



Systematic Palaeontology (Paléontologie des Vertébrés)

A new Chalicothere from the Pondaung Formation (late Middle Eocene of Myanmar)

Jean-Albert Remy ^{a,*}, Jean-Jacques Jaeger ^a, Yaowalak Chaimanee ^b,
U Aung Naing Soe ^c, Laurent Marivaux ^a, Jean Sudre ^a, Soe Thura Tun ^d,
Bernard Marandat ^a, Erika Dewaele ^a

^a ISEM, université Montpellier-2–CNRS, CC 064, place Eugène-Bataillon, 34095 Montpellier cedex 5, France

^b DMR, Geological Survey Division, Palaeontology Section, Rama VI Road, Bangkok 10400, Thailand

^c Department of Geology, Yangon University, Yangon 11422, Myanmar

^d Department of Geology, Dagon Myothit University, Yangon 11422, Myanmar

Received 1 June 2004; accepted 1 February 2005

Available online 19 March 2005

Presented by Philippe Taquet

Abstract

The 2002 field work campaign of the joint Myanmar–French Expedition has resulted in the discovery of new material particularly in the Bahin area (Pondaung Formation, Middle–Upper Eocene, Myanmar). The Nyaung Pin Le outcrop has yielded, among other fossil mammals, a maxillary of a primitive chalicothere, the first ever discovered in the southeastern Asia Palaeogene, which is assigned to the Eomoropidae, *Eomoropus pawnnyunti* nov. sp. This form is distinguished from the other representatives of the family by its small size, its brachyodonty and the few derived shape of the molar ectoloph, nevertheless provided with low mesostyles. **To cite this article: J.-A. Remy et al., C. R. Palevol 4 (2005).**

© 2005 Académie des sciences. Published by Elsevier SAS. All rights reserved.

Résumé

Un nouveau chalicothère de la formation de Pondaung (Éocène moyen tardif du Myanmar). La campagne de terrain 2002 de la Mission franco-birmane a permis de découvrir de nouveaux restes de vertébrés fossiles, principalement dans le secteur de Bahin (formation de Pondaung, Éocène moyen–supérieur, Myanmar). Le gisement de Nyaung Pin Le a livré, parmi d'autres fossiles de mammifères, un maxillaire de chalicothère primitif, le premier découvert dans le Paléogène du Sud-Est asiatique, à rapporter à la famille des Eomoropidae, *Eomoropus pawnnyunti* nov. sp. Cette forme se distingue des autres représentants de la famille par sa petite taille, sa brachyodontie et le caractère peu dérivé de l'ectolophe des molaires, pourvues cependant de mésostyles bas. **Pour citer cet article : J.-A. Remy et al., C. R. Palevol 4 (2005).**

© 2005 Académie des sciences. Published by Elsevier SAS. All rights reserved.

* Corresponding author.

E-mail address: jean.a.remy@wanadoo.fr (J.-A. Remy).

Keywords: Perissodactyla; Chalicotherioidea; Eomoropidae; Pondaung Formation; late Middle Eocene; Myanmar

Mots clés : Périssodactyles ; Chalicotherioidea ; Eomoropidae ; Formation de Pondaung ; Éocène moyen tardif ; Myanmar

Version française abrégée

Introduction

Dès 1916, Pilgrim et Cotter [21] décrivaient les premiers mammifères fossiles de la formation de Pondaung (Myanmar central), datée alors de l'Éocène supérieur. Par la suite, les travaux de Pilgrim [18–20] et ceux de Colbert [7] permirent de compléter la liste faunique de cette formation. Les missions de prospection et de récolte dans le secteur de Pondaung ont repris intensivement à partir de 1997.

Le matériel récolté à l'occasion de ces missions a fait l'objet de nombreuses publications : celles-ci concernent les primates [4,14,23,26], les artiodactyles anthracothériidés [9,28], les créodontes [10] et les ruminants [16]. Les périssodactyles, bien représentés et diversifiés dans la formation de Pondaung, ne comprenaient jusqu'ici que des Brontotheriidae, des Rhinocerotioidea et des Tapiroidea [11,27].

Au cours de la dernière campagne de terrain effectuée par la mission paléontologique franco-birmane en novembre 2002, a été récolté dans le secteur de Bahin un périssodactyle nouveau, qui fait l'objet de la présente note.

Contexte géologique et sédimentaire

La formation de Pondaung affleure dans la partie nord-occidentale du Myanmar central. Elle est intercalée au-dessus de la formation de Tabyin, et en dessous de celle de Yaw [1,3]. En considérant l'âge de ces formations [3], d'une part, les datations obtenues à partir des traces de fission des cristaux de zircon ($37,2 \pm 1,3$ Ma) [28] et l'étude magnétostratigraphique [2], d'autre part, on admet actuellement un âge Éocène moyen-supérieur pour la formation de Pondaung et l'assemblage faunique qu'elle a livré [27].

