

高原鼯鼠四肢骨的进化适应性分析

林恭华^{①②} 曹伊凡^① 苏建平^{①*}

(① 中国科学院西北高原生物研究所 西宁 810001; ② 中国科学院研究生院 北京 100049)

摘要: 通过对比分析了高寒草甸生态系统的高原鼯鼠(*Myospalax baileyi*)、高原鼠兔(*Ochotona curzoniae*)及根田鼠(*Microtus oeconomus*)的四肢骨,结果表明,地下啮齿动物高原鼯鼠的四肢骨比地面种类高原鼠兔和根田鼠的对应骨骼粗壮,显示其较强的挖掘能力。与挖掘效率相关的尺骨挖掘动力臂系数,高原鼯鼠为0.3617,而高原鼠兔和根田鼠不到0.17。高原鼯鼠与其他两物种的四肢骨重量分布也明显不同:高原鼯鼠的前肢骨重量超过后肢骨,而高原鼠兔及根田鼠则正好相反,高原鼠兔及根田鼠的桡尺骨重量在四肢骨中最低,而高原鼯鼠的桡尺骨重量在四肢骨中则最高。这些特征反映了地下啮齿动物为了适应地下生活方式,其四肢骨骼系统已经发生了显著变化,这对于研究地下啮齿动物的进化适应性问题具有重要意义。

关键词: 地下啮齿类 四肢骨 进化适应 高原鼯鼠

中图分类号: Q959.7 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263(2007)05-08-06

Evolutionary Adaptation Analysis on Limb Bones of *Myospalax baileyi*

LIN Gong-Hua^{①②} CAO Yi-Fan^① SU Jian-Ping^{①*}

(① Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001;

② Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: The limb bones of *Myospalax baileyi*, *Ochotona curzoniae* and *Microtus oeconomus* were compared. Each of the four limb bones of subterranean *M. baileyi* including radius-ulna (not conjoined), humerus, femur and tibiofibula was more thickset than the corresponding limb bone of other two 'up ground' rodent species *O. curzoniae* and *M. oeconomus*. It indicated the higher digging ability of *M. baileyi*. The length of 'power arm index' (from the center of incisura semilunaris to the upper end of ulna) which means, to some degree, the digging efficiency of *M. baileyi* reached to 0.3617; while for *O. curzoniae* and *M. oeconomus* this value was no more than 0.17. Moreover, the weight of each piece of limb bone significantly differed between subterranean species and up ground species: for *M. baileyi*, forelimb bones were heavier than the hindlimb bones, and radius-ulna became the heaviest among the four limb bones, while the hind limb bones of *O. curzoniae* and *M. oeconomus* were heavier than their fore limb bones. These results evidently indicated that, in order to adapt to the subterranean environment, the subterranean rodent species (at least for *M. baileyi*) had remarkably modified their limb bone system, which might shed light on our understanding of the evolutionary adaptations of subterranean rodent species.

Key words: Subterranean rodent species; Limb bone; Evolutionary adaptation; *Myospalax baileyi*

基金项目 青海省重大科技攻关项目(No. 2002-N-105), 中国科学院知识创新工程领域前沿项目(No. CXLY-2002-3);

* 通讯作者, E-mail: jpsu@nwipb.ac.cn;

第一作者介绍 林恭华, 男, 硕士研究生, 主要从事进化生态学和分子生态学研究, E-mail: lingonghua@163.com。

收稿日期: 2007-04-12, 修回日期: 2007-06-29

地下啮齿类(subterranean rodent species)是指大部分时间处于地面之下并且已经适应了地下环境的一类特殊的啮齿动物^[1]。全世界大约有 140 种,隶属于 5 科 20 属,除了澳洲之外的所有大陆都有广泛分布^[2]。

