



巨鬣狗(*Dinocrocuta gigantea*)主动捕猎行为的化石骨骼学证据

邓涛^①, 曾志杰^{②③}

① 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 脊椎动物进化系统学重点实验室, 北京 100044;

② Department of Vertebrate Paleontology, Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles, CA 90007, USA;

③ Integrative and Evolutionary Biology Program, Department of Biological Sciences, University of Southern California, Los Angeles, CA 90089, USA

E-mail: dengtao@ivpp.ac.cn

2009-08-20 收稿, 2009-09-10 接受

中国科学院知识创新工程重要方向项目(编号: KZCX2-YW-120, KZCX2-YW-Q09)、国家自然科学基金重点项目(批准号: 40730210)和国家重点基础研究发展计划(编号: 2006CB806400)资助项目

摘要 报道的骨骼学证据显示一件雌性维氏大唇犀(*Chilotherium wimani*)的头骨上留有被巨鬣狗(*Dinocrocuta gigantea*)袭击的痕迹. 对比现生斑鬣狗(*Crocuta crocuta*)对非洲黑犀(*Diceros bicornis*)的进攻行为, 雌性大唇犀愈合的伤痕被解释为遭受晚中新世巨鬣狗攻击的后果. 巨鬣狗的捕猎古生态学行为长期以来都是广泛关注的焦点, 但以前一直未发现清晰的证据来指示这种食肉动物的捕猎习性. 这件维氏大唇犀标本提供的证据表明巨鬣狗具有与现生斑鬣狗相似的捕猎行为: 尽管其专门食骨的头骨和牙齿形态赋予巨鬣狗在腐食中处理骨头的强大能力, 但它仍然是主动的捕猎者.

关键词

捕食行为
犀牛
大唇犀
巨鬣狗
中新世
中国

很少有特殊保存的化石能够使我们了解地质历史时期的哺乳动物捕猎行为^[1]. 本文报道一件犀牛头骨化石, 它具有一个由大型食肉动物造成的显著啃咬伤痕. 这件标本产自甘肃省临夏盆地双拱北地点(LX 0009)的晚中新世柳树组红黏土中. 基于哺乳动物化石生物年代和古地磁测年数据^[2], 双拱北地点的地质时代为晚中新世早期, 相当于欧洲 Vallesian 期的 MN 10, 年龄约 9.2 Ma.

在化石记录中, 已经有一些头骨上的伤痕例子被报道, 涉及的种类包括恐狼^[3,4]、豪食犬^[5]、麝牛^[6]、猛犸象和乳齿象^[3,7]、犀牛(*Iberotherium*^[1]和 *Amphicaenopus*^[8])、冠齿兽(*Coryphodon*)^[9]和巨猪^[10]. 而在一个自然生存的现生长臂猿(*Hylobates*)种群中,

观察到的骨折愈合的比例高达 36%^[11].

现生鬣狗(*Crocuta*、*Parahyaena* 和 *Hyaena*)具有特别的形态和生理功能使它们能够高度有效地食用动物尸体的所有部分. 这些鬣狗最突出的头骨和牙齿性状是上、下颌高度强壮, 第三前臼齿的显微结构特化, 其主要作用就是咬碎骨头. 此外, 所有现生鬣狗都保持有高度功能化的肉食性的裂齿组合(上第四前臼齿和下第一臼齿), 用以切割兽皮和肌肉. 前臼齿和裂齿这两套不同功能的牙齿对决定鬣狗快速取食动物组织至关重要^[12].

现生的斑鬣狗通常被认为仅仅是腐食者, 但是, 详细的研究揭示它们实际上是非常高效的捕食者^[12]. 与其他的非洲大型捕猎性动物相反, 斑鬣狗并不选

引用格式: 邓涛, 曾志杰. 巨鬣狗(*Dinocrocuta gigantea*)主动捕猎行为的化石骨骼学证据. 科学通报, 2009, 54: 3748~3752

Deng T, Tseng Z J. Osteological evidence for predatory behavior of the giant percrocutid (*Dinocrocuta gigantea*) as an active hunter. Chinese Sci Bull, doi: 10.1007/s11434-010-0031-8

