



研究生用书

啮齿动物 生物学

Rodent Biology

● 施大钊 王登 高灵旺 编著



中国农业大学出版社
CHINA AGRICULTURAL UNIVERSITY PRESS



研究生用书

啮齿动物 生物学

R odent Biology

● 施大钊 王 登 高灵旺 编著



中国农业大学出版社

CHINA AGRICULTURAL UNIVERSITY PRESS

图书在版编目(CIP)数据

啮齿动物生物学/施大钊,王登,高灵旺编著. —北京:中国农业大学出版社,2008.12
ISBN 978-7-81117-567-7

I. 啮… II. ①施…②王…③高… III. 啮齿目-动物学-高等学校-教材
IV. Q959.837

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2008)第 148557 号

书 名 啮齿动物生物学

作 者 施大钊 王登 高灵旺 编著

策划编辑 席 清

责任编辑 孟 梅

封面设计 郑 川

责任校对 陈 莹 王晓凤

出版发行 中国农业大学出版社

社 址 北京市海淀区圆明园西路 2 号

邮政编码 100193

电 话 发行部 010-62731190,2620

读者服务部 010-62732336

编辑部 010-62732617,2618

出 版 部 010-62733440

网 址 <http://www.cau.edu.cn/caup>

e-mail cbsszs@cau.edu.cn

经 销 新华书店

印 刷 北京鑫丰华彩印有限公司

版 次 2008 年 12 月第 1 版 2008 年 12 月第 1 次印刷

规 格 787×980 16 开本 21.75 印张 395 千字

印 数 1~1 000

定 价 31.00 元

图书如有质量问题本社发行部负责调换

出版说明

我国的研究生教育正处于迅速发展、深化改革时期,研究生教育要在研究生规模和结构协调发展的同时,加快教学改革步伐,以培养高质量的创新人才。为加强和改进研究生培养工作,改革教学内容和教学方法,充实高层次人才培养的基本条件和手段,建设研究生培养质量基准平台,促进研究生教育整体水平的提高,中国农业大学通过一系列的改革、建设工作,形成了一批特色鲜明的研究生教学用书,本书是其中之一。特别值得提出的是本书得到了“北京市教育委员会共建项目”专项资助。

建设一批研究生教学用书,是研究生教育教学改革的一次尝试,这批研究生教学用书,以突出研究生能力培养为出发点,引进和补充了最新的学科前沿进展内容,强化了研究生用书在引导学生扩充知识面、采用研究型学习方式、提高综合素质方面的作用,必将对提高研究生教育教学质量产生积极的促进作用。

中国农业大学研究生院

2008年1月

前 言

《啮齿动物生物学》主要面向全国高等农林院校的植保类(含植物病理学、农业昆虫与害虫防治、植物检疫与农业生态健康)、公共卫生、环境保护、森林草原保护、动物生态学等专业的研究生及相关领域的专业工作者。

为了适应当前教育、教学改革的要求,提倡学生自主学习,适应课堂教学学时压缩、现代化教学手段的利用及课堂信息量增大的特点,在编写中力求做到:

①具有广泛的适用性。本书以啮齿动物为主要对象,论述该类群的基本理论,在此基础上对啮齿动物的形态、分类、生理、生态、生活习性、分布、数量变动以及预警监测、试验方法等做了较为详细的叙述。因此,本书既侧重于啮齿动物的基础生物学,又可根据需要选择相关内容。

②强调啮齿动物生物学的各分支学科的基本理论在实际研究中的应用,在保持学科系统性、科学性、先进性方面做了尝试。本书以论述啮齿动物机体机能特征、生理功能为主,特别强调对啮齿动物基本知识的介绍,以及数量变动机制、生理和生态的调节及其规律的论述。书中还以一定的篇幅介绍了本学科研究领域的新理论、新发现、发展趋势及前沿、交叉性学科的新进展,以拓宽知识面。

③增强生物学理论的直观性、可读性。本书尽量使用图、表,以求表达得更为清晰。在书中列出了有关的生物学基本概念及其试验方法,期望得到举一反三的效果。

本书的编者长期工作在教学、科研第一线,积累了一定的教学经验。编写过程参考了国内外各分支学科的发展以及有关啮齿动物的学术论文和文献、专著。在编写过程中得到中国农业大学研究生院和农学与生物技术学院领导的大力支持。中国疾病预防控制中心汪诚信教授对本书的编写给予了极大的关怀。编者的研究生们对编写工作也给予了许多帮助,其中秦娇、吕晓辉的贡献尤为突出,在此一并表示诚挚的谢意。