Constituée d'alternances de *mudstones*, de grès et de conglomérats, elle peut se subdiviser en deux grandes unités lithologiques [1]. Le membre supérieur (environ 450 m d'épaisseur au niveau de la section type) est essentiellement constitué de grès gris fins à moyens et

d'argiles bariolées et ferrugineuses. C'est lui qui a livré des fossiles de mammifères ainsi que de vertébrés aquatiques (crocodiliens, chéloniens) ; il correspond à un milieu fluvio-deltaïque [1,3,7,24,25].

Les deux fragments de maxillaire Npl 35 qui vont être décrits ici ont été découverts dans cette série, sur le site de Nyaung Pin Le, à environ 5,5 km au nord-ouest de Bahin. Ils ont été trouvés à faible distance l'un de l'autre dans de l'argile rouge démobilisée en bas de pente.

Systématique

Perissodactyla Owen, 1848

Chalicotherioidea Gill, 1872

Eomoropidae Matthew, 1929

Eomoropus OSBORN, 1913

Eomoropus pawnyunti nov. sp.

Holotype et unique spécimen : Npl-35, 2 fragments de maxillaire avec P4/-M2/- (M3/) droites et P2/-M2/- (M3/) gauches d'un même individu (Fig. 1).

Localité type : Nyaung Pin Le (Myanmar), formation de Pondaung (Éocène moyen-supérieur).

Étymologie : espèce dédiée à U Paw Nyunt, découvreur du gisement et du spécimen Npl-35.

Diagnose : espèce d'*Eomoropus* de très petite taille, très brachyodonte ; ectolophe des molaires relativement plat, avec des styles peu proéminents et bas ; profonde indentation entre paracône et métacône ; prémolaires triangulaires ; cingulum faiblement développés, notamment sur les prémolaires.

Description : le spécimen est constitué de deux fragments de maxillaire trouvés séparément, mais qui, de par la grande similitude morphologique des dents et la proximité de leur découverte dans le contexte de dispersion du matériel fossile dans le gisement, peuvent être considérés en toute sécurité comme ayant appartenu à un seul et même individu.

La série dentaire gauche est précédée par une longue barre osseuse, mais on n'aperçoit pas l'alvéole de la canine et la présence éventuelle d'une P1/ ne peut pas être établie. L'élargissement postérieur du maxillaire correspondant à la naissance du zygoma laisse sup-

poser que l'orbite devait s'ouvrir assez postérieurement, peut-être au niveau de la M2/.

Les molaires sont brachyodontes, avec des cuspidés particulièrement pointues, réunies par des crêtes aiguës, mais basses. La paroi labiale du paracône est soulignée par une côte épaisse, tandis que celle du métacône, à peine en retrait, n'est que légèrement convexe ; le cingulum externe est réduit à un simple bourrelet ; le mésostyle, fin et pincé, reste très court, en raison d'une très profonde indentation entre paracône et métacône ; le parastyle est protubérant mais assez bas, dirigé labialement et un peu vers l'avant.

Les lophes transverses sont bien formés et allongés, avec une paroi antérieure abrupte ; la vallée médiane est large et profonde. Le protolophe, légèrement recourbé vers l'arrière, rejoint l'ectolophe à la base de la preparacrista ; le paraconule est bien séparé du protocône par un sillon qui ne déborde pas la crête du côté mésial. L'hypocône n'est que légèrement en retrait par rapport au protocône ; il se prolonge labialement par une crête aiguë jusqu'à la base de la premetacrista, sans la moindre indication d'un métaconule. Le cingulum mésial est net et relativement large, le cingulum distal plus médiocre et le cingulum interne limité à l'ouverture de la vallée médiane.

La surface de M2/ surpasse d'environ 45% celle de M1/. Le lobe postérieur de la M3/ est brisé des deux côtés, mais on peut voir qu'il était plus court que le lobe antérieur, tant au niveau du métacône que de l'hypocône, qui est plus en retrait que sur les autres molaires ; la surface de cette dent est, par suite, un peu plus faible que celle de M2/.

Les prémolaires sont relativement petites ; la longueur P2/–P4/ vaut 61% de celle des molaires (Tableau 1) et leur surface 38%, dans les normes des chalicotheres paléogènes, alors que les Chalicotheriidae évolués ont des séries prémolaires considérablement plus réduites.

Elles ne sont que faiblement molarisées. P4/ possède un ectolophe à deux tubercules rapprochés, réunis par une crête peu échancrée, sans mésostyle, tandis que son parastyle est peu développé ; elle est allongée transversalement, son bord interne est étroit et arrondi ; le protocône se prolonge labialement par deux crêtes en V, dépourvues de conules, et raccordées assez bas à la paroi interne de l'ectolophe ; les cingulums antérieur et postérieur sont fins et restent séparés lingualement au niveau du protocône. Les prémolaires antérieures sont

triangulaires et étroites transversalement ; leur structure est simplifiée par rapport à P4/ ; elles possèdent aussi deux tubercules externes rapprochés, mais seul le bras postérieur du V du protocône est conservé, très court sur P2/ ; les cingulums de ces deux dents sont presque inexistantes.