择特别的捕猎对象。化石食肉类的取食行为很少被了解,但欧亚大陆的巨鬣狗是最受到关注的化石食肉类之一。关于巨鬣狗的捕猎行为仍然有许多尚未解决的问题:它是否是和斑鬣狗一样的主动和全能捕猎者?亦或主要是食腐者?最近一项对巨鬣狗头骨生物力学的研究显示这个化石种的头骨与斑鬣狗一样适应于咬碎骨头^[13]。在本文中,巨鬣狗的行为及其古生态学意义将被作为捕猎相互作用的独特例子来讨论。

缩写:HMV,甘肃和政古动物化石博物馆脊椎动物化石编号;LX,中国科学院古脊椎动物与古人类研究所野外地点编号。

1 材料与描述

这件大唇犀标本(HMV 1452)是一具带有下颌骨的完整头骨。所有牙齿的中度磨蚀和较小的下第二门齿指示这个头骨属于维氏大唇犀(*Chilotherium wimani*)的成年雌性个体。大唇犀非常适应于温带草原环境,并且是晚中新世最繁盛的犀牛。它的四肢比任何其他无角犀都要短,在某种程度上非常类似于矮脚犀类^[14],但其脚骨已经完全演化为三趾型。尽管大唇犀的食物中也包括一些非草本的植物,但它主要是以草本植物为食的。在这个属(*Chilotherium*)中,四肢的缩短是其取食草本植物的身体结构基础。与其他无角犀类相同,大唇犀也是无角的,但具有獠牙状的下门齿,其功能可能是用于种内的争斗。与现生的草食性犀牛不同,大唇犀的头部保持在水平状态,因此只能依靠缩短的腿部才有可能使头部以一个小角度与地面贴近,以便采食到草本植物^[15]。

HMV 1452 的右眼眶上缘具有一个明显的疤痕(长 61.5 mm,宽 24.7 mm,深 8.8 mm),与头骨左侧的对比清楚地显示骨骼组织的丢失(图 1)。在这个区域,骨头已经非常深地凹陷,并且部分剥落。愈合疤痕的曲度相当陡峭,指示是一个弯曲的物体造成了这个疤痕。

这个犀牛的伤口已经完全愈合,并表现了与现代动物骨骼伤痕愈合的相同特点。这个疤痕有一个粗糙的颗粒状愈合面,带有纤维软骨的骨骼组织替换。厚层的波状起伏特征显示发生了愈合的病理现象^[16],其次有新的骨骼组织在疤痕的边缘形成,这

是在 HMV 1452 上发生的两个重要特点。更进一步的观察显示,愈合部位出现了哈弗系统再生^[17]的迹象。上述现象说明此次受伤并没有造成这只犀牛的死亡。一个受伤后愈合的类似例子可以在猫形捕猎动物 *Nimravus bumbenis* 的头骨上观察到,其额骨上的伤痕恰好与另一种剑齿猫 *Eusmilus dakotensis* 的上犬齿轮廓吻合。*E. dakotensis* 的犬齿进入了 *N. bumbenis* 的额窦,但这个伤口最后也完全愈合了^[18]。

2 对比与讨论

在同时期动物群的最大食肉动物中,巨鬣狗是临夏盆地唯一已知并常见的一个属。这个属目前仅有一个种被描述,即 *Dinocrocuta gigantea*^[19,20],在临夏盆地发现于晚中新世早期(相当于 Vallesian 期的 MN 9-10)。根据伤痕的对应痕迹(图 1)可以推测食肉动物的上犬齿尺寸,由此发现在双拱北出土的巨鬣狗化石(HMV 1279, 1280)的上犬齿(长 26.5 mm,宽 22.5 mm,高 45.3 mm)几乎完美地与大唇犀标本上的啃咬位置吻合。尤其是这些犬齿 22.5 mm 的测量宽度与研究的疤痕精确一致地匹配,显示这个伤口可能是由庞大体型的巨鬣狗造成的犬齿齿痕。维氏大唇犀犬齿形的下门齿具有平直的主刃嵴边缘,因此不能够产生这个弧度的伤痕,而且从门齿直到齿槽处的磨蚀面都已暴露出齿质部分,其较低的硬度很难对骨头造成伤害。这些情况使我们排除了维氏大唇犀不同个体之间种内竞争导致这个伤疤的可能。这件大唇犀头骨上伤疤的形态特征和裂痕方向表明巨鬣狗的袭击从左前侧进行,伤疤由巨鬣狗的右上犬齿造成。根据对巨鬣狗犬齿间距的测量和对大唇犀头部肌肉厚度的恢复,对应的巨鬣狗的左上犬齿和两枚下犬齿的咬痕应位于大唇犀的面部肌肉上,因此在骨骼上未造成伤害的印记。肉食类猎物骨骼上的多个咬痕在猎物因最终死亡而被食用的情况下很常见^[1],但在因逃脱而幸存的情况下则常有一个疤痕的情况^[9,18]。尽管鬣狗的犬齿属于“刺穿型(stabbing)”而非“切割型(slicing)”,其犬齿所造成的“咬痕”主要应为圆形,但由于猎物的反抗或挣扎也能因犬齿的滑动而造成长椭圆形的疤痕。这件标本显示大唇犀未死于此次袭击,所以因对抗而形成长形疤痕是合理的。