本书的编写得到国家自然科学基金(批准号 30571229)、“十一五”科技支撑项目(2006BAD16B04、2005BA52A05)及鼠类种群生殖调控与不育控制机理(2007CB109105)等赞助。

限于编者水平,书中难免有错误和不足之处,诚恳希望读者能对本书提出批评和改进的意见。

编 者

2008年10月于北京

目 录

第一章 啮齿动物形态	1
第一节 啮齿动物外形	1
第二节 皮肤	2
第三节 肌肉	4
第四节 骨骼	6
第五节 啮齿动物解剖	11
第六节 啮齿动物测量	19
第七节 啮齿动物标本制作方法	21
第二章 啮齿动物的生命机理	25
第一节 生理调节	25
第二节 消化生理	27
第三节 呼吸生理	30
第四节 循环生理	33
第五节 神经生理	36
第六节 排泄	38
第七节 内分泌	41
第八节 生殖生理	47
第三章 啮齿动物分类	60
第一节 我国啮齿动物科特征	61
第二节 其他鼠形动物	70
第三节 我国啮齿动物分科、属检索	74
第四节 我国啮齿动物各属的分种检索	82
第四章 啮齿动物演化	98
第一节 演化概述	98
第二节 亚目的演化	99
第三节 啮齿动物演化树	109
第四节 我国啮齿动物区系演化	110

第五节 我国啮齿动物区系的形成	111
第六节 我国啮齿目现生种的变迁	114
第五章 啮齿动物生活习性	124
第一节 啮齿动物栖息环境	124
第二节 食物	128
第三节 活动规律	133
第四节 洞穴	139
第五节 越冬	141
第六节 迁移	142
第七节 啮齿动物社群	148
第八节 繁殖	154
第九节 发育	161
第十节 啮齿动物的行为	162
第六章 啮齿动物地理分布	170
第一节 啮齿动物的分布	170
第二节 动物区系与我国啮齿动物区划	172
第三节 三大自然环境与啮齿动物分布的关系	173
第四节 我国农业害鼠的分布与地理区划	177
第五节 鼠类生态地理群	187
第七章 啮齿动物的数量动态	194
第一节 种群的特征	194
第二节 种群的数量增长	200
第三节 啮齿动物种群数量波动	209
第四节 种群数量平衡及其调节理论	218
第八章 鼠类预警监测	231
第一节 啮齿动物数量预测原理	231
第二节 啮齿动物调查方法	238
第三节 啮齿动物种群预测	251
第九章 啮齿动物研究方法	281
第一节 啮齿动物活动行为观察	281
第二节 标志重捕法	283
第三节 昼夜和季节活动研究	286

第四节	啮齿动物社群行为调查方法·····	289
第五节	啮齿动物的抓取与固定·····	293
第六节	动物繁殖实验方法·····	297
第七节	啮齿动物去势方法·····	308
第八节	药物试验方法·····	313
第九节	药物毒性试验方法·····	317
第十节	药物长期毒性观察的动物试验方法·····	323
第十一节	药物生殖毒性试验·····	327

第一章 啮齿动物形态

啮齿动物(glires)是鼠形动物的泛称,包括自然分类系统中的啮齿目(Rodentia)和兔形目(Lagomorpha)两个目。此外,食虫目(Insectivora)的一些种类由于形态和习性与啮齿动物接近也被列入广义的啮齿动物范围,与啮齿目、兔形目合称为鼠形动物;而狭义的啮齿动物仅指啮齿目。全世界已知哺乳动物有 4 321 种(Corbet,1986),其中啮齿目 1 738 种,兔形目 70 多种,食虫目 350 多种。因此,啮齿动物是哺乳动物中种类最多、分布最广、数量最大的类群。我国已知的啮齿动物包括兔形目有 200 种左右以及食虫目鼯鼠类 9 种。

