

甘肃鼢鼠适应地下生活的消化道形态和结构的季节可塑性

王 倩 杨佐娟 李金钢 何建平*

陕西师范大学生命科学学院 西安 710062

摘要: 甘肃鼢鼠 (*Myospalax canus*) 是终生营地下生活的小型哺乳动物, 为研究其在自然环境中的消化对策和调节, 探讨地下鼠消化道的可塑性, 测定了不同季节消化道各器官长度、重量及各器官的组织结构。结果显示, 甘肃鼢鼠总消化道长度、各消化器官长度和含内容物总重量无显著季节差异。总消化道及各器官的鲜重和干重多在春季最高, 含内容物重量于秋季较高。组织结构有显著性季节变化, 黏膜层和肌层的厚度及肠道绒毛高度春季最高。结果表明, 甘肃鼢鼠主要依靠肠道重量的增加和组织结构的可塑性变化来适应相对稳定的地下生活环境, 无需增加消化器官长度满足其能量需求。

关键词: 甘肃鼢鼠; 消化道; 形态特征和组织结构; 季节性变化

中图分类号: Q954 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2016) 04-573-10

Seasonal Variations of Morphological Features and Tissue Structures of the Digestive Tract in Gansu Zokor (*Myospalax canus*)

WANG Qian YANG Zuo-Juan LI Jin-Gang HE Jian-Ping*

College of Life science, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062, China

Abstract: Gansu Zokor (*Myospalax canus*) is a small mammal that spends all their lives underground in sealed burrows. To explore the digestive strategies and regulation in natural environment, and to understand the plasticity of digestive tract, seasonal changes of digestive tract were measured at organ and tissue levels, respectively. We measured the lengths of digestive tract and stomach, thicknesses of mucosa, submucosa and muscular layer, and height of tomentum during development, and analyzed the data by one-way ANOVA. We also observed the organization structure of digestive tract by H.E dyeing. There was not significant seasonal difference between the total length and the gross weight of digestive tract contents (Table 1). Both the fresh and dry weight of the total tracts and various organs were highest in spring, while the contents weight was a little higher in autumn (Table 1). The organizational structures showed significant difference in different seasons (Table 2), the thicknesses of mucosa and muscular layer as well as the height of intestinal villus were

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 30670360);

* 通讯作者, E-mail: hejianping@snnu.edu.cn;

第一作者介绍 王倩, 女; 研究方向: 比较生理学; E-mail: qianwanghello@163.com。

收稿日期: 2015-08-11, 修回日期: 2015-12-18 DOI: 10.13859/j.cjz.201604008

highest in spring (Table 3). Histological characteristics of Gansu Zokor's digestive tract were significant different in different seasons (Plate I). The results indicated that the major factors for Gansu Zokor to adapt to the relatively stable underground environment are the plastic changes and increasing intestinal weights, while increasing length of digestive organs is unnecessary for its energy requirement.

Key words: Gansu Zokor (*Myospalax canus*); Digestive tract; Morphological features and tissue structure; Seasonal variation

成功摄取和分配能量对动物的生存、生长发育及繁殖具有重要的影响 (Secor 2001)。消化道是动物机体获得和分配能量, 用于生存、生长和繁殖的器官 (Karasov 1990, Secor 2001)。因此, 消化道特征的变化程度与食物质量的关系一直是消化生理和摄食生态的中心议题(Weiner 1992, del Valle et al. 2004, 2006)。大量的研究表明, 野生小哺乳动物消化道形态和结构存在季节变化, 即具有表型可塑性 (phenotypic plasticity) (Derling et al. 1995, 张志强等 2009)。消化道表型适应性 (phenotypic flexibility) 是表型可塑性的一种, 是指动物为适应食物质量、环境温度、光周期及生殖状态, 在形态、结构和生物化学上发生的可逆性变化 (Bozinovic et al. 1990, Derling et al. 1993, 1995, 王德华等 1995, Dewitt et al. 1998, Naya et al. 2007, 2008, 陈文文等 2014)。这些表型可塑性可增加消化效率和维持能量平衡 (Penry et al. 1987, Koteja 1996, Hammond et al. 1998, Nespolo et al. 2002)。增加消化器官重量、消化酶活性及物质转运机制可提高消化效率 (del Valle et al. 2004)。