由于其特殊的地下生活方式,其进化适应的问题已经引起许多科研工作者的关注。近年来,有关地下啮齿类进化适应的问题,国内外已经有大量研究,并且得出许多重要结论。这些研究大体可以分为:地下黑暗环境中视觉系统^[3]、听觉系统^[4,5]的进化适应问题(2)生物节律问题,研究地下生活物种的体温和代谢调节、行为活动等的节律性及其调节机理^[6,7](3)低氧胁迫问题,即在地下封闭的环境中,地下啮齿类如何抵抗低 O₂ 和高 CO₂ 的胁迫^[8,9](4)空间定位问题,即地下啮齿类如何在无法利用视觉的情况下辨别方向、觅食和通讯^[10,11],其中包括一些对其洞道系统结构的研究^[12,13](5)地下生活中的能耗问题^[14,15],以及与挖掘活动相关的进化适应性问题^[16,17]等。

在形态学方面,除了涉及较多的视觉系统^[3]进化适应性外,还有一些其他方面的研究。如 Verzi 等^[18]对梳鼠科(Ctenomyidae)头骨的分析表明,其颅下颌关节以及颞关节的特殊构造有利于这类动物进行挖掘活动。Shuster 等报道了裸鼯鼠(*Heterocephalus glaber*)的唇部可以在其用门齿进行啃咬时防止异物进入口腔^[19]。此外,多个研究表明^[4,5],地下啮齿类的中耳结构比较特殊,同样与地下生活方式相关。

对于运动系统方面的形态适应性鲜见报道。地下啮齿类的一个最大特征是进行觅食、择偶、迁徙等活动时,需要大量挖掘活动。这种主要通过挖掘而移动身体的方式,在诸如能耗、力量分配等方面与地上动物的奔跑移动有本质区别^[20]。因此推断,地下啮齿类除了前述的视觉系统、头骨等有特化外,其主要运动器官(四肢骨骼)也发生了适应性的改变。本文以同一类生境中分布的两种地面啮齿类高原鼠兔(*Dicotyles curzoniae*)及根田鼠(*Microtus oeconomus*)为对照,探讨高原鼯鼠(*Myospalax*

baileyi)四肢骨骼的适应问题。

1 材料与方法

1.1 材料 所用高原鼯鼠、高原鼠兔及根田鼠各 20 只左右,均为成体,雌雄不限。其中高原鼠兔和根田鼠分别于 2006 年 7 月和 12 月捕自青海门源地区,高原鼯鼠于 2006 年 11 月捕自青海海西地区,两地生境类型均为高寒草甸生态系统。

1.2 样本处理与测量 样本应用传统的水煮法处理:取 3 种动物尸体,用剪刀剪取完整的四肢部分(不伤及四肢骨骼),并除去大块皮肉。水中煮 1.5~2 h 后,用圆头镊子小心剔除骨上残肉。然后将骨骼放在洗涤剂中浸泡 10 min,用毛刷尽量刷去残余肉屑。尔后用水清洗,在 80℃烘箱放置 24 h 以上,烘干以备测量。

测量指标包括重量指标和长宽指标两类。重量指标(m),用分析天平(精度为 0.000 1 g, Metter Toledo 公司)称取四肢的各部分骨骼重量(m_i , $i = 1, 2, 3, 4$, 分别表示肱骨、桡尺骨、股骨、胫腓骨,下同)。长宽指标用数显游标卡尺(精度为 0.01 mm, 上海恒量量具)进行测量,包括 4 种骨骼的长度(L_i)、4 种骨骼中间部位的短径长,即厚度(D_i),以及肘关节至桡尺骨上端长度(E , 本文中称为动力臂长)等。由于桡骨与尺骨通常通过两端骨骺粘连在一起,测量时把它作为一块骨骼对待,统称桡尺骨(两者并没有真正愈合^[21])。需要指出的是,由于啮齿类胫腓骨上部分的形状变动大,不适合直接在中部测量,因此统一选取两骨下端愈合处测量其厚度。另外,由于抓捕过程中以及在骨骼制备过程中,有一些骨骼出现不同程度损坏,测量时选取完整的一侧骨骼进行测量,对于两侧都完整的取其平均值。

由于这些动物骨骼形状不规则,为了避免误差太大,对长宽指标进行重复测量,然后用 SPSS 13.0 进行配对样本 t -检验,检查测量的重复性。如若某个指标的两次测量差异显著,则再进行一次或多次测量,直到差异不显著为止,然后将差异不显著的两次测量合并取平均值。