第一节 啮齿动物外形

在自然分类系统中啮齿动物属哺乳纲(Mammalia)啮齿目,最主要的形态特征为上、下颌各有 1 对锄状门齿(incisor),无犬齿(canine),取代犬齿的位置是齿隙(diastem)。兔形目(Lagomorpha)与啮齿目的门齿相似,不同的是兔形目有 2 对上门齿,且为前后排列(图 1-1)。

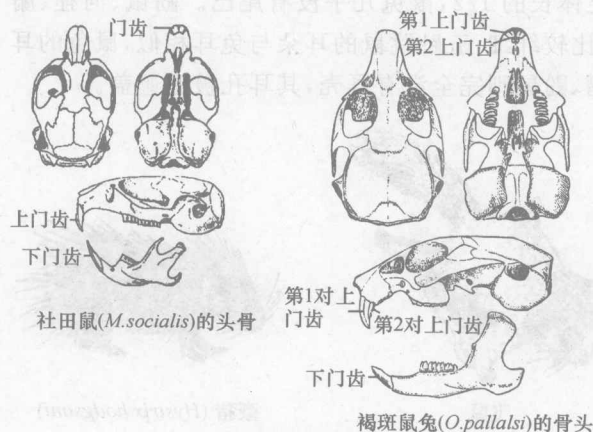


图 1-1 啮齿目与兔形目门齿比较

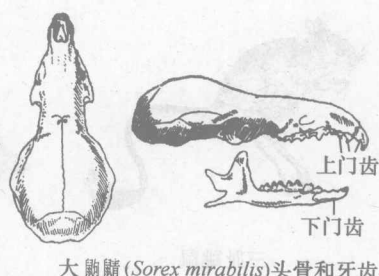


图 1-2 食虫目(鼯鼠)的门齿

食虫目(Insectivora)大多数鼯鼠类的外形与啮齿动物极相近,但鼯鼠有 3 对上门齿,且有犬齿,无齿隙(图 1-2),这是区别两者的关键。

啮齿动物的外形可分为头(head)、颈(neck)、躯干(body)、尾(tail)和四肢

(limbs)。躯干的腹侧面以胸膈(diaphragma)为界,前面是胸部(breast),后面是腹部(abdomen);背侧面则分为背部(waist)、腰部(haunch)和臀部(buttock)。前肢从上至下为上臂(upper arm)、前臂(forearm)和前足(front foot),后肢由大腿(thigh)、小腿(calf)和后足(behind foot)组成。



图 1-3 啮齿动物的外形

啮齿动物在演化历程中随着生活环境及适应特点的不同,其外形发生了很大改变。如跳鼠、林跳鼠的后足长度远大于前足;豪猪背毛变为棘刺;鼯鼠的前后肢间的皮肤延长,特化为皮膜,借此它们可以从高处向低处滑翔;鼯鼠则由于长期生活在地下,其眼、耳均退化,前爪则特别发达,其长度大于指长。

啮齿动物的身体各部分均随着种类的不同而有所区别。例如,鼠科动物的尾长大多大于体长,仓鼠的尾长不足体长的 $1/2$,鼠兔几乎没有尾巴。鼯鼠、河狸、麝鼠身体十分粗壮,而家鼠、姬鼠就比较纤细;五趾跳鼠的耳朵与兔耳相似,鼠兔的耳朵为圆形,黄鼠的耳壳仅留有皮褶,鼯鼠则完全没有耳壳,其耳孔被毛遮盖。



图 1-4 啮齿动物体形多样性(三趾跳鼠、飞鼠、豪猪)

第二节 皮肤

啮齿动物的皮肤(skin)由表皮(epidermis)、真皮(dermis)和皮下组织

(hypodermis)构成。大部分皮肤有毛密布,有皮脂腺(sebaceous gland),局部有汗腺(sweat gland)。

表皮仅有3~4层细胞,分为基底层(stratum basale)、棘细胞层(stratum spinosum)、颗粒层(stratum granulosum)和角质层(stratum comeum)。幼鼠皮肤常缺少颗粒层。唇部和脚掌的皮肤较厚。趾垫处表皮较厚,10~13层。雌性鼠背皮的基底层厚度和皮脂腺的大小随性周期有明显变化。动情前期皮脂腺最大;动情期明显变薄,皮脂腺也相应减少;动情后期基底层最薄,皮脂腺也最小;间期基底层开始增厚,皮脂腺也随之增大。