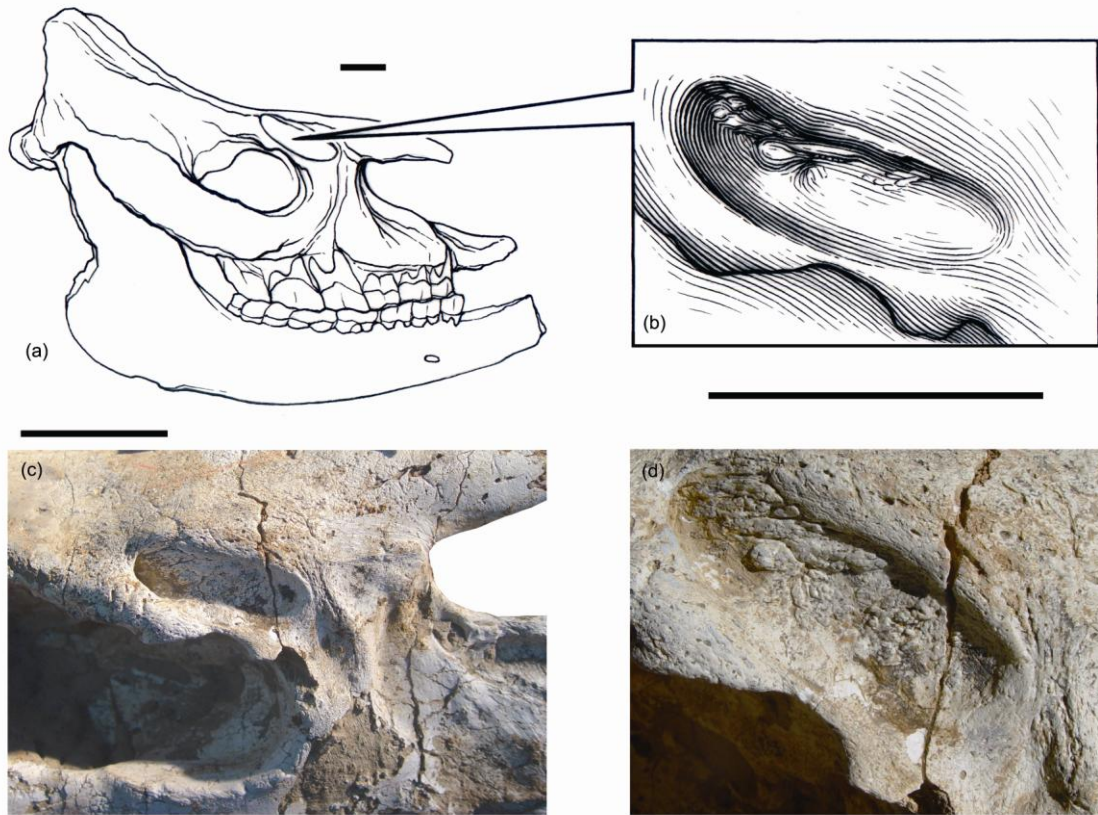


图1 维氏大犀犀的头骨和下颌骨(HMV 1452), 显示其右侧眼眶上缘的伤痕

(a) 头骨和下颌骨素描图; (b) 伤痕的放大素描图; (c) 显示伤痕位置的眼眶区域; (d) 由食肉捕猎者右犬齿造成疤痕的放大图像. 比例尺 = 5 cm

巴氏剑齿虎(*Machairodus palanderi*)是临夏盆地三趾马动物群中第二大的食肉动物, 它在这个盆地也很常见, 已发现几件头骨化石. 然而, 犀牛眼眶上缘的这个挖刻伤痕比巴氏剑齿虎的犬齿宽度(15.0 mm)要宽得多. 由于其犬齿的这一测量数据与眼眶上伤痕的尺寸相比明显太窄, 因此剑齿虎不可能是袭击者. 此外, 巴氏剑齿虎在体型上也远小于巨鬣狗. 巴氏剑齿虎的推算体重约 130 kg, 相似于现生的非洲狮. 况且, 巴氏剑齿虎又长又薄的上犬齿(长 43.5 mm, 宽 15.0 mm, 高 114.8 mm)无法承受一个争斗或跑动中的大犀犀产生的不可预知的力量.