1.3 数值统计 为了便于分析,对每个动物个体的各测量值使用以下 3 个指标进行量化 (1) 粗壮度,定义为骨中部宽度与骨长度的比值: $T_i = D_i/L_i$ 。四肢骨的粗壮程度在一定意义上代表掘土动物的挖掘能力。储昭灿等^[22]也指出,高原鼯鼠近缘种甘肃鼯鼠(*M. cansus*)的桡尺骨相对粗短,体现了地下啮齿类的进化适应性。本文用此指标进一步量化分析地下与地面啮齿类的这一骨学特征。

(2) 动力臂长度系数,定义为动力臂长占桡尺骨总长的比值: $A = E/L_2$ 。这一指标体现了前肢的挖掘效率,可以从力学角度分析探讨不同掘土动物对其所处生活环境的适应对策^[22]。

(3) 重量百分比: $P_i = 100\% \times m_i / \sum_{i=1}^4 m_i$ 。

Weible 的对称性形态构成假说认为,动物完成某一功能的器官组织的结构是优化设计的,因此动物在担负运动功能的四肢骨的投资分配上也应该体现这一优化设计原则^[23]。本研究以四肢骨各部分的重量百分比来量化四肢骨各部分的重量分布,并以此来分析高原鼯鼠运动系统的能量投资分配问题。

不同物种间以及同一物种内的上述各个指标的大小关系在 SPSS 13.0 中用独立样本 *t*-检验进行分析。

2 结果

2.1 测量值的描述 3 种啮齿动物各 15 个个体的各项指标的平均值和标准差见表 1。

表 1 3 种啮齿类四肢骨各测量指标数据 (Mean ± SD, n = 15)

Table 1 The mean and standard deviation of measuring indices of three rodent species

物种 Species	测量指标 Measuring indices	肱骨 Humerus	桡尺骨 Radioulna	股骨 Femur	胫腓骨 Tibiofibula	动力臂 Power arm
高原鼯鼠 <i>Myospalax baileyi</i>	重量 Weight (g)	0.447 2 ± 0.112 6	0.459 8 ± 0.117 5	0.421 5 ± 0.121 6	0.320 8 ± 0.094 8	11.180 ± 0.960
	长度 Length (mm)	25.119 ± 1.573	30.875 ± 1.772	30.996 ± 2.108	29.445 ± 1.739	
	中部厚度 (mm) Thickness	3.244 ± 0.396	2.370 ± 0.237	2.740 ± 0.305	2.172 ± 0.364	
高原鼠兔 <i>Ochotona curzoniae</i>	重量 Weight (g)	0.160 0 ± 0.015 2	0.133 6 ± 0.012 9	0.224 8 ± 0.018 7	0.206 1 ± 0.022 4	4.460 ± 0.159
	长度 Length (mm)	25.655 ± 0.739	27.319 ± 0.747	29.916 ± 0.849	35.272 ± 1.144	
	中部厚度 (mm) Thickness	1.929 ± 0.104	1.546 ± 0.090	2.182 ± 0.106	1.898 ± 0.158	
根田鼠 <i>Microtus oeconomus</i>	重量 Weight (g)	0.024 2 ± 0.003 3	0.022 9 ± 0.003 9	0.033 5 ± 0.005 8	0.034 4 ± 0.005 6	2.613 ± 0.101
	长度 Length (mm)	12.612 ± 0.718	15.865 ± 0.739	14.475 ± 1.148	19.221 ± 1.143	
	中部厚度 (mm) Thickness	0.934 ± 0.052	0.792 ± 0.051	0.997 ± 0.059	0.843 ± 0.064	

2.2 地下和地面啮齿类四肢骨比较 比较 3 种啮齿动物四肢骨的重量分布、粗壮度及动力臂特征(表 2),结果表明,高原鼯鼠的肱骨、桡尺骨、股骨及胫腓骨粗壮度的平均值分别高于高原鼠兔及根田鼠的对应骨骼 ($P < 0.01$)。高原鼯鼠的四肢骨重量分布为:桡尺骨 > 肱骨 > 股骨 > 胫腓骨 ($P < 0.05$),而高原鼠兔为股骨 > 胫腓骨 > 肱骨 > 桡尺骨 ($P < 0.01$),根田鼠的则为胫腓骨 > 股骨 > 肱骨 > 桡尺骨 ($P < 0.05$)。3 种啮齿动物的桡尺骨动力臂长度系

