中国更新世大型犬族物种的地史分布: 现状和展望

江左其果^{1,2,3}

1. 北京大学地球与空间科学学院, 造山带与地壳演化教育部重点实验室, 北京 100871;
2. 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 中国科学院脊椎动物演化与人类起源重点实验室, 北京 100044;
3. 中国科学院生物演化与环境卓越创新中心, 北京 100044

E-mail: jiangzuo@ivpp.ac.cn

2020-06-09 收稿, 2020-07-09 修回, 2020-07-09 接受, 2020-07-10 网络版发表

中国科学院战略性先导科技专项(XDB26000000, XDA20070203)、中国科学院战略前沿项目(QYZDY-SSW-DQC-22, GJHZ1885)、国家自然科学基金(41772018)和国家留学基金资助

摘要 大型犬族(这里包含犬属*Canis*和近缘的豺*Cuon*、非洲野犬*Lycaon*和胡狼*Lupulella*及其化石类群)是更新世动物群最常见、最重要的化石组分之一, 对生物地层学、古生态学都有重要的指示意义. 中国更新世时期也出产了非常丰富的大型犬族化石, 除了最常见的直隶犬*Canis chihliensis*、变异莫斯巴赫狼*Canis mosbachensis variabilis*, 以及依然存活的狼*Canis lupus*和豺*Cuon alpinus*外, 还有诸多化石成员, 目前已经记录的物种超过10种. 中国更新世的大型犬族属种的地史分布和主要形态学特征得到梳理, 并初步探讨了更新世不同地史时期大型犬族多样性和可能的演化关系. 在梳理回顾的基础上, 对中国更新世大型犬族化石的研究提出了展望.

关键词 犬属, 震旦豺属, 豺属, 更新世

犬属*Canis*是第四纪的标志属, 在食肉类化石中往往属于数量最多的物种之一^[1~3], 最著名的是洛杉矶Rancho La Brea出土的成千上万件的恐狼*Canis dirus*的化石, 成为研究第四纪灭绝物种的绝佳材料^[4~6]. 大型犬族的迁徙速度较快, 并且数量较多, 成为生物地层学重要的标志物种, 在欧洲有多个迁徙事件就是以一些大型犬族类群的出现为标志(如著名的wolf event)^[7~9].

狭义的犬属的现生成员包含5个物种, 即埃塞俄比亚狼*Canis simensis*、金背胡狼*Canis aureus*、非洲金狼*Canis lupaster*、郊狼*Canis latrans*和灰狼*Canis lupus*^[10,11]. 广义的犬属还包括两种非洲的胡狼, 即侧纹胡狼*Canis adustus*和黑背胡狼*Canis mesomelas*. 但是最近的核基因(组)分子系统发育的结果支持他们组成一个单系群, 并且处在狭义犬属和非洲野犬以及豺组成的单系群之外^[10,12,13], 因此应该独立为一个单独的属

Lupulella. 然而由于这些大型犬族早期的化石成员形态都十分相似, 很多不同支系的化石属种都暂时被归入*Canis*.

虽然犬属的现生物种丰富度在食肉目中并不算非常高(最高的鼬属*Mustela*有17~18种), 但是在第四纪曾经有大量的灭绝物种, 在欧洲比较著名的是埃楚斯堪狼*Canis etruscus*和莫斯巴赫狼*Canis mosbachensis*^[14~17], 在北美最著名的是恐狼*Canis dirus*及其直系祖先安布鲁斯特狼*Canis armbrusteri*^[4,5].

中国在第四纪时期也发现过大量的犬属化石, 最重要的有两种: 一种是主要分布在早更新世的直隶犬*Canis chihliensis*^[18]; 另一种是主要分布在中更新世的变异狼*Canis variabilis*^[19]. 然而在很长一段时间内, 很多研究人员将第四纪犬类根据尺寸和时代化石笼统地归入上述两种, 而很少进行细致的对比. 事实上, 中国

引用格式: 江左其果. 中国更新世大型犬族物种的地史分布: 现状和展望. 科学通报, 2021, 66: 1426~1440

Jiangzuo Q G. Geographical and chronological distribution of Chinese Pleistocene large canids: Current status and prospects (in Chinese). Chin Sci Bull, 2021, 66: 1426~1440, doi: [10.1360/TB-2020-0690](https://doi.org/10.1360/TB-2020-0690)

第四纪的大型犬族化石远远不止以上两种。本文对中国第四纪的犬属物种进行简要回顾和特征总结以供参考。同时,早期的豺*Cuon*或非洲野犬*Lycaon*支系往往和犬属形态很难区分^[5],因此在本文中也是一起总结这两个支系的相关化石。注意由于大型犬族的系统发育关系还存在较多的争议,本文使用的属名更多是依据形态学特征的归属,而没有着重考虑演化关系。如早更新世的大型犬族,若无或只有比较弱的hypercarnivorous特征,一般归入*Canis*,而有较强hypercarnivorous特征的一般归入*Sinicuon*。本文所使用的牙齿术语见图S1。

1 中国北方大型犬族化石

1.1 早更新世早期(2.6~2 Ma)

1.1.1 安氏犬*Canis antonii*

安氏犬*Canis antonii*是中国最早被命名的化石犬属物种^[18]。选型标本来自河南渑池仰韶村^[20],同时被归入的标本还有山西乡宁龙王麻地的上下颌前部和带p4-m2的下颌残断。选型标本个体较大,P4的原尖稍稍退化,M1前附尖发达,相对较宽大,次尖不退化,M2较小^[5,18,20]。河南渑池仰韶村化石产地的选型和*Dinofelis cristata*,*Panthera palaeosinensis*等食肉类共存,并且有三趾马和真马共存^[18],其时代可能为泥河湾期。Rook^[21]将产自山西太谷范村的一件完整头骨(带下颌)和产自巴基斯坦哈罗河流域Campbellpore的一些破碎颌骨、牙齿也归入该种,并认为该种体现出一定的hypercarnivorous特征,因此将该种归入异豺*Xenocyon*。太谷范村的年代,根据笔者最近的动物群整理,应该属于早更新世早期,可能大致与龙担同期。范村的头骨代表归入该物种已知最完整的材料(图1)。范村标本的上颊齿特征与选型一致,但P4原尖更大,M1次尖更大,M2也相对稍大。该头骨对应的下颌显示该种前臼齿附尖发育较弱,m1的下后尖和下内尖不退化。我们认为就仰韶村和范村的标本而言,该种没有体现出典型的hypercarnivorous特征,因此赞同文献^[5]的分法,暂时还将该物种放在*Canis*里面。据我们观察,南亚Campbellpore的标本M1次尖明显更小,其时代也明显较晚(1.42±0.35 Ma,据J. Barry个人通讯)不宜归入该种,暂时归入*Xenocyon cf. lycaonoides*。