真皮为致密的纤维,细胞含量较高。全身皮肤除尾部外,在真皮和皮下组织中都有很多肥大细胞。

皮下组织的疏松结缔组织在正常营养状况下只有中度的脂肪沉积,多为白脂肪,但在温带或寒冷地区颈的腹侧、腋下、两肩胛骨之间、胸廓上口和腹股沟等部位有棕色脂肪沉积。这种脂肪组织呈淡棕色、分叶、结构致密,外观很似腺体,为棕色脂肪组织(brown fat tissue)。

啮齿动物的被毛起着保暖作用,其颜色以深褐色为主,这是因为早期的啮齿动物是在夜间生活的。但随着各种啮齿动物对环境的适应,逐渐演化成各种颜色。如生活在干旱地区的种类背毛大多为沙黄色,腹毛为白色;林间生活的种类则会形成多种鲜艳的条纹。啮齿动物的毛分为硬毛(bristle hair)、针毛(awn hair)和绒毛(under hair)。硬毛最长,毛根粗,主要生长在背部。针毛较细约为硬毛的1/2~3/4,依照一定的方向生长,具有保护作用。绒毛长度仅为硬毛1/3,位于针毛的下层,无毛向。大多数啮齿动物有春秋更换毛的情况。

触须(tactile hair)是啮齿动物的感觉器官,按一定的方式排列(图1-5)。触须对啮齿动物确定方位起着重要的作用。每侧上唇有50~60根,水平方向排列为8~10行,由鼻向后沿上唇分布。触须的长短不一,由吻端向后逐渐加长。触须的神经末梢丰富而多样。

啮齿动物的皮肤腺有皮脂腺(sebaceous gland)、汗腺(sweat gland)和乳腺(mammary gland)。

皮脂腺一般都分布在毛囊周围。在口角部分、包皮和乳头周围有特化的皮脂腺。



图1-5 触须结构图

(引自杨安峰等,1985)

鼠的汗腺只局限于足垫的皮肤。汗腺的分泌部位于真皮的深层和皮下组织,导管短而弯曲。汗腺上皮只有一种细胞类型。

乳腺组织包埋在皮下组织中,由结缔组织隔与胸壁和腹壁松松地相连。胸区中部、后部和腹区腺组织与真皮紧紧地相连。

乳头(teat)呈尖圆锥形,高出周围皮肤 1.5~2 mm,基部有一个深陷的表皮褶包围着。雌鼠在哺乳期间乳头明显,其他时期隐于毛下。雄性鼠乳腺区有少量腺组织,乳头发育极差。

覆盖半月形鼻孔的皮肤表皮厚,角化程度高,无毛和皮脂腺。

雄性阴囊的皮肤非常薄,毛很稀疏。表皮褶皱,并覆以松散的角化层。真皮和皮下组织的结缔组织疏松,含多细小的肌纤维和细胞,富含血管。繁殖期间雄鼠的睾丸降入阴囊,这是易于区别性别的时期。非繁殖期间雄鼠的睾丸收回腹腔,从外形很难简单地区别两性。

啮齿动物的足掌、蹠部及足垫的皮肤无毛和无皮脂腺。表皮增厚,高度角质化,特别是垫皮。前肢 5 个趾垫,3 个掌垫和两个腕垫。后肢 5 个趾垫,4 个蹠垫和 2 个附垫。垫皮有汗腺。汗腺的弯曲部包埋在沉积于皮下组织的脂肪组织中。

啮齿动物的趾端指具有爪(claw)。

第三节 肌肉

鼠的肌肉(muscles)和其他哺乳动物一样,分为皮肤、头肌、颈肌、躯干肌和四肢肌等。啮齿动物的肌肉结构与功能复杂,特别是运动肌肉强化,表现在四肢肌肉和咀嚼肌的运动灵活、有力。啮齿动物体内的肌肉一般分为 3 类。其一为躯体肌肉,附着于骨骼上,有横纹能随意运动,称为横纹肌(又称骨骼肌或随意肌)。其二为心肌,是构成心脏的肌肉。其三为构成胃、肠、血管等内脏器官壁的肌肉,称为平滑肌。在以上 3 种肌肉中,以横纹肌所占比例最大,是构成其肌肉系统的主体。因此,在解剖学中即以横纹肌为主要对象。横纹肌一般呈纺锤形,但也有薄片状或扇形的肌肉。啮齿动物全身的肌肉有 500 多块,主要肌群可分为头部、躯干部、前肢与后肢肌肉。