数平均值分别为 0.361 7、0.163 3 和 0.164 8。独立样本 *t*-检验表明,高原鼯鼠的这一参数值明显高于其他两物种 ($P < 0.01$),而高原鼠兔和根田鼠之间则无明显差异 ($P = 0.365$)。

3 讨论

对照分析 3 种啮齿动物四肢骨表明,作为地下啮齿类的高原鼯鼠与地面啮齿动物在运动系统上有显著差异。

高原鼯鼠作为典型的地下啮齿类,其大部

分活动,包括觅食、迁徙和择偶等,都常常伴随着大量的挖掘活动。有研究表明,高原鼯鼠个体的洞道长达 100 多米甚至超过 200 m^[24],每只鼯鼠一年推出地面的土量达 1 t 以上^[25]。大量的挖掘需求势必要求地下啮齿类拥有较强的

挖掘能力,而粗壮的骨骼则提供了发挥这种能力的物质基础。本研究显示,高原鼯鼠四肢骨的粗壮度显著高于高原鼠兔及根田鼠,正好印证了上述观点。

表 2 3 种啮齿类四肢骨参数(Mean ± SD, n = 15)

Table 2 The mean and standard deviation of index values of three rodent species

物种 Species	粗壮度 Thicket index				动力臂系数 Power arm index	重量百分比 Weight percentage (%)			
	肱骨 Humerus	桡尺骨 Radioulna	股骨 Femur	胫腓骨 Tibiofibula		肱骨 Humerus	桡尺骨 Radioulna	股骨 Femur	胫腓骨 Tibiofibula
高原鼯鼠 <i>Myospalax baileyi</i>	0.129 0 ± 0.011 7	0.076 7 ± 0.005 3	0.088 2 ± 0.005 3	0.073 4 ± 0.008 7	0.361 7 ± 0.014 2	27.24 ± 0.75	28.00 ± 1.02	25.44 ± 0.90	19.32 ± 0.88
高原鼠兔 <i>Ochotona curzoniae</i>	0.075 2 ± 0.003 7	0.056 6 ± 0.003 4	0.073 0 ± 0.003 7	0.053 9 ± 0.004 9	0.163 3 ± 0.003 7	21.87 ± 0.81	18.49 ± 0.65	31.14 ± 0.92	28.51 ± 1.26
根田鼠 <i>Microtus oeconomus</i>	0.074 2 ± 0.005 1	0.049 9 ± 0.001 5	0.069 0 ± 0.003 7	0.043 8 ± 0.001 9	0.164 8 ± 0.005 4	21.11 ± 0.76	19.89 ± 1.16	29.06 ± 1.15	29.94 ± 0.99

地下挖掘活动是相当耗能的过程。Seymour 等^[26]的研究表明,金毛裸鼠(*Eremitalpa namibensis*)在沙子里“游动”的能耗是地上跑动的 26 倍,而动物穿过坚实土壤的能耗是这种游动的 10 倍以上。这就要求地下啮齿类拥有较高的挖掘效率。高原鼯鼠的肘关节到桡尺骨上端的距离明显大于高原鼠兔及根田鼠。根据解剖学知识,此距离对应于肱三头肌的动力臂长^[21-27],距离越大则挖掘效率越高。本研究发现,高原鼯鼠的这一距离可达桡尺骨总长的 1/3 还多,而两地面鼠类的这一值仅为 1/6 左右,这显然也是高原鼯鼠对地下生活方式的一种适应性特化。

在四肢骨重量分布上,高原鼯鼠与两种地面物种高原鼠兔及根田鼠相比,也有许多独特之处。从总体上看,地下和地面物种前肢及后肢骨骼的重量分布情况正好相反。高原鼠兔和根田鼠前肢骨(桡尺骨+肱骨)的重量百分比分别为 40.36% 和 41.00%,而高原鼯鼠的这一值为 55.24%。高原鼠兔与根田鼠四肢骨重量的分布除了股骨和胫腓骨有差别外其他基本一