在双拱北的同一个岩石层位中发现的另外两种鬣狗(*Hyaenictitherium wongii* *H. hyaenoides*)作为进攻者来说体型都太小了^[21], 前者的推算体重仅有 30 kg, 后者也才 50 kg. 在临夏盆地的化石地点, 即使这些种类的鬣狗化石数量远多于巨鬣狗, 但它们

的犬齿与犀牛的伤痕尺寸相比都太小了.

鬣狗总体上来说在新近纪和第四纪时期广泛分布于旧大陆的大多数区域, 成为食肉动物中一个重要而繁荣的类群^[22]. 巨鬣狗与真鬣狗类平行发展, 在牙齿和头骨形态上都达到了显著的程度. 头骨非常粗壮, 具有强大的颧弓、隆起的穹状前额和比例上巨大的颊齿^[20]. 巨鬣狗属于中鬣狗科(Percrocutidae), 这个科从中中新世延续到晚中新世早期. 巨鬣狗大于中中新世的中鬣狗(*Percrocuta*), 并且显示了更极端的咬碎骨头的牙齿适应性. 在欧洲只发现了一些破碎的巨鬣狗材料^[15], 但在中国的晚中新世已经发现了不少完整的头骨, 尤其是在甘肃的临夏盆地.

巨鬣狗是化石记录中已知最大的裂脚类食肉动物之一, 以其身体比例与其他鬣狗相似为基础推算的体重超过 380 kg. 强壮的巨鬣狗齿列毫无疑问是鬣狗型的, 显示其完美的碎骨能力. 对于这样大型的食

肉动物来说,以犀牛为对象的捕猎或食腐行为都可能存在,很可能与高度机会主义的斑鬣狗完全相似。进一步来说,巨鬣狗巨大的体型使其有能力追捕相当大的哺乳动物,包括长颈鹿、犀牛,偶尔还可能有象类^[23]。这一解释在理论上符合对食肉动物 21.5 kg 临界体重的统计观察,小于这一体重的食肉动物通常捕猎相当于自身体重 45%或更小的猎物,而大于这一体重的食肉动物倾向于捕猎大于自己体重的猎物,这是简单的能量制约的结果^[24]。

巨鬣狗的头骨非常粗壮,显示了一系列不同于其他同时代鬣狗的性状。这其中最显著的包括:头骨总体上短而高的比例、头骨顶面尖锐的穹隆、鼻骨厚实而强烈的扩展,以及特别长的外耳道。从某个角度看,巨鬣狗头骨顶面的特点与豪食犬类的 *Epicyon* 和 *Borophagus* 更相似,而不同于其亲缘关系更接近的鬣狗类。不过,巨鬣狗庞大的体型可能不是其捕猎大型猎物的唯一证据,极端巨大的个体反而可能会影响其自身奔跑和突然转向的能力^[25]。巨鬣狗更有可能是利用其庞大的体型恐吓并驱赶其他完成捕杀过程的食肉动物,从而掠夺后者的猎物^[26]。

现生的斑鬣狗主要喜欢捕猎体重在 56~182 kg 之间,平均 102 kg 的猎物^[27]。在可能的猎物体重范围之内,它们倾向于捕猎中等体型的有蹄动物(角马和斑马),而较少捕猎更大的野牛和更小的汤姆森瞪羚。即使如此,斑鬣狗偶尔也会进攻大得多的长颈鹿。在少见的情况下,也观察到过斑鬣狗猎杀幼年大象^[28]和河马^[29],也曾被发现攻击黑犀^[30]。在像角马这样的有蹄类猎物种类中,产仔期间的成年雌性个体具有最大的被捕猎危险,而雄性成年个体的危险性最低。这是因为雌性个体在生产期间或之前的几周内行动能力降低的缘故。在一个观察实例中,一只陪伴着幼兽的雌性犀牛很容易被鬣狗攻击^[12]。现生的印度犀(*Rhinoceros unicornis*)除了雌性带幼兽的情况,通常是单独活动的。大犀可能具有相同的习性,雌性的大犀不得不依靠它自己来保护幼兽。我们推测,这件雌性大犀头骨上的伤痕可能是它在其最易受攻击的时间,即繁殖季节受创的。

