได้อย่างไร และสามารถบอกสภาพแวดล้อม และสภาพภูมิอากาศยุคนั้นได้อย่างไร วิวัฒนาการของลิงชนิดนี้เกี่ยวเนื่องมายังลิงปัจจุบันหรือไม่ การศึกษารายละเอียดเพิ่มเติมโดยวิธีการอื่น เช่น การศึกษาร่องรอยสึกหรอบนเคลือบฟัน (microstriation) เพื่อทราบอาหารการกินของลิงชนิดนี้ การศึกษาชิ้นส่วนของกระดูกที่พบเพื่อทราบรายละเอียดการใช้ชีวิตของลิงชนิดนี้ การเคลื่อนไหว การเดิน จะสามารถเป็นตัวชี้นำให้ทราบวิวัฒนาการของสัตว์ชนิดนี้ได้ดียิ่งขึ้น นอกจากนี้การศึกษารายละเอียดของสัตว์กัดแทะที่พบในบริเวณเดียวกันจะช่วยไขปริศนาดังกล่าวได้เป็นอย่างดี

การศึกษาครั้งนี้กำลังจัดเตรียมเพื่อตีพิมพ์เผยแพร่ เรื่อง "The first complete monkey skull (Primates: Cercopithecidae) from Pliocene fissure filling of Thailand"

**สภาพแวดล้อมและสภาพภูมิอากาศโบราณ (Paleoenvironment and Paleoclimate)**

จากการศึกษาฟอสซิลสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมขนาดเล็กโดยเฉพาะสัตว์กัดแทะ ทำให้เราทราบความเปลี่ยนแปลงของสัตว์กลุ่มนี้ในช่วงเวลาต่าง ๆ ในอดีต ซึ่งสืบเนื่องจนถึงปัจจุบันได้เป็นอย่างดี ทำให้ทราบถึงพื้นที่การแพร่กระจายในอดีตของสัตว์แต่ละชนิด การเปลี่ยนแปลงพื้นที่อยู่อาศัย และการปรับตัวของสัตว์เหล่านี้ รวมถึงวิวัฒนาการของสัตว์เหล่านี้ การเปลี่ยนแปลงทั้งหลายที่เกิดขึ้นมีผลมาจากสภาพแวดล้อมและสภาพภูมิอากาศที่เปลี่ยนแปลงเป็นสาเหตุหลัก สัตว์กัดแทะที่มีอยู่ในปัจจุบันมีการเปลี่ยนแปลงที่ค่อนข้างรวดเร็วและมีความไวต่อสภาพแวดล้อมที่เปลี่ยนแปลงสูงได้แก่สัตว์จำพวกหนู ส่วนสัตว์กัดแทะที่เปลี่ยนแปลงค่อนข้างช้าแม้สภาพแวดล้อมจะเปลี่ยนแปลงไปได้แก่ พวกกระรอก

สภาพแวดล้อมและสภาพภูมิอากาศของประเทศไทยในช่วงยุคไพลโอซีน ค่อนข้างแห้งแล้ง มีทุ่งหญ้าสลับพื้นที่ป่า เนื่องจากพบหนูหลายชนิดที่แสดงถึงพื้นที่อยู่อาศัยแบบทุ่งหญ้า เช่น *Ratchaburimys*, *Saidomys* และ *Prohadromys* ต่อมาเข้าสู่ยุคไพลสโตซีนพื้นที่ป่าจะมีเพิ่มมากขึ้นและบางช่วงมีอากาศหนาวเย็นโดยพบมีกระรอกบิน และพบหนู *Hadromys humei* จนเมื่ออากาศอบอุ่นขึ้นพื้นที่ป่าเพิ่มมากขึ้น หนูบางชนิดเช่น ในกลุ่ม *Rattus* sensu lato ประสบความสำเร็จและมีความหลากหลายสูงดังเช่นปัจจุบันนี้

**ลำดับชั้นชีวภาพ** (Biostratigraphy)

จากกลุ่มฟอสซิลที่ได้จากการศึกษาครั้งนี้เรานำมาจัดหาอายุสัมพันธุ์ (Relative age) โดยอาศัยลักษณะวิวัฒนาการของฟอสซิลบางชนิดที่สามารถพบความเปลี่ยนแปลงได้มาเปรียบเทียบกัน และดูจากกลุ่มฟอสซิลที่สูญพันธุ์และยังมีอยู่จนถึงปัจจุบันนี้ ทำให้ทราบอายุคร่าว ๆ ดังแสดงใน**ตารางที่** 2

| Time (Ma) | Epoch | Age | Localities | Fauna | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 0.018 | Holocene | | | | | | |
| | Pleistocene | Late | | | | | |
| 0.125 | | Middle | Crystal Cave<br>Khao Tamon 2 | | | | *Hadromys* |
| 0.78 | | Early | Khao Tamon 1 | *R.* n. sp. (larger) | | *P.* n. sp. (larger) | |
| 1.8 | Pliocene | Late | Khao Samngam<br>Khao Anghin | *Ratchaburimys* | *Saidomys* | *Prohadromys* | |
| 3.6 | | Early | Khao Khan Hok<br>(Monkey&Breccia 98) | *R.* n. sp. (smaller) | *S.* n. sp. (smaller) | | |
| 5.2 | | | | | | | |

**ตารางที่** 2. ตารางแสดงความสัมพันธ์ของอายุ แหล่งฟอสซิล และฟอสซิลหลัก

## การเผยแพร่ผลงาน

### ผลงานทางวิชาการ

1. Chaimanee, Y. and Jaeger, J.-J. 2000: Occurrence of *Hadromys humei* (Rodentia: Muridae) during the Pleistocene in Thailand. 2000, Journal of Mammalogy, 81 (3), 659-665.

2. Chaimanee, Y. and Jaeger, J.-J. (2000): A new flying squirrel *Belomys thamkaewi* n. sp. (Mammalia: Rodentia) from the Pleistocene of West Thailand and its biogeography. Mammalia, 64 (3), 307-318.
3. The evolutionary lineage of *Maxomys-Ratchaburimys* (Rodentia: Muridae) significance for biochronology. (in preparation).
4. The first complete monkey skull (Primates: Cercopithecidae) from Pliocene fissure filling of Thailand. (in preparation).

**การเผยแพร่ผลงานต่อสาธารณชน**

1. การเสนอโปสเตอร์ผลงานวิจัยเรื่อง ***"ความหลากหลายและวิวัฒนาการของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมขนาดเล็กในประเทศไทย"*** ในการประชุมประจำปี BRT ที่โรงแรมเจริญธานีปริ้นเซส ขอนแก่น เมื่อวันที่ 12-15 ตุลาคม 2541
2. การบรรยายเรื่อง "***ความหลากหลายและวิวัฒนาการของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมขนาดเล็กในประเทศไทย***" ในการประชุมประจำปี BRT ที่โรงแรม เจบี หาดใหญ่ เมื่อวันที่ 13 ตุลาคม 2542
3. การเผยแพร่ผลงานในหนังสือพิมพ์ Bangkok Post **หน้า** Outlook เรื่อง "*Something to get her teeth into*" เมื่อวันพุธที่ 16 September 1998
4. ออกรายการวิทยุ **เปิดโลกวิทยาศาสตร์** เรื่อง "***การศึกษาฟอสซิลสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมขนาดเล็กในประเทศไทย***" เมื่อวันที่ 20 ตุลาคม 2542
5. ออกรายการวิทยุศึกษา 92 **สนทนา** เรื่อง "***การศึกษาฟอสซิลสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมขนาดเล็กในประเทศไทย***" เมื่อวันพฤหัสบดีที่ 18 พฤศจิกายน 2542 เวลา 8.45-10.00 น.
6. เขียนหนังสือเรื่อง "*Plio-Pleistocene Rodents of Thailand*" ซึ่งจัดพิมพ์เป็นลำดับที่ 3 ในโครงการ Thai Studies in Biodiversity จำนวน 303 หน้า ปี 1998

## ปัญหาและอุปสรรคพร้อมแนวทางการแก้ไข

ฟอสซิลสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมเป็นฟอสซิลที่หาพบค่อนข้างยากเนื่องจากมีการสะสมตัวเป็นฟอสซิลน้อย เมื่อพบแล้วอาจมีสภาพแตกหักไม่สมบูรณ์พอสำหรับการศึกษารายละเอียด การค้นพบแหล่งฟอสซิลหลายแหล่งจากการศึกษาครั้งนี้ถือว่าเป็นลักษณะเด่นของพื้นที่บริเวณนี้ การระเบิดหินเพื่อนำหินไปใช้ในทางอุตสาหกรรม โดยมีการระเบิดเคลื่อนย้ายหินออกไปอย่างรวดเร็วทำให้เราพบแหล่งฟอสซิลเพิ่มมากขึ้นมาก แต่ขณะเดียวกันหินเหล่านี้ถูกเคลื่อนย้ายอย่างรวดเร็วทำให้ข้อมูลเหล่านี้อาจสูญหายไปด้วย เมื่อพบแหล่งฟอสซิลจึงต้องเก็บตัวอย่างจำนวนมากที่สุดเพราะถ้าไม่เก็บก็จะถูกเคลื่อนย้ายหรือสูญหายไปตัวอย่างที่เก็บมาจากแต่ละบริเวณใช้เวลานานมากในห้องปฏิบัติการเพื่อละลายเอาฟอสซิลออกมา เนื่องจาก

ตัวอย่างแต่ละก้อนต้องใช้ความระมัดระวังขณะทำการละลาย เพื่อไม่ให้ฟอสซิลแตกหัก บางครั้งเมื่อพบว่ามีฟอสซิลชนิดใหม่และต้องการเก็บตัวอย่างเพิ่มเติมปรากฏว่าหินบริเวณนั้นถูกเคลื่อนย้ายหรือสูญหายไปแล้ว