致。高原鼯鼠的情况则正好相反,最为明显的是其他两物种四肢骨中重量最小的桡尺骨在此物种中却为最大。这些特征在一定程度上表明,相对于地面种类地下啮齿类前肢的重要性要大得多。Vassallo^[16]对两种南美地下啮齿类蓝栉鼠(*Ctenomys talarum*)和南栉鼠(*C. australis*)的研究表明,在土质不是很坚硬的情况下,它们都无例外地使用前肢进行扒土,而土质比较坚硬时才使用门齿进行辅助。尽管地下啮齿类的挖掘方式有多种^[1],参与挖掘的身体部位也很多,但是毫无疑问,前肢的力量及强度对于挖掘效率尤其重要。高原鼯鼠典型的挖掘方式为:先用前爪或牙齿将洞端土壤挖松,随即用后肢将松土拨至身后堆积起来,当松土堆积至一定量后,用吻部或整个头面部将堆积的松土推出地面^[20]。此过程中前肢对付的是致密的原始土壤,显然需要更加发达的肌肉和骨骼才可胜任,而后肢对付的则是已经挖松的土壤。高原鼯鼠前肢比后肢发达,使其能够更最大限度地发挥前肢的作用,提高挖掘能力与效率,体现了前述 Weible 的优化设计原则^[23]。

本研究的参考物种高原鼠兔及根田鼠,尽管两者都属于穴居物种,也需要挖掘洞道,但是其主要运动形式是地面奔跑。另外,高原鼠兔与根田鼠属于群居性物种^[28, 29],其每个个体分摊到的挖掘工作相对于独居的高原鼯鼠来说要少得多。生态习性上的差异导致高原鼯鼠与这两种动物在四肢骨特征上有本质的不同,这与动物的适应性进化理论相一致。

传统观点认为,尽管地下啮齿类属于许多不同的科属,但其各方面的适应性比较一致。而最近一些研究则倾向于认为适应于不同微环境的不同属种有各自独特的进化特征^[21]。对高原鼯鼠的分析,得到了比较明显的进化适应性证据。然而这些特征能否在所有地下啮齿类中成立,还有待研究。

致谢 唐立洲博士和李维平师傅提供了高原鼯鼠样本,边疆晖老师和吴雁老师提供了根田鼠样本,连新明博士协助采集高原鼠兔样本,在此一并致谢!