Discussion

Ce petit périssodactyle s'intègre aux Chalicotherioidea par ses dents jugales brachyodontes, ses molaires supérieures à cinq cuspidés, pourvues de mésostyles et ses prémolaires peu molarisées.

Il s'agit cependant d'une forme archaïque, à cause du tracé peu ondulé de l'ectolophe, de la faible hauteur des styles et spécialement du mésostyle, de l'allongement des lophes transverses et de l'absence de déplacement distal du protocône. Ces caractères plésiomorphes en font un Eomoropidae, la famille des chalicotheres primitifs.

Le genre monospécifique *Litolophus* RADINSKY, 1964 [22] d'ailleurs beaucoup plus grand, possède des molaires sans mésostyle, comme *Paleomoropus* et *Lophiaspis*, rapportés par certains à la même famille en raison de leurs molaires supérieures à cinq tubercules. En revanche, *Litolophus* présente déjà des caractères plus dérivés, un raccourcissement du métalophe de M2/ et un effacement marqué du métacône.

Danjiangia WANG, 1995 [29] se distingue de Npl-35 par un diastème post-canin plus court, un secteur prémolaire plus allongé, des P2/ plus simples, des P4/ moins triangulaires et pourvues de mésostyle, des molaires aux parastyles plus forts et aux lophes transverses plus bas.

Le genre *Grangeria* ZDANSKY, 1930 [30] s'individualise sur la base de ses grandes canines et de sa mandibule haute avec une courte symphyse, tous caractères inobservables sur Npl-35. Toutefois, *Grangeria*, connu seulement par des grandes formes, possède aussi des P2/ plus simples, mais plus grosses relativement à P3/–P4/, ainsi que des parastyles plus forts et dirigés plus antérieurement.

Deux autres genres, attribués sous réserve aux Eomoropidae, ne sont que très mal documentés. C'est le cas de *Schizotherioides* HOUGH, 1955 [12], connu seulement par M2/–M3/ ; le parastyle de ces molaires est plus comprimé antéro-labialment que sur Npl-35, et leur paraconule n'est que très faiblement indiqué.

Quant au genre *Lunania* CHOW, 1957 [5], supposé être un chalicothère [6], il n'est connu que par des molaires inférieures : bien que les dimensions de ce taxon et de Npl-35 soient compatibles, aucun rapprochement n'est actuellement possible.

C'est finalement au genre *Eomoropus* OSBORN, 1913 [17] que le nouveau spécimen se rapporte le mieux : proportions identiques du secteur prémolaire, acuité des cuspidés, P4/ sans mésostyle et pourvue d'une crête interne en V, styles des M/ modérément développés, paracône et métacône peu en retrait, paracône bien renflé distalement.

Mais diverses particularités différencient le spécimen birman des espèces connues. Il se distingue de l'espèce type *E. amarorum* (COPE, 1881) [8] et de *E. quadridentatus* ZDANSKY, 1930 [30] par ses faibles dimensions (Tableau 1), sa brachyodontie, des styles nettement moins proéminents et, plus bas, une indentation beaucoup plus marquée entre para- et métacône et des prémolaires plus triangulaires. Par rapport à *E. amarorum*, les cingulums des prémolaires sont en outre plus faibles et P2/ et P3/ moins larges ; par rapport à *E. quadridentatus*, P4/ est pourvue de cingulums latéraux plus étroits, le paracône des molaires possède une crête labiale mieux marquée et leur métacône est moins aplati ; enfin, le lobe postérieur de M3/ est moins renflé distalement.

Quant à l'espèce *E. minimus*, elle a été fondée par Zdansky [30] sur une unique dent jugale supérieure, interprétée alors comme une M1/. Mais Lucas et Schoch [15] après Radinsky [22], ont établi qu'il s'agissait en fait d'une DP4/, à rapporter à *E. quadridentatus*. Les spécimens attribués toutefois à ce taxon par Zong et al. [31] et par Huang [13] sont, contrairement à la petite dent du spécimen de Zdansky, nettement plus gros que la forme birmane (Tableau 1) ; les molaires ont des cuspidés labiales beaucoup plus en retrait et des styles plus proéminents ; la P4/ est moins triangulaire et pourvue de cingulums plus larges.

Le maxillaire Npl-35 représente donc indubitablement une nouvelle espèce d'*Eomoropus* ; c'est un des plus petits sinon le plus petit Eomoropidae, mais c'est déjà un chalicothère parfaitement caractérisé, malgré la persistance de caractères archaïques, comme la forte brachyodontie, la persistance d'un secteur prémolaire encore peu réduit, le schéma encore peu dérivé de l'ectolophe des molaires supérieures et l'allongement de leurs lobes transverses.

