

中国的狼獾 (*Gulo*) 化石

徐晓风

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所)

魏海波

(辽宁本溪市博物馆)

关键词 狼獾属 生态型 系统发生

内 容 提 要

辽宁本溪小碑洞和周口店第一地点发现的狼獾属 (*Gulo*) 化石, 分属于真狼獾 *Gulo gulo* (Linnaeus, 1758) 和施氏狼獾 *Gulo schlosseri* Kormos, 1924。前者为环北极分布的寒冷型动物, 后者为中纬度分布的温暖型动物; 据裂齿形态分析, *G. gulo* 比 *G. schlosseri* 具更强的肉食性; *G. gulo* 从中更新世首次出现至今, 体型经小(中更新世)—大(晚更新世)—小(现代)的变化过程, 性双形现象日趋消失; *G. schlosseri* 仅见于更新世, 体型变化不大。利用分支分析方法, 本文认为: *Plesiogulo* 和 *Gulo*; *G. schlosseri* 与 *G. gulo* 应分别属于姐妹属和姐妹种关系, 而非承继关系。

裴文中(1934)在《周口店猿人地点之食肉类化石》里, 首次记述了中国发现的 *Gulo* 化石。当时因材料所限, 仅定名为 *Gulo* sp。

1982年, 辽宁本溪市本溪县熔炼厂于春和同志在田师傅煤矿小碑洞发现一批脊椎动物化石, 经县文物管理所转至本溪市博物馆。本文系统记述了其中的狼獾属化石; 在对比标本的基础上, 重新讨论了周口店狼獾化石的归属, 并对狼獾化石的有关演化, 阐明了作者的看法。

一、化石记述

鼬科 Mustelidae Swainson, 1835

狼獾属 *Gulo* Frisch, 1775

真狼獾 *Gulo gulo* (Linnaeus, 1758)

(图版 I)

<i>Mustela gulo</i>	Linnaeus, 1758	<i>Gulo leteus</i>	Elliot, 1904
<i>Gulo sibirica</i>	Pallas, 1780	<i>Gulo hylaeus</i>	Elliot, 1905
<i>Ursus gulo albus</i>	Kerr, 1792	<i>Gulo biedermani</i>	Matschie, 1918
<i>Gulo vulgaris</i>	Oken, 1816	<i>Gulo wachei</i>	Matschie, 1918

表 1 *Gulo gulo* 头骨及下颌骨测量比较(单位: mm)
Table 1 Measurements (in mm) of skull and mandible in *Gulo gulo*

测量部位 position of measuring		头骨 (Skull)				下颌骨 (Mandible)			
		the present paper	Anderson, E. (1977)	Kurten & Rausch (1959)	M	the present paper	Anderson, E. (1977)	Kurten & Rausch (1959)	M
犬齿间宽度 (C-C) Breadth across rostrum	n	4	F 41.4—48.6 ♂ 40.0—43.9 ♀ 37.0—39.9	—	44.9	5	F 96.0—112.8 ♂ 99.5—107.2 ♀ 94.2—99.4	—	105.8 103.8 95.9
	M								
	M								
上裂齿间宽度 (P ⁴ —P ⁴) Breadth across carnassials	n	3	F 67.1—76.7 ♂ 63.6—69.3 ♀ 59.7—63.8		72.4	9	F 18.4—22.2 ♂ 19.3—22.6 ♀ 17.9—19.0	—	20.6 20.8 18.4
	M								
	M								
眼眶内侧宽度 Interorbital breadth	n	3	F 41.0—46.7 ♂ 39.1—45.4 ♀ 36.0—40.9	F	44.5	9	F 22.0—29.6 ♂ 23.2—25.7 ♀ 19.6—22.3	—	25.7 24.5 21.4
	M								
	M								
C—M ¹ 齿列长 Length C—M ¹	n	5	F 51.3—62.8 ♂ 51.0—55.6 ♀ 43.4—51.3	—	57.0	7	F 59.7—70.1 ♂ 61.3—66.4 ♀ 57.5—62.1	—	63.1 64.7 59.9
	M								
	M								
P ⁴ 长 Length P ⁴	n	6	F 21.6—23.4 ♂ 20.2—23.2 ♀ 18.6—20.1	F	20.9	10	F 22.0—24.6 ♂ 21.6—25.2 ♀ 19.5—22.0	F	23.1 22.8 20.9
	M								
	M								
P ⁴ 原尖处宽 Width P ⁴ protocone	n	6	F 12.6—13.5 ♂ 11.4—13.1 ♀ 10.6—12.1	F	12.6	9	F 16.9—19.3 ♂ 16.2—19.0 ♀ 15.6—17.1	—	18.1 17.9 16.4
	M								
	M								
M ¹ 收缩处长 Length M ¹ constriction	n	5	F 6.3—6.6 ♂ 5.6—6.5 ♀ 4.9—5.9	F	6.4	9	F 7.0—8.1 ♂ 7.1—7.9 ♀ 6.0—7.3	—	7.6 7.4 6.7
	M								
	M								
M ¹ 内叶长 Length M ¹ inner lobe	n	5	F 7.1—9.0 ♂ 7.3—9.7 ♀ 6.8—8.1	F	8.4	9			
	M								
	M								