1.1.2 德氏犬*Canis teilhardi*、龙担犬*Canis longdanensis*、短头犬*Canis brevicephalus*

龙担地区产出了极其丰富的早更新世动物群化石,

其中包括大量的犬属成分^[20]。Qiu等人^[20]详细研究了产自龙担地区的数十个头骨,将其中大部分归入了一个新种德氏犬,同时将一些与德氏犬存在一些差异的标本归入了龙担犬和短头犬。德氏犬个体较大,与安氏犬近似或稍小,但是牙齿结构上体现出一些差异,表现在德氏犬P4的原尖可能较大(但这个特征存在较大的变异),M1的横向扩展较弱(图2)。不过如果承认太谷范村的标本也是安氏犬,那前一差别就不再成立,因为范村的标本P4的原尖也较大。这样一来德氏犬和安氏犬的差异就相对较小,二者之间可能有较近的亲缘关系。龙担犬和短头犬体型与德氏犬近似,但是在头骨和牙齿结构上存在一些差异^[20]。除了龙担外,德氏犬还被发现于灰峪^[20]。

一般而言,大型犬属成员很少共存,但是在龙担地区却有4种体型近似的犬属物种共存(除了上述3种犬属外还有*Sinicuon*)^[20]。这种情况在世界上都是罕见的,不过这可能和龙担的标本并不严格属于一个层位有关。我们对近些年龙担地区新出土的大量头骨标本的初步观测,发现龙担犬和短头犬可能部分或全部代表德氏犬的极端变异或病态个体。类似的现象也出现在沥青湖的狼标本上,曾经被学者归入不同的物种^[6]。对于龙担地区犬属多样性的修订和其与安氏犬的关系有待更加详细的研究。

1.1.3 拟豺*Sinicuon* (或*Xenocyon*) *dubius*

拟豺是早更新世早期中国北方体现出最高hypercarnivorous特征的物种。该化石发现于北京灰峪(周口店第18地点)^[22],其时代比泥河湾稍早,大约2 Ma^[23,24]。拟豺的标本包括一件较为完整的下颌(图3)和一个零散的M1。拟豺的M1前附尖发达,后小尖相对退化接近嵴状,次尖明显较小并且位置靠后。下颌前臼齿较为窄长,m1下后尖稍稍退化,下内尖明显退化呈齿带状,但是下次尖内侧的嵴依然存在(这条嵴在现代的非洲野犬和豺中已经消失)。(根据牙齿大小)拟豺的个体小于安氏犬和龙担的几种犬属物种,而落入直隶犬的变异范围内(上限附近)。

拟豺的总体特征与现代的豺*Cuon*接近,上下M1/m1都体现出高度食肉化的特征(M1次尖较小,m1下内尖高度退化),但是该物种的前侧前臼齿前后延长,指示该物种仍然有较长的吻部,并且m2较大,m3保存,说明该物种后侧臼齿退化程度仍然不及现生*Cuon*。Teilhard de Chardin^[22]在建立拟豺的时候将该种归入*Cuon*,但随后Kretzoi^[25]为其建立了一个新属震旦豺*Sinicuon*

图 1 (网络版彩色)安氏犬*Canis antonii*头骨AMNH F:AM 97052, 源自太谷范村. (a) 顶面视; (b) 腹面视; (c) 侧视

Figure 1 (Color online) Cranium of *Canis antonii* AMNH F:AM 97052 from Fancun, Taigu. (a) Dorsal view; (b) ventral view; (c) lateral view

并得到Qiu等人^[20]的支持. Schutt^[26]则将拟豺归入异豺属*Xenocyon*, 并得到Tedford等人^[5]的支持. *Xenocyon*的模式种是似野犬异豺*Xenocyon lycaonoides*, 模式地点为中更新世早期斯洛伐克的Gombasek^[27]. 似野犬异豺被认为和现生的非洲野犬有着很近的亲缘关系^[28]. 事实上非洲野犬和豺都是具hypercarnivorous的物种, 头骨和牙齿形态较为接近, 但存在一些差异. 传统的形态学支持非洲野犬和豺属于同一个支系^[5], 但是近年的分子系统发育研究却支持二者属于趋同演化的2支, 其中

豺和狭义犬属的关系更加接近^[10,12,13]. 无论如何, 非洲野犬和豺这两个支系的早期成员必然是非常难以区分的, 二者都是从类似*Canis*形态的祖先中分化出, 早期成员形态上都会体现出介于*Canis*和现生*Lycaon*, *Cuon*之间的特征. 目前将*Sinicuon*独立出*Xenocyon*的分法一般是认为拟豺已经代表豺的祖先, 但除了地理分布的接近外, 目前还没有形态证据可以证明拟豺和豺的关系比和非洲野犬更加接近. 这里暂时保留震旦豺的有效属的地位.

图 2 (网络版彩色)德氏犬*Canis teilhardi*模式标本H MV1144, 源自东乡龙担. (a1) 头骨顶面视; (a2) 头骨腹面视. (b1) 下颌侧视; (b2) 下颌顶面视
Figure 2 (Color online) Skull of *Canis teilhardi* holotype H MV1144 from Longdan, Dongxiang. (a1) Cranial dorsal view; (a2) cranial ventral view. (b1) Mandible lateral view; (b2) mandible dorsal view

目前中国北方早更新世归入拟豺的化石点主要是灰峪. 甘肃庆阳巴家咀的犬属标本, 当时被归入多个犬

属物种^[29]. 根据我们的观察, 这一批标本的m1下内尖也高度退化, 和拟豺是一致的, 应该也可以归入该种.

图 3 (网络版彩色)拟豺*Sinicuon dubius*下颌RV40132, 源自灰峪(周口店第18地点). (a) 外侧视; (b) 内侧视; (c) 顶面视

Figure 3 (Color online) Mandible of *Sinicuon dubius* RV40132 from Huiyu (Loc. 18 of Zhoukoudian). (a) Lateral view; (b) medial view; (c) dorsal view

除此之外, 拟豺还被发现于山西临猗^[30]等地.

1.1.4 莫斯巴赫狼亲近种 *Canis aff. mosbachensis*

莫斯巴赫狼亲近种的记录来源于在山东宁阳发现的一批零散的牙齿. 山东宁阳的动物群包括 *Pliocrocota perrieri*^[31], 为中国北方晚上新世和早更新世最早期的一个标志物种(笔者个人观察), 而龙担、泥河湾下沙沟地区的大型鬣狗都是 *Pachycrocota*^[20,32], 因此宁阳的年代可能较早. 宁阳的犬属材料最初被归入变异狼^[31], 但是根据 Jiangzuo 等人^[33]的修订, 宁阳的化石并没有变异狼的典型特征, 但是展现出的一系列和莫斯巴赫狼 *Canis mosbachensis* 较为接近特征, 比如 M1 前附尖较弱, m1 下次尖内嵴成弯曲状, 但其他方面则显得较为原始

(如 M1 的外侧齿带连续). 该物种个体明显小于早更新世早期的其他犬属成员, 与莫斯巴赫狼近似. 由于材料过于破碎, 很难对该物种的性质做进一步研究, 但毫无疑问该物种代表一个和同时期其他犬属截然不同的物种, 暂定莫斯巴赫狼亲近种 *Canis aff. mosbachensis*.

