

最大的剑齿虎折射其家族的镶嵌进化

2016-11-01 | 编辑： | 【大 中 小】

剑齿虎曾广泛分布于新、旧大陆的新近纪及第四纪时期，它们是食肉动物中一个延续时间很长的类群，最早出现于中新世，直到全新世早期还与人类共存，之后才绝灭。有证据显示，凶猛的剑齿虎的灭亡可能归因于人类逐渐强大的能力最终战胜了它们，甚至把它们当作猎物。与现生的大型猫科动物相似，大型的剑齿虎具有捕猎上的优势，一些剑齿虎的体型与狮子或老虎接近，如成年毁灭刃齿虎 (*Smilodon populator*) 的体重可超过400公斤。另一方面，早佃获得的剑齿虎化石材料大多过于破碎，所以它们的体型差异和进化过程中有许多未解之谜。只是近年来在欧洲和



◎ 骨齿兽也有着显著的形态差异，人类研究学者将一些类型高度特化，如刃齿虎和锯齿虎（*Homotherium*），而其他一些则更接近于现代的大型猫科和狗科。iNaturalist.org上发现的剑齿虎化石材料描绘出这个类群的镶嵌进化现象，并刻画了它们在适应文盲物种多样性方面的多样性。

邓涛等人在最新出版的《古脊椎动物学报》(Vertebrata PalAsiatica) 上报道了采自甘肃武都晚中新世晚期(距今725~530万年前)三趾马红土中的一件大型的恐剑齿虎头骨,代表一个雄性个体。这件头骨的顶线长度达415毫米,超过此前所有已知的剑齿虎头骨,计算得到其体重为405公斤。其解剖特征提供的新证据表明,即使在最大的具剑形犬齿的食肉动物中也存在不同的捕杀方式,并揭示了在剑齿虎中导致功能和形态多样性镶嵌进化的另一种机制。

结合之前在山西保德发现的同一时代、体型略小、可能为雌性个体的恐剑齿虎头骨化石，武都的化石指示这种剑齿虎在晚中新世中国北方的林地或草原上依靠其未特化的咽喉刺杀手段制服猎物。其巨大的体型本来有条件捕猎常见的大型有蹄动物，但其上下犬齿之间不够大的距离限制了猎物的种类。

庞大体型影响着动物结构和功能的许多方面。在现生食肉动物中，几乎所有体重大于21公斤的种类都会捕猎与其体重相当或更大的猎物，这符合节约能量的策略。由于剑齿虎通常都是体型强壮的动物，因此它们被认为已经特化为比现代的大型猫科动物能够捕猎更大的猎物。在食肉类猎杀和取食行为中的差异常常反映在它们的头骨和牙齿形态上，在同样具剑形牙齿的哺乳动物和跃龙类恐龙中发生了趋同进化。越大的捕猎动物对应越大的猎物，那么恐剑齿虎巨大的体型是否指示它一定会捕猎非常大的猎物？或者它具有独特的捕杀机制？

确实，有几个特点指示恐剑齿虎利用其犬齿穿透至咽喉并造成大量失血来捕杀猎物，就像在更进步的剑齿虎中被推断的行为。这些特点包括：高冠、扁平和带锯齿的上犬齿，这种形态的剑齿非常适合刺穿猎物的皮肉，而不太适合咬碎后颈或窒息咽喉；增大的乳突嵴，前后方向上轻微隆起的乳突和头基部的中嵴指示肌肉附着的位置与适应犬齿刺杀行为一致；伸长和倾斜的枕区，在上下颌关闭时能更好地通过颞肌的运动使前部牙齿（门齿和犬齿）产生比裂齿更强的力量。

另一方面，在具剑齿的食肉性哺乳动物中也有显著的差别，说明它们存在行为和生态上的多样性。如果咽喉刺杀是剑齿虎的主要捕猎技术，那么大型猎物的猎杀则需要更大的口部开启程度，例如刃齿虎的血盆大口可以达到 120° 。然而，恐剑齿虎具有发达的前、后关节突，使其连接头骨和下颌骨的关节窝变得非常深，与现代的豹亚科动物，如狮和豹相似，因此其张口程度受到限制，只有约 70° 的中等水平。此外，恐剑齿虎倾斜的枕部指示颞肌的纤维像原始的猫科动物一样强烈倾斜，而在进步的剑齿虎中，这些肌肉纤维的方向变得更加垂直。恐剑齿虎倾斜的颞肌使其在头部背侧的伸展受到限制，相应地减弱了在犬齿刺杀动作中需要的头部运动能力。尽管恐剑齿虎异常发达的乳突嵴提供了寰椎-乳突肌附着的更大区域，并且指示这些肌肉比在豹亚科中更强大，但其有效性比更进步的剑齿虎要差。因此，功能形态学显示恐剑齿虎的猎杀机制不同于更特化的剑齿虎，而是在某些方面相似于现生狮子和豹子以及原始的早期猫类，使其只能捕获体型相对较小的猎物。