Les Eomoropidae n'étaient connus jusqu'à présent qu'en Amérique du Nord et en Chine. *Eomoropus pawnyunti* nov. sp. est le premier découvert dans le Sud-Est asiatique et c'est le plus ancien Chalicotherioidea de ce sous-continent.

1. Introduction

As early as 1916, Pilgrim and Cotter [21] described the first mammalian fossil remains from the Pondaung Formation (Central Myanmar) presumed Late Eocene in age at this time. Subsequently, faunal lists of this formation have been completed by Pilgrim's [18–20] and Colbert's [7] studies. After a long interruption up to the 1970s, intense fieldwork and collecting in the Pondaung area have been achieved from 1997 by several teams.

Many papers have been devoted to the study of the material collected during these campaigns. They mainly deal with primates [4,14,23,26], anthracotheriid artiodactyls [9,28] creodonts [10] and ruminants [16]. Although documented by a relatively fragmentary material, perissodactyls are well represented and diversified in the Burmese Formation. Beside Brontotheriidae (*Sivatitanops cotteri*, *S. birmanicum*, *S. rugosidens*, *Metatelmatherium browni*, *M. lahirii*), they include some Rhinocerotidae (*Ilianodon lunanensis*, *Paramynodon birmanicus*, and an undetermined form), and Tapiroidea (*Indolophus guptai*, *Deperetella birmanicum*) [11,27].

The November 2002 fieldwork campaign achieved by the joint Myanmar–French Pondaung Primates Expedition has resulted in the discovery of new material particularly in the Bahin area. Among others, this material includes two specimens referred to the perissodactyls. One of them concerns a relatively poorly known taxon (*Indolophus guptai*), whereas the other one, object of the present paper, documents a completely new form in the Pondaung Formation.

2. Geological and sedimentological setting

The Pondaung Formation outcrops in the western part of central Myanmar. It overlies and partially inter-fingers with the Tabyin Formation and is conformably overlaid by the Yaw Formation [1,3]. The Tabyin For-

mation consists mainly of marine claystones, yielding *Nummulites acutus*, indicative of the Middle Eocene [3], while the Yaw Formation is mainly composed of marine shales and yields benthic foraminifera (e.g., *Nummulites yawensis*, *Discocyclusina sella*, *Operculina* cf. *canalifera* and molluscs such as *Velates perversus*, both of which indicate the Late Eocene [1,3].

Taking into account the age of these under and overlying formations, the faunal assemblage of the Pondaung Fm., the dates obtained from the fission tracks of zircon crystals (37.2 ± 1.3 Myr) [28] and the magnetostratigraphic data [2], a late Middle Eocene age is generally accepted for the formation.

It can be subdivided into two main lithological units. The upper member, about 500 m in thickness, is preferentially composed of fine to medium grained sandstones and variegated mudstones [1,24,25]. It has yielded many terrestrial mammalian and other (crocodilians, chelonians) vertebrate fossils and corresponds to a fluvial deltaic environment [1,3,7,24,25].

The two fragments of the maxillary Npl 35 described in this paper have been discovered in the Nyaung Pin Le locality about 5.5 km northwest of Bahin village. They have been found together in red clays at the foot of a slope and thus likely correspond to a single individual.

3. Systematics

Order **Perissodactyla** Owen, 1848

Super-family **Chalicotherioidea** Gill, 1872

Family **Eomoropidae** Matthew, 1929

Genus **Eomoropus** Osborn, 1913

Eomoropus pawnyunti nov. sp.

Holotype and unique specimen: Npl 35, two fragments of maxillary with right P4/-M2/- (M3) and left P2/-M2/- (M3/) of the same individual (Fig. 1).

Type-locality: Nyaung Pin Le (Myanmar), Pondaung Formation (late Middle Eocene).

Derivatio nominis: in honour of U Paw Nyunt, former chairman of Bahin, who discovered among others the specimens described in this paper.

Diagnosis: very small sized and brachyodont *Eomoropus*; upper molars ectoloph relatively flat with labial cusps barely sunk and weak and low styles; deep indentation between paracone and metacone; triangular premolars, weakly developed cingula notably on premolars.

Description: the specimen is composed of two portions of maxillary; but being given the morphological likeness of their teeth and the proximity of their discovery, they can securely be considered as belonging to a single individual.

The left dental row is preceded by a long bony bar, but the canine alveolus is not visible nor the possible presence of a P1/ can be established. The posterior widening of the maxillary corresponding to the beginning of the zygoma suggests that the orbit was rather posteriorly located, maybe at the level of M2/.