1.2 早更新世中期(2~1.2 Ma): 直隶犬 *Canis chihliensis*

直隶犬最初是 Zdansky^[18]根据河北怀来黄路村蜂窝(安特生 26 地点)建立的, 模式标本只有一段带 P4-M2 的上颌碎片. 直隶犬最丰富的化石来自泥河湾下沙沟附近, Teilhard de Chardin 和 Piveteau^[32]将产自这一区域

的多件标本都归入*Canis chihliensis*, 但区分出3种类型, 即*Canis chihliensis forme typique*、*Canis chihliensis var. palmidens*和*Canis chihliensis var. minor*。后者已经被归入*Eucyon*^[34], 而前两者被一些学者认为是独立的属种^[5,20], 即*Canis chihliensis*和*Canis palmidens*。Jiangzuo等人^[33]系统总结了泥河湾地区的犬属化石的形态特征和变异性, 并认为虽然归入*Canis palmidens*的选型标本THP00198和*Canis chihliensis*的材料体现出较大的形态差异(图4), 但是如果把泥河湾下沙沟地区所有材料纳入分析的话, 之间的形态和尺寸变异都是连续的, 因此认为*Canis palmidens*应该归入*Canis chihliensis*。泥河湾地区犬属较大的形态变异和其并非严格产自一个产地有关。

以泥河湾的材料为基础, 直隶犬的特征可以总结为: 个体中等大小, 小于现生的狼和早更新世的安氏犬、德氏犬, 略大于莫斯巴赫狼; 前鄂孔的后缘可能向后延伸超过犬齿后缘(此特征变异很大); 两侧听泡内缘接近平行; 前臼齿附尖不发达; 下前臼齿列和白齿列的夹角不明显; P4原尖内嵴一般与原尖前缘平行并连入前尖前嵴, 原尖一般不退化, M1前附尖发达, M1、M2前后尖内侧的微小齿嵴较为发育, p3后缘不显著低于p2和p4, p4主尖与m1下前尖高度近似, m1下内尖不退化到中等程度退化(大多为稍稍退化), 下次尖内侧的嵴微弱。总体来说, 直隶犬保留了较多早更新世犬属中常见的原始特征(如前臼齿附尖较弱、两侧听泡内缘接近平行, 这些与欧洲的*Canis etruscus*一致), 同时展现出一定的hypercarnivorous特征(m1下内尖稍稍退化、下次尖内侧齿嵴微弱)。其中下次尖内侧的嵴经常退化这一点较为独特。学者一般认为下次尖和下内尖以横嵴相连是犬属*Canis*的重要特征^[5,35]。现生的豺中这条嵴已经基本退化消失。这一事实可能说明直隶犬和现生豺存在一定的演化关系, 但是值得注意的是, 在拟豺中这条嵴依然十分发育。

归入直隶犬的化石较多, 但大多都是根据尺寸和年代(早更新世), 很少有作者根据详细的特征对比论证这些化石确实属于直隶犬。除了泥河湾下沙沟外, 归入该种最好的一批材料来自泥河湾山神庙咀, 其时代稍晚, 大约在1.3~1.4 Ma^[36]。这批标本的整体形态和尺寸与泥河湾的直隶犬一致, 但是m1的下内尖则更加明显地退化, 有的标本程度几乎和拟豺是一致的。事实上, 早在Teilhard de Chardin^[22]建立拟豺的时候就发现下沙沟的直隶犬的m1下内尖退化程度存在很大的变异, 其

中个别标本的下内尖退化程度已经接近拟豺中下内尖的退化程度。山神庙咀的犬类更加进步, 部分标本m1下内尖退化程度已经达到拟豺的程度。这显示拟豺和直隶犬可能存在某种演化关系, 但是根据目前的化石记录, m1下内尖退化程度较高的标本来自年代较早的灰峪、巴家咀和年代较晚的山神庙咀, 而年代夹在二者之间的泥河湾下沙沟则相对最弱。这种形态-年代的非线性对应关系可能揭示华北地区的大型犬族演化比之前认为的更加复杂。

1.3 早更新世晚期(1.2~0.8 Ma)

中国北方早更新世晚期的化石点较少, 唯一较为丰富的犬属记录来自陕西蓝田公王岭。公王岭的犬属材料最初被归入变异狼*Canis variabilis*^[37]。Jiangzuo等人^[33]的修订认为变异狼是欧洲莫斯巴赫狼的一个地理亚种, 并应该局限于中更新世。公王岭的犬属材料形态特征符合*Canis mosbachensis*的一般特征, 并代表莫斯巴赫狼在中国最早的化石记录, 但还不能归入变异莫斯巴赫狼。

1.4 中更新世

(i) 变异莫斯巴赫狼*Canis mosbachensis variabilis*。变异狼是中国中更新世最常见的犬属物种。变异狼的模式产地为周口店第一地点^[19], 包含中国更新世犬属最丰富的一批材料。同时与第1地点时代近似的周口店第13地点也保存了较多犬属化石^[38], 虽然数量不及第一地点, 但是保存的状况更好, 并包含一个几乎完整的头骨(图S2)。Jiangzuo等人^[33]通过大量统计和系统对比认为变异狼和欧洲中更新世的莫斯巴赫狼十分接近, 应该归入该物种*Canis mosbachensis*, 但保留地理亚种, 即*Canis mosbachensis variabilis*。

变异莫斯巴赫狼的特征可以总结为: 个体大小中等, 小于现生的灰狼和早更新世的诸犬属物种, 略大于现生郊狼; 前鄂孔的后缘从不向后延伸超过犬齿后缘; 两侧听泡内缘一般前宽后窄; 前臼齿附尖中等发达; 下前臼齿列和白齿列的夹角明显; P4原尖内嵴常常后偏, 原尖一般不退化, M1前附尖不发达, 次尖较大且不后移, M1、M2前后尖内侧的微小齿嵴中等发育, M1外侧齿带经常不连续, p3后缘显著低于p2和p4, p4主尖一般稍低于m1下前尖, m1下内尖基本不退化, 下内尖前嵴经常分化出小尖, 下次尖内侧的嵴弯曲。

变异莫斯巴赫狼的特征可以归纳为两方面的特征:

图 4 (网络版彩色)直隶犬*Canis chihliensis*头骨, 源自泥河湾下沙沟. THP00198 *Canis palmidens*选型: (a1) 顶面视; (a2) 腹面视; (a3) 侧视. (b) THP00162, Teilhard de Chardin和Piveteau的*Canis chihliensis* forme typique图版标本^[32], 腹面视