有关啮齿类动物消化道形态和结构可塑性研究积累了大量资料。大量的地面活动啮齿动物研究证明, 消化道形态为适应食物质量、生活环境和能量需求发生改变 (Green et al. 1987, Bozinovic et al. 1990, Derling et al. 1995, Lee et al. 1995, Zhao et al. 1995, Campbell et al. 1996, Koteja 1996, Derling et al. 1998, Hammond et al. 2000, 2001, Bacigalupo et al. 2004, del Valle et al. 2004, Naya et al. 2005, 沈丽等 2005, del Valle et al. 2006, Naya et al. 2007, Sassi et al.

2007, 张美文等 2007)。地下鼠消化道表型可塑性研究相对较少, 发现大多消化道长度无季节差异, 如对高原鼢鼠 (*Myospalax baileyi*) (王德华等 2000) 和对蓝栉鼠 (*Ctenomys talarum*) (del Valle et al. 2006, 2008) 消化道季节性可塑性研究。蓝栉鼠属于半地下生活, 消化道各器官长度季节差异不显著, 仅胃鲜重呈现季节性变化, 夏季显著低于其他季节 (del Valle et al. 2006, 2008); 高原鼢鼠属于青藏高原地下鼠, 其四季无明显区分, 总消化道长度、鲜重及干重均相对稳定, 而含内容物器官重季节性变化明显, 各器官指标有部分显著季节差异, 部分保持相对稳定 (王德华等 2000)。地下鼠是否普遍具有这种特点? 需要有更多的研究证实。

甘肃鼢鼠 (*M. canus*) 隶属啮齿目 (Rodentia) 鼢鼠亚科 (Myospalactinae) 鼢鼠属, 终生营地下生活, 主要以植物根茎为食。本文以甘肃鼢鼠为研究对象, 探讨在自然条件下消化道形态及组织结构的可塑性变化, 从消化生理生态学的角度, 阐明其对地下生活环境的适应性。根据国内外有关地下鼠消化道的研究, 我们可提出本实验的科学假设和预期结果, 甘肃鼢鼠消化道长度可能无显著季节变化, 重量及组织结构可能有显著季节可塑性。

1 材料与方法

1.1 动物

甘肃鼢鼠于 2007 年活捕于陕西省延安市富县黄土塬农作区。富县位于中纬度半干旱地区, 属大陆性暖温带季风气候, 光照充足, 四季分明。根据当地气候条件, 分 4 个时期抓捕和实验, 春季 (5 月)、夏季 (7 月)、秋季 (9 月)、冬季 (11

月)。动物体重 190~250 g, 雌雄兼用。在研究甘肃鼢鼠总消化道和各器官的季节变化时, 各季节采用甘肃鼢鼠只数分别为春季 10 只、夏季 14 只、秋季 13 只、冬季 14 只。在研究甘肃鼢鼠消化道各器官组织结构的季节变化时, 各季节采用甘肃鼢鼠只数分别为春季 5 只、夏季 7 只、秋季 7 只、冬季 6 只, 且每只甘肃鼢鼠做 4 个组织切片。

1.2 实验方法

1.2.1 消化道各器官长度和测量重量 将捕获动物称重, 记录性别、繁殖状态, 然后进行解剖。仔细将胃肠器官完全取出, 分离胃、小肠、大肠和盲肠, 小心剔除肠系膜及其他组织, 平展为最大长度, 但不拉伸, 用直尺和游标卡尺(上海恒量, 量程 0~125 mm, 精度 0.02 mm)测量消化道全长和各部分长度, 用电子天平(MINQIAO SL202N, 量程 0~200 g, 精度 0.01 g)称量各器官重量。用滤纸吸附器官表面水分, 将器官置于锡铂纸上, 称重, 为含内容物器官重。之后将各器官纵切, 用 39°C 温热生理盐水充分冲洗内容物后, 用滤纸干燥、称重, 为去内容器官鲜重; 最后, 60°C 烘干至恒重, 即为组织干重(王德华等 2000)。

