

东方田鼠的游泳行为和能力

张琛^{①②} 王勇^{①*} 张美文^①

① 中国科学院亚热带农业生态研究所, 亚热带农业生态过程重点实验室, 洞庭湖湿地生态系统观测研究站长沙 410125;

② 中国科学院大学 北京 100049

摘要: 东方田鼠 (*Microtus fortis*) 是一种栖息于湿地生境的小型哺乳动物, 为了解其水生运动适应, 作者在实验室内观察和测试了该鼠的游泳行为、皮毛防水性能和长时间游泳能力。结果发现, 东方田鼠主要在水面游泳, 亦能潜水, 游泳姿势是狗刨式, 并主要以后肢交替划水提供推进力, 速度约为 0.37 m/s。在 20 °C 水温条件下, 东方田鼠皮毛表现出良好的防水性能, 且防水性能与其年龄及体重均存在极显著的负相关关系 ($P < 0.01$, $R^2 = 0.805$); 东方田鼠具有平均约持续 5 h 以上的长时间游泳能力, 且长时间游泳能力与其皮毛防水性能存在极显著的正相关关系 ($P < 0.01$, $R^2 = 0.682$); 上述两项指标性别差异显著。这表明, 东方田鼠有较强的水中运动能力和长时间游泳能力, 具有水生运动方面的适应性进化, 有利于其在沼泽等栖息地的生存。

关键词: 东方田鼠; 水生运动; 皮毛防水性; 游泳行为; 长时间游泳能力

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2019) 03-311-10

Swimming Behavior and Ability of *Microtus fortis*

ZHANG Chen^{①②} WANG Yong^{①*} ZHANG Mei-Wen^①

① Dongting Lake Station for Wetland Ecosystem Research, Key Laboratory for Agro-ecological Processes in Subtropical Region, Institute of Subtropical Agriculture, Chinese Academy of Sciences, Changsha 410125;

② University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: Species of *Microtus fortis*, are always associated with rivers, flooded areas and wetland, and it is considered a good swimmer. To understand the adaptability of *M. fortis* to the aquatic movement, we observed and tested their swimming behavior, waterproof property of fur and ability in the laboratory and got the following results: *M. fortis* was able to swim on the water and underwater, but mainly swimed on the surface (Fig. 1), their swimming speed was about 0.37 m/s. The propulsion in water was maximized through a drag-based paddling motion. Their fur was waterproof that not only providing buoyancy, but also supporting they swimming longer time. They could swim as long as 5 h at 20 °C in this study. The waterproof quality of their fur was better in females than in males ($P < 0.05$), therefore female owned a better swimming ability ($P < 0.05$, Fig. 3). The long-term swimming ability of the vole is mainly determined by its fur waterproof

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 31170396) ;

* 通讯作者, E-mail: wangy@isa.ac.cn;

第一作者介绍 张琛, 男, 硕士研究生; 研究方向: 野生动物生态; E-mail: shanyeyou78@qq.com.

收稿日期: 2018-07-15, 修回日期: 2018-12-04 DOI: 10.13859/j.cjz.201903001

performance ($P < 0.01$, $R^2 = 0.682$, Table 3). At the same time, the resistance of fur to water had a negative correlation with their age and weight ($P < 0.01$, $R^2 = 0.805$, Table 3). These results indicated *M. fortis* has well-waterproof fur and excellent long-term swimming ability. This species has evaluated adaptation to the aquatic movement.

Key words: *Microtus fortis*; Aquatic movement; Waterproof property of fur; Swimming behavior; Long-term swimming ability

在自然界中, 很多哺乳动物会游泳, 但其行为及能力却不尽相同, 通常与动物的生境类型和对水栖生活的适应程度及方式有关, 高度水栖的哺乳动物如鳍脚类通常游泳能力较强, 以此适应水生环境条件, 而其他适应类型的则游泳能力相对较弱, 如高度树栖的猿类则多数不会游泳 (Dagg et al. 1972, Fish 2001)。

水的导热系数约为空气的 20 倍, 这导致哺乳动物在水中活动时能量丧失较陆地上快, 而小型哺乳动物受体型的先天限制, 在水中活动则首先面临严峻的维持能量代谢平衡和体温正常的问题 (Liwanag 2008), 这亦决定了该类群的水生适应程度一般不高, 因而小型哺乳动物中罕有完全水栖的种类 (Fish 2001)。同时, 它们主要依靠其皮毛作为热绝缘层和主要浮力来源 (Johansen 1962, Fish 1994, Fish et al. 2002), 但皮毛防水性能会随着其在水中的时间增加而降低, 导致热绝缘性能和浮力大量丧失 (Fish 2000, Liwanag 2008, Kvadsheim et al. 2010), 因此小型哺乳动物主要在水面和相对较浅的水中进行较短时间的活动 (Liwanag 2008, Liwanag et al. 2012)。

东方田鼠 (*Microtus fortis*) 是一种平均体长不足 15 cm, 体重不超过 150 g 的小型哺乳动物, 其偏爱湿地环境 (郑智民等 2008), 而这类生境中常存在着大量的水面环境, 以及季节性的洪水, 因此水生运动适应对东方田鼠的生存活动极其重要 (武正军等 1996, 郭聪等 1997, 李波等 2008)。虽然东方田鼠通常被描述为游泳能力强, 别名水耗子和沼泽田鼠等 (胡忠军等 2006a), 但却未见相关研究报道。本文作者仔细观察暂未发现其四肢和脚上有蹼或有

扁平的尾巴等水栖或半水栖哺乳动物常见的水生运动适应性特征, 那么东方田鼠是否真的具水生运动方面的适应进化呢?