Figure 4 (Color online) Crania of *Canis chihliensis* from Xiashagou, Nihewan Basin. THP00198, lectotype of *Canis palmidens*. (a1) Dorsal view; (a2) ventral view; (a3) lateral view. (b) THP00162, figured *Canis chihliensis* forme typique of Teilhard de Chardin and Piveteau^[32], ventral view

其一是mesocarnivorous的特征, 如M1前附尖较小, m1下内尖不退化, 下内尖前嵴分化成小尖; 其二是进步特征, 或更准确的来说是和灰狼*Canis lupus*的共近裔特征. 欧洲学者发现莫斯巴赫狼和现生灰狼关系十分接近, 很可能代表后者的直系祖先^[14]. 支持这一点的特征如两侧听泡内缘前宽后窄, p4齿冠高度略低于m1下前尖, 这些特征在我国的变异莫斯巴赫狼也一致. Jiang-zuo等人^[33]还发现变异莫斯巴赫狼的前臼齿附尖较为发达, M1外侧齿带不连续等特征进一步支持该物种和灰狼的紧密关系.

(ii) 灰狼*Canis lupus*. 现生灰狼是地理分布最广的食肉目成员之一. 分子生物学证据表明狼和郊狼是姐妹群, 分异时间约为1.32 Ma^[10]. 狼最早的化石证据来自阿拉斯加地区早更新世晚期的Cripple Creek, 年代为1 Ma左右^[5]. 这批标本毫无疑问属于灰狼, 但根据最新的研究(X. Wang和G. Zazula个人交流), 这个化石点很可能不是早更新世晚期的, 而应该属于晚更新世. 事实上除了这个化石点外, 灰狼在中更新世早期及之前都没有任何记录, 存在很大的化石记录空白, 而Cripple Creek的大部分伴生动物, 如棕熊*Ursus arctos*、洞狮

*Panthera spelaea*也是典型的Rancholabrean(中更新世最晚期和晚更新世)分子^[2],但其中可能混入了少量时代更早、再沉积的化石。因此阿拉斯加记录作为灰狼的最早化石记录这一点很可能是无效的。

不计阿拉斯加的化石记录,灰狼最早的化石记录来自中更新世晚期的法国的Lunel-Viel^[39],其年代大约为0.4~0.35 Ma^[40]。该地点的犬属化石比莫斯巴赫狼更加进步,但是体型还明显小于现生种,被认为是独立的亚种*Canis lupus lunellensis*。中国中更新世唯一可能属于灰狼的化石来自周口店第三地点,该地点的犬属化石个体较大,形态较为进步,但仍然不及现生狼,大约与欧洲的*Canis lupus lunellensis*处于同一演化水平^[33]。

(iii) 豺*Cuon alpinus*。豺是一种高度食肉化的犬科物种,个体比狼小,吻部短宽,前臼齿短宽而附尖发达,齿隙很小,P4原尖缩小后移,M1前附尖发达,后小尖呈锯齿状,次尖非常退化乃至消失,M2很小并具有很大的形态变异性,p4有时发育前附尖,后齿带尖发达,m1下后尖稍稍缩小,下内尖明显退化呈齿带状,m2明显缩短,m3缺失^[3,5]。中国北方明确可以归入豺的化石主要发现于周口店第一地点^[19]、第十三地点^[38]以及陕西蓝田陈家窝^[41]等地。这些地点的豺形态和尺寸已经和现代的豺相差无几,可以归入现生种*Cuon alpinus*。

(iv) 似野犬异豺*Xenocyon lycaonoides*。Pei^[19]在描述周口店第一地点的豺化石时注意到一件具有hypercarnivorous特征的m1标本,其个体比豺大得多,甚至比狼还要大。我们对这件标本的重新观察对比发现该m1与欧洲同时期的似野犬异豺*Xenocyon lycaonoides*非常接近,可以归入该种。同时在第十三地点发现一件很大的犬类犬齿标本,显著大于第十三地点地点的变异莫斯巴赫狼和豺,与*Xenocyon lycaonoides*吻合。因此在中更新世时期似野犬异豺也存在于中国北方,但是化石材料的稀缺表明该物种可能在东亚地区没有欧洲那么常见。

1.5 晚更新世

(i) 灰狼*Canis lupus*。中国北方晚更新世的犬属化石全部可以归入灰狼,并且这些狼和现生种没有明显差别,化石发现于周口店山顶洞^[42]、东北古龙山等地点^[43]。

(ii) 豺*Cuon alpinus*。中国北方晚更新世的豺属化石全部可以归入现生豺,化石发现于东北古龙山等地点^[43]。

2 中国南方大型犬族化石

2.1 早更新世早期(2.6~2 Ma)

中国南方早更新世的大型犬族化石明显少于北方,但在重庆巫山龙骨坡^[44]、广西柳城巨猿洞^[45]、崇左百孔洞^[46]和贵州毕节扒耳岩^[47]都发现过一种大型犬族的零散牙齿,都被归入拟豺。其中化石最丰富地点的是广西柳城巨猿洞^[45]。该地点的大型犬族有着明显的hypercarnivorous特征,P4原尖较小,M1次尖缩小,m1下内尖明显退化,与拟豺基本是一致的。不过这些地点的大型犬族个体比拟豺稍大,而更加接近安氏犬或德氏犬。由于化石材料过于零散,笔者暂时将南方的这批材料归入拟豺相似种*Sinicuon*(或*Xenocyon*) cf. *dubius*。

2.2 早更新世中期(2~1.2 Ma)

(i) 元谋震旦豺*Sinicuon*(或*Xenocyon*) *yuanmouensis*。元谋震旦豺为尤玉柱和祁国琴^[48]根据云南元谋马大海附近采集的一件头骨材料(图5)建立的,最初被叫做元谋狼*Canis yuanmouensis*。该头骨相对低平。元谋震旦豺的牙齿特征总体体现出hypercarnivorous的特征,表现在P4原尖较小而后移,M1次尖相对较小而靠后,M2较小。较为独特的一点是元谋震旦豺的前臼齿在一定程度上相互重叠。元谋震旦豺个体较大,与安氏犬、德氏犬或华南的拟豺*Sinicuon*(或*Xenocyon*) cf. *dubius*接近。尤其是牙齿特征和后者非常接近,主要的差别就在于P4原尖更小而退化。可惜的是华南其他地点的拟豺*Sinicuon*(或*Xenocyon*) cf. *dubius*的前臼齿排布情况未知。元谋的标本可能代表和华南的拟豺非常接近或可能实则属于同一物种,但是这需要更多的材料来证明。我们暂时保留元谋狼的物种地位,将其归入震旦豺属*Sinicuon*。