1.2.2 消化道各器官组织结构 动物乙醚麻醉后解剖, 将消化道按照胃、十二指肠、空肠、回肠、盲肠、结肠、直肠部分分离, 仔细剔除各器官肠系膜等结缔组织, 用温热生理盐水(39°C)充分冲洗肠腔内容物, Bouin 液固定, 常规石蜡包埋、切片(厚 8 μm), Harris 苏木精-伊红(H.E)染色, 中性加拿大树胶封片, 在显微镜下用测微尺测量胃肠道黏膜厚度、肌层厚度、绒毛高度及管径(精确到 0.001 mm)(徐金会 2001), 采用 Nikon DS-Fi1 显微摄影。

1.3 数据统计分析

为防止体重对实验结果的影响, 本实验选取的所有实验动物平均体重(219 ± 33.73) g, 其体重无显著性差异($F = 2.037$, $P > 0.05$), 因此, 没有进行体重校正。对不同季节雌雄甘肃鼢鼠消化道各指标进行统计分析, 差异不显

著($P > 0.05$), 故合并计算。采用 SPSS 软件对实验数据统计分析, 季节性差异采用单因素方差分析(One-way ANOVA), LSD 多重比较, $P < 0.05$ 为差异显著, $P < 0.01$ 为差异极显著。数据均以平均值 \pm 标准误(Mean \pm SE)表示。

2 结果

2.1 甘肃鼢鼠体重和总消化道长度、重量的季节变化

甘肃鼢鼠体重、消化道总长度和含内容物器官总重均无季节性差异。消化道总鲜重差异极显著, 春季 > 秋季 > 冬季 > 夏季; 总干重差异显著, 夏季显著低于其他季节(表 1)。

2.2 消化器官长度和重量的季节变化

甘肃鼢鼠的胃、小肠、盲肠和大肠长度均无季节性差异。胃含内容物重及干重均为秋季 > 春季 > 冬季 > 夏季, 但无季节性差异。鲜重季节性差异极显著。小肠含内容物重季节性差异显著, 秋季 > 冬季 > 夏季 > 春季; 鲜重和干重季节性差异极显著, 均为春季 > 冬季 > 秋季 > 夏季。盲肠含内容物重季节性差异不显著, 但鲜重季节性差异极显著, 干重差异显著, 均为春季 > 冬季 > 秋季 > 夏季。大肠含内容物重季节性差异极显著, 秋季 > 冬季 > 夏季 > 春季; 鲜重季节性差异显著, 秋季 > 春季 > 冬季 > 夏季; 干重无季节性差异(表 2)。

2.3 甘肃鼢鼠消化器官组织结构的季节变化

甘肃鼢鼠胃底和胃体黏膜层厚度存在极显著季节性差异, 春季最高, 夏季最低。甘肃鼢鼠胃底褶皱明显, 上皮细胞轻度角质化, 有发达的海绵样结构(图版 I : 1~4)。胃体结构特殊, 有椭圆状固有层明显加厚的结构(图版 I : 5~8)。十二指肠绒毛呈指状(图版 I : 9~12), 其绒毛高度、黏膜层厚度、环肌和纵肌厚度及管径大小均存在极显著季节差异。绒毛高度和黏膜层厚度春、秋、冬季显著高于夏季, 环肌和纵肌厚度春季最低, 肠道管径春季显著大于其他季节。甘肃鼢鼠空肠绒毛呈指状和叶状, 绒毛高度不及十二指肠(图版 I : 13~16)。其