The molars are brachyodont and display particularly pointed cusps connected by sharp, but low crests. In occlusal view, paracone and metacone are slightly obliquely aligned; a blunt ridge underlines the labial wall of the paracone, while that of the metacone is only slightly convex. The labial cingulum, reduced to a simple fold, is swollen in its median part and forms a tight mesostyle that remains very short because of a very deep indentation between the paracone and the metacone; the parastyle is protruding but also rather low, labially and slightly forwardly directed. The transverse lophs are well formed and elongated, with a steep anterior wall; the median valley is deep and wide. The protoloph is curved backwards; it connects the ectoloph at the base of the preparacrista; the paraconule is well individualized distally and separated from the protocone by a notch that does not extend mesially beyond the crest. The hypocone is only slightly set back with regard to the protocone; it extends forth by a sharp crest that connects to the base of the premetacrista without any trace of a metaconule. The mesial cingulum is very distinct and relatively wide, the distal cingulum is weaker and the internal cingulum is limited to the opening of the median valley.

The M2/ area strongly surpasses that of the M1/ (about 45%) as commonly observed in the chalicotheres. The characteristic distal outlines of the M3/s are recognized, although the posterior lobe is broken on both sides; this posterior lobe is shorter than the anterior one at the level of the metacone, but also at the level of the hypocone, which is more set back than on the other molars. The area of these teeth is therefore smaller than that of the M2/s.

The premolars are relatively small; the total length P2/-P4/ is roughly 64% that of the molars, while their area is 38% that of the molars; these values are similar to those observed in Palaeogene chalicotheres, although

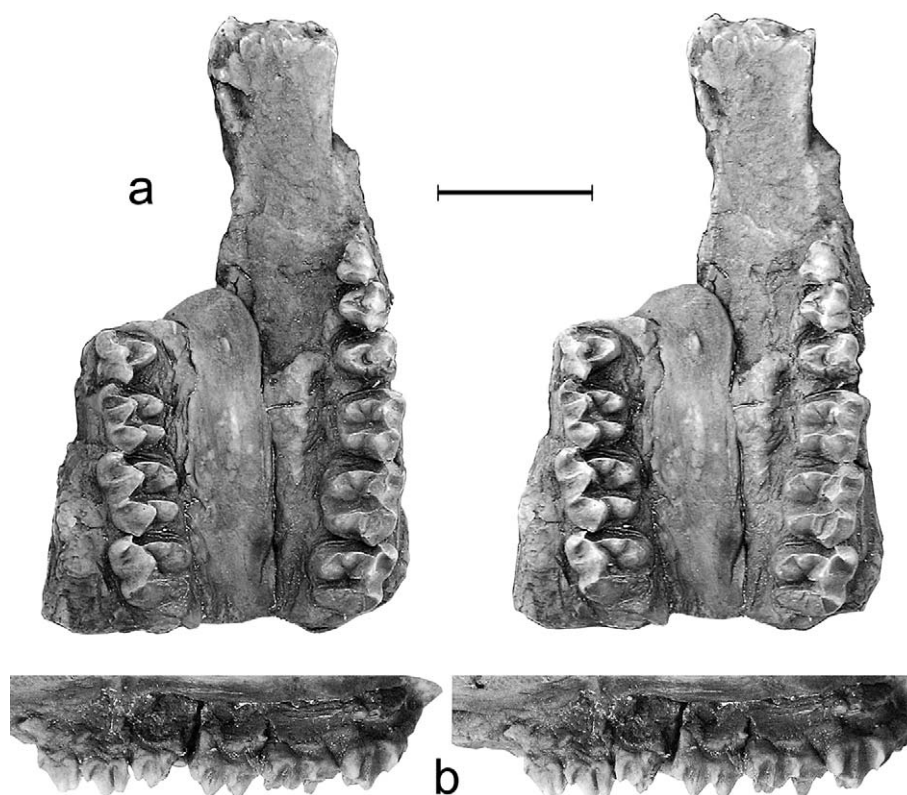


Fig. 1. *Eomoropus pawnnyunti* nov. sp. Maxillary Npl-35 (holotype). Stereopairs (cast). Scale bar = 2 cm: (a) ventral view – the two halves of the specimen have been united by means of plastic –; (b) side view of the left dental series.

Fig. 1. *Eomoropus pawnnyunti* nov. sp. Maxillaire Npl-35 (holotype). Stéréophotos (moulage). Échelle = 2 cm : (a) vue ventrale – les deux parties du spécimen ont été associées par de la résine – ; (b) vue latérale de la série dentaire gauche.

advanced chalicotheres show considerably more reduced premolars series.

The premolars are only weakly molarized. The ectoloph of P4/ possesses two close tubercles related by a crest not very notched, without mesostyle, and the parastyle is little developed. The tooth is transversally elongated; its internal side is narrow and rounded; the protocone is labially extended by two crests, V-shaped, without any trace of conules, which connect rather low to the internal wall of the ectoloph. The anterior and posterior cingula are thin and remain lingually separated at the level of the protocone. The anterior premolars are triangular in shape and transversally narrow; their structure is simplified with regard to that of P4/; they also possess two close external tubercles, but only the posterior arm of the protocone is preserved, very short on P2/; the cingula of these two teeth are almost missing.