(ii) 震旦豺*Sinicuon*(或*Xenocyon*) sp. 湖北建始龙骨洞出产了大量的早更新世中期的食肉类化石,其中包含几件大型犬族的材料。这几件大型犬族的化石形态总体和拟豺接近,但是个体明显小很多,与现生豺相仿。龙骨洞的标本显然代表了与拟豺不同的一个物种,但是目前的化石材料过于零散,很难对该种的性质有更加深入的了解。事实上龙骨洞的标本和郧县曲远河口的标本(见下节)更加接近。

2.3 早更新世晚期(1.2~0.8 Ma)

中国南方早更新世晚期的化石点较少,其中食肉

图 5 (网络版彩色)元谋震旦豺*Sinicuonyuanmouensis* 头骨V4028, 源自元谋马大海. (a) 顶面视; (b) 腹面视; (c) 侧视
Figure 5 (Color online) Cranium of *Sinicuonyuanmouensis* V4028 from Madahai, Yuanmou. (a) Dorsal view; (b) ventral view; (c) lateral view

类最丰富的是湖北郧县曲远河口, 其年代为1~0.8 Ma^[49]. Echassoux等人^[49]将曲远河口出产的大量大型犬族化石归入拟豺*Xenocyon dubius*. 但是事实上该地点的大型犬族化石个体远小于拟豺, 与现生豺非常接近. 但是与现生豺不同的是, 该地点的大型犬族M1次尖依然明显, 远远不及现生种退化, 吻部也没有现生种那样缩短, m3依然保存. 这些特征显示该大型犬族可能

代表从拟豺到豺的一个过渡物种, 不过有待于对这批标本做更加详细的对比分析研究.

2.4 中更新世

中国南方中更新世诸多化石点的大型犬族材料全部可以归入豺*Cuon alpinus*. 南方中更新世最经典的地点来自重庆万州盐井沟^[50,51]. 但是根据陈少坤等人^[52]

最新的梳理, 产自盐井沟的动物实质上包含从早更新世到晚更新世的诸多化石点, 因此其动物群组成的每种动物的年代尚不完全确定。盐井沟也产出了较为丰富的豺化石, 包括一件完整头骨(图S3)。这批标本最初被归入*Cuon javanicus antiquus*^[50], 但事实上他们与现生种没有明显的形态差异。这批标本和华南其他地点的豺都可以归入现生种。至于是否有必要保留亚种地位, 还有待于更加详细的形态学对比工作。

2.5 晚更新世

(i) 豺*Cuon alpinus*. 中国南方晚更新世的豺也和现生种无异, 不再赘述。

(ii) 灰狼*Canis lupus*. 灰狼一般而言是古北界分子。在晚更新世, 灰狼首次出现在川西高海拔横断山区^[53], 但是在华南腹地目前还没有发现过可靠的灰狼化石。

3 总结和展望

中国第四纪大型犬族化石丰富度极高, 并且具有高度的复杂性。早更新世为大型犬族辐射演化期, 各个支系的大型犬族刚刚分化不久, 物种最丰富, 相互之间形态差别也较小, 因此存在的问题也最多。中晚更新世的大型犬族已经趋于特化, 属种一级分类学问题基本已经解决, 而亚种的分化有待进一步研究。每个地史时期的大型犬族特征可以总结如下(图6)。

3.1 中国北方, 早更新世

大型犬族物种丰富度最高, 以中大型犬族为主, 早更新世早期的成员个体最大。较高的多样性与欧洲早更新世早中期的情况相似^[7]。早更新世是犬属辐射演化的重要时期, 不同支系的物种形态差异较小, 系统分类问题还有很多未解决的部分。这一点在中国早更新世的大型犬族中体现得也非常明显, 比如除了莫斯巴赫狼亲近种和莫斯巴赫狼外, 其他的犬属物种都呈现出中等到高度的hypercarnivorous特征, 体型大多也相互有所重合。目前记录的这些属种中, 很有可能有一些物种是无效的, 但是这一问题的解决有待于对所有材料更加详细地修订。

3.2 中国南方, 早更新世

中国南方大型犬族的化石记录和多样性都明显不及中国北方, 并且可能都属于一个支系*Sinicuon*。南方

大型犬族的个体大小随时间推移逐渐变小。

3.3 中国北方, 中晚更新世

中国北方中晚更新世大型犬族的丰富度明显不及早更新世, 并且已知的4个属种形态和体型都有较为明显的分化, 这一点也和北方早更新世的大型犬族物种之间形态特征差异不大的情况明显不同。一个令人注意的现象是, 中更新世中国北方的4种大型犬族和欧洲的类群在种一级上都是共享的, 两个区域都没有独特的物种(地中海岛屿上特化的*Cynotherium*^[54]除外)。这显示中更新世时期欧亚大陆两端的同一性比起早更新世有所加强。事实上这种变化可能与中更新世转型期带来的气候周期变化有关^[55]。

3.4 中国南方, 中晚更新世

中国南方中晚更新世的大型犬族几乎只以豺为代表。早更新世晚期曲远河口的大型犬族介于震旦豺和豺之间, 这显示豺可能一直在中国南方本土演化。狼在晚更新世出现在川西地区。

中晚更新世的大型犬族多样性明显较低, 中国南方和北方同一时期共存的大型犬族最多3种, 并且这些物种的形态差异非常明显(如周口店地区的似野犬异豺、豺和变异莫斯巴赫狼), 很可能已经实现生态位分化。中晚更新世的大型犬族在分类上已经比较稳定, 多数标本都可以明确归入某个物种。

3.5 早更新世大型犬族目前存在的几个重大问题

(i) 同一个地点多种近似的大型犬族物种共存是否可能。现代的动物群中, 同一地点共存的犬属物种大多有较大的形态和体型差异以避免竞争, 比如北美狼的体系明显大于郊狼, 我国东北地区狼也大于豺, 并且与豺有明显的形态差异。一个例外是东非地区有3种胡狼^[56], 其都属于中小型犬族, 体重大概10 kg, 并且形态上也存在一定的差异。龙担地区记录有4种大型犬族共存^[20], 与现在的生态规律存在较大的差异, 有待更详细地研究。除了龙担之外, 灰峪有拟豺和德氏犬共存^[20], 二者虽然体型类似, 但是形态差别明显, 拟豺有更强的高度食肉化特征。泥河湾下沙沟地区的大型犬族根据修订应该只存在一个物种^[33]。因此对龙担地区的大型犬族进行详细梳理和对伴生动物群的生态学分析是解决这一问题最关键的一步。

(ii) 中国北方的大型犬属成员是否代表连续的演

图 6 中国早更新世大型犬族地史分布图. 红点表示早更新世早期; 蓝点表示早更新世中期; 黄点表示早更新世晚期
Figure 6 Geographic and chronological distribution of Chinese large canid of Early Pleistocene sites. Red dot, early Early Pleistocene; blue dot, middle Early Pleistocene; yellow dot, late Early Pleistocene