表 1 甘肃鼢鼠总消化道的季节变化

Table 1 Seasonal variations in digestive tract morphology in Gansu Zokor

	春 Spring n = 10	夏 Summer n = 14	秋 Autumn n = 13	冬 Winter n = 14	方差分析 ANOVA	
					F	P
体重 Body weight (g)	221.49 ± 18.93 ^a	198.07 ± 9.38 ^a	213.62 ± 43.45 ^a	244.93 ± 63.15 ^a	2.037	0.121
消化道总长 Total length (mm)	1 256.57 ± 43.69 ^a	1 249.30 ± 36.92 ^a	1 343.74 ± 38.32 ^a	1 263.13 ± 36.92 ^a	1.316	0.208
含内容物器官重 Weight with contents (g)	36.38 ± 2.79 ^a	35.92 ± 2.35 ^a	43.68 ± 2.44 ^a	41.93 ± 2.35 ^a	2.518	0.069
消化道鲜重 Wet weight (g)	15.77 ± 0.77 ^a	9.68 ± 0.65 ^c	11.78 ± 0.67 ^b	12.55 ± 0.65 ^b	12.474	< 0.001
消化道干重 Dry weight (g)	1.84 ± 0.11 ^a	1.31 ± 0.09 ^b	1.62 ± 0.10 ^a	1.74 ± 0.09 ^a	5.601	0.002

同行数据标注不同字母表示数据间差异显著, $P < 0.05$ 。In each row, data sharing the different letter are significantly different, $P < 0.05$.

表 2 甘肃鼢鼠消化道各器官的季节变化

Table 2 Seasonal variations in different organs of digestive tract in Gansu Zokor

	春 Spring n = 10	夏 Summer n = 14	秋 Autumn n = 13	冬 Winter n = 14	方差分析 ANOVA		
					F	P	
胃 Stomach	长度 Length (mm)	40.27 ± 1.55 ^a	39.73 ± 1.31 ^a	42.28 ± 1.36 ^a	41.92 ± 1.31 ^a	0.837	0.480
	含内容物重 Weight with contents (g)	9.35 ± 0.94 ^a	9.08 ± 0.79 ^a	10.21 ± 0.82 ^a	11.02 ± 0.79 ^a	1.180	0.327
	鲜重 Wet weight (g)	2.85 ± 0.14 ^a	2.32 ± 0.12 ^b	2.93 ± 0.12 ^a	2.56 ± 0.12 ^{ab}	5.084	0.004
	干重 Dry weight (g)	0.47 ± 0.03 ^a	0.41 ± 0.02 ^a	0.46 ± 0.02 ^a	0.47 ± 0.02 ^a	1.860	0.149
小肠 Small intestine	长度 Length (mm)	609.80 ± 31.00 ^a	603.71 ± 26.20 ^a	661.85 ± 27.19 ^a	601.50 ± 26.20 ^a	1.119	0.351
	含内容物重 Weight with contents (g)	7.12 ± 0.54 ^b	7.66 ± 0.46 ^b	9.11 ± 0.47 ^a	8.20 ± 0.46 ^{ab}	2.955	0.042
	鲜重 Wet weight (g)	5.73 ± 0.37 ^a	2.53 ± 0.31 ^c	3.24 ± 0.33 ^{bc}	4.01 ± 0.31 ^b	15.611	< 0.001
	干重 Dry weight (g)	0.54 ± 0.05 ^a	0.28 ± 0.04 ^b	0.43 ± 0.04 ^a	0.48 ± 0.04 ^a	7.337	< 0.001
盲肠 Caecum	长度 Length (mm)	137.00 ± 5.22 ^a	133.43 ± 4.41 ^a	134.85 ± 4.58 ^a	130.86 ± 4.41 ^a	0.294	0.830
	含内容物重 Weight with contents (g)	14.24 ± 1.45 ^a	13.45 ± 1.22 ^a	16.08 ± 1.27 ^a	15.21 ± 1.22 ^a	0.833	0.483
	鲜重 Wet weight (g)	4.07 ± 0.23 ^a	2.39 ± 0.19 ^c	2.45 ± 0.20 ^{bc}	2.86 ± 0.19 ^b	13.047	< 0.001
	干重 Dry weight (g)	0.42 ± 0.03 ^a	0.27 ± 0.03 ^b	0.30 ± 0.03 ^b	0.34 ± 0.03 ^{ab}	4.118	0.011
大肠 Large intestine	长度 Length (mm)	469.50 ± 17.94 ^a	471.71 ± 15.16 ^a	504.77 ± 15.73 ^a	488.86 ± 15.16 ^a	1.051	0.379
	含内容物重 Weight with contents (g)	5.68 ± 0.67 ^b	5.73 ± 0.57 ^b	8.28 ± 0.59 ^a	7.50 ± 0.57 ^a	4.765	0.006
	鲜重 Wet weight (g)	3.12 ± 0.21 ^a	2.44 ± 0.18 ^b	3.16 ± 0.16 ^a	3.11 ± 0.18 ^a	3.640	0.019
	干重 Dry weight (g)	0.42 ± 0.03 ^{ab}	0.35 ± 0.03 ^b	0.43 ± 0.03 ^{ab}	0.45 ± 0.03 ^a	2.038	0.121