## **สรุปผลการวิจัย** (Conclusion & Discussion)

การศึกษาครั้งนี้ได้ผลเป็นที่น่าพอใจยิ่งเนื่องจากพบแหล่งสะสมตัวเพิ่มขึ้นหลายแหล่ง และพบฟอสซิลชนิดใหม่เพิ่มขึ้นหลายชนิด ฟอสซิลเหล่านี้เป็นหลักฐานสำคัญที่บ่งชี้ให้ทราบถึงการเปลี่ยนแปลงทางสภาพอากาศและสภาพแวดล้อมในช่วงต่าง ๆ ได้เป็นอย่างดี การค้นพบ Evolutionary lineage ของฟอสซิลหนูบางชนิดในครั้งนี้เป็นการค้นพบใหม่และเป็นการค้นพบที่สำคัญ เนื่องจากโดยทั่วไปหลักฐานที่เป็นฟอสซิลยืนยันแน่ชัดหาพบได้น้อยมากมีเพียงสมมุติฐานเท่านั้น การขยายพื้นที่ที่ทำการศึกษาโดยศึกษาเพิ่มเติมบริเวณแนวเทือกเขาทางด้านตะวันตกของประเทศไทยซึ่งเป็นบริเวณแนวเขาที่ต่อเนื่องจากเทือกเขาหิมาลัยลงไปจนถึงแหลมมาลายูน่าจะช่วยไขปริศนาต่าง ๆ ได้มากมาย เนื่องจากในอดีตเมื่อเกิดสภาพอากาศหนาวเย็น บริเวณนี้ถูกใช้เป็นเส้นทางในการอพยพเคลื่อนย้ายของสัตว์หลายชนิดเพื่อลงมาหาบริเวณที่เหมาะสมและน่าจะมีการค้นพบฟอสซิลสัตว์ชนิดใหม่ ๆ ในบริเวณนี้เพิ่มมากขึ้น นอกจากนี้การค้นหาแหล่งสะสมตัวของฟอสซิลในบริเวณใกล้กับบริเวณคอคอดกระเพื่อศึกษาชนิดของสัตว์ที่มีความสัมพันธุ์กับการเปลี่ยนแปลงของระดับน้ำทะเลในยุคน้ำแข็งก็เป็นเรื่องที่น่าสนใจ เนื่องจากพบว่าสัตว์ปัจจุบันหลายประเภทที่อยู่เหนือคอคอดกระต่างกับสัตว์ที่พบใต้คอคอดกระ ในอดีตบริเวณที่เป็นแนวแบ่งนี้อยู่ที่ไหน เหตุการณ์นี้เกิดขึ้นเมื่อไร และเกิดขึ้นกี่ครั้งแล้วในอดีต และเพื่อทราบสภาพแวดล้อมที่เปลี่ยนแปลงในอดีตจากฟอสซิลสัตว์ที่ค้นพบเหล่านี้ การหาอายุที่แน่นอนโดยหลาย ๆ วิธีก็มีความสำคัญมาก ในการใช้ประกอบกับการตีความหมายของฟอสซิลที่พบเหล่านี้

## เอกสารอ้างอิง (References)


Chaimanee, Y. (1998): *Plio-Pleistocene rodents of Thailand*. Thai Studies in Biodiversity, No. 3, 1-303 pp.

Chaimanee, Y., and Jaeger, J.-J. (1993): Pleistocene mammals of Thailand and their use in the reconstruction of the paleoenvironments of Southeast Asia. *SPAFA*, 3 (No. 2), 4-10.

Chaimanee, Y., and Jaeger, J.-J. (1998): Plio-Pleistocene rodents of Thailand and their utility for biochronology and paleoenvironments. In GEOSEA IX (Malaysia: Geological Society of Malaysia), 184 pp.

Chaimanee, Y., and Jaeger, J.-J. (2000): Occurrence of *Hadromys humei* (Rodentia: Muridae) during the Pleistocene in Thailand. *J. Mammalogy*,.81 (3), 659-665.

Chaimanee, Y., and Jaeger, J.-J. (2000): A new flying squirrel *Belomys thamkaewi* n. sp. (Mammalia:Rodentia) from the Pleistocene of West Thailand and its biogeography. *Mammalia*, 64 (3), 307-318.

Chaimanee, Y., Jaeger, J.-J., and Suteethorn, V. (1993a): Pleistocene microvertebrates from fissure-fillings in Thailand. *Journal of Southeast Asian Earth Sciences*, 8 (No. 1-4), 45-48.

Chaimanee, Y., Jaeger, J.-J., and Suteethorn, V. (1993b): Pleistocene micromammals of Thailand: contribution to paleoenvironmental changes, biochronology and biodiversity. In Int. Symp. on Biostratigraphy of Mainland Southeast Asia: Facies & Paleontology, T. Thanasuthipitak, ed. (Chiang Mai, Thailand: Chiangmai University), 125-136 pp.

Chaimanee, Y., Suteethorn, V., Triamwichanon, S., and Jaeger, J.-J. (1996): A new stephanodont Murinae (Mammalia, Rodentia) from the early Pleistocene of Thailand and the age and place of the *Rattus* adaptive radiation in South East Asia. *C. R. acad. Sci. Paris*, t. 322 (Serie II a), 155-162.

Corbet, G. B., and Hill, J. E. (1992): *The Mammals of the Indomalayan Region: A systematic review*. Oxford University Press, Oxford, 488 pp.

Dehm, R. v. (1962): Altpleistocane Sauger von Schernfeld bei Eichstatt in Bayern. *Mitt.Bayer. Staatssamml. Palaont. hist. Geol.*, 2, 17-61.

Gingerich, P. D., Smith, B. H., and Rosenberg, K. (1980): Patterns of allometric scaling in the primate dentition and prediction of body size from tooth size. *Am. J. Phy. Anthrop.*, 52 , 231-232.

James, G. T., and Slaughter, B. H. (1974): A primitive new Middle Pliocene murid from Wadi el Natrum, Egypt. *Annual Geological Survey Egypt, Cairo,* 4, 333-362.

Lekagul, B., and McNeely, J. A. (1977): *Mammals of Thailand.* Association for the Conservasion of Wildlife, Kulusapa, Bangkok, 758 pp.

Marshall, J. T. (1976): Family Muridae: Rats and Mice. *Privately printed by the government Printing Office, Bangkok,*, 396-487.

McKenna, M. C. (1962): *Eupetaurus* and the livng petauristine sciurids. *American Museum Novitates,* 2104, 1-38.

Misonne, X. (1969): African and Indo-Australian Muridae: Evolutionary trends. *Annales Musee Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren, Belgique,* 172, 1-219.

Musser, G. G. (1972): The species of *Hapalomys* (Rodentia, Muridae). *American Museum Novitates,* 2503, 1-27.

Musser, G. G. (1987): The occurrence of *Hadromys* (Rodentia: Muridae) in Early Pleistocene Siwalik Strata in Northern Pakistan and its bearing on biogeographic affinities between Indian and Northeastern African Murine faunas. *American Museum Novitates,* 2883, 1-36.

Musser, G. G., and Carleton, M. D. (1993): Family Muridae. In: *Mammal Species of the World: A taxonomic and geographic references*":, Smithsonian Institution Press, Washington and London, 501-755 pp.

Robinson, M. F., Smith, A. L., and Bumrungsri, S. (1995): Small mammals of Thung Yai Naresuan and Huai Kha Khaeng wildlife sanctuaries in Western Thailand. *Nat. Hist. Bull. Siam Soc.*, 43, 27-54.

Sen, S. (1983): Rongeurs et lagomorphes du gisement pliocéne de Pul-e Charkhi, bassin de Kabul, Afghanistan. *Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris, Serie 5,* 5 (1), 33-74.

Slaughter, B. H., and James, G. T. (1979): *Saidomys natrunensis*, an arvicanthine rodent from the Pliocene of Egypt. *J. Mammology,* 60 (2), 421-425.

Verneau, O., Catzeflis, F., and Furano, A. V. (1997): Determination of the evolutionary relationships in *Rattus* sensu lato (Rodentia: Muridae) using L1 amphification events. *J. Molecular Evolution,* 45, 424-436.

Verneau, O., Catzeflis, F., and Furano, A. V. (1998): Determining and dating recent rodent speciation events by using L1 (LINE-1) retrotransposons. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA,* 95, 11284-11289.

Watts, C. H. S., and Baverstock, P. R. (1994): Evolution in some South-east Asian Murinae (Rodentia), as assessed by microcomplement fixation of albumin, and their relationship to Australian Murines. *Aust. J. Zool.,* 42 , 711-722.

Winkler, A. J. (1997): Systematics, paleobiogeography, and paleoenvironmental significance of rodents from the Ibole Member, Manonga Valley, Tanzania. In: T. Harrison, (ed.) "*Neogene Paleontology of the Mononga Valley, Tanzania, Volumn 14 of Topics in Geobiology*":, Plenum Press, New York, 311-332 pp.

*Journal of Mammalogy*, 81(3):659–665, 2000

# OCCURRENCE OF *HADROMYS HUMEI* (RODENTIA: MURIDAE) DURING THE PLEISTOCENE IN THAILAND

YAOWALAK CHAIMANEE* AND JEAN-JACQUES JAEGER

*Paleontology Section, Geological Survey Division, Department of Mineral Resources, Rama VI Road, Bangkok 10400, Thailand (YC)*
*Institut des Sciences de l'Evolution, Centre National de la Recherche Scientifique and Université Montpellier II, Place Eugene Bataillon, Case 64, 34095 Montpellier Cedex 05, France (JJJ)*

*Hadromys humei*, Hume's rat, has a restricted geographical distribution limited to northeastern India and southern China. During the middle Pleistocene, its distribution extended to the south, as it occurs in 10 fossil localities in Thailand. This southward extension of its distributional range is related to climatic changes that affected southeastern Asia during the Pleistocene.

Key words: *Hadromys humei*, Muridae, Pleistocene, Rodentia, Thailand

*Hadromys* is a murine genus limited to only 1 extant species, *H. humei*, which has a relatively restricted distribution from northeastern India (Manipur to northwestern Assam) to southern China (West Yunnan). Yang and Wang (1987) considered *H. h. yunnanensis* from Ruili, China, to be a distinctive subspecies. *H. h. yunnanensis* is characterized by its shorter tail and palate, longer diastema, and larger body size than *H. h. humei*. There is little information about phylogenetic relationships of this genus among the Murinae. Misonne (1969), on the basis of dental and skull characters, suggested that *Hadromys* was an Asian relative of the mainly African *Arvicanthis* division. That interpretation was challenged by Musser (1987), who suggested that similarities of molar structures between that genus and the African *Arvicanthis* group may have resulted from convergent evolution. This taxon, which does not occur today in Thailand, has been discovered as fossil in several middle Pleistocene localities in Thailand, distributed geographically as far north as Lamphang Province and as far south as Songkla Province. We describe these discoveries, compare our fossils with extant species, discuss the significance of distributional changes that occurred during evolution of that taxon in Thailand, and suggest that these changes are related to climatic changes that occurred in Southeast Asia during the Pleistocene.

* *Correspondent: yao@isem.univ-montp2.fr*

## EXTANT *HADROMYS*

Information concerning natural history of *Hadromys* comes from a small area of the Imphal region of Manipur, India, at elevations between 1,150 and 1,320 m. *H. humei* is associated there with tropical and subtropical monsoon habitats in oak parkland. It lives "in scrub like scattered oak trees on dry hillsides covered by tall grasses" (Musser 1987:5). The soil is loamy and rocky, and it has little humus. One analysis of stomach contents indicated the presence of finely cut grass leaves (Musser 1987). Morphological characters of living *Hadromys* have been listed by Musser (1987).