(一)浅层肌(图 1-6)

1. 斜方肌(m. trapezius)

为扁平三角形肌,在脊柱两侧广阔分布,并分为颈、背两部。颈部斜方肌起自枕骨和颈椎的棘突,止于肩胛骨结节。背部斜方肌起自胸椎的棘突韧带,止于肩胛骨(肩胛冈)。斜方肌是盖于背、颈部表层的肌肉。

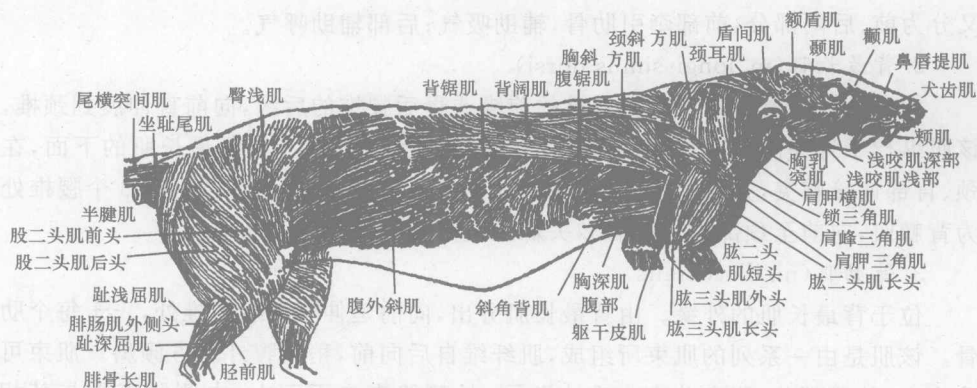


图 1-6 浅层肌(外侧面)(引自杨安峰等,1985)

2. 菱形肌(m. rhomboideus)

位于斜方肌的深处,分布较广泛。分为两部分:颈部起自枕骨、颈椎的棘突;背部起自1~7胸椎的棘突,它们都止于肩胛骨上缘内侧面。

3. 背阔肌(m. latissimus dorsi)

分布在胸腔的外侧,自脊柱的腰椎处,向前伸向前臂的宽阔肌板。肌腱止于肱骨体的内侧面。

(二) 深层肌(图 1-7)

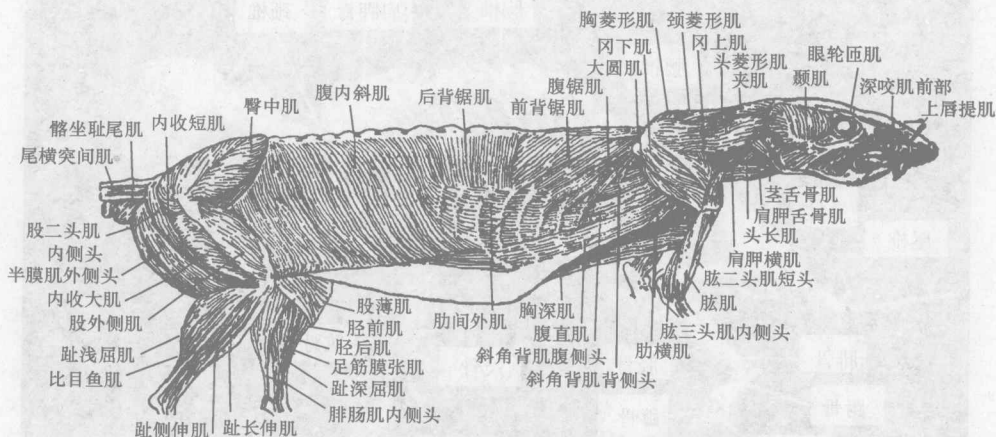


图 1-7 深层肌(外侧面)(引自杨安峰等,1985)

1. 上锯肌(m. serratus dorsalis)