健康的成年大犀是一个难以对付的猎物,即便对大型的巨鬣狗也是如此。然而,在严重的干旱灾害中,动物在很差的身体条件下可能濒于死亡,或正在寻找水源而处于特别易受攻击的状态,从而

被捕猎者伏击^[1]。因此,最有可能的情况是一只虚弱的雌性维氏大犀在干旱季节受到了袭击^[31]。不过,从 HMV 1452 上愈合的伤痕看,巨鬣狗的袭击没能置这只犀牛于死地。但是犀牛头骨上的这个伤痕显示,大型的巨鬣狗除了在机会主义的腐食行为中有嚼碎骨头的的能力,也确实能够攻击相当大的猎物。同时代的猫科动物从形态适应上看无疑是捕猎性的,与现生的非洲狮相同,但它们不是能够攻击犀牛的食肉动物。所以,在晚中新世早期的研究地区内,对大型食草动物的袭击可能主要由那个时期最大和最强壮的食肉动物巨鬣狗来进行。由于在大多数情况下,一只健康的成年犀牛不是一个容易的猎物,这就留下一个问题,对 HMV 1452 或其他犀牛个体的袭击是否由多个捕猎者共同进行?可能性需要进一步的评估,另一项对巨鬣狗头后骨骼的研究也正在进行中,将有可能还原这个绝灭种的运动模式。

上述实例有理由使我们相信巨鬣狗应该是其时代的顶级捕猎者,居于营养金字塔的顶部,并占据后来被大型猫科动物取代的生态位。当然,这无疑并不与它们碎骨腐食的能力矛盾。以袭击大型猎物的证据为基础,并结合其碎骨的头骨-牙齿形态和非常巨大的体型,说明巨鬣狗应该是一个高度多能的顶级捕猎者,在临夏盆地的晚中新世时期具有比现代斑鬣狗在非洲稀树草原上更大的无敌程度。

3 结论

在临夏盆地晚中新世柳树组的下部地层中发现一具属于维氏大犀的头骨带下颌骨,其头骨背面靠近右眼眶上缘的位置存在一个大型的愈合伤口。我们排除了巴氏剑齿虎是袭击者的可能,巴氏剑齿虎完全不是巨鬣狗的真正竞争对手,后者才可能是伤痕的制造者。

袭击可能发生在犀牛个体处于虚弱的身体条件下,或者在高度易受攻击的时间,比如在浅水洼中饮水时被伏击。这件大犀标本显示了骨骼愈合和受伤区域的再生,说明这只受伤的犀牛在此次遭遇后幸存下来。依据先前的功能解释,存在于此处的这个骨骼证据揭示巨鬣狗可能已经成为大型和多能的食肉动物,不仅能够袭击大型的猎物,也能够机会主义地利用其强大碎骨功能的前臼齿取食腐肉。

致谢 感谢王晓鸣博士审阅初稿、沈文龙先生绘制插图,两位审稿人对本文提出的宝贵修改意见.