化支系。前文提到直隶犬可能与拟豺有着较近的亲缘关系,二者的化石记录都主要在河北北京一带,时代上也具有承接性。但是就目前的化石证据来看,该地区的大型犬族形态演化并非呈现出和时代的对应关系。如果把高度食肉化的特征看作是进步特征的话,那时代最早的灰峪的大型犬族最进步,时代处在中间的泥河湾下沙沟的大型犬族最原始,而时代最晚的泥河湾山神庙咀的大型犬族在形态上处于中间状态。这种差异有可能说明中国北方的大型犬族并非像南方那样代表一个连续的演化支系,而是包含多个种群/物种的相互取代。至少可以确定的是,中国北方早更新世晚期出现的莫斯巴赫狼很可能是从欧洲或亚洲其他地区迁入的成员^[14],而早更新世早期的安氏犬-德氏犬-拟豺组合和早更新世中期的直隶犬之间的演化关系有待进一步研究。

(iii) 中国早更新世的大型犬族是否包含非洲野犬

的祖先类群。非洲野犬的祖先类群一般归入异豺*Xenocyon*。模式种*X. lycaonoides*的M1次尖存在并且局限在原尖后侧,这一特征和现生非洲野犬十分接近,而与豺不同(笔者个人观察)。然而早更新世成员,如*Xenocyon falconeri*则没有体现出这些典型特征,他们和中国早更新世的一些成员,如安氏犬、德氏犬、拟豺都体现出较强的相似性。中更新世时期,*Xenocyon*广泛分布于欧亚北美^[5,27],在我国周口店也有发现^[33],因此在早更新世时期,*Xenocyon*能分布到东亚也是完全可能的。事实上一些学者已经把中国北方早更新世的一些物种归入*Xenocyon*^[5,21]。不过他们都没有区分非洲野犬和豺这两个支系的早期祖先(*Xenocyon*和*Sinicuon*)的差异,因此这些做法都没有坚实的形态学基础。前文提到中国北方早更新世的大型犬族可能包含多个支系的相互取代,其中是否有明确可以归入*Xenocyon*的材料还有待进一步研究。

致谢 感谢中国科学院古脊椎动物和古人类研究所刘金毅研究员、陈津女士,西北大学张云翔、李永项教授和谢坤先生,天津自然博物馆郑敏女士、张晓晓女士,和政古动物化石博物馆何文馆长、王海明馆长、陈善勤馆长、张录先生,美国自然历史博物馆孟津研究员、R. O'Leary和J. Galkin女士在观察标本期间提供的帮助。感谢美国自然历史博物馆James Napoli博士为本文修改摘要及孙博阳博士对部分化石点年代的探讨。

参考文献

- 1 Kurtén B. Pleistocene Mammals of Europe. London: Transaction Publishers, 1968. 1–317
- 2 Kurtén B, Anderson E. Pleistocene Mammals of North America. New York: Columbia University Press, 1980. 1–442
- 3 Wang X, Tedford R H, Van Valkenburgh B, et al. Evolutionary history, molecular systematics, and evolutionary ecology of Canidae. In: Macdonald D W, Sillero-Zubiri C, eds. Biology and Conservation of Wild Canids. Oxford: Oxford University Press, 2004. 39–54
- 4 Nowak R M. North American Quaternary *Canis*. Lawrence: Museum of Natural History Monograph, University of Kansas, 1979, 6: 1–154
- 5 Tedford R H, Wang X, Taylor B E. Phylogenetic systematics of the north American fossil Caninae (Carnivora: Canidae). *Bull Amer Mus Nat Hist*, 2009, 325: 1–218
- 6 Merriam J C. The fauna of Rancho La Brea. Part 2. Canidae. *Memoirs Univ California*, 1912, 1: 217–262
- 7 Sotnikova M, Rook L. Dispersal of the Canini (Mammalia, Canidae: Caninae) across Eurasia during the late Miocene to early Pleistocene. *Quat Int*, 2010, 212: 86–97
- 8 Azzaroli A. Quaternary mammals and the “end-Villafranchian” dispersal event—A turning point in the history of Eurasia. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 1983, 44: 117–139
- 9 Torre D, Ficcarelli G, Masini F, et al. Mammal dispersal events in the Early Pleistocene of Western Europe. *Cour Forschungsinst Senckenberg*, 1992, 153: 51–58
- 10 Koepfli K P, Pollinger J, Godinho R, et al. Genome-wide evidence reveals that African and Eurasian golden jackals are distinct species. *Curr Biol*, 2015, 25: 2158–2165
- 11 Viranta S, Atickem A, Werdelin L, et al. Rediscovering a forgotten canid species. *BMC Zool*, 2017, 2: 1–9
- 12 Lindblad-Toh K, Wade C M, Mikkelsen T S, et al. Genome sequence, comparative analysis and haplotype structure of the domestic dog. *Nature*, 2005, 438: 803–819
- 13 Lamarca A P, Schrago C G. Fast speciations and slow genes: Uncovering the root of living canids. *Biol J Linnean Soc*, 2020, 129: 492–504
- 14 Bartolini L S, Alba D M, Rook L, et al. Latest Early Pleistocene wolf-like canids from the Iberian Peninsula. *Quat Sci Rev*, 2017, 162: 12–25
- 15 Cherin M, Bertè D F, Rook L, et al. Re-defining *Canis etruscus* (Canidae, Mammalia): A new look into the evolutionary history of Early Pleistocene dogs resulting from the outstanding fossil record from Pantalla (Italy). *J Mamm Evol*, 2014, 21: 95–110
- 16 Del Campana D. I cani pliocenici di Toscana. *Palaeontogr Ital*, 1913, 19: 189–254