由背部脊柱筋膜发生的薄肌,分布于胸腔的侧壁。由于该肌腹侧缘成锯齿状故称锯肌。止于第4~12肋骨的外侧面。上锯肌位于菱形肌和背阔肌的内部。它

又分为前、后两部分：前部牵引肋骨，辅助吸气；后部辅助呼气。

2. 背最长肌(m. longissimus dorsi)

为全身最长的肌肉。起自荐椎的前缘或最后腰椎的后缘，向前直伸展到颈椎，该肌纵行于脊柱两侧。在颈部还有颈最长肌和头最长肌。在背最长肌的下面，在颈、背部连接棘突，并楔入相当多的发达的棘肌。在最后3个胸椎至前3个腰椎处为背棘肌，向前至颈部为颈棘肌和头棘肌，直至枕骨。

3. 髂肋肌(m. iliocostalis)

位于背最长肌的外缘。由背最长肌分出，向前延伸至最后颈椎处，止于每个肋骨。该肌是由一系列的肌束所组成，肌纤维自后向前，稍向腹外侧方倾斜。肌束可分为内、外两部分，肌束分布方向也不同，外侧肌束自下而上，内侧肌束则与其相反。有些动物颈部的髂肋肌已退化，在腰部则很发达。

第四节 骨 骼

骨骼(skeleton)的主要功能是支持身体使其保持一定的外形；保护身体的柔软器官，如心脏、脑、肺等；在运动时起杠杆作用并具有造血机能参与体内的新陈代谢。骨骼在生长发育过程中会逐渐老化，因而啮齿动物的老体骨骼钙化程度高。骨骼的形态，尤其是头骨的形态对种的确认具有重要意义。

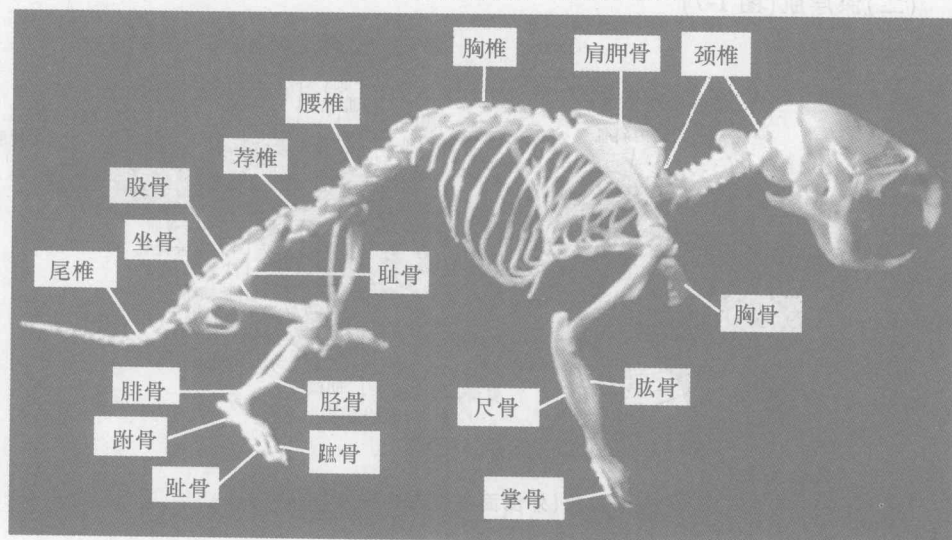


图 1-8 仓鼠的全身骨骼

啮齿动物的全身骨骼分为中轴骨和附肢骨。中轴骨包括头骨、脊柱、肋骨和胸

骨。附肢骨包括肩带、腰带和前后肢骨。头骨骨片形态,例如顶间骨的有无,骨缝棱嵴是否突起,以及牙齿的数量,臼齿形态特征是分类的依据。因而认识头骨构造及牙齿的齿式与形态特征是必要的。