为探析这方面的问题, 参照小型哺乳动物水生运动适应的研究方法 (Dagg et al. 1972, Fish 1994, Giannoni et al. 2001, Santori et al. 2008, Helena et al. 2009), 此次研究观察及测试了东方田鼠的游泳行为、皮毛防水性能和长时间游泳能力, 验证其应具有较高水生运动适应和较强游泳能力的假设, 以了解其在运动方面对湿地生境的水生适应情况。

1 材料与方 法

1.1 实验动物及分组

实验用东方田鼠由中国科学院亚热带农业生态研究所提供, 为洞庭湖区湖滩捕获驯养的室内封闭群后代。实验用鼠单独饲养于长 × 宽 × 高为 37 cm × 27 cm × 17 cm 的塑料饲养笼中, 饲料和水自由摄取, 光照 12 L : 12 D, 并定期更换垫料, 皆为双亲抚育, 于 20 日龄时从双亲饲养笼中移走。饲料由湖南省莱斯康公司提供, 用灭菌木屑作为垫料, 饮用水为自来水, 饲养温度保持在 18 ~ 22 °C。

实验用鼠皆从健康的成年个体中随机选取, 雌雄各 10 只, 共计 20 只。实验开始前对被试鼠随机编号, 之后按编号顺序逐一实验。

1.2 实验设计

实验前, 将被试鼠连同其饲养笼置于 (20 ± 2) °C 的行为观察实验室, 单独饲养至少 3 d, 以适应实验环境。实验时被试鼠单独游泳, 将其平稳放入水温为 20 °C (根据该鼠原始生境洪水季节水温范围设定) 和水深为 40 cm 的长

× 宽 × 高为 200 cm × 25 cm × 50 cm 的玻璃缸中开始实验, 同时全程录像。首先测定规定时间内皮毛吸水率, 之后让被试鼠继续游泳, 测试其长时间游泳能力。若被试鼠出现游泳困难和溺水状况, 则其实验结束, 捞出并测量其体重、体长、尾长和后足长等, 最后清洗水箱和换水, 重复此过程直至全部被试鼠实验结束。

1.3 指标测定

1.3.1 游泳行为的观察 参照小型哺乳动物游泳行为研究 (Dagg et al. 1972, Fish 1994, Giannoni et al. 2001, Santori et al. 2008, Helena et al. 2009) 的实验方法观察东方田鼠的游泳行为。按实验设计, 被试鼠单独游泳, 实验后通过录像观察分析被试鼠以下几个方面行为表现: (1) 游泳时身体姿势, 如是否倾斜和与水面的角度; (2) 游泳姿势, 如四肢使用情况, 是否用尾巴推进; (3) 是否有潜水行为, 若有则观察水下眼睛是否睁开、潜水后皮毛性状改变情况和潜水时四肢应用情况; (4) 游泳行为和漂浮行为; (5) 当被试鼠在游泳时, 测量其在水中的体长和体最宽处直径, 前者除以后者得到身体细度比 (fineness ratio, FR)。动物在水中运动时其身体设计最优细度比值为 4.5 (Blake 1983, Fish 1994), 被试鼠游泳时的细度比值越接近该值, 则说明其身体形状的水生运动适应程度越高。

1.3.2 游泳速度测定 参照 Santori 等 (2008) 实验方法, 将东方田鼠放入水深为 40 cm 的长 × 宽 × 高为 200 cm × 25 cm × 50 cm 的玻璃缸游泳并录像, 选取被试鼠在玻璃缸中直线持续游泳超过 100 cm 且未触碰缸壁片段, 计算其游泳平均速度。

1.3.3 皮毛防水性能测定 参照 Fish (1994)、Giannoni 等 (2001)、Santori 等 (2008) 实验方法, 测试东方田鼠皮毛防水性能。按实验设计, 被试鼠单独游泳, 在其游泳时的第 3 min、5 min、10 min 和 20 min 时用网格漏勺捞出并立即称重 (此操作始终由同一实验员在固定位置作业), 将此时称得体重分别与实验开始时被

试鼠未游泳时体重相减, 以得到被试鼠在这些时间段里皮毛的吸水量, 吸水量占其体重的百分比即为其皮毛吸水率 (water absorption rate, WAR); 将各时间段内增加的皮毛吸水率分别除以该时间间隔, 就得到这些时间段内的平均皮毛吸水速率 (growth rate)。皮毛吸水率越小及其随着游泳时间增加的速率越低, 则表明该被试鼠的皮毛防水性能越高, 反之则越低; 皮毛吸水速率越小, 则表明单位时间内该被试鼠的皮毛吸水量越小, 其防水性持久度高, 反之则越低。