参 考 文 献

- [1] Lacey E A, Patton J, Cameron G. Life Underground: the Biology of Subterranean Rodents. Chicago: University of Chicago Press 2000. 1 ~ 145.
- [2] Sherman P W. Book review: Bringing subterranean rodent to light. *Ecology* 2001 **82**(4): 1200 ~ 1201.
- [3] 杜央威, 李金钢, 赵新全. 地下啮齿动物视觉系统的形态结构与机能进化. *兽类学报* 2006 **26**(1): 76 ~ 83.
- [4] Mason M J. Middle ear structures in fossorial mammals: a comparison with non-fossorial species. *J Zool* 2001 **255**: 467 ~ 486.
- [5] Mason M J. Morphology of the middle ear of golden moles (Chrysochloridae). *J Zool* 2003 **260**: 391 ~ 403.
- [6] Gutjahr G H, van Rensburg L J, Malpoux B, et al. The endogenous rhythm of plasma melatonin and its regulation by light in the highveld mole-rat (*Cryptomys hottentotus pretoriae*): a microphthalmic, seasonally breeding rodent. *J Pineal Res* 2004 **37**: 185 ~ 192.
- [7] Schöttner K, Oosthuizen M K, Broekman M, et al. Circadian rhythms of locomotor activity in the Lesotho mole-rat, *Cryptomys hottentotus* subspecies from Sani Pass, South Africa. *Physiol Behav* 2006 **89**: 205 ~ 212.
- [8] Wei D B, Wei L, Zhang J M, et al. Blood-gas properties of plateau zokor (*Myosorex baileyi*). *Comp Biochem Physiol A* 2006 **145**: 372 ~ 375.
- [9] Caballero B, Tomas-Zapico C, Vega-Naredo I, et al. Antioxidant activity in *Spalax ehrenbergi*: a possible adaptation to underground stress. *J Comp Physiol A* 2006 **192**: 753 ~ 759.
- [10] Malherbe G P, Bennett N C, Schoeman A S. Foraging in the subterranean social highveld mole-rat (*Cryptomys hottentotus pretoriae*): an investigation into mass-dependent geophyte use and foraging patterns. *J Zool* 2003 **260**: 219 ~ 225.
- [11] Schleich C E, Antinuchi C D. Testing magnetic orientation in a solitary subterranean rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia: Octodontidae). *Ethology* 2004 **110**: 485 ~ 495.
- [12] Romanach S S, Le Comber S C. Measures of pocket gopher (*Thomomys bottae*) burrow geometry: correlates of fractal dimension. *J Zool Lond* 2004 **262**: 399 ~ 403.
- [13] Begall S, Gallardo M H. *Spalacopus cyanus* (Rodentia: Octodontidae): an extremist in tunnel constructing and food storing among subterranean mammals. *J Zool* 2000 **251**: 53 ~ 60.
- [14] Luna F, Antinuchi C D. Energetics and thermoregulation during digging in the rodent tuco-tuco (*Ctenomys talarum*). *Comp Biochem Physiol A* 2007 **146**: 559 ~ 564.
- [15] Marhold S, Nagel A. The energetics of the common mole rat *Cryptomys*, a subterranean eusocial rodent from Zambia. *J Comp Physiol B* 1995 **164**: 636 ~ 645.
- [16] Vassallo A I. Functional morphology, comparative behaviour, and adaptation in two sympatric subterranean rodents genus *Ctenomys* (Caviomorpha: Octodontidae). *J Zool* 1998 **244**: 415 ~ 427.
- [17] Luna F, Antinuchi C D. Effect of tunnel inclination on digging energetics in the tuco-tuco, *Ctenomys talarum* (Rodentia: Ctenomyidae). *Naturwissenschaften* 2007 **94**: 100 ~ 106.
- [18] Verzi D H, Olivares A I. Craniomandibular joint in South American burrowing rodents (Ctenomyidae): adaptations and constraints related to a specialized mandibular position in digging. *J Zool* 2006 **270**: 488 ~ 501.
- [19] Shuster G, Sherman P W. Tool use by naked mole-rats. *Anim Cogn* 1998 (1): 71 ~ 74.
- [20] 苏建平. 高原鼯鼠挖掘取食活动的能量代价及其最佳挖掘取食行为. *兽类学报* 1992 **12**(2): 117 ~ 125.
- [21] 杨安峰, 程红. 脊椎动物比较解剖学. 北京: 北京大学出版社, 1999, 137 ~ 157.
- [22] 储昭灿, 李金钢, 李月明. 三种啮齿类动物前肢挖掘效率分析. *动物学杂志* 2007 **42**(2): 17 ~ 20.
- [23] Weibel E R, Taylor C R, Bolis L. Principles of Animal Design:

- The Optimization and Symmorphosis Debate. Cambridge : Cambridge University Press ,1998 ,1 ~ 314.
- [24] 周文扬 ,奚丰满 . 高原鼯鼠活动与巢区的初步研究 . 兽类学报 ,1990 ,10(1) 31 ~ 39.
- [25] 王权业 樊乃昌 . 高原鼯鼠的挖掘活动及其种群数量统计方法的探讨 . 兽类学报 ,1987 ,7(4) 283 ~ 290.
- [26] Seymour R S ,Withers P C ,Weathers W W . Energetics of burrowing ,running ,and free-living in the Namib Desert golden mole (*Eremitalpa namibensis*). *J Zool* ,1998 ,244 :107 ~ 117.
- [27] 白丽敏主编 . 正常人体解剖学 . 北京 :中国工人出版社 ,1998 ,864 ~ 867.
- [28] 王学高 戴克华 . 高原鼠兔的繁殖空间及其护域行为的研究 . 兽类学报 ,1990 ,10(3) 203 ~ 209.
- [29] 侯建军 . 根田鼠的生物能学研究 . 四川动物 ,1996 ,15(2) 65 ~ 68.