一、头骨

啮齿动物的头骨(skull)包括颅骨(neurocranium)与下颌骨(splanchnocranium)两大部分(图 1-9)。

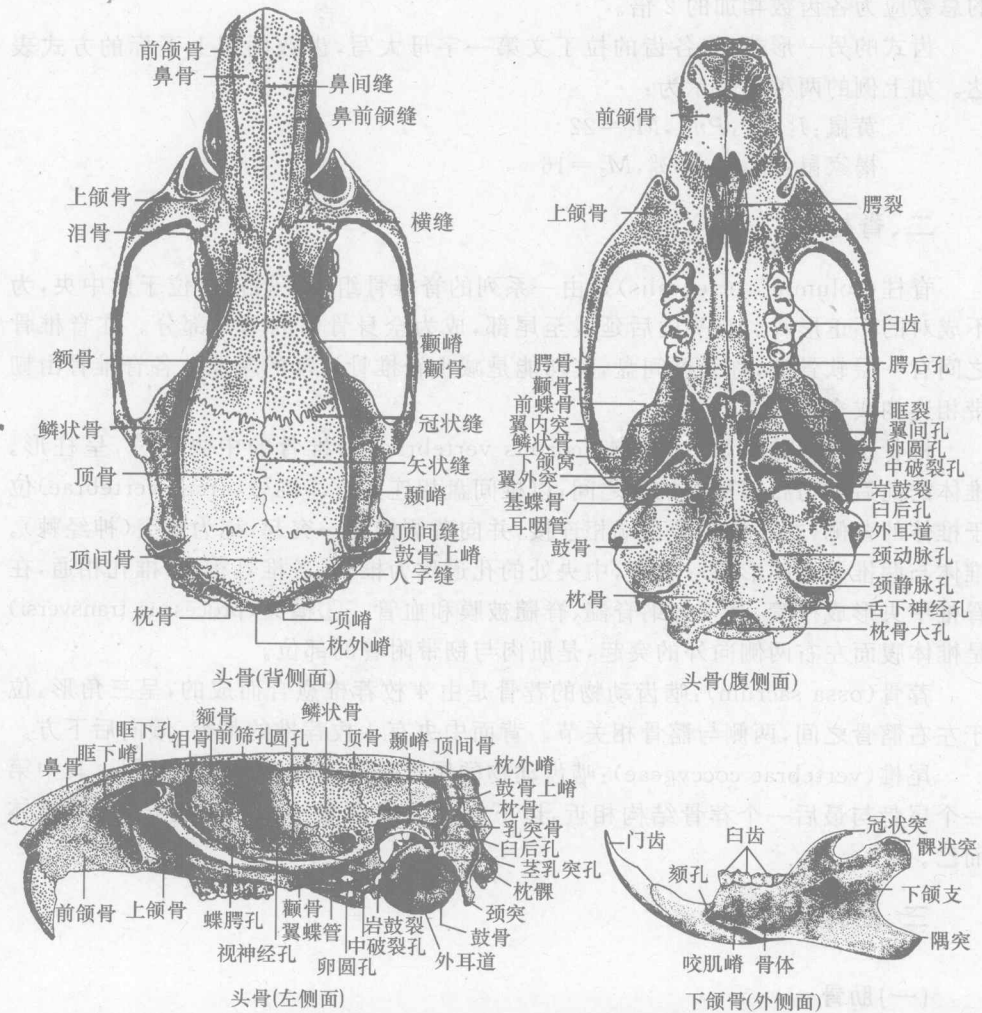


图 1-9 啮齿动物的头骨(引自杨安峰等,1985)

啮齿动物的牙齿数量恒定,形态各异。其牙齿数目有一定的表达形式,叫做齿式(dentition formula)。如岩松鼠与褐家鼠的齿式可分别表示为:

$$\text{岩松鼠: } \frac{1.0.2.3}{1.0.1.3} \quad \text{褐家鼠: } \frac{1.0.0.3}{1.0.0.3}$$

分线的上面为上颌齿,下面为下颌齿。数字的排列自左向右分别为门齿(incisor)、犬齿(canine)、前臼齿(premolar)和臼齿(molar)。各齿间用“.”分开,如某类齿终生不长,则以0表示。由于齿是对称生长的,因而只需写出一侧的数目,实际牙齿的总数应为各齿数相加的2倍。

齿式的另一形式,将各齿的拉丁文第一字母大写,齿数则用上下标的方式表达。如上例的两种亦表示为:

$$\text{黄鼠: } I_1^1, C_0^0, Pm_1^2, M_3^3 = 22$$

$$\text{褐家鼠: } I_1^1, C_0^0, Pm_0^0, M_3^3 = 16$$

二、脊柱

脊柱(columna vertebralis)是由一系列的脊椎骨组成,呈链状,位于体中央,为不成对的不正形骨。自头向后延展至尾部,成为全身骨骼的基础部分。在脊椎骨之间有一层软骨垫,称为椎间盘,其功能是减少脊椎骨活动的摩擦。各脊椎骨由韧带相连构成脊柱。