1.3.4 长时间游泳能力的测定 参照 Fish (1994)、Giannoni 等 (2001)、Santori 等 (2008) 的实验方法, 测试东方田鼠长时间游泳能力。按实验设计, 被试鼠单独游泳, 将其平稳地放入水中开始游泳, 同时用录像机全程录像。该实验一直持续, 直到被试鼠出现游泳困难和溺水状况不能继续正常游泳时, 则其实验结束。实验结束后观看摄像记录, 计算出被试鼠游泳的极限时长。在实验中被试鼠游泳的极限持续时间 (文中简称游泳时长) 越长, 则其长时间游泳的能力越大。

1.4 统计分析

实验数据用平均值 ± 标准误 (Mean ± SE) 表示。所有数据在统计分析前, 经正态分布 (Kolmogorov-Smirnov test) 和方差齐性检验 (Levene tests)。采用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 和独立样本 *t* 检验比较分析被试鼠不同性别的个体特征指标、游泳时长和皮毛吸水率测试指标; 使用 Pearson 相关分析检验被试鼠的游泳速度及游泳时长与其游泳时的皮毛吸水率及体重、体长、尾长和后足长特征的相关关系。依据数据的分布趋势, 采用线性方程分析被试鼠皮毛吸水率和游泳时长与其个体特征, 以分析东方田鼠的游泳能力与其皮毛防水性、日龄、体重、体长、尾长和后足长的关系。统计分析在 SPSS for Windows V20.0 软件中完成, 采用双尾检验, 显著性水平为 0.05。

2 结果

2.1 东方田鼠游泳行为描述

在此次实验的观察中,未发现东方田鼠具有与游泳相关的适应性专化身体特征。游泳时的身体细度比平均为 4.25 ± 0.06 , 无性别差异 ($t = 0.577, P > 0.05$)。本次实验东方田鼠个体特征见表 1。

东方田鼠主要在水面上游泳,也能潜水。此次实验中有 3 只被试鼠潜水 7 次,平均时长为 4.4 s,潜水速度约为 0.82 m/s。潜水个体潜水时双眼睁开,且四肢在身体两侧交替或同时划水,与其在水面上后肢几乎垂直于身体正下方的划水方式有所不同,且其在潜水过程中皮毛几乎未被打湿。

东方田鼠游泳时身体姿势为与水面平行,身体部分露出水面,头颈部亦保持水平,口一般没入水下,鼻自然露出水面,可自由开闭,且在稍微呛水时,能由其将水快速喷出(图 1)。东方田鼠在水中除了游泳运动外,还能长时间漂浮及在水面上保持不动。最初当其皮毛的防

水性能较好时,提供的浮力较大,因此其身体漂浮姿势与水面平行,随着皮毛吸水量的增长,其身体的后半部会不同程度地折叠没入水中。另外,在游泳一段时间后,漂浮时部分个体有将其尾长时间举出水面的行为。

东方田鼠划水姿势主要为狗刨式(dog paddle),且通常前肢收缩到颌下,以只用后肢交替划水为主;偶尔也使用前肢划水调整方向或保持游泳运动时身体平衡等;只有当其在冲刺和靠近游泳池壁等情况下才会同时使用四肢交替划水或同时划水。

东方田鼠游泳划水的动作过程可分为动力输出阶段和动力恢复阶段,组成一个完整的动作循环。在动力输出阶段其后肢以约 13 次/s 的频率向后划水,此时其脚掌和脚趾伸展;当其向后划水完成后,进入动力恢复阶段,此时其脚掌和脚趾收缩,当其缩回至接近腹部时又再次向后蹬出向后划水,以此循环往复。

东方田鼠的尾较短,游泳时并不用作推进力来源,但在游泳时其尾部可能具有部分舵的作用,以调节和矫正游泳的方向。在其较高速

表 1 东方田鼠个体特征(平均值 \pm 标准误)

Table 1 Physical characteristics of *Microtus fortis* (Mean \pm SE)

性别 Gender	样本量 Sample size	日龄(d) Age	体重(g) Body weight	体长(mm) Body length	后足长(mm) Hindfoot length	尾长(mm) Tail length
雌性 Female	10	118.40 \pm 33.34	48.41 \pm 2.06	113.70 \pm 1.92	24.00 \pm 0.00	52.50 \pm 1.15
雄性 Male	10	151.50 \pm 80.84	75.93 \pm 2.98	124.50 \pm 12.69	25.00 \pm 0.15	59.60 \pm 1.90
<i>P</i>	-	0.247	0.001	0.411	0.001	0.005



图 1 东方田鼠游泳行为

Fig. 1 The swimming behavior of *Microtus fortis*

游泳转向和刹车时会同时沿水平面迅速地折叠身体后部和尾巴, 充当舵和减速器的作用, 而当其漂浮在水面和低速游泳时, 大多通过四肢划水角度、频率和力度等运动调控措施, 进行精确的游泳转向, 其可在不移动的情况下连续转圈。东方田鼠在较高速游泳时亦能够较快较灵活地转向(约 1 s 内完成)。总之, 东方田鼠对运动速度及方向具有较为精确高效的控制, 因此其在水中活动时具有较高的机动性和运动能力。