## FOSSIL *HADROMYS*

The fossil record of *Hadromys* is limited. The 1st known fossil was described by Musser (1987) as *H. loujacobsi* from an

early Pleistocene site in the Soan Formation of the Upper Siwaliks from the Pabbi Hills, northern Pakistan. It is represented by 3 isolated upper molars. Cheema et al. (1997) also reported one-half molar of a Pliocene fossil as cf. *Hadromys* from Mirpur District, Azad Kashmir, Pakistan. The discovery of fossil *H. humei* from 10 fossil localities of middle Pleistocene age in Thailand indicates that the geographic distribution of this species expanded widely southward during the middle Pleistocene. Additionally, discovery of a primitive representative of that genus in a late Pliocene–early Pleistocene locality in Thailand (Chaimanee 1998) suggests that this genus may have originated in Southeast Asia in a larger area including all of present-day Thailand.

Fossils of *H. humei* were discovered in Thailand from 8 karstic fissure fillings and 2 cave deposits. Fissure fillings were located in northern Thailand (Khao Panam), central Thailand (Khao Noh, Kanchanaburi 2, and Crystal Cave) and peninsular Thailand (Ban Nasan, Khao Naphung, Khao Rupchang 1, and Khao Rupchang 2). Two sites correspond to cave deposits: main layer of Snake Cave and upper layer of Snake Cave in Chaiyaphum Province, northeastern Thailand (Fig. 1). In the most accurately dated locality, main layer of Snake Cave, fossil *Hadromys* was associated with a large mammal fauna that characterized the *Stegodon-Ailuropoda* zone of middle Pleistocene, and the fossiliferous deposit was overlain by a calcite dated by the U/Th method of 137,000 years ago (Esposito et al. 1998). Other localities showed similar faunal composition to that of Snake Cave and were, therefore, also dated as middle Pleistocene (Chaimanee 1998).

*Materials.*—Material consisted exclusively of isolated molars. Recent specimens used for comparative analysis were those from collections of the British Museum (Natural History), London (Table 1).

*Molar characters.*—The molar crown of fossil *H. humei* is elevated, and the occlusal pattern of upper molars shows strong coalescence of cusps of the 2nd and 3rd laminae on M1 and M2 and high number of roots. The m1 has laminated chevrons and no anterocentral cusp; M1 has elevated crown, and its cusps converge toward the apex. It also shows an oblique longitudinal symmetry axis relative to the tooth row. The almond-like outline of M1 also is characteristic. Upper molars are broad, and cusps are inclined backward. The M1 broadly overlaps with M2; the same occurs between M2 and M3. Neither cusp t7 nor posterior cingulum are present. Cusp t9 is reduced. In worn teeth, this cusp becomes crestiform and joins t6, reinforcing the 2nd and 3rd laminae. Root number of this genus also is strikingly different from that of other Asian murines. The M1 has 5–6 roots. The M2 has lost t3 and shows a crest that connects t6 to t8; this molar has 6 roots. In worn teeth, t4 and t6 are connected to t8 by

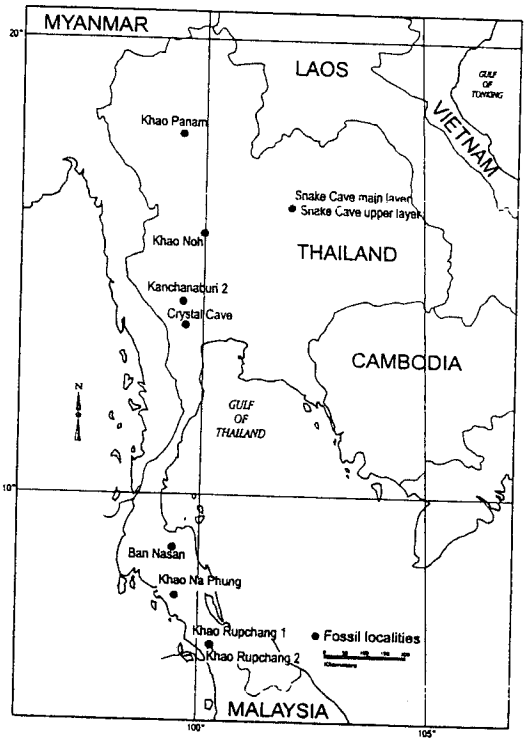



FIG. 1.—Distribution of Pleistocene *Hadromys humei* in Thailand.

TABLE 1.—Measurements (mm) of length and width of molars of extant and fossil *Hadromys humei*.

| Molar | Localities | *n* | Length | | | Width | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | Range | $\bar{X}$ | *SD* | Range | $\bar{X}$ | *SD* |
| M1 | Extant | 24 | 2.46–3.02 | 2.75 | 0.15 | 1.92–2.18 | 2.09 | 0.07 |
| | Khao Panam | 1 | | 2.62 | | | 1.91 | |
| | Main layer of Snake Cave | 5 | 2.18–2.99 | 2.75 | 0.33 | 1.76–1.96 | 1.87 | 0.08 |
| | Upper layer of Snake Cave | 2 | 3.00–3.02 | 3.01 | | 1.90–2.06 | 1.98 | |
| | Crystal Cave | 1 | | 3.18 | | | 2.00 | |
| | Khao Rupchang 1 | 3 | 2.33–2.69 | 2.54 | 0.19 | 1.72–1.90 | 1.81 | 0.09 |
| | Khao Rupchang 2 | 1 | | 3.30 | | | 2.06 | |
| M2 | Extant | 24 | 1.52–2.02 | 1.79 | 0.15 | 1.91–2.18 | 2.05 | 0.07 |
| | Main layer of Snake Cave | 3 | 1.53–2.04 | 1.76 | 0.25 | 1.83–1.90 | 1.87 | 0.04 |
| | Upper layer of Snake Cave | 1 | | 1.95 | | | 1.90 | |
| | Kanchanaburi 2 | 2 | 2.00–2.09 | 2.05 | | 2.06–2.08 | 2.07 | |
| | Khao Na Phung | 3 | 1.87–2.18 | 2.06 | 0.17 | 1.75–1.97 | 1.85 | 0.11 |
| | Khao Rupchang 1 | 7 | 1.72–2.14 | 1.90 | 0.17 | 1.63–1.78 | 1.74 | 0.07 |
| m1 | Extant | 24 | 2.04–2.57 | 2.30 | 0.11 | 1.64–1.98 | 1.81 | 0.10 |
| | Main layer of Snake Cave | 7 | 2.34–2.67 | 2.47 | 0.11 | 1.42–1.69 | 1.60 | 0.09 |
| | Upper layer of Snake Cave | 1 | | 2.56 | | | 1.75 | |
| | Kanchanaburi 2 | 1 | | 2.51 | | | 1.62 | |
| | Ban Nasan | 2 | 2.46–2.80 | 2.47 | | 1.55–1.66 | 1.60 | |
| | Khao Na Phung | 1 | | 2.60 | | | 1.75 | |
| | Khao Rupchang 1 | 2 | 2.42–2.72 | 2.57 | | 1.60–1.69 | 1.65 | |
| m2 | Extant | 24 | 1.61–1.99 | 1.82 | 0.12 | 1.79–2.10 | 1.96 | 0.08 |
| | Main layer of Snake Cave | 4 | 1.66–2.08 | 1.85 | 0.18 | 1.63–1.86 | 1.78 | 0.10 |
| | Khao Noh | 2 | 1.49–1.67 | 1.58 | | 1.58–1.72 | 1.65 | |
| | Khao Na Phung | 1 | | 2.12 | | | 1.82 | |
| | Khao Rupchang 1 | 4 | 1.49–2.08 | 1.79 | 0.24 | 1.68–1.90 | 1.79 | 0.09 |

crests, which strengthen the 2nd and 3rd lamina on M1 and M2.

Lower molars are rather broad, and m1 is short and has no anterocentral cusp. The anterior part is narrow, but the posterior part is rather wide. Lingual cusps are situated more mesially than the labials, producing oblique lamina. Cv5 is present. The posterior cingulum is small. The m2 has an anterolabial cusp and a Cv5. Its posterior cingulum is stronger than that of m1. The m1 and m2 have 3 roots. The high coronal elevation of molars and their occlusal surface, more laminar than cuspidate, usually are characteristics of grazing rodents.

*Molar characters of fossils from Thailand (Fig. 2).*—Nomenclature used for description of morphology of molars is a combination of those proposed by Misonne (1969) and Musser (1987). M1 is rather broad with an almond-shaped outline and distally bent cusps. There is no t7 or posterior cingulum. The central cusps are much wider than the lateral ones. On the 1st row, cusp t1 is separated from t2 by a narrow but distinct valley and is slightly distal to it. Cusp t3 is reduced and is nearly at the same level as t2. Both are separated by a shallow valley. Cusps t4 and t6 on the 2nd row are on the same level and situated more distally than t5. Cusp t8 is large and dominates the 3rd row. Cusp t9 is reduced, crestiform, and connected to t6. On worn molars, cusps t3, t4, and t6 show distal incipient stephanodont crests, connecting t3 to t6, t4 to t8, and t6 to t9. Such stephanodont crests strengthen the posterior part of the tooth. These connections appear during wear on the labial side before the lingual side. In lateral view, M1 and M2 of *H. humei* show an elevated crown, with the valley separating the different cusps ending before the dentine–enamel limit. Such an elevated crown can be described as semi-

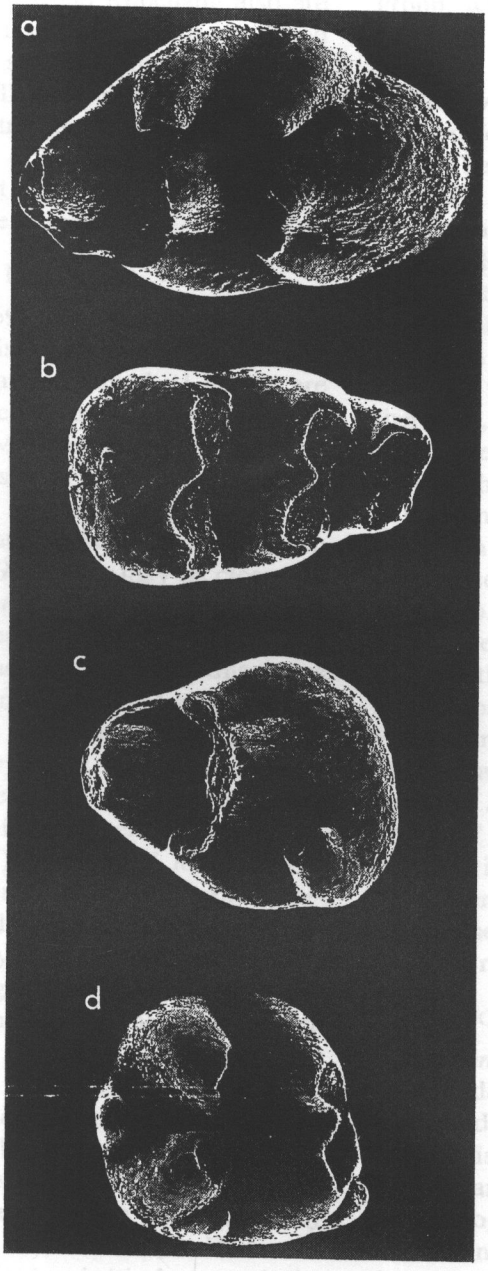



FIG. 2.—Fossil *Hadromys humei* from main layer of Snake Cave, Thailand: a) left M1; b) right m1; c) right M2; and d) right m2.