4. Discussion

This little perissodactyl can easily be referred to the Chalicotherioidea owing to its brachyodont jugal teeth, its upper molars with five cusps showing strong parastyles and low mesostyles as well as its small and little molarized premolars.

It is however an archaic form by the moderately uneven outline of the ectoloph of the upper molars, by their weak styles and especially low mesostyles, by the elongation of their transverse lophs and by the absence of distal shift of the protocones. These plesiomorphic characters lead to refer this form to the Eomoropidae, family which groups together primitive chalicotheres.

The monospecific genus *Litolophus* RADINSKY, 1964 [22], the measurements of which are however much larger, displays molars without any mesostyle like *Paleomoropus* and *Lophiaspis*, which are referred to the chalicotheres by some authors because of their upper

Table 1

Measures of some upper teeth rows among *Eomoropus* species: (1) left dental series but for P4/; (2) Lucas & Schoch [15], Table 1; (3) Huang [13], pl. 1, Fig. 1; (4) Zong et al. [31], table 2-67; (5) estimate from measures of the three specimens

Tabeau 1. Mesures de quelques séries dentaires supérieures chez les diverses espèces d'*Eomoropus* : (1) série dentaire gauche, sauf pour P4/ ; (2) Lucas & Schoch [15], Table 1 ; (3) Huang [10], pl. 1, Fig. 1 ; (4) Zong et al. [31], tableau 2-67 ; (5) estimation à partir des mesures des trois spécimens.

		P2		P3		P4		M1		M2		M3		L_{P2-P4}	L_{M1-M3}	$L_P/L_M \times 100$
		<i>L</i>	<i>l</i>	<i>L</i>	<i>l</i>	<i>L</i>	<i>l</i>	<i>L</i>	<i>l</i>	<i>L</i>	<i>l</i>	<i>L</i>	<i>l</i>			
<i>Eomoropus</i>	Npl-35 (1)	6.2	5.2	6.4	6.5	7.4	8.4	9.4	9.0	10.9	10.8	10.5	11.4	18.1	29.7	60.9
<i>pawnyunti</i> n.sp.																
<i>E. amarorum</i>	CM 3109 (2)	10.0	9.8	10.1	12.2	10.2	13.5	13.9	14.0	17.5	17.6	17.4	20.0	43.0	71.0	60.6
<i>E. quadridentatus</i>	PMUM 3017 (2)	8.4	8.7													
	BGM V773 (2)			9.7	10.8	10.0	11.8		13.0					28.3 (5)	48.9	57.9 (5)
	PMUM 6000 (2)					10.3	12.4	14.8	14.5	17.9	17.4	16.2	18.2			
<i>E. 'minimus'</i>	BGM V13134 (3)					8.4	11.5									
	BGM V9911 (4)							11.3	10.5	13.8	12.2	12.9	13.5		37.8	

molars with five tubercles. Moreover, *Litolophus* already possesses derived features such as the shortening of the M2/ metaloph and a marked reduction of the metacone.

Danjiangia WANG, 1995 [29] must be distinguished from Npl-35 by a shorter post-canine diastema, a longer premolar series, less complicated P2/, less triangular and mesostyle supplied P4/, stronger parastyles on molars whose transverse lophs are lower.

The genus *Grangeria* ZDANSKY, 1930 [30] is distinguished from the type genus of the family by large canines and a deep mandible the symphysis of which is short, all characters which cannot be observed on Npl 35. It seems however that *Grangeria* also displays simpler P2/s, bigger relatively to P3/–P4/, than our specimen as well as stronger and more anteriorly directed parastyles. In addition, this genus is only known by large forms.

Two other genera questionably referred to the Eomoropidae are only documented by a very fragmentary dental material. It is the case for *Schizotherioides* HOUGH, 1955 [12], known only by M2/–M3/; with regard to Npl 35; the parastyle of these molars is more antero-labially compressed and the paraconule is only weakly indicated. The genus *Lunania* CHOW, 1957 [5] known only by lower teeth is also supposed to be a chalicothere [6]; although Npl 35 shows similar measurements, no comparison between both forms can therefore be established.

Finally, the new specimen is most similar to the genus *Eomoropus* OSBORN, 1913 [17]: identical proportions of the premolar series, sharpness of the cusps, P4/ without mesostyle and with a V-shaped internal crest, moderately developed molar styles, paracone and metacone only slightly set back, paraconule well distally bulged.

But it differs of previously recognized species by diverse features.