2.2 东方田鼠游泳能力及其游泳时的皮毛防水性能

在本实验条件下, 东方田鼠的游泳速度约为 0.37 m/s, 不具有性别差异 ($t = 0.129, P > 0.05$)。在 20 °C 水温条件下, 东方田鼠具有平均约 5 h 以上长时间游泳的能力(表 2)。但其长时间游泳能力具有性别差异 ($t = 2.309, P < 0.05$), 雌性个体游泳时长比雄性的长约 2.71 h (表 2)。

在 20 °C 水温条件下, 东方田鼠游泳时皮毛具有一定的防水性, 且雌性个体的皮毛比雄性个体皮毛的防水性能更好(表 2)。

在 20 min 的游泳时间内, 东方田鼠的皮毛虽持续吸水, 但其吸水速率亦在持续降低(图 2)。其中, 雌性个体的皮毛吸水速率降低较雄性快, 平均增长约 0.13%/min, 且在 10 min 之后其皮毛吸水速率降为 0(图 2), 这意味着此时其皮毛几乎不再吸水。在长时间游泳实验中亦发现部分被试鼠游泳 5 h 以后, 其皮毛吸水量依然不足体重的 4%, 甚至其浸入水中的腹部皮肤一直保持着干燥状态。综上表明, 东方田鼠的皮毛具有防水性且可长时间保持良好。

另外, 由于东方田鼠在水中游泳时大量排便, 游泳 20 min 平均排便 18 粒, 减少了体重, 再加上其雌性个体的皮毛防水性能优异, 本就吸水不多, 且游泳 10 min 时其皮毛几乎已停止吸水, 这就导致游泳 20 min 时的皮毛吸水率反而比 10 min 时的降低了约 0.2(表 2), 这也导致其第 10 min 至 20 min 之间的皮毛吸水速率约为 -0.02(图 2)。

2.3 东方田鼠游泳能力及其游泳时的皮毛防水性能与其个体特征的相关关系

东方田鼠皮毛吸水速率总体呈降低趋势, 在 10 min 时已经很小且已几乎不再变化(图 2), 因此 10 min 之后的皮毛吸水率已经能体现出被试鼠的皮毛防水性能高低。故选择 20 min 的皮毛吸水率与其游泳能力和个体特征进行相关分析。

东方田鼠的游泳速度与其日龄、体重、体长、尾长和 20 min 时的皮毛吸水率皆不具有相关性(表 3)。

东方田鼠游泳 20 min 后, 其皮毛吸水率与其日龄、体重、尾长和后足长皆具有正相关性(表 3), 其中, 皮毛吸水率与其日龄具有最大的相关性 ($P < 0.01$), 相关系数为 0.865。回归分析结果表明, 皮毛吸水率与其日龄和体重存在极显著正相关关系, $y = 0.062x_1 + 0.099x_2 - 9.007$, x_1 表示日龄, x_2 表示体重, y 表示皮毛吸水率, $R^2 = 0.805, P < 0.01$ 。从回归方程中也可看出, 东方田鼠皮毛的防水性能随着其年龄和体重增加而降低。

东方田鼠的游泳时长与其日龄、体重、体长、尾长和皮毛吸水率皆具有负相关性(表 3), 其中, 游泳时长与皮毛吸水率具有最大的相关

表 2 东方田鼠皮毛吸水率和游泳时长(平均值 ± 标准误)

Table 2 The water absorption rate and total swimming time of *Microtus fortis* (Mean ± SE)

性别 Gender	样本量 Sample size	皮毛吸水率 Water absorption rate (%)				游泳速度 (m/s) Swimming speed	游泳时长 (h) Swimming time
		3 min	5 min	10 min	20 min		
雌性 Female	10	1.95 ± 0.16	2.72 ± 0.31	2.83 ± 0.39	2.63 ± 0.49	0.38 ± 0.02	8.43 ± 0.13
雄性 Male	10	4.12 ± 0.99	6.08 ± 1.54	7.17 ± 7.77	8.55 ± 2.08	0.36 ± 0.01	5.72 ± 0.95
<i>P</i>	-	0.044	0.046	0.028	0.013	0.489	0.033

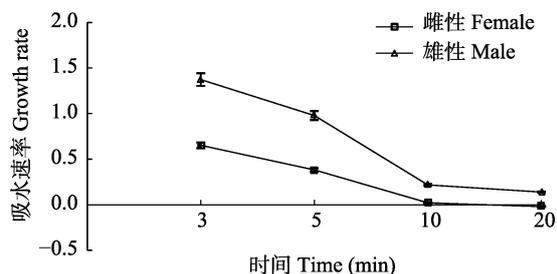


图 2 东方田鼠雌雄个体皮毛吸水速率对比图

Fig. 2 The fur water absorption growth rate of *Microtus fortis*

性 ($P < 0.01$), 相关系数为 -0.826 。回归分析结果表明, 其游泳时长与其皮毛吸水率存在极显著的负相关关系 ($y = -0.384x + 9.077$, x 表示皮毛吸水率, y 表示游泳时长, $R^2 = 0.682$, $P < 0.01$), 从回归方程中也可看出东方田鼠长时间游泳能力与其在游泳时的皮毛吸水率关系最为密切, 后者越高, 则东方田鼠的皮毛防水性能越低, 其能够游泳时长就越短, 长时间游泳的能力就越弱 (表 3)。