hypsodonty or coronal hypsodonty (Musser 1987). This character, combined with those of the occlusal surfaces of the molars, usually is present on molars of highly specialized grazing Murinae, which led Musser (1987) to conclude that *H. humei* was a murine counterpart of an arvicoline. This molar has 5–6 roots: 1 large anterior, 2 lingual, and 2 labial. In some specimens, there is a small additional posterior root. M2 is broad. Cusp t1 is rounded and prominent, and t3 is absent. Cusps t4, t5, and t6 are fused together as a lamina. No distinct valleys separate these cusps. Cusp t8 is large, and t9 is more reduced than on M1. On worn teeth, t4 and t6 are strongly connected to t8 by 2 strong distal crests. There are 6 roots: large anterolingual, anterolabial, and posterolingual, 2 small posterolabial, and a small labial.

The m1 has a narrow anterior part without anterocentral cusp. Its distal end is rather broad, and main cusps are arranged into laminated chevrons. Lingual cusps are more mesial than labial cusps. On the 1st lamina, the anterolingual cusp is fused with the anterolabial cusp to make an oblique lamina. A small cingulum unites the anterolabial cusp to the protoconid. The posterior cingulum is distinct but reduced and low. Cv5 is present and connected to the posterior chevron. Three roots are present: 1 large anterior, 1 transverse posterior, and 1 small labial root. The m2 is broad and short. The main cusps are fused into laminae. Anterolabial cusp is present and also Cv5 and posterior cingulum. Three roots are present: 2 anterior and 1 large posterior root.

*Comparison of Thailand fossil with extant Hadromys humei.*—Molars show all characteristics of extant *H. humei,* and there can be no doubt about their attribution to that species. Some differences have been observed; valleys between t2 and t3 of M1–M2 are deeper in fossil specimens than those of extant species. When comparing samples from different localities in Thailand, in the M1 of Khao Panam and Khao Rupchang localities, the 1st row is connected to the 2nd row by stephanodont crests issued from t3 and t6, and the 2nd row is connected to the 3rd row by stephanodont crests issued from t4 and t6. The stephanodont crest on t3 of M1 never ap-

pear in other localities. Cusp t3 of M1 of Khao Panam and Khao Rupchang also are more reduced. The molar cusps are fused together more strongly than those from Snake Cave. All these differences can be attributed to intraspecific variation or microevolutionary differences induced by the time range that separates some of these middle Pleistocene localities.

## Discussion

Misonne (1969) referred *Hadromys* to his *Arvicanthis* division on the basis of molar characters; molars are broad, t1 and t4 are large, posterior cingulum is absent or nearly absent on M1, M3 is enlarged, t9 is mesial, m1 has Cv5, posterior cingulum is small on m1 and larger on m2, and molars are strongly laminated when worn. He also suggested that *Hadromys* may be closest to *Golunda, Dasymys,* and *Arvicanthis.* Musser (1987) discussed phylogenetic affinities of *Hadromys* and suggested that this genus could have been derived independently in Asia from a late Miocene ancestor, possibly a species of *Karnimata,* and suggested that the resemblance to the *Arvicanthis* group was the result of convergent evolution.

Musser (1987) identified *H. loujacobsi* as a fossil representative of this genus, formerly described under cf. *Rattus* (Jacobs 1978). This early Pleistocene fossil from Siwaliks is younger than $1.66 \times 10^6$ years ago. It has been found in association with *Golunda kelleri* (similar to *G. ellioti*), *Mus* (similar to *M. booduga*), and *?Millardia* (similar to *M. kathleenae*). *H. loujacobsi* has longer and broader molars than extant *H. humei.* Cusps on 1st and 2nd lamina of M1 are aligned next to one another, so they are less arcuate than in extant *H. humei.* Cusp t9 of *H. loujacobsi* is large and distinct. It shows no connections with t6. The fossil from Siwaliks shows only 4 roots with a large anterior root, 1 large posterior, 1 small labial, and 1 large lingual root. This fossil also has a more elevated crown and cusps than *H. humei.* On this character only, it can be excluded as an ancestor of *H. humei* and rather corresponds to a sister group, which already had developed high-crowned molars during the lower Pleistocene.

*Hadromys loujacobsi* is, therefore, more derived for some characters than the fossil from Thailand. Coronal elevation is much stronger, and the anterior cusps of M1 and m1 are nearly straight as in extant *H. humei.* It also is characterized by occurrence of a rather large t9 on M1 and M2, which is a primitive character not present on fossils from Thailand. The evolutionary tendency of this group on the upper molar are, therefore, coronal elevation, reduction of valleys separating the main cusps, straightness of the 1st lamina, reduction of t9, and development of a distal stephanodont crest on t3. On the lower molars, the anterolabial cusp becomes connected to the anterolingual cusp, and the metaconid becomes more transverse, producing oblique lamina.

Recently, we described a new *Hadromys*-related fossil from the late Pliocene to early Pleistocene of central Thailand (Chaimanee 1998) that would represent a potential ancestor of *Hadromys.* This indicates that this group of Murinae formerly was more diversified in Thailand and that Thailand may have been its area of origin and evolution. The present distribution of *H. humei* appears as relictual.

## Paleoenvironmental Implications

*Hadromys* is a terrestrial herbivorous rat living today in rather dry areas where grassland predominates at 900–1,300 m elevation. It is hazardous to extrapolate these data to an extinct population. Because of morphological resemblance between living and extinct populations, fossil *Hadromys* from Thailand reasonably can be suspected to have been living in similar conditions during the middle Pleistocene with a grass-dominated diet and a cooler and drier climate. On the basis of distribution of plants in southeastern Asia (Meijer 1982; Van Steenis 1936a, 1936b, 1936c; Van Steenis and Schippers-Lammertse 1965) and on the

basis of palynological data (van der Kaars and Dam 1995), it has been proposed that during glacial periods, the climate of southeastern Asia was cooler and drier than present. Isotopic data from the oceans (Shackleton et al. 1984) indicate that the middle Pleistocene was dominated by glacial periods interrupted by short interglacial periods. During these glacial periods, the drop in sea level of 140 m (Bard et al. 1990) connected all present-day islands to mainland Southeast Asia into a big continental landmass called Sundaland (Medway 1972; Verstappen 1975), the central part of which was so far from the eastern and western monsoon rains that it became a savanna corridor allowing dispersal of northern dry plants to the south (Ashton 1972; Morley and Flenley 1987). New data relative to the southern extension of *H. humei* indicate that grazing species of rodents also extended their range southward, following the changes in distribution of plants.

In conclusion, the fossil record indicates that *H. humei* was distributed widely during the middle Pleistocene. Its southern limit extended to Songkla Province in peninsular Thailand at the Thai–Malay border, farther south than the present-day Kra Isthmus (Lekagul and McNeely 1977), suggesting a wide distribution over southeastern Asia. This is suggestive of a different climate and vegetation cover during the middle Pleistocene, allowing *H. humei* to extend its distribution southward. Analysis of fossil rodent communities (Chaimanee 1998) indicates a predominance of evergreen forests with patches of grasslands for the middle Pleistocene of Thailand but with significatively lower temperature and humidity than today. Grassland was developed during the late Pliocene to early Pleistocene when an ancestor of *Hadromys* occurred together with other grazing Murinae in central Thailand (Chaimanee 1998).

## Acknowledgments

This work was supported by Biodiversity Research and Training Program of Thailand, the Department of Mineral Resources (Bangkok), and the French Ministry of Foreign Affairs (Mission Paléontologique Française en Thailande). This is publication 99-75 of Institut des Sciences de l'Evolution.

## Literature Cited

Ashton, P. S. 1972. The Quaternary geomorphological history of western Malesia and lowland rain forest phytogeography. Pp. 35–49 in The Quaternary era in Malesia (P. Ashton and M. Ashton, eds.). University of Hull, Department of Geography, Miscellaneous Series 17:1–103.

Bard, E., B. Hamelin, and R. G. Fairbanks. 1990. U-Th ages obtained by mass spectrometry in corals from Barbados: sea level during the past 130,000 years. Nature 346:456–458.

Chaimanee, Y. 1998. Plio-Pleistocene rodents of Thailand. Thai Studies in Biodiversity 3:1–303.

Cheema, I. U., S. M. Raza, and L. J. Flynn. 1997. Note on Pliocene small mammals from the Mirpur District, Azad Kashmir, Pakistan. Géobios (Lyon) 30:115–119.

Esposito, M., Y. Chaimanee, J.-J. Jaeger, and J.-L. Reyss. 1998. Th/U dating of Snake Cave (Thailand) speleothems. Comptes Rendus Académie des Sciences Paris, série 2 326:603–608.

Jacobs, L. L. 1978. Fossil rodents (Rhizomyidae and Muridae) from Neogene Siwalik deposits, Pakistan. Museum of Northern Arizona Press, Bulletin Series 52:1–103.

Lekagul, B., and J. A. McNeely. 1977. Mammals of Thailand. Association for the Conservation of Wildlife, Kurusapha Ladprao, Bangkok, Thailand.

Medway, L. 1972. The Quaternary mammals of Malesia: a review. Pp. 63–98 in The Quaternary era in Malesia (P. Ashton and M. Ashton, eds.). University of Hull, Department of Geography, Miscellaneous Series 17:1–103.

Meijer, W. 1982. Plant refuges in the Indo-Malesian Region. Pp. 576–584 in Biological diversification in the tropics (G. T. Prance, ed.). Columbia University Press, New York.

Misonne, X. 1969. African and Indo-Australian Muridae: evolutionary trends. Annales du Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren, Belgique Annales, Série IN-8, Sciences Zoologiques 172:1–219.