同行数据标注不同字母表示数据间差异显著, $P < 0.05$ 。In each row, data sharing the different letter are significantly different, $P < 0.05$.

绒毛高度和环肌厚度存在极显著季节差异, 绒毛高度春、秋、冬季显著高于夏季, 环肌厚度秋季显著高于其他季节。其黏膜厚度季节性变化不显著, 管径变化也不显著。回肠绒毛高度、

环肌和纵肌厚度季节性差异极显著, 黏膜层厚度差异显著, 绒毛多呈叶状, 较短(图版 I : 17 ~ 20), 高度春秋冬季显著高于夏季; 环肌层厚度春秋冬季较大; 纵肌层秋季显著高于其他季

节; 黏膜层厚度秋季最高, 春冬季次之, 夏季最低, 而管径季节性差异不显著。盲肠皱襞是由黏膜和黏膜下层, 甚至肌层增厚向肠腔凸出形成, 基部或中部可见淋巴结分布(图版 I : 21~24)。盲肠皱襞高度和环肌厚度季节性差异极显著。皱襞高度春季最高, 春、冬季显著高于夏、秋季, 环肌厚度春季最高, 而黏膜厚度和纵肌厚度季节性差异不显著。结肠环肌季节差异极显著, 春、秋、冬季显著大于夏季, 而管径的季节性差异不显著。直肠黏膜季节差异极显著, 黏膜下层、纵肌、管径无显著季节差异(表 3, 图版 I)。

3 讨论

在季节性环境驯化过程中, 小型哺乳类面对各种生态因素的胁迫, 消化道形态及结构随环境温度、繁殖状况及食物质量(纤维素含量)等因素的变化而变化(Derting et al. 1993, 王德华等 2001, del Valle et al. 2004, 2006), 即具有表型可塑性(Derting et al. 1995, del Valle et al. 2006, 张志强等 2009)。面对环境变化, 消化道形态和结构的自我调节是动物获能策略的重要组成部分(杜卫国等 2000, 王德华等 2000)。

本实验发现, 甘肃鼢鼠的消化道总长度无季节性差异, 这一实验结果与对高原鼢鼠(王德华等 2000)和蓝栉鼠(del Valle et al. 2008)的研究结果一致。这与地下鼠营地下生活, 洞道内环境相对恒定, 可以储存食物, 未受严重的能量胁迫相关。但消化道总鲜重、总干重不同季节差异显著, 鲜重春季最高, 秋、冬季次之, 夏季最低; 干重夏季显著低于其他季节, 这与高原鼢鼠明显不同(王德华等 2000), 而与地面鼠黑腹绒鼠(*Eothenomys melanogaster*)(汪晓琳等 2007)消化道季节变化的结果相似。有研究表明, 食物质量是影响消化道可塑性的重要因素(Gross et al. 1985), 本研究动物捕于陕西省延安市富县黄土塬农作区, 春季是农作物种植时期, 甘肃鼢鼠食物源匮乏, 而其秋季储备的食物也基本耗尽, 使得

其通过春季代偿性增加消化道鲜重和干重来满足能量需求。

胃是动物暂时储存食物的场所, 胃的变化与食物质量及活动频率密切相关(陈文文等 2014)。甘肃鼢鼠胃的长度、含内容物器官重及干重均无季节性差异, 但鲜重季节性差异极显著, 夏季极显著低于其他三季, 夏季对于地下鼠是环境胁迫较小的季节, 这个季节食物相对较为丰富, 为获取食物消耗能量较少, 胃底和胃体黏膜下层及肌层厚度就会适应性地变化。在秋收后, 植物枯萎、营养质量下降、温度降低, 为满足储食活动的能量需求, 胃体和胃底黏膜下层及肌层可能会代偿性增厚。