综上所述, 东方田鼠游泳时的皮毛防水性能与其年龄和体重的关系最为密切, 年龄和体重越大则其皮毛防水性能越差; 同时其皮毛防水性能又与长时间游泳能力最为密切, 皮毛防水性能越好则长时间游泳能力越强。

3 讨论

3.1 东方田鼠水生运动适应性特征

高度水栖的哺乳动物通常具有专化的游泳运动器官, 如鲸类和鳍脚类的动物具有鳍状肢或尾鳍 (Liwanag 2008)。半水栖哺乳动物则通常具有脚蹼, 可提高划水输出功率, 如麝鼠 (*Ondatra zibethicus*) 脚掌张开后, 其面积增加 55%, 可极大增加推动力的产生 (Fish 1984, 2001)。观察发现, 东方田鼠虽无具蹼的四肢, 但其四肢向后划水时脚掌和脚趾伸展以获取最大的推进力, 向前缩回时脚掌和脚趾收缩, 减小其产生的阻力。此外, 在水生哺乳动物一般具有减少流体阻力力学原则的身体设计 (Fish 2001)。东方田鼠游泳时身体的细度比值约为 4.25, 接近于阻力最小的身体设计最优值 4.5 (Blake 1983, Fish 1994), 表明其在水中游泳时, 身体形状和姿势符合该流体力学原则, 可极大减少其游泳时身体产生的阻力, 是适应水生运动的表现。

3.2 东方田鼠游泳行为

通常研究者认为, 会游泳的动物天生就会游泳 (Dagg et al. 1972, Fish 2001), 但这一般只有描述, 却缺乏具体的实验观察和验证, 因此关于游泳行为是否是动物的本能还需要更多

表 3 东方田鼠个体特征与其皮毛吸水率及游泳时长的相关关系

Table 3 The correlation between physical characteristics of *Microtus fortis* and water absorption rate, total swimming time

变量 Variable	游泳速度 Swimming speed (m/s)		皮毛吸水率 Water absorption rate (%)		游泳时长 Swimming time (h)	
	r	P	r	P	r	P
	日龄 Age (d)	-0.270	0.250	0.865	0.001	-0.677
体重 Body weight (g)	-0.242	0.304	0.684	0.001	-0.550	0.012
体长 Body length (mm)	-0.163	0.491	0.427	0.060	-0.471	0.036
尾长 Tail length (mm)	-0.309	0.185	0.542	0.014	-0.451	0.046
后足长 Hindfoot length (mm)	-0.139	0.559	0.447	0.048	-0.263	0.263
皮毛吸水率 Water absorption rate	-0.217	0.357	-	-	-0.826	0.001
游泳速度 Swimming speed	-	-	-0.217	0.357	0.280	0.232
游泳时长 Swimming time	0.280	0.232	-0.826	0.001	-	-

的验证。本实验的研究对象东方田鼠是在室内封闭种群中随机选择，皆无机学习游泳，但只要将其放进水中，在短暂的适应摸索之后，就能游泳，且不同个体的游泳行为表现基本一致。因此本实验证实东方田鼠天生就会游泳，游泳行为是其本能。

水可提供浮力，水生哺乳动物通常不用花费精力和能量去维持重心高度以及保持运动中重心的稳定性 (Fish 1994, 2016)，但动物在水中运动首先要解决浮力控制问题，高度水栖的哺乳动物大多主要依靠脂肪减小自身比重，获得稳定的中性浮力（在水中悬浮时的浮力），以及通过呼吸和运动灵活调控在水中的浮力大小，以便上浮和下潜运动 (Liwanag et al. 2012)。而小型水栖哺乳动物、半水栖哺乳动物和陆栖哺乳动物则因体型和生存方式的限制，主要依靠皮毛中的空气层和游泳行为及二者的结合提供浮力 (Johansen 1962, Dagga et al. 1972, Fish 1993)，但皮毛空气层易受水压的影响，使得动物在水下潜泳时不能自如控制浮力 (Fish 2000, Kvadsheim et al. 2010)，因而半水栖和陆栖哺乳动物通常主要在水面和浅层水中活动相对较短的时间 (Fish 2001, Fish et al. 2002, Liwanag 2008)。本研究表明，东方田鼠亦主要在水面游泳活动。