Morley, R. J., and J. R. Flenley. 1987. Late Cenozoic vegetational and environmental changes in the Malay Archipelago. Pp. 50–59 in Biogeographical evolution of the Malay Archipelago (T. C. Whitmore, ed.). Clarendon Press, Oxford, United Kingdom.

Musser, G. G. 1987. The occurrence of *Hadromys* (Rodentia: Muridae) in early Pleistocene Siwalik strata in northern Pakistan and its bearing on biogeographic affinities between Indian and northeastern African murine faunas. American Museum Novitates 2283:1–36.

Shackleton, N. J., et al. 1984. Oxygen isotope calibration of the onset of ice-rafting and history of glaciation in the North Atlantic region. Nature 307: 620–623.

VAN DER KAARS, W. A., AND M. A. C. DAM. 1995. A 135,000 year record of vegetational and climatic change from the Bandung area, West Java, Indonesia. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 117:55–72.

VAN STEENIS, C. G. G. J. 1936a. On the origin of the Malaysian mountain flora. Bulletin Jardin Botanique Buitenz, série 3, part 1 13:135–262.

VAN STEENIS, C. G. G. J. 1936b. On the origin of the Malaysian mountain flora. Bulletin Jardin Botanique Buitenz, série 3, part 2 13:289–417.

VAN STEENIS, C. G. G. J. 1936c. On the origin of the Malaysian mountain flora. Bulletin Jardin Botanique Buitenz, série 3, part 3 14:56–72.

VAN STEENIS, C. G. G. J., AND A. F. SCHIPPERS-LAMMERTSE. 1965. Concise plant geography of Java. Pp. 1–72 in Flora of Java (C. A. Backer and R. C. van der Brink Bakhuizen, eds.). N. V. Press, Noordhoff, Groningen, The Netherlands, 2:1–72.

VERSTAPPEN, H. T. 1975. On paleoclimates and landform development in Malesia. Pp. 3–36 in Modern Quaternary research in Southeast Asia (G. J. Bartstra and W. A. Casparie, eds.). A. A. Balkema, Rotterdam, The Netherlands, 1:3–36.

YANG, G., AND Y. WANG. 1987. A new subspecies of *Hadromys humei* (Muridae, Mammalia) from Yunnan, China. Acta Theriologica Sinica 7:46–50.

*Submitted 12 April 1999. Accepted 19 November 1999.*

*Associate Editor was Troy L. Best.*

# A new flying squirrel *Belomys thamkaewi* n. sp. (Mammalia : Rodentia) from the Pleistocene of West Thailand and its biogeography

by Y. CHAIMANEE [1] et J.-J. JAEGER [2]

[1] *Paleontology Section, Geological Survey Division, Department of Mineral Resources, Rama VI Road, Bangkok, 10400, Thailand*

[2] *Institut des Sciences de l'Evolution, UMR 5554, C.N.R.S. & Université Montpellier II, Place Eugène Bataillon, CC 064, 34095 Montpellier cedex 05, France*

*Correspondence : Y. Chaimanee, Laboratoire Paléontologie-ISEM Université Montpellier II, CC 064 Place Eugene Bataillon, 34095 Montpellier cedex 05, France*

*e-mail: yao@isem.univ-montp2.fr*

*Summary.* – A new flying squirrel, *Belomys thamkaewi* n. sp., is described here from the Late Middle Pleistocene to Late Pleistocene of Thailand. It is recorded from only one fossil locality, Crystal Cave, Kanchanaburi Province, West Thailand. It differs from the extant and other Pleistocene fossil *Belomys pearsonii* mainly by its very large size. The extant *B. pearsonii* was widely distributed during the Middle Pleistocene in Thailand, its distribution range being extended southward, south of the present day Kra Isthmus. The new species, *B. thamkaewi* may represent a large sized descendant of these Middle Pleistocene Thai populations of *B. pearsonii* or belong to a different lineage of large sized *Belomys*. Both species have never been found sympatrically in the same fossil locality.

*Résumé.* – Un nouvel écureuil volant fossile, *Belomys thamkaewi* n. sp., est décrit, daté de la fin du Pléistocène moyen jusqu'au Pléistocène terminal de Thaïlande. Il n'est connu que d'un gisement fossile, Crystal Cave, province de Kanchanabury, Thaïlande occidentale. Il diffère surtout par sa très grande taille des *Belomys pearsonii* actuels et pléistocènes. Le *B. pearsonii* actuel était largement réparti en Thaïlande au cours du Pléistocène moyen, les limites de sa répartition étant largement étendues vers le sud au-delà de l'actuel isthme de Kra. La nouvelle espèce, *B. thamkaewi* peut représenter un descendant de grande taille de ces populations Thaï du Pléistocène moyen de *B. pearsonii*, ou appartenir à une lignée différente d'un *Belomys* de grande taille. Les deux espèces n'ont jamais été trouvées sympatriques dans un même gisement.

**KEY WORDS** : *Belomys*, flying squirrel, Rodentia, Pleistocene, Thailand

## INTRODUCTION

*Belomys pearsonii* (Gray, 1842) is a monotypic genus. It is represented only in the Indochinese and Himalayan Subregions where this species has a wide distribution : from Sikkim and Assam (India) to Hunan, Sichuan, Yunnan, Guizhou, Guangxi, Hai-

*Mammalia, t. 64, n° 3, 2000 : 307-318.*

nan (China), Bhutan, Taiwan, Indochina and North Burma (Hoffmann *et al.* 1993). In Thailand it is recorded only from Phetchabun and Nakorn Ratchasima Province in Northeast Thailand (Askins 1977) and is mentioned to live in dense forest. However recently, Robinson *et al.* (1995) have caught this species in dry deciduous forest from Huai Kha Khaeng Wildlife Sanctuary, West Thailand, suggesting a broader distribution of this taxa. As all flying squirrels, this species is arboreal. According to Mitchell (1979), in the eastern Himalayas, *Belomys* inhabits dense, temperate, broad-leaved forests between 1,500 - 2,400 m in Nepal, down to 900 m in Sikkim. Osgood (1932) erected a new subspecies, *Belomys p. blandus* for the sample collected from Muong Moun, Tonkin, Vietnam based on its smaller size, smaller teeth, shorter and broader nasals. Corbet and Hill (1992) included *B. pearsonii* within the genus *Trogopterus*, an interpretation that we discuss and challenge here.

Fossil *Belomys pearsonii* have been recorded from 5 fissure fillings and cave deposits of the Late Middle Pleistocene in Thailand (Chaimanee 1998). It is abundant in one locality of West Thailand (Kanchanaburi 2), two localities from North Thailand (Khao Panam and Khao Takla) and one locality in Northeast Thailand (Snake Cave main layer). Only few molars were discovered from Peninsular Thailand (Khao Toi 2) which represent the first record of this species south of the present day Kra Isthmus. Fossils of this species have been recorded from the Pleistocene of China by Zheng (1993) who also described a new species, *Belomys parapearsoni* from the Late Pliocene of South China.

However, a different population of *Belomys* was discovered from a fissure filling deposit in Permian limestone at Crystal Cave locality, Kanchanaburi Province, Western Thailand. It shows very large teeth, much larger than what can be accepted as a normal intrapopulation or interpopulation variation among a single squirrel species. As their size is significantly different from that of the other extant and Thai fossil populations of *B. pearsonii*, we describe them here as a new species, *B. thamkaewi*. The faunal assemblage consists of Sciuridae : *Callosciurus* cf. *finlaysoni*, *Menetes berdmorei*, *Petaurista petaurista*, *Hylopetes phayrei* and *Hylopetes spadiceus* and of Muridae : *Leopoldamys sabanus*, *Rattus sikkimensis* and *Mus shortridgei*. The age estimated for this locality is about late Middle to Late Pleistocene according to the biochronologic scale based on faunal associations of other Thai fossil localities (Chaimanee, 1998). No additional case of very large sized species can be observed among the other taxa of that locality.

Subfamily Petauristinae Miller, 1912
Genus *Belomys* Thomas, 1908
*Belomys thamkaewi* n. sp.
(Plate 1, Fig. 1-5)

**Holotype :** Left upper maxilla fragment with P4-M3, TF 7626, Collections of the Department of Mineral Resources, Bangkok, Thailand.

**Type-locality :** Crystal Cave (in Thai = Tham Kaew), Kanchanaburi Province, West Thailand (Fig. 1).

**Derivatio-nominis :** From the name of the type locality.

**Age :** Late Middle - Late Pleistocene.

**Diagnosis :** *Belomys* with molar morphology identical to that of the extant *B. pearsonii* but with much larger molar size. Differs from *Belomys parapearsoni* Zheng, 1993 by its lower ratio of P4/M1 length and its higher ratio of $m^1/m^2$ length.

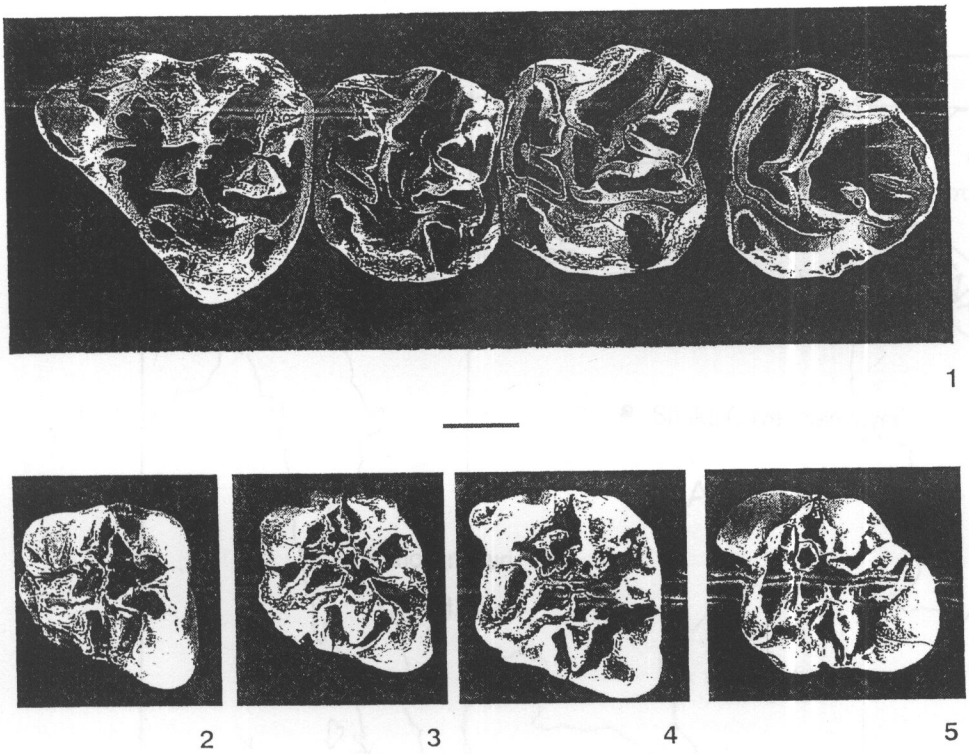



Plate 1. – Occlusal view of teeth of fossil *Belomys thamkaewi* n. sp. from Crystal Cave locality, Thailand. Scale bar = 1 mm.
1. Left upper tooth row with P4/-M3/(Holotype, TF 7626) ; 2. Left lower P/4 ; 3. Left lower M/1 ; 4. Left lower M/2 ; 5. Left lower M/3.