F: fossil

<i>Gulo borealis</i>	Nilsson, 1820	<i>Gulo niediecki</i>	Matschie, 1918
<i>Gulo arcticus</i>	Desmarest, 1820	<i>Gulo auduboni</i>	Matschie, 1918
<i>Gulo luscus</i>	Sabine, 1823	<i>Gulo bairdi</i>	Matschie, 1918
<i>Gulo arctos</i>	Kaup, 1829	<i>Gulo kamtschaticus</i>	Dybowsky, 1922

材料 面颅部头骨一件(本溪市博物馆编号 BM: V0001A), 具左 I² 和左右 P²-M¹; 左下颌骨一件 (BM: V0001B), 具 P₂-M₂。

层位 上更新统

产地 辽宁本溪市田师傅煤矿小碑洞 (E124°19'57", N41°51'16")。

描述 头骨硕壮, 短吻。齿式为 I: $\frac{3}{3}$, C: $\frac{1}{1}$, P: $\frac{4}{4}$, M: $\frac{1}{2}$ 。犬齿粗壮; P¹⁻³ 均呈单尖结构, 具微弱齿带; P⁴ 原尖简单, 裂叶之前叶发育, 后叶内侧具退化的内齿带, 未见外齿带; M¹ 中部具纵向微弱收缩, 整体形状略作哑铃状, 原尖微弱, 可见一经原尖的半圆形脊; 前尖, 后尖及前附尖均发育, 三尖共同组成一近菱形的高台结构。内齿带发育, 几乎不见跟座, 其最大长度位于内叶 (inner lobe)。所有的牙齿珐琅质表面均有皱纹。

下颌水平枝粗大, 咬肌窝深陷。前臼齿均呈单尖结构; M₂ 为一豆状小齿, 冠面上未见齿尖; 下裂齿厚壮, 裂叶发育, 齿带退化, 无下后尖, 跟座弱小。跟座上的下次尖和下次小尖共同组成一微弱的刃状脊。下颌水平枝上缘呈“S”形扭曲。各部位测量值见表 1。