- 17 Cherin M, Bertè D, Sardella R, et al. *Canis etruscus* (Canidae, Mammalia) and its role in the faunal assemblage from Pantalla (Perugia, central Italy): Comparison with the Late Villafranchian large carnivore guild of Italy. *Boll Soc Paleontol Ital*, 2013, 52: 11–18
- 18 Zdansky O. Jungtertiäre Carnivoren Chinas. Peking: Geological Survey of China, 1924
- 19 Pei W Z. On the Carnivora from Locality 1 of Choukoutien. Peking: Geological Survey of China, 1934
- 20 Qiu Z X, Deng T, Wang B Y. Early Pleistocene Mammalian Fauna from Longdan, Dongxiang, Gansu, China (in Chinese). Beijing: Science Press, 2004. 1–193 [邱占祥, 邓涛, 王伴月. 甘肃东乡龙担早更新世哺乳动物群. 北京: 科学出版社, 2004. 1–193]
- 21 Rook L. The Plio-Pleistocene Old World *Canis* (*Xenocyon*) ex gr. *falconeri*. *Boll Soc Paleontol Ital*, 1994, 33: 71–82
- 22 Teilhard de Chardin P. The Fossils from Locality 18 near Peking. Peking: Geological Survey of China, 1940
- 23 Qiu Z X. Nihewan Fauna and Q/N boundary in China (in Chinese). *Quat Sci*, 2000, 20: 142–154 [邱占祥. 泥河湾哺乳动物群与中国第四系下限. 第四纪研究, 2000, 20: 142–154]
- 24 Qiu Z X. Quaternary environmental changes and evolution of large mammals in North China. *Vert PalAs*, 2006, 44: 109–132
- 25 Kretzoi M. Weitere Beiträge zur Kenntnis der Fauna von Gombaszag. *Ann Hist-Nat Mus Natl Hung*, 1941, 34: 105–139
- 26 Schütt G. Die Carnivoren von Würzburg Schalksberg: Mit einem Beitrag zur biostratigraphischen und zoogeographischen Stellung der altpleistozänen Wirbeltierfaunen von Mittelmain (Unterfranken). *Neues Jahrb Geol P-A*, 1974, 147: 61–90
- 27 Kretzoi M. Die Raubtiere von Gombaszög nebst einer Übersicht der Gesamtfaua (ein Beitrag zur Stratigraphie des Altquartärs). *Ann Hist-Nat Mus Natl Hung*, 1938, 31: 88–157
- 28 Martínez-Navarro B, Rook L. Gradual evolution in the African hunting dog lineage Systematic implications. *Cr Palevol*, 2003, 2: 695–702
- 29 Wang J. Early Pleistocene mammalian fauna from Bajiazui, Qingyang, Gansu, China and their environment. Master Thesis. Xi'an: Northwest University, 2006
- 30 Wang S, Zhao S N. Additional note on the Cuon from Linyi, Shanxi Province, China (in Chinese). In: Dong W, ed. Proceedings of the Tenth Annual Meeting of the Chinese Society of Vertebrate Paleontology. Beijing: China Ocean Press, 2006. 63–68 [王烁, 赵思宁. 山西临猗动物群的 Cuon 补记. 见: 董为, 编. 第十届中国古脊椎动物学学术年会论文集. 北京: 海洋出版社, 2006. 63–68]
- 31 Zhang Z Q. Fossil mammals of Early Pleistocene from Ningyang, Shandong Province. *Vert PalAs*, 2001, 39: 139–150
- 32 Teilhard de Chardin P, Piveteau J. Les Mammifères fossiles de Nihowan (Chine). *Ann Paleontol*, 1930, 19: 1–134
- 33 Jiangzuo Q, Liu J, Wagner J, et al. Taxonomical revision of fossil Canis in Middle Pleistocene sites of Zhoukoudian, Beijing, China and a review of fossil records of Canis mosbachensis variabilis in China. *Quat Int*, 2018, 482: 93–108
- 34 Tedford R H, Qiu Z X. A new canid genus from the Pliocene of Yushe, Shanxi Province. *Vert PalAs*, 1996, 34: 27–40
- 35 Bartolini L S, Rook L. “Canis” ferox revisited: Diet ecomorphology of some long gone (Late Miocene and Pliocene) fossil dogs. *J Mamm Evol*, 2020, doi: 10.1007/s10914-020-09500-1
- 36 Tong H W, Hu N, Wang X M. New remains of Canis chihliensis (Mammalia, Carnivora) from Shanshenmiaozui, a Lower Pleistocene site in Yangyuan, Hebei. *Vert PalAs*, 2012, 50: 335–360
- 37 Hu C K, Qi T. Gongwangling Pleistocene Mammalian Fauna of Lantian, Shaanxi (in Chinese). Beijing: Science Press, 1978. 1–64 [胡长康, 齐陶. 陕西蓝田公王岭更新世哺乳动物群. 北京: 科学出版社, 1978. 1–64]
- 38 Teilhard de Chardin P, Pei W Z. The Fossil Mammals from Locality 13 of Choukoutien. Peking: Geological Survey of China, 1941. 1–106
- 39 Bonifay M F. Carnivores quaternaires du Sud-Est de la France. *Mém Mus Natl Hist Nat*, 1971, 21: 43–377
- 40 Brugal J P, Boudadi-Maligne M. Quaternary small to large canids in Europe: Taxonomic status and biochronological contribution. *Quat Int*, 2011, 243: 171–182
- 41 Chow M Z. Mammals at the “Lantian Man” locality at Lantian, Shaanxi (in Chinese). *Vert PalAs*, 1964, 8: 83–87 [周明镇. 陕西蓝田中更新世哺乳类化石. 古脊椎动物学报, 1964, 8: 83–87]
- 42 Pei W Z. The Upper Cave Fauna of Choukoutien. Peking: Geological Survey of China, 1940. 1–100
- 43 Zhou X X, Sun Y F, Wang J M. A new mammalian fauna found in Gulongshan, Dalian (in Chinese). *Vert PalAs*, 1984, 22: 73–78 [周信学, 孙玉峰, 王家茂. 古龙山动物群的时代及其对比. 古脊椎动物学报, 1984, 22: 73–78]
- 44 Huang W B, Zhong Z K. Carnivora (in Chinese). In: Huang W B, Fang Q R, eds. Wushan Hominid Site. Beijing: China Ocean Press, 1991. 92–112 [黄万波, 钟志凯. 食肉目. 见: 黄万波, 方其仁. 巫山猿人遗址. 北京: 海洋出版社, 1991. 92–112]
- 45 Pei W Z. Carnivora, Proboscidea and Rodentia from Liucheng Gigantopithecus Cave and other caves in Guangxi (in Chinese). *Mem Inst Vertebr Palaeontol Palaeoanthropol Acad Sin*, 1987, 18: 1–134 [裴文中. 广西柳城巨猿洞及其他山洞之食肉目, 长鼻目和啮齿目化石. 中国科学院古脊椎动物和古人类研究所集刊, 1987, 18: 1–134]
- 46 Jin C, Wang Y, Deng C, et al. Chronological sequence of the early Pleistocene Gigantopithecus faunas from cave sites in the Chongzuo, Zuojiang River area, South China. *Quat Int*, 2014, 354: 4–14
- 47 Liu J Y, Zhao L X, Chen J, et al. The age and environment study of Gigantopithecus Fauna of Pa'eryan, Bijie, Guizhou, based on the Carnivore fossils (in Chinese). *Quat Sci*, 2011, 31: 654–666 [刘金毅, 赵凌霄, 陈津, 等. 贵州毕节扒耳岩巨猿动物群的年代与环境——来自食肉类化石