小型哺乳动物主要以狗刨式游泳为主 (Fish 2001)，但具体的划水姿势通常具有高度的多样性，如尾长的种类通常会使用尾左右摆动和后肢划水配合作为游泳时推进力来源；而一些研究者认为半水栖小型哺乳动物一般只采用一对前肢或后肢交替划水，从而避免四肢同时划水产生运动和水流方面的相互干扰 (Dagg et al. 1972, Fish 1993, 2000)。经作者在实验室和野外对东方田鼠游泳行为的观察发现，其游泳划水姿势几乎都是狗刨式，且以只用后肢交替划水为主，这可能是其较高水生运动适应的表现；其尾并不用作推进力来源，但可能具有部分舵的作用，以调节和矫正交替划水产生的偏向，这在半水栖的小型哺乳动物当中已有

报道 (Fish 1982a)。

半水栖小型哺乳动物在狗刨式泳姿下四肢划水过程通常可分动力输出阶段和动力恢复阶段 (Fish 1984, Webb 1988, Fish 2000)，在动力输出阶段，动物划水的脚掌伸展张开增加横截面积，以获得最大的输出功率，而在动力恢复阶段，其脚掌等部位收缩减少横截面积，以减少负面做功，避免输出功率受损，如麝鼠的脚趾间具蹼，当其脚掌张开后，其面积增加 55%，可极大地增加推动力产生 (Fish 1984, 2001)。本研究表明，东方田鼠游泳时四肢划水过程与麝鼠等半水栖小型哺乳动物一致，在水中可高效运动，说明其水生运动适应程度较高。

小型哺乳动物在游泳时身体姿势也各有不同。通常水生适应程度较高的在水面游泳时身体通常保持水平，可减少其游泳运动时身体带来阻力 (Webb 1988, Fish 1993)，而水生适应程度较低的小型哺乳动物最初皮毛吸水量少，浮力尚可维持时其身体能够保持水平，而随着皮毛提供的浮力逐渐丧失时，其身体逐渐以与水面一定角度没入水中，以增加排水量，补偿浮力，而其游泳运动时阻力也逐渐增加，到最后其身体与水面呈垂直角度时，几乎只能通过划水维持在水中的漂浮，而不再能移动 (Dagg et al. 1972, Fish 1993)。本实验发现，东方田鼠一般保持水平身体姿势，而当其皮毛吸水量较高时，并不如其他小型哺乳动物一样将身体以一定的角度没入水中，而是将其身体后半部分逐渐折叠没入水中，以补偿浮力，当其再次需要游泳移动时，又将其折叠的身体后半部分伸展保持身体与水面平行，这种行为模式暂未见报道。

3.3 东方田鼠游泳能力及其游泳时的皮毛防水性能

动物在水面游泳时游泳速度普遍不高，因为在水面上游泳会产生波浪阻力，速度越快则波浪阻力越大，如身长约 3 m 的海豚在水中的速度可达 6 m/s 或者更高，而在水面游泳的理论速度最大仅能约 2 m/s (Fish 1993, Law et

al. 2010)。小型哺乳动物虽以水面游泳为主，但当其需要高速移动时，也会短暂潜水游泳，如水獭 (*Lutra lutra*) 捕鱼和麝鼠逃生时会潜水游泳 (Williams 1989, Fish 1994)。本实验中东方田鼠体长较小，平均不到 150 mm，因而更易受到波浪阻力的影响，其游泳速度平均约为 0.37 m/s，而体长平均约为 280 mm 的泳鼠 (*Nectomys squamipes*)，其在水面游泳的速度平均可达 0.45 m/s (Giannoni et al. 2001, Santori et al. 2008)。东方田鼠亦可潜水游泳，作者在野外和录像资料中发现其在逃生时会急速跳入水中潜泳逃生，且其在水下游速几乎比在水面上的快 2 倍。

小型哺乳动物在水中受到能量代谢平衡和保持体温恒定的限制，一般不能在水中进行过长时间活动 (Fish et al. 2002, Liwanag 2008)；同时这类动物在水中主要依靠其皮毛作为热绝缘层以及皮毛中的空气层提供浮力，而皮毛的防水时间有限且易受到水压的影响，亦极大限制了该类动物在水中的活动时间 (Fish 1982b, Lode 1999, Liwanag 2008, Helena et al. 2009)。但本研究表明，在 20 °C 水温条件下，东方田鼠具有平均约 5 h 以上长时间游泳的能力，而其雌性个体的平均游泳时长更是达到了 8 h 以上，这远高于 24 种陆栖小型哺乳动物的游泳时长 (平均约 0.2 h，最大值不超过约 0.8 h) (Fish 1979, Giannoni et al. 1994, 2001, Nicolas et al. 2006, Santori et al. 2008, Helena et al. 2009)。

3.4 游泳时的皮毛防水性能

小型哺乳动物在水中主要依靠皮毛及其蕴含的空气层作为热绝缘层和浮力来源 (Sokolov 1962, Fish 1994, Fish et al. 2002)，因此毛发防水性能直接影响小型哺乳动物的游泳表现，与其游泳能力通常呈正相关，因此一般将小型哺乳动物在游泳时的皮毛吸水量作为判断其游泳能力的关键指标之一 (Hickman et al. 1986, Fish 2001, Giannoni et al. 2001, Nicolas et al. 2006, Santori et al. 2008)。半水栖小型哺乳动物普遍具有防水性能优越的皮毛，而陆栖小型