椎骨由3部分组成:①椎体(corpus vertebrae)为椎骨的中央部分,呈柱形。椎体的前后端与相邻接的椎骨之间,以椎间盘相连接。②椎弓(arcus vertebrae)位于椎体的背侧,左右椎弓于顶端相连接,并向背侧伸出一突起,称为棘突(神经棘)。椎体与两椎弓之间形成一骨环,中央处的孔道称为椎孔,各椎骨相连,椎孔相通,在脊椎中央形成椎管,其中容纳脊髓、脊髓被膜和血管。③横突(processus transversi)是椎体腹面左右两侧向外的突起,是肌肉与韧带附着的部位。

荐骨(ossa sacrum):啮齿动物的荐骨是由4枚荐椎愈合而成的,呈三角形,位于左右髌骨之间,两侧与髌骨相关节。背面中央有4枚荐椎的棘突,倾向后下方。

尾椎(vertebrae coccygeae):啮齿动物的尾椎数量随种类而有所不同。其中第一个尾骨与最后一个荐骨结构相近,以下各尾骨逐渐变小并显著退化,仅有椎体而已。

三、肋骨与胸骨

(一)肋骨

肋骨(costae)为长而弯曲的弓状骨,左右成对并与胸椎数目一致。肋骨为

12对(或13对)。肋骨由肋骨体和两端组成。肋骨体为狭长而弯曲的扁骨,各肋骨的长、宽及弯曲度不均等,与胸腔的形状相关。肋骨的两端分别称为背端(椎骨端)、腹端(胸骨端)。背端有两个关节面与胸椎相关节,肋骨结节与胸椎的横突关节,肋骨头与前后相邻的两胸椎间的半关节面相关节。腹端接肋软骨(cartilagines costales),前7对肋骨腹端分别直接与胸骨连接,称为真肋;后5对不直接同胸骨成关节,而是与后几个真肋相连,称为假肋。最后3对假肋的腹端变细并呈游离状态,由于它们易于移动而称为浮肋。

(二) 胸骨

胸骨(sternum)由一系列节片状的胸骨组成。兔的胸骨有6枚骨片,分成胸骨柄、胸骨体和剑突3部分。前一枚胸骨片扁平,向前伸长称为胸骨柄(manubrium sterni),第一对肋骨的软骨端直接与胸骨柄成关节。最后的胸骨片是呈圆桃形、薄而宽大的软骨,称剑突。位于中间的胸骨片即为胸骨体,它们的两侧与真肋的软骨连接。

(三) 胸廓

胸廓(thorax)由胸椎、肋骨、软肋骨及胸骨组成。其背壁为胸椎,侧壁为肋骨和软肋骨,腹壁为胸骨。胸腔的形状为不规则的无顶的圆锥体,两侧扁平,背壁较腹壁长。胸腔的前口背方以第1胸椎为界,侧方以第1肋骨和软肋骨为界,腹方以胸骨柄为界。胸腔后口以最后胸椎、最后一对肋骨及剑状软骨的前部为界。完整的胸廓保护着心、肺器官。

四、四肢骨骼

(一) 前肢骨骼

前肢主要分为肩带、臂、前臂和前足4部分。

1. 肩带

一个完整的肩带应包括肩胛骨、锁骨和鸟喙骨,但在哺乳动物中,鸟喙骨已退化成肩胛骨上的一个突起,称为鸟喙突。肩胛骨(scapula)为一扁宽的三角形薄片。其外侧面有一嵴,把它分为前肩胛窝和后肩胛窝两部分,内侧面为下肩胛窝。这些部位都是肌肉附着的地方。肩胛骨的下方有一凹陷,称为肩臼,与肱骨相关节。动物锁骨的发育程度与前肢外展运动机能有关,如兔、狗等的前肢骨骼主要承担体重,前肢外展运动能力差,锁骨不发达,退化为细而长的棒状骨,连接胸骨