**Material and messuring.** – One hundred fifty seven premolars and molars attributed to *Belomys thamkaewi* n. sp. have been obtained from the dissolution by acetic acid of a fissure filling sediment of Crystal Cave locality, Kanchanaburi Province, West Thailand (Table 1).

**Dental nomenclature** (See Fig. 2).

**Molar characters.** – Teeth are brachyodont with elevated cusps and strongly developed conules and spurs. Upper toothrow shows two premolars and three molars. P3 is a small conical tooth with one root situated on the anterolingual side of P4. P4 is triangular-shaped. It is the largest tooth on the toothrow with a very strong parastyle. The lingual part of upper molars differs from that of other flying squirrels by the occurrence of a narrow and deep lingual sinus separating protocone from hypocone. The mesostyle is connected to paracone by a strong mesostylar crest. The third upper molar is relatively small. The lower toothrow shows one premolar and three molars. The $m^3$ is the largest tooth with an enlarged hypoconid.

**P3 :** It is a small, conical, one-rooted tooth. It is located on the antero-lingual side of P4.

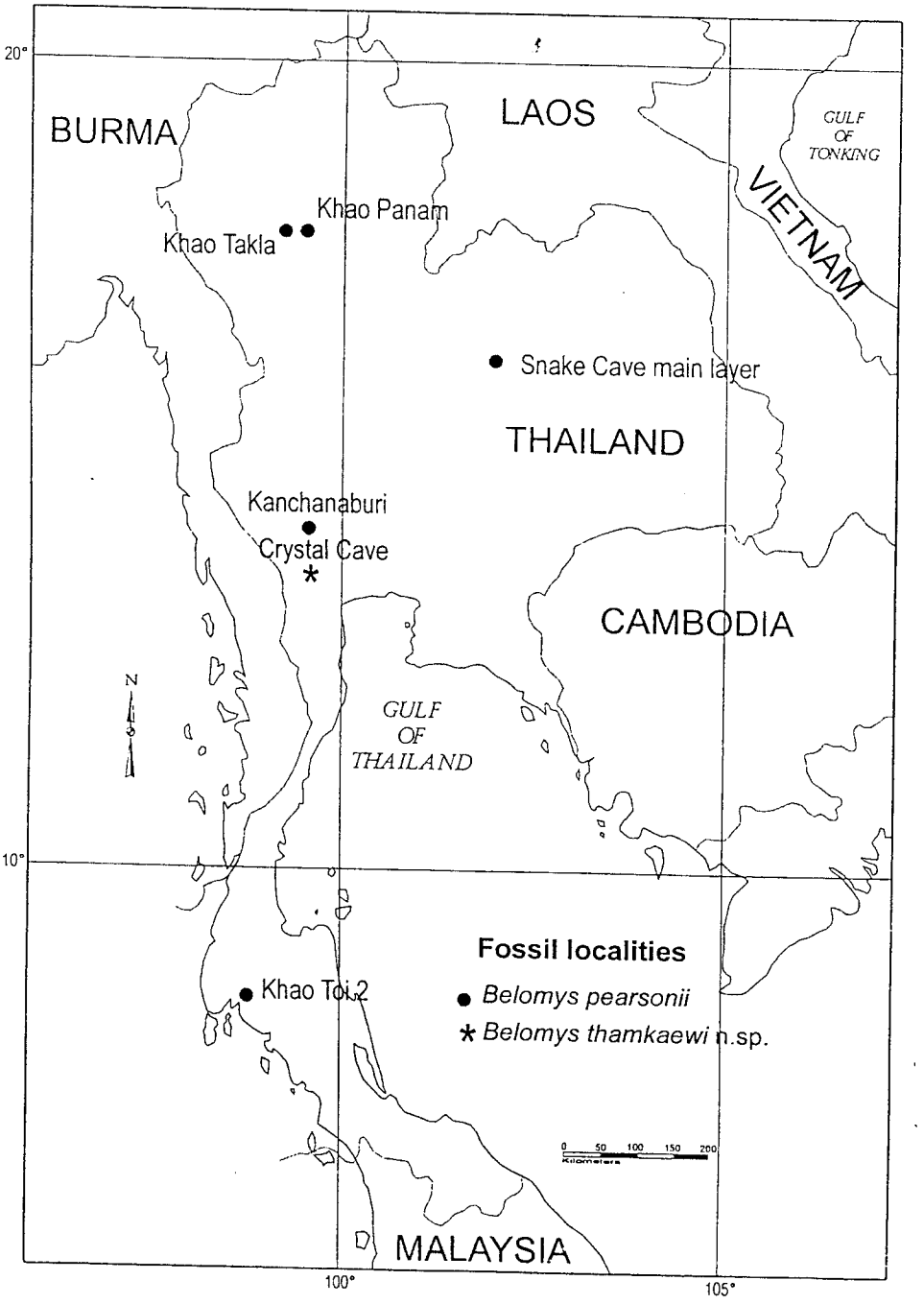



Fig. 1. – Map showing fossil localities of Pleistocene *B. thamkaewi* and *B. pearsonii* in Thailand.

TABLE 1. – Measurements length and width of teeth of fossil *Belomys thamkaewi* in mm. N : number of specimens ; L : length ; W : width ; Min-Max : minimum-maximum ; X : mean ; SD : standard deviation.

| Molar | N | L | | | W | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Min-Max | X | SD | Min-Max | X | SD |
| DP4 | 4 | 2.85-3.11 | 3.04 | 0.13 | 2.77-3.10 | 2.95 | 0.14 |
| P4 | 18 | 3.13-3.92 | 3.62 | 0.25 | 2.92-3.87 | 3.43 | 0.23 |
| M1 | 21 | 2.46-2.79 | 2.61 | 0.09 | 2.79-3.37 | 3.13 | 0.18 |
| M2 | 42 | 2.53-3.22 | 2.85 | 0.16 | 2.89-3.63 | 3.31 | 0.17 |
| M3 | 22 | 2.68-3.15 | 2.89 | 0.11 | 2.83-3.23 | 3.01 | 0.09 |
| dp4 | 2 | 2.33-2.40 | 2.36 | - | 1.93-2.12 | 2.02 | - |
| p4 | 2 | 2.58-3.03 | 2.81 | - | 2.68-2.92 | 2.80 | - |
| m1 | 19 | 2.64-3.20 | 2.86 | 0.15 | 2.70-3.16 | 2.87 | 0.16 |
| m2 | 14 | 2.80-3.51 | 3.14 | 0.14 | 3.11-3.55 | 3.35 | 0.14 |
| m3 | 13 | 3.44-4.01 | 3.78 | 0.18 | 2.86-3.70 | 3.11 | 0.21 |

**P4 :** It is the largest tooth of the upper toothrow. It shows a triangular occlusal outline with rounded corners. The parastylar area is well developed in the mesial corner. It is connected to the protocone by a thin anteroloph and to the paracone by a labial crest. The protocone is the largest cusp of the lingual side. There are two lophs diverging from the protocone, protoloph and metaloph. The protoloph connects the protocone to the paracone, with a well developed protoconule. The metaloph connects the protocone to the metacone with also a well developed metaconule. The mesostyle is cusp-like and connected to the paracone by a mesostylar crest. The hypocone is reduced to a very small cusp. There is a small lingual sinus separating the protocone from the hypocone.

P4 has three roots, one on each corner : anterior, posterolabial and posterolingual. The posterolingual root is the largest.

**DP4 :** It shows a smaller size than P4 (Table 1) with similar morphology. Main difference concerns the parastylar area which is less developed. The three roots are also more divergent than those of P4.

**M1- M2 :** These molars show a rectangular outline with a convex lingual side. They are similar but M2 is larger than M1. A cingulum surrounds the lingual wall, which also shows vertical enamel wrinkles. The anteroloph is thin and the parastyle is absent. The protocone is the largest cusp and is connected to the hypocone by an endoloph. There are two sinus on the lingual side. The antero sinus is narrow and situated between the anteroloph and the protocone. The lingual sinus is wider. The protoloph and metaloph join together at the protocone. The mesostyle is connected to the paracone by a mesostylar crest. The protoconule develops a spur which extends mesially and which nearly reaches the anteroloph. The metaconule develops a distal spur which joins the posteroloph at the posterostyle, separating the posterior basin into two parts. A crest connecting protoloph to metaloph separates the central basin into two parts. This basin opens labially by a notch situated between the mesostyle and the metacone.