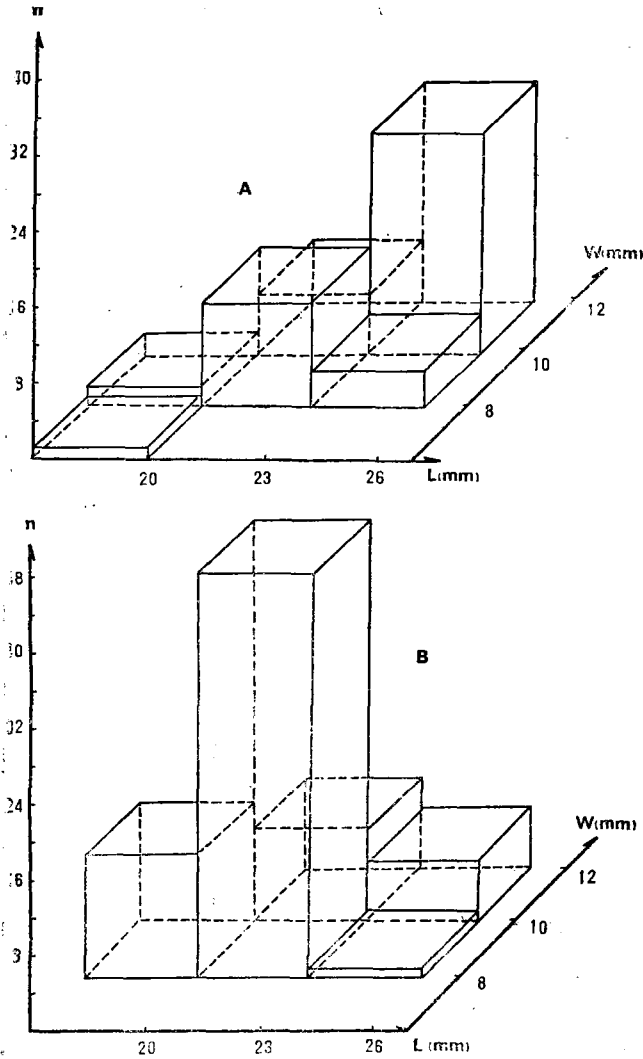
二、比较与讨论

小碑洞化石标本的形态特征和上、下颌各部位的测量值与 *G. gulo* 的完全吻合 (表 1), 唯一例外是 P⁴ 的长度稍偏小。因此, 小碑洞的狼獾属标本应归属于 *Gulo gulo* (Linnaeus, 1758) 种中。这是该种化石在中国的首次发现。

周口店第一地点的 *Gulo* sp. (裴文中, 1934) 与 *G. gulo* 的主要区别有: 1) 个体较 *G. gulo* 小; 2) M¹ 的内齿带不如 *G. gulo* 的发育, 中部的纵向收缩不如 *G. gulo* 显著, 过原尖的半圆形脊较 *G. gulo* 发育, 原尖比 *G. gulo* 的弱; 3) M₁ 比 *G. gulo* 的纤细, 跟座与裂叶之比大于 *G. gulo* 相同部位的比值。裴文中 (1934) 认为周口店 *Gulo* sp. 的 M₁ 具有前内收缩痕迹, 如这一现象不属个体变异, 有可能为新种的特征。Bonifay (1971) 对 *Gulo schlosseri* 的描述证明这仅属个体变异现象。将周口店的标本与欧洲、北美的 *G. schlosseri* 进行比较, 本文认为, 虽然周口店的 *Gulo* sp. 仅 M₁ 两枚标本, 但仍有足够的依据将其归入 *Gulo schlosseri* Kormos, 1914 种内。*G. gulo* 和 *G. schlosseri* 在头骨和下颌骨方面的差异见表 2。

本文对 Kurten 和 Rausch (1959), Bonifay (1971), Kormos (1914) 的资料作了统计处理, 并将其结果与 Anderson (1977) 的结果相互印证。以样本丰富的 M₁ 为对象, 统计分 1) 晚更新世的 *G. gulo*, 2) 现生 *G. gulo*, 3) *G. schlosseri* 三组进行。取长、宽、个体数目三维向度, 用直方立体图 (图 1) 和曲线图 (图 2) 表示。

G. gulo 共计 108 件标本, 化石 40 件, 现生种 68 件。图 1 反映了从晚更新世至今, M₁ 的长和宽及个体频率分布高峰区的的变化。从图 1 知其个体变小的趋势十分明显。

图1 *G. gulo* 的 M_1 演化图

A. 化石(晚更新世)

B. 现生种

Fig. 1 M_1 Evolution Chart of *G. gulo* A: fossils, B: resent samples,

N: number, L: length, W: Width

图2的曲线表明 *G. gulo* 与 *G. schlosseri* 的 M_1 长、宽值的个体频率分布高峰的差异。它们在长度方面的变化极明显。值得提出的是 *G. gulo* 的现生样本和晚更新世的化石样本曲线均呈双峰现象。与表1下颌骨测值第五项 (Anderson, 1977) 相比较, 双峰曲线显然为性双形的表现。不难得知, *G. gulo* 在晚更新世的雌雄的大小差异比现生种显著, 随该种个体变小的趋势, 这种差异也在逐渐减小。

由于 M_1 的长度变化的阶段性显著, 本文将上述测值的统计结果和 Kurten (1973) 研究的欧洲中更新世狼獾层中的狼獾 (*Gulo gulo*) 化石的测值统计结果的主要参数列如下:

表 2 *Gulo gulo* 与 *Gulo schlosseri* 测量比较
Table 2 Measurements (in mm) of *G. gulo* and *G. schlosseri*

position of measuring	<i>Gulo schlosseri</i> Kormos, 1914					<i>Gulo gulo</i> (Linnaeus, 1758)						
	n	Kormos (1914) Bonifay (1970) Cothukoba(1978)	M	n	Pei W. C. (1934)	M	n	Anderson E. (1977)	M	n	the present paper	M
下颌骨长 Length mandible	2	93.5—95.1	94.3		—		5	96.0—112.8	105.8	1	111.6	
M ₁₋₂ 间下颌枝深度 Depth of jaw below M ₁₋₂	7	17.0—25.0	21.2		—		9	22.0—29.6	25.7	1	27.4	
P ₄ 长 Length P ₄	10	8.6—10.8	10.3		—			—		1	12.1	
P ₄ 宽 Width P ₄	10	4.8—6.7	6.2		—			—		1	6.4	
M ₁ 长 Length M ₁	8	15.1—21.0	19.3	1	19.2	10	22.0—24.6	23.1	1	23.6		
M ₁ 宽 Width M ₁	9	6.3—8.9	8.3	1	8.2		—		1	10.0		