The Burmese specimen can be distinguished from the type-species *E. amarorum* (COPE, 1881) [8] (Middle Eocene, North America) and of *E. quadridentatus* ZDANSKY, 1930 [30] (Middle to Late Eocene of Asia) by much smaller measurements (Table 1), distinctly less strong styles, a lesser height of the crowns, a much more pronounced indentation of the ectolophs and therefore much lower mesostyles. With regard to *E. amarorum*, P2/ and P3/ are moreover less wide and more triangular in shape and the premolar cingula are

weaker. With regard to *E. quadridentatus*, P4/ is more triangular and display narrower lateral cingula, the molars' paracone is underlined by a well-pronounced labial crest and their metacone is less flat; also the posterior lobe of M3/ is apparently less distally swollen.

As for *E. minimus*, it was founded by Zdansky [30] on a single upper tooth, considered at the moment as a M1/ (smaller than Npl-35 M1/). But Lucas and Schoch [15], taking again the view of Radinsky [22], have shown that it was in actual fact a DP4/ to be assigned to *E. quadridentatus*. The species *minimus* is therefore a junior synonym of *quadridentatus*.

The specimens nevertheless assigned to '*minimus*' by Zong et al. [31] and by Huang [13] are, contrary to the small size of the Zdansky specimen, clearly larger than the Burmese form (Table 1). Moreover, the molars [31 (pl. 34, Fig. 2)] possess more sunk labial cusps, and more prominent styles; the P4/ [13 (pl. 1, Fig. 1)] is clearly less triangular and provided with wider cingula.

Therefore, the maxillary Npl 35 undoubtedly represents a new species of *Eomoropus*; it is one of the smallest Eomoropidae and it documents an already well-characterized chalicotherioid, despite the preservation of archaic features such as a strong brachyodonty, the persistence of a still little reduced premolar series, the barely specialized shape of the upper molars ectoloph and the elongation of their transverse lophs.

Eomoropidae were up to now only known in North America and China. *Eomoropus pawnyunti* nov. sp. is the first one discovered in southeastern Asia and is therefore the oldest Chalicotherioidea from this sub-continent.

This article constitutes ISEM Publication No. 2005-008.

References

- [1] A.K. Aung, Revision on the stratigraphy and age of the primate-bearing Pondaung Formation, in: Pondaung Fossil Expedition Team. Proc. Pondaung Fossil Expedition Team, Office of Strategic Studies, Ministry of Defence, Yangon, 1999, pp. 131–151.
- [2] M. Benammi, A.N. Soe, T. Tun, B. Bo, Y. Chaimanee, S. Ducrocq, T. Thein, S. Wai, J.-J. Jaeger, First magnetostratigraphic study of the Pondaung Formation: Implications for the age of the Middle Eocene Anthropoids of Myanmar, *J. Geol.* 110 (2002) 748–756.