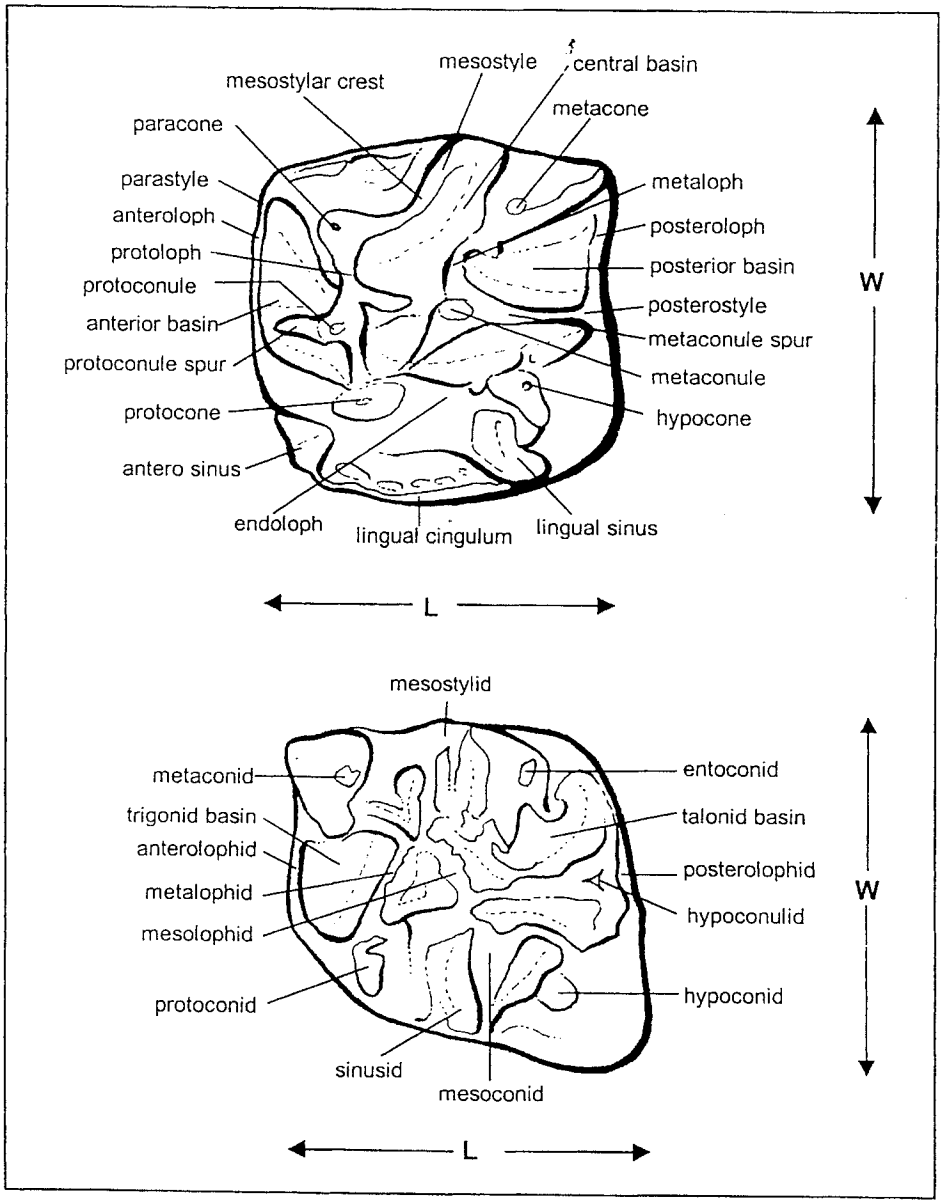



Fig. 2. – dental nomenclature of *Belomys* : L = length, W = width.

The metacone develops a small spur lingually into the posterior basin. The paracone develops a small spur mesially into the anterior basin.

M1 and M2 have three roots : anterolabial, posterolabial and lingual. The lingual root is the largest.

**M3 :** It is the smallest tooth of the upper toothrow. The distal part is reduced which gives to that molar a rounded occlusal outline. The parastyle is absent. The protoloph connects the protocone to the paracone. The protoconule is well developed on the protoloph and shows the protoconule spur. Metacone, metaconule and metaloph are absent. As a consequence, the central basin is fused with the posterior basin. The hypocone is very reduced. The posteroloph connects the hypocone to the mesostyle. There is a mesial spur from the postero-style and from the hypocone into the posterior basin. The antero-sinus is larger than the lingual sinus.

M3 has three roots : anterolabial, anterolingual and posterior. The anterolingual root is the largest.

**p4 :** The lower premolar is the smallest tooth of the lower toothrow. On the anterior part of the tooth, there is a small anteroconid. The anterolophid is present but low. The metaconid is higher than the protoconid. The metalophid is interrupted. A continuous longitudinal crest unites the posterior arm of protoconid to the hypoconid. The mesoconid is well developed on this crest. The hypoconulid is also well developed on the posterolophid. The cusps and crests are rather high on unworn teeth and numerous additional erratic enamel crestules are issued from the main cusps to develop a reticulate pattern which is characteristic of this genus.

There are two roots, anterior and posterior.

**dp4 :** It shows a smaller size (TabIe 1) than p4 but similar morphology. Main difference concerns the anterior part which is less developed. The two roots are also more divergent than those of p4.

**m1** : It has a rhomboidal occlusal outline with rounded corners. The lingual margin is not parallel to the labial margin, so that the posterior margin is wider than the anterior margin.

Four main cusps are situated on each corner of the crown. The metaconid is the highest cusp. The anterolophid is the strongest crest. The metalophid is uninterrupted. The talonid basin is divided by high and continuous crests. The longitudinal crest connects protoconid to hypoconid as on p4 and shows a well developed mesoconid. The mesostylid is well developed on m1 and smaller on m2. The basin opens lingually between the mesostylid and the entoconid.

There are 4 roots, one on each corner. The postero-lingual root is the largest.

**m2 :** It shows the same basic pattern as m1 but the anterior margin is nearly as wide as the posterior margin. The anterolophid is stronger than on m1. The talonid basin is also wider. The posterolophid is weaker from p4 to m2 but the main cusps are stronger than on the anterior teeth.

There are four roots, one on each corner, the posterolingual root being the largest.

**m3 :** This molar is the largest in the toothrow. It has a triangular occlusal outline with a remarkably enlarged posterior-half. Most characters are similar to those of m2. Trigonid and talonid basins are deep but occupied by many small crests. Metaconid is high, strong and mesially displaced. The hypoconid is enlarged, very wide and displaced distally. It becomes the largest cusp.

There are four roots, anterolingual, anterolabial, posterior and lingual. The posterior root is the largest.

**Comparison.** – Fossil *Belomys thamkaewi* from Crystal Cave locality shows the same molar characters as the extant *Belomys pearsonii* but a much larger size (about

50 % larger) (Fig. 3). This size difference is so important that it cannot be interpreted as a geographical variation (clinal variation) within a single species and justifies therefore the description of a new species. From the surface area of its m1, the estimated body mass of *B. thamkaewi* is about 325 g (Legendre, 1989), compared to the 217 g of extant *B. pearsonii* (Silva and Downing, 1995).

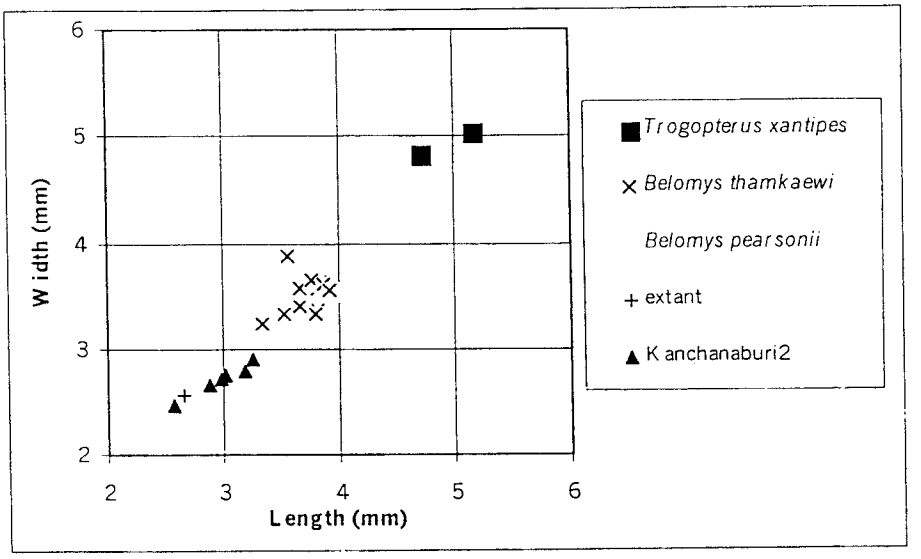



Fig. 3. – P4 of fossil *Belomys thamkaewi* from Crystal Cave, West Thailand compared with extant *Trogopterus xanthipes, Belomys pearsonii* and fossil *B. pearsonii* from Kanchanaburi 2.

*Belomys* has a distinct tooth morphology that discriminates it clearly from *Trogopterus*. The main differences concern the P4, M3 and m3. P4 of *Trogopterus* is much larger relative to M1 than that of *Belomys* (Fig. 4). Compared to *Belomys*, it shows a more strongly developed parastylar area which is separated into 3 cusplets. M3 of *Trogopterus* also has a strongly developed metacone and protoconule but these cusps are very reduced or absent in *Belomys*. The m3 of *Trogopterus* is similar in shape and in size to m2, with a large entoconid displaced distally giving a rectangular outline to that molar. It also shows a large hypoconulid. In *Belomys*, m3 is much larger than m2 with a triangular outline caused by its reduced entoconid and hypoconulid, combined to a strongly enlarged hypoconid.

Zheng (1993) described a new species of fossil *Belomys*, *B. parapearsoni* from the Late Pliocene of South China, defined on a few morphological differences from the extant *B. pearsonii*. These differences concern smaller size, lower crown elevation, smaller mesostyle, closed posteroloph and reduction of metacone on M3. He also recorded abundant remains of fossil *B. pearsonii* associated to a few *Trogopterus xanthipes* from several Pleistocene localities of South China. The Thai fossil, *B. thamkaewi* and *B. pearsonii* have similar dental morphology to Chinese *B. parapearsoni* and *B. pearsonii*. The main differences concern the distal part of M3 and m3 . Both Chinese *Belomys* fossils and *Trogopterus* show a distal longitudinal crest connecting protoconule to posterostyle on M3 as on the extant *Trogopterus*, but this connecting crest

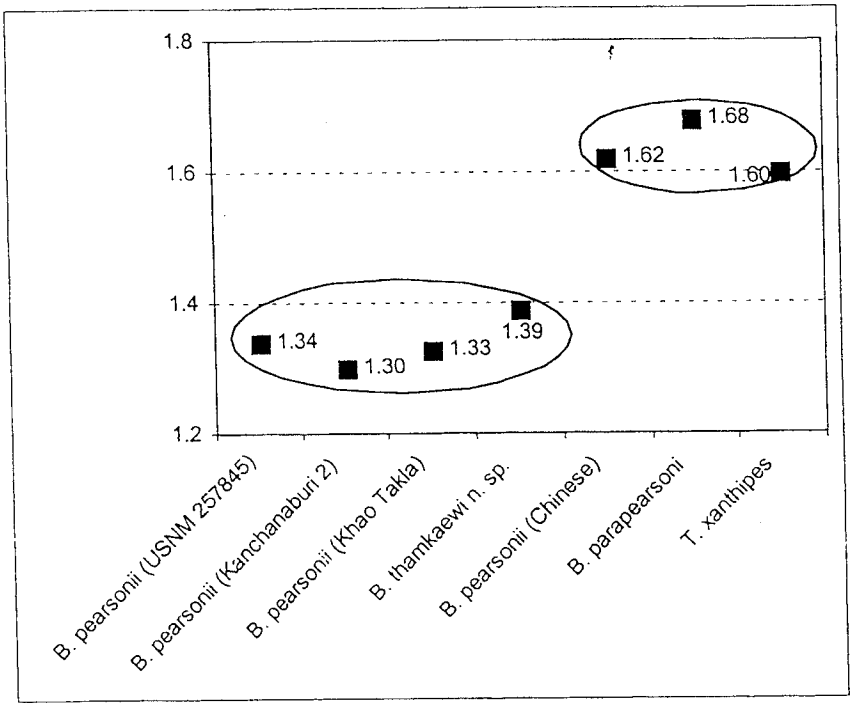



Fig. 4. – Length of P4/M1 of extant *B. pearsonii* (USNM) 257845) and Thai fossils *B. pearsonii* from Kanchanaburi 2, Khao Takla and *B. thamkaewi* n. sp. compared with the Chinese fossil *B. pearsonii*, *B. parapearsoni* and *T. xanthipes*.