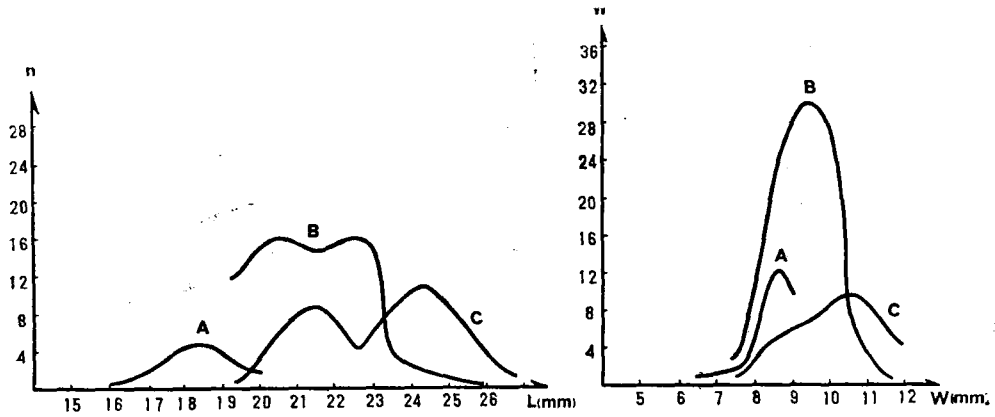


图 2 *Gulo* 之 M₁ 比较及其性双形现象

A: *G. schlosseri*, B: 现生 *G. gulo*, C: 化石 *G. gulo* (晚更新世)

Fig. 2 M₁ Comparison and Sexual Dimorphism of *Gulo*

A: *G. schlosseri*, B: recent sample (*G. gulo*), C: fossil *G. gulo* (Late Pleistocene)

	均值 (\bar{x})	方差 (S^2)	个体数 (n)
中更新世	20.85mm	2.70	8
晚更新世 ♂	24.47mm	0.45	24
♂	21.71mm	0.70	16
现 代 ♂	22.66mm	0.63	28
♂	20.35mm	0.51	41

显然 M₁ 的长度反映了 *G. gulo* 的体型的变化, 即: 小(中更新世)一大(晚更新世)一

小(现代)的变化。

据 Hall (1981) 和 Anderson (1977), 现生 *G. gulo* 的雄性个体比雌性个体平均大约 10%, 重约 30%; 雌性 M_1 平均长为 20.85mm, 雄性 M_1 平均长为 22.80mm。Gould (1966) 提出动物的长度 (L) 与体积 (V) 之间的关系为 $L = bV^{1/3}$ 。将 Gould 的公式放入 Hall 和 Anderson 的结论中检验, 其误差仅为千分之二到千分之三之间。显然, 该公式适用于 *G. gulo* 体重的计算。晚更新世的狼獾 *G. gulo* 的雌雄体重差异推算如下:

$$24.47 = bV_{雄}^{1/3} \quad (1)$$

$$21.71 = bV_{雌}^{1/3} \quad (2)$$

将 (1) 除以 (2) 有:

$$\frac{V_{雄}}{V_{雌}} = \left(\frac{24.47}{21.71}\right)^3 \approx 1.43$$

因此, 晚更新世 *G. gulo* 的雄性个体平均比雌性个体约重 43%。其差异比现生种的更为显著。

遗憾的是 *G. schlosseri* 和中更新世的 *G. gulo* 的样本太小, 难以统计, 其性双形状况尚难定论。

三、*Gulo* 的生态、起源及进化

Gulo 在地史上首次出现为中更新世早期。 *G. schlosseri* 出现于 B-Waalian 和 C-Cromer; 在中国仅发现于周口店第一地点。该种总与间冰期温暖动物群伴生。 *G. gulo* 则相反, 首次出现于 Mindel 冰期, 恒与寒冷动物群伴生。现生的 *G. gulo* 分布于斯堪的那维亚、西伯利亚和北美的冰土苔原及针叶林带。在欧亚大陆, 该种很少发现于 $N50^\circ$ 以南的地区。在美洲沿山地分布, 该种有时可达 $N40^\circ$ 左右地区。 *G. gulo* 在本溪小碑洞最后冰期的出现, 说明当时当地的气候与今日西伯利亚的气候大致相当, 即寒冷气候带至少向南推移了 900 公里左右, 这无疑是很有价值的气候变动材料。