哺乳动物则一般皮毛的防水性能较差，游泳能力也远不如半水栖的种类 (Fish et al. 2001, Liwanag et al. 2012)，如水鼯鼠 (*Neomys fodiens*) 比该属陆栖种类具有防水性能更好的皮毛和更佳的游泳能力 (Helena et al. 2009)。本研究表明，东方田鼠具有防水性能优异的皮毛，游泳 5 min 后的皮毛吸水率约为 4%，与半水栖动物泳鼠属 (*Nectomys*) 的 *N. rattus* 和 *N. squamipes* 的皮毛防水性能相当 (Santori et al. 2008)，且东方田鼠雌性个体的皮毛防水性能极其优异，游泳 20 min 后的皮毛吸水量也仅占体重的 2.6%。而这样防水性能优异的皮毛，能够为东方田鼠在水中活动提供足够和较稳定的浮力，以及大幅减少热量散失，使其在水中活动的可能时间极大增加，这可能是其具有极其优异的长时间游泳能力的关键适应。

3.5 东方田鼠游泳能力及其游泳时的皮毛防水性能与其个体特征的相关关系

Wilber (1958) 首先提出小型啮齿类体重大小与其长时间游泳能力呈负相关，随后一些研究结果支持该观点 (Hickman et al. 1986, Giannoni et al. 1993)，但随后 Giannoni 等 (1994, 2001) 在研究不同属的掘地类鼯鼠的长时间游泳能力时发现，虽然这些鼯鼠之间体重无显著差异，而它们的长时间游泳能力却有显著差异，鼯鼠 *Microtus (Terricola) gerbei* 的体重非常小，但其长时间游泳能力却没有预期中的强，因此将体重、体型作为小型哺乳动物长时间游泳能力强弱的判断标准还有待进一步研究考证。

本研究表明，东方田鼠游泳时的皮毛防水性能与其长时间游泳能力极显著正相关，同时其体重与皮毛防水性能及长时间游泳能力呈负相关，这与之前的大量研究结果相符 (Hickman et al. 1986, Giannoni et al. 2001, Fish 2001, Nicolas et al. 2006, Santori et al. 2008, Liwanag et al. 2012)，但亦发现东方田鼠的年龄与皮毛防水性能和长时间游泳能力具有显著负相关性。东方田鼠的体重、体型一般随着其年龄增

长而变大(胡忠军等 2006b), 这可能是体重和年龄皆与其游泳时皮毛防水性能和长时间游泳能力显著负相关的原因。但东方田鼠的体重随年龄增长的规律不是绝对的, 如雌性个体成年后的体重、体型生长速度和量皆小于雄性个体(胡忠军等 2006b), 且本实验中东方田鼠雌性的年龄和体重不具有相关性, 因此年龄和体重与其长时间游泳能力和皮毛防水性能的关系需进一步的实验分析确定。

另外, 之前的研究表明, 小型哺乳动物的皮毛防水性能和长时间游泳能力与个体的性别无关(Dagg et al. 1972, Giannoni et al. 1994, 2001, Nicolas et al. 2006, Santori et al. 2008, Helena et al. 2009)。而本实验结果表明, 东方田鼠不论在长时间游泳能力方面还是在其皮毛防水性能方面都存在性别差异, 且这两方面皆与其体重和日龄呈负相关, 而东方田鼠雌性体重、体型都比其雄性小, 同时本实验中雄性样本平均年龄较雌性大, 这可能是造成本实验结果性别差异的原因。因此, 长时间游泳能力和皮毛防水性能是否与性别有直接关系, 尚需进一步研究分析。