参考文献

- 1 Antunes M T, Balbino A C, Ginsburg L. Ichnological evidence of a Miocene rhinoceros bitten by a bear-dog (*Amphicyon giganteus*). *Ann Paleont*, 2006, 92: 31—39[[doi](#)]
- 2 Deng T. Character, age and ecology of the Hezheng Biota from northwestern China. *Acta Geol Sin*, 2005, 79: 739—750
- 3 Moodie R L. *Paleopathology: An Introduction of the Study of Ancient Evidence of Disease*. Urbana: Univ Illinois Press, 1923. 1—567
- 4 Courville C B. Cranial injuries in prehistoric animals. *Bull Los Angeles Neurol Soc*, 1953, 18: 117—126
- 5 Johnston C S. A skull of *Osteoborus validus* from the early middle Pliocene of Texas. *J Paleont*, 1939, 13: 526—530
- 6 Nelson M E, Madsen Jr H H. Late Pleistocene musk oxen from Utah. *Kansas Acad Sci Trans*, 1978, 81: 277—295[[doi](#)]
- 7 Macdonald J R. Pathological vertebrates from South Dakota. *Bull Geol Soc Amer*, 1951, 62: 1539
- 8 Bjork P R. The functional significance of a broken incisor in *Amphicaenopus*, an Oligocene rhinocerotid. *Proc South Dakota Acad Sci*, 1978, 57: 163—167
- 9 Lucas S G, Schoch R M. Paleopathology of early Cenozoic *Coryphodon* (Mammalia: Pantodonta). *J Vert Paleont*, 1987, 7: 145—154
- 10 Green M. Pathologic vertebrate fossils and recent specimens. *Proc South Dakota Acad Sci*, 1961, 40: 142—148
- 11 Schultz A H. Notes on diseases and healed fractures of wild apes. In: Brothwell D, Sandison A T, eds. *Diseases in Antiquity: A Survey of the Diseases, Injuries, and Surgery of Early Populations*. Springfield: Thomas, 1967. 47—55
- 12 Kruuk H. *The Spotted Hyena: A Study of Predation and Social Behavior*. Chicago: University of Chicago Press, 1972. 1—335
- 13 Tseng Z J. Cranial function in a late Miocene *Dinocrocota gigantea* (Mammalia: Carnivora) revealed by comparative finite element analysis. *Biol J Linnean Soc*, 2009, 96: 51—67[[doi](#)]
- 14 Ringström T. Nashörner der *Hipparion* Fauna Nord-Chinas. *Palaeont Sin Ser C*, 1924, 1: 1—156
- 15 Agusti J, Antón M. *Mammoths, Sabertooths, and Hominids*. New York: Columbia University Press, 2002. 1—313
- 16 Rothschild B M, Martin L D. *Paleopathology: Disease in the Fossil Record*. Boca Raton: CRC Press, 1993. 1—352
- 17 Rhinelander F W. Tibial blood supply in relation to fracture healing. *Clin Orthoped*, 1974, 105: 34—81
- 18 Miller G J. Some new evidence in support of the stabbing hypothesis for *Smilodon californicus* Bovard. *Carnivore*, 1980, 3: 8—26
- 19 Schlosser M. Die fossilen Säugethiere Chinas nebst einer Odontographie der recenten Antilopen. *Abh Kön Bayer Akad Wiss*, 1903, 22: 1—221
- 20 邱占祥, 谢骏义, 阎德发. *Dinocrocota gigantea* 头骨的发现. *古脊椎动物学报*, 1988, 26: 128—138
- 21 邓涛, 王晓鸣, 倪喜军, 等. 临夏盆地的新生代地层及其哺乳动物化石证据. *古脊椎动物学报*, 2004, 42: 45—66
- 22 Turner A, Antón M, Werdelin L. Taxonomy and evolutionary patterns in the fossil Hyaenidae of Europe. *Geobios*, 2008, 41: 677—687[[doi](#)]
- 23 Guérin C. Palaeoecological study of Arrisdrift mammals. *Mem Geol Surv Namibia*, 2003, 19: 385—388
- 24 Carbone C, Mace G M, Roberts S C, et al. Energetic constraints on the diet of terrestrial carnivores. *Nature*, 1999, 402: 286—288[[doi](#)]
- 25 Sorkin B. A biomechanical constraint on body mass in terrestrial mammalian predators. *Lethaia*, 2008, 41: 333—347[[doi](#)]
- 26 Carbone C, Du Toit J T, Gordon I J. Feeding success in African wild dogs: Does kleptoparasitism by spotted hyenas influence hunting group size? *J Animal Ecol*, 1997, 66: 318—326[[doi](#)]
- 27 Hayward M W. Prey preferences of the spotted hyaena (*Crocota crocuta*) and degree of dietary overlap with the lion (*Panthera leo*). *J Zool*, 2006, 270: 606—614[[doi](#)]
- 28 Salnicki J, Teichmann M, Wilson V J, et al. Spotted hyaenas *Crocota crocuta* prey on new-born elephant calves in Hwange National Park, Zimbabwe. *Koedoe*, 2001, 44: 79—83
- 29 Cullen A. *Window onto Wilderness*. Nairobi: East African Publ House, 1969. 1—185
- 30 Deane N N. The spotted hyaena *Crocota crocuta crocuta*. *Lammergeyer*, 1962, 2: 26—44
- 31 梁忠, 邓涛. 甘肃临夏盆地晚中新世大唇犀化石的年龄结构与生活环境. *古脊椎动物学报*, 2005, 43: 219—230