现生 *G. gulo* 以动物尸体为主要食物, 也摄取鸟蛋、小哺乳动物和驯鹿等。其牙齿上的某些特征与鬣狗有相似之处, 啃食骨头的能力较强。 *G. schlosseri* 的下裂齿较薄弱, 跟座较大, 裂叶相对较小, 啃食骨头和肉食的能力似稍弱于 *G. gulo*。

G. gulo 的种内竞争极强, 分布密度很低。在斯堪的那维亚半岛, 单个个体领地达 200—500 平方公里。这也许是较难发现该种动物化石的主要原因。

Viret (1939), Kurten (1968, 1970), Anderson (1977) 和 Rausch (1959) 认为 *Gulo* 起源于欧亚大陆 *Plesiogulo* 中的进步种类; *G. gulo* 是从 *G. schlosseri* 中演化出的子种; *G. gulo* 与 *G. schlosseri* 的主要差异仅在尺寸方面。

勿庸置疑, 在已知哺乳动物中, *Plesiogulo* 同 *Gulo* 有最密切的亲缘关系。Kurten (1970) 研究 P^4 、 M^1 、 M_1 的形态结构和个体大小的变化之后, 提出了 *Martes*—*Plesiogulo*—*Gulo* 的属级演化路线和 *Plesiogulo crassa*—*Plesiogulo monspessulanus*—*G. schlosseri*—*G. gulo* 的种级演化路线。Kurten 的分析和结论有两个弱点, 即分析统计的标本中, 有的数

量太少,置信度低;另一是忽略了演化的时间向度,正如 Harrison (1981) 指出的那样,演化序列中出现了逆向过程,结论难以使人信服。

Kurten 对下裂齿的分析基于两方面的事实: 1) 裂叶长度在 *Martes* 中占下裂齿总长的 60%, *Plesiogulo* 中占 64%, *Gulo* 中占 75—80%; 2) 在 Pontian 的 *Plesiogulo* 标本总数中, 缺下后尖的占 7% (14 件标本中的 1 件), 在 Astian 的 *Plesiogulo* 中占 50% (两件标本中的 1 件), 在 *Gulo* 中占 100%。显然, 后一种情况是对极有限标本进行的百分比统计, 很难说明问题。前一种情况也仍需证明是否属趋同现象。

但我们在 *Gulo* 和 *Plesiogulo* 很可能从 *Martes* 类的祖先类型中起源这一观点上, 与 Kurten (1970) 的看法一致。下面利用分支分析方法, 讨论 *Plesiogulo* 和 *Gulo* 的亲缘关系。

Plesiogulo 从 *Martes* 祖先类型中继承的性状(近祖性状)有: M_1 具下后尖, 下次尖和下次小尖; 头骨鼓泡呈三角形; 颧弓对于头骨的相对长度与 *Martes* 祖先类型的相似。

Gulo 从 *Martes* 祖先类型中继承的性状: M^1 的跟座不膨大; 头骨鼓泡呈三角形。

Plesiogulo 与 *Gulo* 共有的衍生性状 (*Gulinae* 的近裔性状) 有: P_4 的后尖丢失; M_2 的尖丢失; 头骨的相对宽度增大; 颧弓以后部分头骨的相对长度变小; M_1 的跟座长度变小。

无疑, 从上述性状看, *Plesiogulo* 和 *Gulo* 有十分密切的亲缘关系。

Plesiogulo 与 *Gulo* 的分歧性状 (*Plesiogulo* 和 *Gulo* 各自的属级近裔性状) 有: 相对于 *Martes* 祖先类型, *Plesiogulo* M^1 的原尖更发育, *Gulo* 的则退化; *Plesiogulo* 的 M^1 的跟座膨大, *Gulo* 的则保持在 *Martes* 祖先类型的水平上无变化; *Gulo* M_1 的下后尖消失, 下次尖和下次小尖呈一刃状脊, *Plesiogulo* 保持 *Martes* 的特征; *Plesiogulo* 齿列相对于头骨的长度比 *Martes* 的大, *Gulo* 的则减小; *Gulo* 下颌骨水平枝上缘呈“S”弯曲, *Plesiogulo* 的则与 *Martes* 的形态相似; *Gulo* 颧弓相对于头骨的长度变小, *Plesiogulo* 的