does not exist on the Thai fossils. The m3 of Chinese fossils have a rather large entoconid which is displaced distally and which gives to this molar a rectangular outline. Additionally, there is no hypoconulid, as in extant *Trogopterus*. In Thai fossils, this molar shows a triangular outline with a reduced entoconid and a small hypoconulid. The length proportions of P4/M1 and m3/m2 of Chinese fossils are very different from those of the Thai fossils (Fig. 4 and 5). P4/M1 of Chinese fossils, *B. parapearsoni* and *B. pearsonii*, show high values and fall in the same group as *T. xanthipes*. The m3 of the Chinese fossils are of nearly equal length to m2 as in *T. xanthipes* whereas the Thai fossils have longer m3. From these diagrams, we suggest that the Thai fossils clearly belong to *Belomys* and that the Chinese fossils refered to *Belomys* correspond rather to *Trogopterus*. We propose therefore to attribute. *B. parapearsoni* to the genus *Trogopterus* and the chinese *B. pearsoni* sample used as reference by Zheng (o.c.) to an undescribed extant species of *Trogopterus*.

The Thai fossils of *B. pearsonii* are identical to extant Southeast Asian *B. pearsoni*. *Belomys thamkaewi* shares the same morphological characters as *B. pearsonii*, with similar low crowned molars, but has a larger size, significatively larger than that of any population of extant *Belomys*.

**Specimens examined.** – *Belomys pearsonii* (BM 50.601, 95.7.3.3, 8.4.1.41, 15.5.5.43, 15.5.5.44, 8.4.1.42, 33.4.1.263 ; USNM 257845) ; *Trogopterus xanthipes*

(BM 91.10.7.62, 9.7.21.5, 48.309, 8.8.11.62 ; MNHN CG 1962 No. 2171, 2176, 2177 and CG 1896 No. 63, 2078, 2079, 2175, 2177)

BM = the British Museum (Natural History), London ;

USNM = the National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington D.C. ;

MNHN = Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

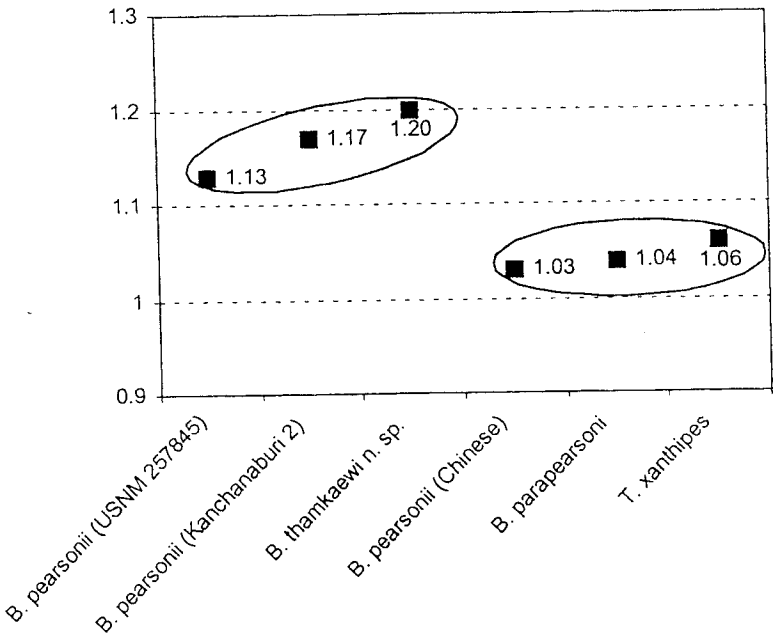



Fig. 5. – Length of m3/m2 of extant *B. pearsonii* (USNM) 257845) and Thai fossils *B. pearsonii* from Kanchanaburi 2, *B. thamkaewi* n. sp. compared with the Chinese fossil *B. pearsonii*, *B. parapearsoni* and *T. xanthipes*.

## DISCUSSION

Corbet and Hill (1992) synonymized *Belomys pearsonii* with *Trogopterus*. They showed that the differences between these two taxa concern mainly their body size, the number of septae in bulla and the proportions of P4/M1 and m3/m2. *T. xanthipes* has a much larger P4/M1 ratio than *B. pearsonii*. Additionally, *B. pearsonii* has a larger m3/m2 ratio than *T. xanthipes*. These differences are rather important and therefore we consider that the genus *Belomys* should be kept until more evidence becomes available to fuse the two extant genera into one single genus, *Trogopterus*. Nevertheless, the molar characters indicated by Corbet and Hill (o. c.) allow to confirm the identification of the Crystal Cave population as a very large sized *Belomys*.

The occurrence of a large sized *Belomys* closely related to *B. pearsonii* in the Pleistocene of Thailand rises several problems. First, these two species, large and

small, never occur together in the same fossil locality. There is therefore no evidence of sympatry. According to that observation, two different interpretations can be proposed. For the first one, the large *B. thamkaewi* is the result of local evolution during the Late Pleistocene from an ancestral Thai population of *B. pearsonii*. In that case, evidence should be found confirming a more recent age (Late Pleistocene) for Crystal Cave locality and fossils intermediate in size should be discovered. The second possible interpretation would consider *B. thamkaewi* as a large sized extinct species of *Belomys* with a more northern distribution during Pleistocene, which distributional range would have been displaced southward during the glacial episodes. The occurrence of fossil *B. pearsonii* in Peninsular Thailand, further south than their present geographic range and south of the present day Kra Isthmus (Chaimanee 1998), is supporting this second interpretation. Uranium/Thorium dating of the calcite associated to these fossils, and the discovery of new fossils of *Belomys* should allow to discriminate between these two interpretations.

The occurrence of fossil *B. pearsonii* all over Thailand during the Pleistocene and of *B. thamkaewi* in lowlands of West Thailand during the Late Pleistocene is rather surprising as this genus is supposed to live rather in temperate forests, high latitude and elevation of about 1,500 to 2,400 meters (Mitchell 1979). The only recorded occurrence of *B. pearsonii* among the extant fauna is from dense forest in Northeastern Thailand (Askins 1977) and from dry deciduous forest in Western Thailand (Robinson *et al.* 1995). Their range have therefore extended much farther south and to lower altitudes than at present day during some cooler periods of the Pleistocene. Other species of rodents, as *Hadromys humei* and *Mus pahari* also show similar southward extended distribution ranges during the Pleistocene (Chaimanee 1998 ; Chaimanee and Jaeger 2000). Several authors have emphasized the importance of climatic changes in Southeast Asia during the Pleistocene and on the basis of vegetation changes, estimated a mean temperature drop of about 6° C and a downward shift of the vegetational zones of 1,000 to 1,600 meters during the last glacial maximum (Flenley 1993, 1996). The Middle Pleistocene and the Late Pleistocene are known as long cool periods interrupted by short episodes of warming. These climatic fluctuations represent probably the cause of the important distributional changes that affected the range of the rodents of Southeast Asia.

## ACKNOWLEDGEMENTS

This work was supported by Biodiversity Research and Training Program of Thailand (BRT), the Department of Mineral Resources (Bangkok) and the French Ministry of Foreign Affairs (Mission Paléontologique Française en Thailande). Thanks to H. Cappetta for SEM pictures, L. Meslin for drawing pictures, P. Jenkins (BM, Natural History London) and C. Denys (NMNH, Paris) for providing comparative specimens. This is publication 2000-047 of Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier.

## BIBLIOGRAPHY

ASKINS, R., 1977. – Family Sciuridae : Squirrels and flying squirrels. *In : Mammals of Thailand*, Association for the Conservation of Wildlife, Kurusapha, Bangkok : 337-387.

CHAIMANEE, Y., 1998. – *Plio-Pleistocene Rodents of Thailand.* Thai Studies in Biodiversity. No. 3 : 303 pp.

CHAIMANEE, Y. and J.-J. JAEGER, 2000. – Occurrence of *Hadromys humei* (Rodentia : Muridae) during the Pleistocene in Thailand. *J. Mammalogy*, 81 (3). (in press)

CORBET, G.B. and J.E. HILL, 1992. – *The mammals of the Indomalayan Region : A systematic review*. Natural History Museum Publications, Oxford University Press. 488 pp.

FLENLEY, J., 1993. – The origins of diversity in Tropical rain forests. *TREE*, 8 : 110-111.

FLENLEY, J.R., 1996. – Problems of the Quaternary on mountains of the Sunda-Sahul Region. *Quaternary Science Reviews*, 15 : 549-555.

HOFFMANN, R.S., C.G. ANDERSON, R.W. THORINGTON and L.R. HEANEY, 1993. – Family Sciuridae. *In : Mammal Species of the World : A taxonomic and geographic reference* : Smithsonian Institution Press, Washington and London, 419-465.

LEGENDRE, S., 1989. – Les communautés de mammifères du Paléogène (Eocène supérieur et Oligocène) d'Europe occidentale : structures, milieux et évolution. *Münch. Geowiss. Abh.*, 16 : 1-110.

MITCHELL, R.M., 1979. – The sciurid rodents (Rodentia : Sciuridae) of Nepal. *J. Asian Ecol.*, 1 : 21-28.

OSGOOD, W.H., 1932. – Mammals of the Kelly-Roosevelts and Delacour Asiatic Expeditions. *Field Museum of Natural History*, Pub. 312, Zoological Series, 18 (10) : 193-335.

ROBINSON, M.F., A.L. SMITH and S. BUMRUNGSRI, 1995. – Small mammals of Thung Yai Naresuan and Huai Kha Khaeng Wildlife Sanctuaries in Western Thailand. *Nat. Hist. Bull. Siam Soc.*, 43 : 27-54.

SILVA, M. and J.A. DOWNING, 1995. – *CRC Handbook of Mammalian Body Masses*. CRC : Press, New York. 359 pp.

ZHENG, S., 1993. – *Quaternary rodents of Sichuan-Guizhou area, China*. Science Press, Beijing. 270 pp. (English Summary).