剑齿虎的高度镶嵌进化展现在犬齿刺杀行为的完善上，其目的是更有效地杀死它们的猎物，以便减少争斗时间，避免剑齿折断和猎物逃脱等情况的发生。恐剑齿虎的犬齿像巨剑齿虎 (*Machairodus giganteus*) 和破坏剑齿虎 (*M. aphanistus*) 一样扁平，因此也同样地脆性和易断。为了弥补这个缺陷，恐剑齿虎像鬣狗一样具有粗壮的门齿，特别是第三门齿，并且门齿排列成较缓的弧度，其作用是在猎杀中辅助犬齿控制住猎物的挣扎。

恐剑齿虎的捕猎行为既不同于现代的大型猫科动物，也不同于锯齿虎和刃齿虎等更进步的剑齿虎。在武都的晚中新世哺乳动物群中存在古猿和爪兽等森林动物，也有典型的开阔地带动物，其中四肢短小、奔跑较慢的平齿三趾马（*Hipparrison platyodus*）可能是恐剑齿虎的主要猎物。始柱角鹿（*Eostyloceros*）和祖鹿（*Cervavitus*）作为猎物对恐剑齿虎来说太小了，还跑得太快，而长颈鹿类的萨摩麟（*Samotherium*）和河南兽（*Honanotherium*）又太大，并且其蹄子容易踢伤捕猎者。

剑形牙齿最初发展的关键优势在于刺杀行为的有效性，这将导致猎物大量失血而不是使其窒息，而猎物的体型不是其追求的目的。此后，比恐剑齿虎具有更大张口程度和更特化肌肉骨骼组合的更进步的剑齿虎才进化出捕猎更大体

最大的剑齿虎折射其家族的镶嵌进化——中国科学院古脊椎动物与古人类研究所

型猎物的能力。尽管恐剑齿虎具有所有剑齿虎中最大的头骨，但混合了原始的和进步的形态特征，没有展现出刃齿虎和锯齿虎等进步类型的捕猎技术，因而只能捕猎相对较小的猎物。随着环境和猎物的演变，在剑齿虎的整个历史中捕猎行为很明显独立地进化了多次。

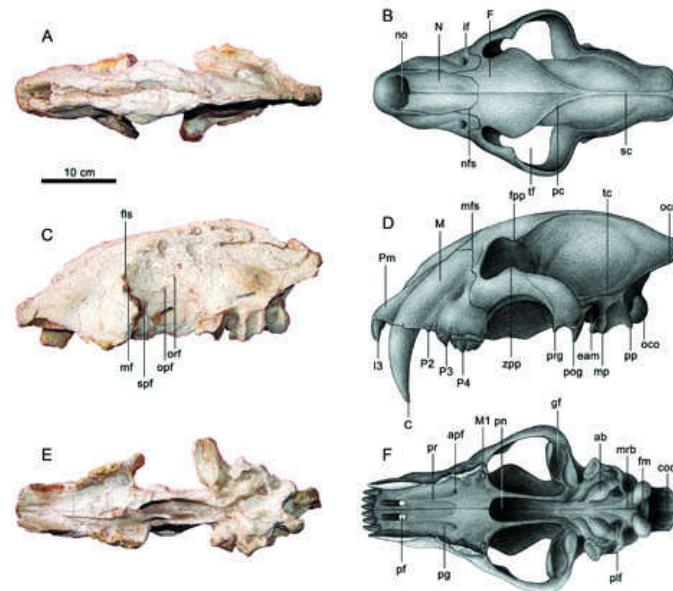


图1 恐剑齿虎头骨化石及其矫正复原（陈瑜绘）



图2 恐剑齿虎捕猎场景（陈瑜绘）

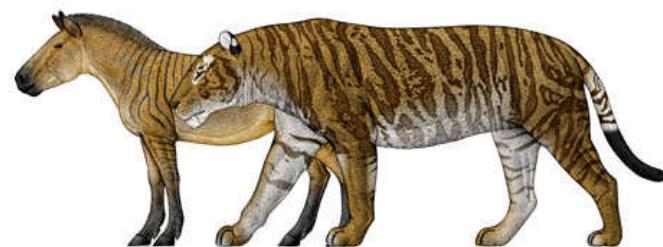


图3 恐剑齿虎与其主要猎物平齿三趾马的体型对比（陈瑜绘）



图4 恐剑齿虎与刃齿虎 (Michael Long绘) 口部开启程度的对比 (邓涛供图)