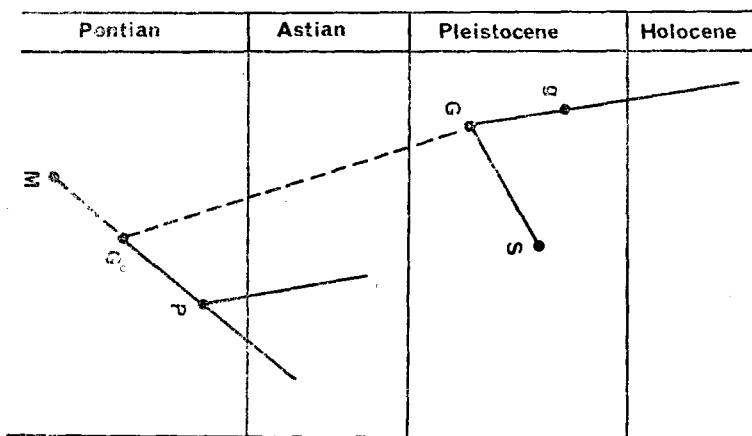


图 3 *Plesiogulo* 和 *Gulo* 演化关系

Fig. 3 Phylogeny of *Plesiogulo* and *Gulo*

M: *Martes* P: *Plesiogulo*, G: *Gulo* gt: *G. gulo*, s: *G. schlosseri*, G': *Gulinae*

则与 *Martes* 祖先类型的相似。另外, 头骨相对宽度的增加和 M_1 跟座相对长度的减小(均与 *Martes* 祖先类型比较), 在 *Gulo* 中比在 *Plesiogulo* 中更强烈; 颧弓以后的头骨相对长度变小, 则以 *Plesiogulo* 的变化更显著。

综合上述, *Plesiogulo* 和 *Gulo* 演化的总体形象呈现出来了: *Gulo* 吻部变短, 颊齿的咬切作用加强, 头骨整体形态从 *Martes* 祖先类型的基础上向猫科的极向发展; *Plesiogulo* 则吻部相对变长, M^1 的跟座强化。头骨整体形态向犬科的极向发展。因 *Gulinae* 属犬形超科成员, 所以 *Plesiogulo* 的演化显得较为保守、近祖性状较多, 而 *Gulo* 的则变化较大, 其性状多为退化或丢失性状, 与猫科的演化颇为相似。因而, *Gulo* 和 *Plesiogulo* 虽有相同的起源, 但演化方向背道而驰, 只可能为姐妹群, 不可能为承继关系。

由于 *G. schlosseri* 缺少头骨材料, 在此仅从颊齿形态方面作一简要讨论。

G. schlosseri 的颊齿较薄, 切割能力较强, 但啃食骨头的能力显然不如 *G. gulo*。后者 M^1 原尖较发育, 与 *Martes* 祖先类型的形态接近; *G. schlosseri* 的 M^1 原尖退化, 过原尖的半圆形脊比 *G. gulo* 的发育。估计该两种也属姐妹种关系, 因这是次一层次上的分异, 差别不如属级的显著。

本文写作过程中, 承蒙中国科学院古脊椎动物与古人类研究所邱占祥热情帮助, 张杰拍摄图版, 杨明婉绘制插图, 作者在此谨致谢意。

(1987年1月13日收稿)

参 考 文 献

- Anderson, E., 1970: Quaternary Evolution of the Genus *Martes* (Carnivora, Mustelidae), *Acta Zoologica Fennica* 130, 1—132.
- , 1977: Pleistocene Mustelidae (Mammalia, Carnivora) from Fairbanks, Alaska. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 148(1), 11—15.
- Bonifay, M.-F., 1971: Carnivoras Quaternaires du Sudest de la France. *Mus. Nat. Hist. Natur., Paris Mem.*, Ser. C, 21(2), 311—318.
- Gould, S. J., 1966: Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biol. Rev.*, 41: 587—640.
- Hall, E. R., 1981: The Mammals of North America. John Wiley & Sons, New York.
- Hall, E. R. & K. R. Kelson, 1959: The Mammals of North America vol. II, 922—925.
- Harrison, J. A., 1981: A review of the extinct wolverine, *Plesiogulo* (Carnivora, Mustelidae, from North America. *Smithsonian Contributions to Paleontology* No. 46, 1—27.
- Kormos, T., 1914: Drei Neue Raubtiere aus den Präglazial-Schichten des somlyonegy bei Püspökfürdő. *Sonder. Mitt. Jah. Kgl. Ungari. Geol. Reich.* 22(3), 226—235.
- Kretzoi, von M., 1941: Weitere Beiträge zur Kenntnis der Fauna von Gombaszög. *Ann. Mus. Nat. Hungar.* 34, 125—127.
- Kurten, B., 1968: Pleistocene mammals of Europe. 90—93. London, 1968.
- Kurten, B., 1970: The Neogene Wolverine *Plesiogulo* and the Origin of *Gulo* (Carnivora, Mammalia). *Act. Zool. Fenn.* 131, 1—22.
- Kurten, B., 1973: Fossil Glutton (*Gulo gulo* (L.)) from Tornewton Cave, South Devon. *Comment. Biol.* 66, 1973.
- Kurten, B. & E. Anderson, 1980: Pleistocene Mammals of North America. Columbia University Press. New York, 153—155.
- Kurten, B. & R. Rausch, 1959: Biometric Comparisons between North America and European Mammals. *Act. Arct.*, Fasc. 11, 1—20.
- Nowak, R. M. & J. L. Paradiso, 1983: Walker's Mammals of the World, Vol. 11, 4th Edt, 1003—1004. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London. 1983.
- Pei, W. C., 1934: Carnivora from Locality 1 of Choukoutien. *Palaont. Sin.* Ser. C, 8(1), 80—82.