综上, 东方田鼠是一种具有较高程度水生运动适应, 在水中有较强运动能力和长时间游泳能力的小型哺乳动物, 这对其适应偏湿生境中大量的水环境具有重要意义。

参 考 文 献

- Blake R W. 1983. Energetics of leaping in dolphins and other aquatic animals. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 63(1): 61–70.
- Dagg A I, Windsor D E. 1972. Swimming in northern terrestrial mammals. *Canadian Journal of Zoology*, 50(1): 117–130.
- Fish F E. 1979. Thermoregulation in the muskrat (*Ondatra zibethicus*): The use of regional heterothermia. *Comparative Biochemistry & Physiology Part A: Physiology*, 64(3): 391–397.
- Fish F E. 1982a. Function of the compressed tail of surface swimming Muskrats (*Ondatra zibethicus*). *Journal of Mammalogy*, 63(4): 591–597.
- Fish F E. 1982b. Aerobic energetics of surface swimming in the Muskrat *Ondatra zibethicus*. *Physiological Zoology*, 55(2): 180–189.
- Fish F E. 1984. Mechanics, power output and efficiency of the swimming muskrat (*Ondatra zibethicus*). *Journal of Experimental Biology*, 110(5): 183–201.
- Fish F E. 1993. Comparison of Swimming Kinematics between Terrestrial and Semiaquatic *Opossums*. *Journal of Mammalogy*, 74(2): 275–284.
- Fish F E. 1994. Influence of hydrodynamic-design and propulsive mode on mammalian swimming energetics. *Australian Journal of Zoology*, 42(1): 79–101.
- Fish F E. 2000. Biomechanics and energetics in aquatic and semiaquatic mammals: *platypus* to whale. *Physiological & Biochemical Zoology*, 124(6): 683–698.
- Fish F E. 2001. Mechanism for evolutionary transition in swimming mode by mammals // Mazin J M, Vignaud P, de Buffrénil V. *Secondary Adaptation of Tetrapods to Life in Water*. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 261–287.
- Fish F E. 2016. Secondary evolution of aquatic propulsion in higher vertebrates: validation and prospect. *Integrative & Comparative Biology*, 56(6): 1285–1297.
- Fish F E, Smelstoy J, Baudinette R V, et al. 2002. Fur doesn't fly, it floats: buoyancy of hair in semi-aquatic mammals. *American Zoologist*, 41(6): 1444.
- Giannoni S M, Borghi C E, Laconi M. 2001. Swimming ability of the European fossorial vole *Microtus (T.) gerbei* under different laboratory conditions. *Mammalia*, 65(2): 143–150.
- Giannoni S M, Borghi C E, Martínez-Rica J P. 1993. Swimming ability of a fossorial iberic vole *Microtus (Pitymys) lusitanicus* (Rodentia: Microtinae). *Mammalia*, 57(3): 337–340.
- Giannoni S M, Borghi C E, Martínez-Rica J P. 1994. Swimming ability of the Mediterranean pine vole *Microtus Terricola duodecimcostatus*. *Acta Theriologica*, 39(3): 257–265.
- Helena M S, Leszek R. 2009. Differences in swimming and diving abilities between two sympatric species of water shrews: *Neomys anomalus* and *Neomys fodiens* (Soricidae). *Journal of Ethology*, 27(3): 317–325.
- Hickman G C, Machiné C. 1986. Swimming behaviour in six species

- of African rodents (Cricetidae, Muridae). *Acta Theriologica*, 31(33): 449–466.
- Johansen K. 1962. Buoyancy and insulation in the Muskrat. *Journal of Mammalogy*, 43(1): 64–68.
- Kvadsheim P H, Aarseth J J. 2010. Thermal function of phocid seal fur. *Marine Mammal Science*, 18(4): 952–962.
- Law T C, Blake R W. 2010. Swimming behaviors and speeds of wild dall's porpoises (*Phocoenoides dalli*). *Marine Mammal Science*, 10(2): 208–213.
- Liwanag H E. 2008. Fur versus blubber: a comparative look at marine mammal insulation and its metabolic and behavioral consequences. USA: PhD dissertation, University of California, Santa Cruz, CA.
- Liwanag H E, Berta A, Costa D P, et al. 2012. Morphological and thermal properties of mammalian insulation: the evolutionary transition to blubber in pinnipeds. *Biological Journal of the Linnean Society*, 107(4): 774–787.
- Lode T. 1999. Comparative measurements of terrestrial and aquatic locomotion in *Mustela lutreola* and *M. putorius*. *Zeitschrift Für Säugetierkunde*, 64(2): 110–115.
- Nicolas V, Colyn M. 2006. Swimming ability of 5 species of African rainforest murid rodents in relation to their habitat preferences. *Zoological Studies*, 45(2): 264–268.
- Santori R T, Vieira M V, Rochabarbosa O, et al. 2008. Water absorption of the fur and swimming behavior of semiaquatic and terrestrial Oryzomine Rodents. *Journal of Mammalogy*, 89(5): 1152–1161.
- Sokolov W. 1962. Adaptations of the mammalian skin to the aquatic mode of life. *Nature*, 195(4840): 464–466.
- Webb P W. 1988. Simple physical principles and vertebrate aquatic locomotion. *American Zoologist*, 28(2): 709–725.
- Wilber C G. 1958. Biological similarity and swimming time in rodents. *Anatomical record*, 131(1): 608–609.
- Williams T M. 1989. Swimming by sea otters: adaptations for low energetic cost locomotion. *Journal of Comparative Physiology A*, 164(6): 815–824.
- 郭聪, 王勇, 陈安国, 等. 1997. 洞庭湖区东方田鼠迁移的研究. *兽类学报*, 17(4): 279–286.
- 胡忠军, 王勇, 郭聪, 等. 2006a. 中国东方田鼠生物生态学研究进展. *中国农学通报*, 22(12): 307–312.
- 胡忠军, 王勇, 刘其根, 等. 2006b. 东方田鼠两亚种幼体生长特征参数的比较. *动物学杂志*, 41(5): 32–39.
- 李波, 王勇, 张美文, 等. 2008. 洞庭湖区东方田鼠种群暴发期间的行为特征观察. *动物学杂志*, 43(2): 57–63.
- 武正军, 陈安国, 李波, 等. 1996. 洞庭湖区东方田鼠繁殖特性研究. *兽类学报*, 16(2): 142–150.
- 郑智民, 姜志宽, 陈安国. 2008. 啮齿动物学. 2 版. 上海: 上海交通大学出版社, 204–205.