- [3] F. Bender, Geology of Burma, Gebrüder Borntraeger, Berlin, 1983 viii + 293 p.
- [4] Y. Chaimanee, T. Thein, S. Ducrocq, A.N. Soe, M. Benammi, T. Tun, T. Lwin, S. Wai, J.-J. Jaeger, A lower jaw of *Pondaungia cotteri* from the late Middle Eocene Pondaung Formation (Myanmar) confirms its anthropoid status, *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 97 (8) (2000) 4102–4105.
- [5] M. Chow, On some Eocene and Oligocene mammals from Kwangsi and Yunnan, *Vertebr. Palasiat.* 1 (3) (1957) 201–214.
- [6] M. Chow, A new species of primitive chalicotheres from the Tertiary of Lunan, Yunnan, *Vertebr. Palasiat.* 6 (3) (1962) 119–224 (in Chinese, English summary on pp. 223–224).
- [7] E.H. Colbert, Fossil mammals from Burma in the American Museum of Natural History, *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 74 (1938) 255–436.
- [8] E.D. Cope, The systematic arrangement of the Order Perissodactyla, *Proc. Am. Philos. Soc.* 19 (1881) 377–403.
- [9] S. Ducrocq, A.N. Soe, A.K. Aung, M. Bennami, B. Bo, Y. Chaimanee, T. Tun, T. Thein, J.-J. Jaeger, A new anthracotheriid artiodactyl from Myanmar, and relative ages of the Eocene anthropoid primate-bearing localities of Thailand (Krabi) and Myanmar (Pondaung), *J. Vertebr. Paleontol.* 20 (4) (2001) 755–760.
- [10] N. Egi, P.A. Holroyd, T. Tsubamoto, N. Shigehara, A.N. Soe, New hyaenodontid creodont from Eocene Myanmar, *J. Vertebr. Paleontol.* 20 (suppl. 3) (2001) 47.
- [11] P.A. Holroyd, R.L. Ciochon, *Bunobrontops savagei*, a new genus and species of brontotheriid perissodactyl from the Eocene Pondaung fauna of Myanmar, *J. Vertebr. Paleontol.* 20 (2) (2000) 408–410.
- [12] J. Hough, An Upper Eocene fauna from the Sage Creek area, Beaverhead County, Montana, *J. Vertebr. Paleontol.* 29 (1) (1955) 22–36.
- [13] S.X. Huang, New Eomoropid (Mammalia, Perissodactyla) remains from the Middle Eocene of Yuanqu Basin, *Vertebr. Palasiat.* 40 (4) (2002) 286–290.
- [14] J.-J. Jaeger, T. Thein, M. Bennami, Y. Chaimanee, A.N. Soe, T. Lwin, et al., A new primate from the Middle Eocene of Myanmar and the Asian early origin of anthropoids, *Science* 286 (1999) 528–530.
- [15] S.G. Lucas, R.M. Schoch, 23. Taxonomy and biochronology of *Eomoropus* and *Grangeria*, Eocene chalicotheres from the western United States and China, in: R.M. Schoch, D.R. Prothero (Eds.), *The Evolution of Perissodactyls*, Oxford University Press, New York, Oxford, 1989, pp. 422–437.
- [16] G. Métais, Évolution des artiodactyles proto-sélénodontes du Paléogène d'Asie : nouvelles données sur l'origine du clade Ruminantia, thèse d'État, université Montpellier-2, 2002.
- [17] H.F. Osborn, *Eomoropus*, an American Eocene chalicotheres, *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 32 (14) (1913) 261–274.
- [18] G.E. Pilgrim, The Perissodactyla of the Eocene of Burma, *Palaeontol. Indica*, N. ser. 8 (3) (1925) 1–28.
- [19] G.E. Pilgrim, A *Sivapithecus* plate and other primate fossils from India, *Palaeontol. Indica*, N. ser. 14 (1927) 1–26.
- [20] G.E. Pilgrim, The Artiodactyla of the Eocene of Burma, *Palaeontol. Indica*, N. ser. 13 (1928) 1–39.
- [21] G.E. Pilgrim, G.d.P. Cotter, Some newly discovered Eocene mammals from Burma, *Rec. Geol. Surv. India* 47 (1916) 42–77, pl. 1–6.
- [22] L.B. Radinsky, *Paleomoropus*, a new Early Eocene chalicotheres (Mammalia, Perissodactyla), and a revision of Eocene chalicotheres, *Am. Mus. Nov.*, New York 2179 (1964) 28.
- [23] N. Shigehara, M. Takai, R.F. Kay, A.K. Aung, A.N. Soe, S.T. Tun, T. Tsubamoto, T. Thein, The upper dentition and face of *Pondaungia cotteri* from central Myanmar, *J. Hum. Evol.* 43 (2002) 143–166.
- [24] A.N. Soe, Sedimentary facies of the upper part of the Pondaung Formation (in central Myanmar) bearing late Middle Eocene anthropoid primates, in: Pondaung Fossil Expedition Team (Ed.), *Proc. Pondaung Fossil Expedition Team*, Office of Strategic Studies, Ministry of Defence, Yangon, 1999, pp. 152–178.
- [25] A.N. Soe, Myitta, S.T. Tun, A.K. Aung, T. Thein, B. Marandat, S. Ducrocq, J.-J. Jaeger, Sedimentary facies of the late Middle Eocene Pondaung Formation (central Myanmar) and the paleoenvironments of its Anthropoid primates, *C. R. Palevol* 1 (2002) 153–160.
- [26] M. Takai, N. Shigehara, A.K. Aung, S.T. Tun, A.N. Soe, T. Tsubamoto, T. Thein, A new anthropoid from the latest Middle Eocene of Pondaung, Central Myanmar, *J. Hum. Evol.* 40 (2001) 393–409.
- [27] T. Tsubamoto, N. Egi, M. Takai, N. Shigehara, A.K. Aung, A.N. Soe, T. Tun, S.T. Tun, A preliminary report on the Eocene mammals of the Pondaung fauna, Myanmar, *Asian Paleoprimatol.* 1 (2000) 29–101.
- [28] T. Tsubamoto, M. Takai, N. Egi, N. Shigehara, S.T. Tun, A.K. Aung, A.N. Soe, T. Thein, The Anthracotheriidae (Mammalia, Artiodactyla) from the Eocene Pondaung Formation (Myanmar) and comments on some other anthracotheres from the Eocene of Asia, *Paleontol. Res.* 6 (4) (2002) 363–384.
- [29] Y. Wang, A new primitive chalicotheres (Perissodactyla, Mammalia) from the Early Eocene of Hubei, China, *Vertebr. Palasiat.* 33 (2) (1995) 138–159.
- [30] O. Zdansky, Die alttertiären Säugetiere Chinas nebst stratigraphischen Bemerkungen, *Palaeontol. Sin.* 6 (2) (1930) 5–87.
- [31] G. Zong, X. Huang, W. Chen, Q. Xu, Cenozoic mammals and environment of Hengduan Mountains region, 30th International Geological Congress, Beijing, 1996, 279 p.