- Tobien, H., 1957: *Cyon Hodg* und *Gulo*. Frisch (Carnivora, Mammalia) aus den altpleistozänen Sanden von Mosbach bei Wiesbaden. *Act. Zool. Cracoviensia* Tom II, 18, 437—445.
- Viret, J., 1939: Monographie Paleontologique de la Fauna de Vertebres des Sables, de Montpellier. 3 Carnivora Fissipedia. *Trav. Lab. Geol. Univ. Lyon*. 37, 5—26.
- Сотникова, М. В., 1978: Новые данные о хищных млекопитающих верхнего плиоцена и нижнего плейстоцена на территории северовостова СССР Комиссия по изучению четвертичного периода 48, 22—27.

FOSSIL *GULO* IN CHINA

Xu Xiaofeng

(Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Academia Sinica)

Wei Haipo

(Benxi City Museum, Liaoning Province)

Key words *Gulo*; Ecotype; Phylogeny

Summary

The present paper describes a damaged *Gulo gulo* skull with left I^2 , P^2 — M^1 and right P^3 — M^1 , and a left mandible with P_2 — M_2 (Benxi City Museum Sample Number: BM: V0001A and V0001B). The fossil came from Late Pleistocene cave accumulation of Xiaobei Cave, Benxi County, Liaoning Province (E 124°19'57", N 41°15'16"). It is the first time that *Gulo gulo* fossil was discovered in China.