- 的分析和研究. 第四纪研究, 2011, 31: 654–666]
- 48 You Y Z, Qi G Q. New Pleistocene mammalian fossils from Yuanmou, Yunnan Province (in Chinese). *Vert PalAs*, 1973, 11: 68–87 [尤玉柱, 祁国琴. 云南元谋更新世哺乳动物化石新材料. *古脊椎动物学报*, 1973, 11: 68–87]
 - 49 Echassoux A, Moigne A M, Moullé P É, et al. Les faunes de grands mammifères du site de l’homme de Yunxian. In: De Lumley H, Tianyuan L, eds. *Le site de l’homme de Yunxian, Quyanhekou, Quingqu, Yunxian, Province du Hubei*. Paris: CNRS édition, 2008. 253–365
 - 50 Matthew W D, Granger W, Andrews R C. New fossil mammals from the Pliocene of Sze-Chuan, China. *Bull Am Mus Nat Hist*, 1923, 17: 536–598
 - 51 Colbert E H, Hooijer D A, Granger W. Pleistocene mammals from the limestone fissures of Szechwan, China. *Bull Amer Mus Nat Hist*, 1953, 102: 1–134
 - 52 Chen S K, Pang L B, He C D, et al. New discoveries from the classic Quaternary mammalian fossil area of Yanjinggou, Chongqing, and their chronological explanations (in Chinese). *Chin Sci Bull (Chin Ver)*, 2013, 58: 1962–1968 [陈少坤, 庞丽波, 贺存定, 等. 重庆市盐井沟第四纪哺乳动物化石经典产地的新发现与时代解释. *科学通报*, 2013, 58: 1962–1968]
 - 53 Zong G F, Chen W Y, Huang X S, et al. *Cenozoic Mammals and Environment of Hengduan Mountains Region*. Beijing: Ocean Press, 1996
 - 54 Madurell-Malapeira J, Palombo M R, Sotnikova M. *Cynotherium malatestai*, sp. nov. (Carnivora, Canidae) from the early middle Pleistocene deposits of Grotta dei Fiori (Sardinia, Western Mediterranean). *J Vertebr Paleontol*, 2015, 35: 1–7
 - 55 Jiangzuo Q, Liu J, Jin C, et al. Discovery of *Enhydriactis* (Mustelidae, Carnivora, Mammalia) cranium in Puwan, Dalian, Northeast China demonstrates repeated intracontinental migration during the Pleistocene. *Quat Int*, 2019, 513: 18–29
 - 56 Van Valkenburgh B, Wayne R K. Shape divergence associated with size convergence in sympatric East African jackals. *Ecology*, 1994, 75: 1567–1581

补充材料

图S1 犬科牙齿术语表

图S2 变异莫斯巴赫狼 *Canis mosbachensis variabilis* 头骨RV41001, 源自周口店第十三地点

图S3 豺 *Cuon alpinus* 头骨AMNH18727, 源自万州盐井沟

本文以上补充材料见网络版 [csb.scichina.com](https://engine.scichina.com). 补充材料为作者提供的原始数据, 作者对其学术质量和内容负责.

Summary for “中国更新世大型犬族物种的地史分布：现状和展望”

Geographical and chronological distribution of Chinese Pleistocene large canids: Current status and prospects

Qigao Jiangzuo^{1,2,3}

¹ Key Laboratory of Orogenic Belts and Crustal Evolution of Ministry of Education, School of Earth and Space Sciences, Peking University, Beijing 100871, China;

² Key Laboratory of Vertebrate Evolution and Human Origins, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044, China;

³ Center for Excellence in Life and Paleoenvironment, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044, China

E-mail: jiangzuo@ivpp.ac.cn

Large canids (here referring to *Canis*, *Cuon*, *Lycaon*, and *Lupulella* and their fossil relatives) are some of the most iconic elements in Pleistocene fauna. They play an important role in biostratigraphy inference and paleoecology reconstruction. Large canids are also a very important element in Chinese Pleistocene faunas. Here we review the Pleistocene large canid fossil record in China and summarize the geographic and chronological distribution of this group.

Our review suggests that there are more than ten large canid species known for the entire Pleistocene. The early Early Pleistocene of northern China is represented by *Canis antonii* from Yangshaocun, Mianchi, Anhui Province and Fancun, Taigu Shanxi Province; *Canis teilhardi* (and possibly *Canis longdanensis*, *Canis brevcephalus*) from Longdan, Dongxiang, Gansu Province; *Canis* aff. *mosbachensis* from Ningyang, Shandong Province; *Sinicuon dubius* from Huiyu, Beijing and Bajiazui, Qingyang, Gansu Province. The early Early Pleistocene of southern China is represented by *Sinicuon* cf. *dubius* from Longgupu, Wushan Chongqing and Baeryan, Bijie, Guizhou Province and *Gigantopithecus* Cave, Liucheng, and Baikong Cave, Chongzuo, Guangxi. The middle Early Pleistocene of northern China is represented by *Canis chihliensis* from Huailai and Nihewan Basin, Hebei Province; the middle Early Pleistocene of southern China is represented by *Sinicuon yuanmouensis* from Madahai, Yuanmou, Yunnan Province, *Sinicuon* sp. from Longgudong Cave, Jianshi, Hubei Province. The late Early Pleistocene of northern China is represented by *Canismosbachensis* from Gongwangling, Lantian, Shaanxi Province; the late Early Pleistocene of southern China is represented by *Sinicuon* sp. from Xiyuanhekou, Yunxian, Hubei Province. The Middle Pleistocene is represented by *Canis mosbachensis variabilis*, *Xenocyon lycaonoides*, and *Cuon alpinus* from several localities of Zhoukoudian, Beijing, *Canis lupus* from Loc. 3 of Zhoukoudian, Beijing. *Cuon alpinus* is also recorded from various localities in southern China, including Yanjiugou. The Late Pleistocene is represented only by living species *Canis lupus* and *Cuon alpinus*. Notably, *Canis lupus* appeared late in southern China, and was restricted to high altitude area during the Pleistocene.

Northern China shows a greater diversity of large canids than that of southern China through the entire Pleistocene, suggesting the large canids are more adaptive to open environments. Similar to the situation in Europe, the early Pleistocene has the highest diversity for large canids, especially in northern China. The Middle and Late Pleistocene large canid guild shows great similarity to that of Europe, with almost all species shared by both regions.

While the Middle and Late Pleistocene large canids are mostly well-defined and their taxonomy is clear, there is still much uncertainty about the taxonomy and evolution of Early Pleistocene large canids. This is due to the more abundant material from Middle and Late Pleistocene, and more specialization of the Middle and Late Pleistocene large canids. In contrast, the Early Pleistocene large canids are more diverse, less specialized and many species has very few specimens. The Early Pleistocene large canids in China need further work, especially in three aspects: (1) The possibility of coexistence of multiple similar large canid in the single locality, e.g., Longdan; (2) the possibility of presence of multiple large canid lineages (*Lycaon* lineage, *Cuon* lineage, grey wolf lineage and extinct lineages) in China; (3) the possibility of presence of ancestor the stock of African hunting dog lineage (*Xenocyon*) and how can it be distinguished from the species of the early dhole lineage.

***Canis*, *Sinicuon*, *Cuon*, Pleistocene**

doi: [10.1360/TB-2020-0690](https://doi.org/10.1360/TB-2020-0690)