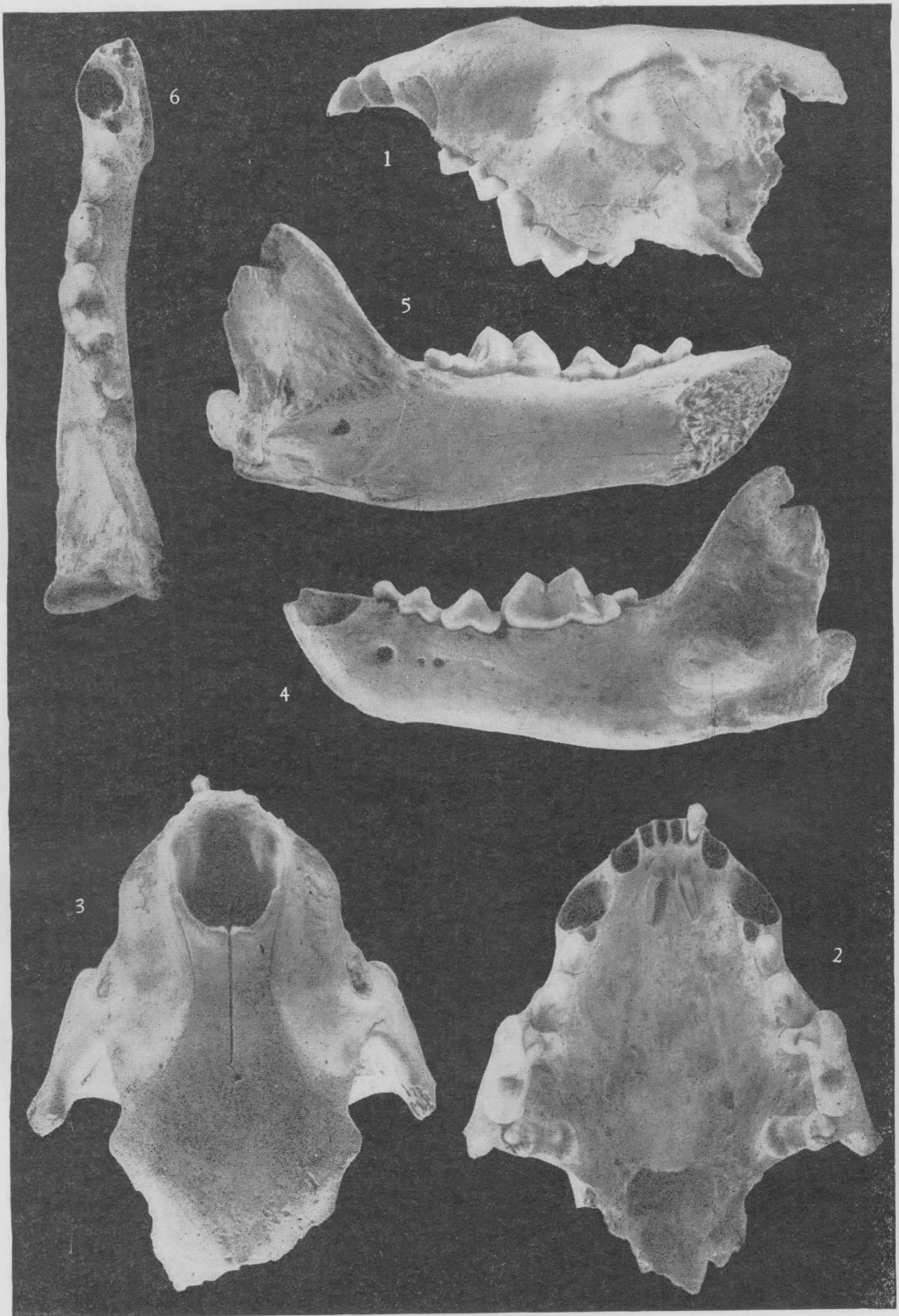
Having compared *G. gulo* with *Gulo* sp. from Loc. 1 in Zhoukoudian (Pei, 1934), we consider that *Gulo* sp. from Zhoukoudian belongs to *Gulo schlosseri* Kormos, 1914 (table 2).

According to the statistics based on the data of Kormos (1914), Kurten and Rausch (1959), Bonifay (1971), and Anderson (1977), we find out that the size of *G. gulo* is from small to large, and to small again during the time from Middle Pleistocene to Late Pleistocene and Holocene, and since Late Pleistocene the species dimorphism is fading away (fig. 1 and fig. 2). It could be further inferred that the male of *G. gulo* was some 13% larger than the female and the male was about 43% weightier than the female in Late Pleistocene.

Controversies over the origin of *Gulo* have gone for long time. Viret (1939) and Kurten (1970) maintained that *Plesiogulo*, in particular *P. monspessulanus*, was ancestral to *Gulo*. Having studied morphology of P^1 , M^1 , and M_1 among *Plesiogulo*, *Gulo* and *Martes*, Kurten (1970) presented an evolutionary line, that is, *Martes-Plesiogulo-Gulo* or *Martes-Plesiogulo crassa-Plesiogulo monspessulanus-Gulo schlosseri-Gulo gulo*. However, just as Harrison (1981) pointed out: "such a line of descent would require an inordinate number of evolutionary reversals" we do not think that such an evolutionary reversal line could take place in mammalian history.

By cladistic analysis, we find that *Plesiogulo* and *Gulo* have evolved in separated directions with different characters. The evolving direction of *Gulo* goes toward that like cat and that of *Plesiogulo* remains in that like canis.

On the basis of the separate directions of evolution in *Gulo* and *Plesiogulo* and study on *G. gulo* and *G. schlosseri*, we hold that *Gulo* and *Plesiogulo* are sister-genera, and *G. gulo* and *G. schlosseri* are sister-species.



Gulo gulo (Linnaeus, 1758)

1. 头骨左侧视, $\times 4/5$, The left view of the skull, $\times 4/5$;
 2. 头骨腭面视, $\times 4/5$, The palate view of the skull, $\times 4/5$;
 3. 头骨顶视, $\times 4/5$, The dorsal view of the skull, $\times 4/5$;
 4. 左下颌骨外侧视, $\times 4/5$, The left view of the left mandible, $\times 4/5$;
 5. 左下颌骨内侧视, $\times 4/5$, The right view of the left mandible, $\times 4/5$;
 6. 左下颌骨冠面视, $\times 4/5$, The dorsal view of the left mandible, $\times 4/5$;
- 1—3 标本编号: BM: V0001A
4—6 标本编号: BM: V0001B