小肠是食物消化吸收的主要部位, 包括十二指肠、空肠和回肠三部分, 其变化往往反映了动物对能量的需求。甘肃鼢鼠小肠长度无显著季节性差异, 与高原鼢鼠(王德华等 2000)和蓝栉鼠(del Valle et al. 2008)的研究结果一致。而其他各指标(含内容物器官重、鲜重、干重)均存在显著性季节变化。小肠含内容物重秋季最高, 与秋季储食活动频繁, 摄食量增加相适应。鲜重和干重夏季明显低于其他季节, 与夏季食物充足, 温度适宜有关。作为食物消化和营养吸收的主要场所, 十二指肠、空肠、回肠的绒毛高度、黏膜层厚度及管径春秋冬季显著高于夏季, 使其在环境胁迫时, 通过增加小肠内表面积, 增加食物在小肠内滞留时间, 从而吸收更多营养物质, 提高食物的消化效率, 满足能量需求。

盲肠是食物(尤其是纤维素)发酵部位, 主要反映食物的质量变化(Liu et al. 2007)。当食物质量下降(食物中纤维素含量高)时, 盲肠大小会增加(Gross et al. 1985)。本实验结果表明, 甘肃鼢鼠盲肠的鲜重和干重于春、冬季较高, 春、冬季节食物匮乏, 甘肃鼢鼠主要以树木根皮为食, 纤维素含量高, 盲肠起到了重要的发酵消化作用。同时, 盲肠皱襞高度增加, 扩大了盲肠腔内表面; 黏膜层、黏膜下层及肌层代偿性增厚提高盲肠发酵能力。盲肠长度无

表 3 甘肃鼢鼠消化道各器官组织结构的季节变化

Table 3 Seasonal variations in structures of different organs of digestive tract in Gansu Zokor

		春 Spring n = 20	夏 Summer n = 28	秋 Autumn n = 28	冬 Winter n = 24	方差分析 ANOVA	
						F	P
胃底 Fundus	黏膜 Mucosa (mm)	1.143 ± 0.047 ^a	0.714 ± 0.039 ^c	0.944 ± 0.043 ^b	1.008 ± 0.054 ^b	15.084	<0.001
	黏膜下层 Submucosa (mm)	0.022 ± 0.004 ^a	0.011 ± 0.001 ^b	0.023 ± 0.002 ^a	0.011 ± 0.002 ^a	6.225	0.001
	肌层 Muscular layer (mm)	0.197 ± 0.018 ^b	0.214 ± 0.015 ^b	0.324 ± 0.019 ^a	0.182 ± 0.009 ^b	16.497	<0.001
胃体 Antrum	黏膜 Mucosa (mm)	1.193 ± 0.074 ^a	0.863 ± 0.037 ^b	1.031 ± 0.034 ^a	1.065 ± 0.039 ^a	7.724	<0.001
	黏膜下层 Submucosa (mm)	0.026 ± 0.005 ^a	0.009 ± 0.001 ^b	0.022 ± 0.005 ^a	0.020 ± 0.001 ^a	4.600	0.005
	肌层 Muscular layer (mm)	0.253 ± 0.026 ^a	0.241 ± 0.015 ^a	0.240 ± 0.023 ^a	0.197 ± 0.020 ^a	1.287	0.286
十二指肠 Duodenum	绒毛 Tomentum (mm)	0.669 ± 0.025 ^a	0.452 ± 0.026 ^b	0.671 ± 0.017 ^a	0.651 ± 0.040 ^a	14.225	<0.001
	黏膜 Mucosa (mm)	0.753 ± 0.031 ^a	0.582 ± 0.022 ^b	0.775 ± 0.022 ^a	0.785 ± 0.037 ^a	11.240	<0.001
	黏膜下层 Submucosa (mm)	0.067 ± 0.006 ^a	0.062 ± 0.005 ^a	0.054 ± 0.006 ^a	0.055 ± 0.006 ^a	1.168	0.329
	环肌 Circular muscle (mm)	0.012 ± 0.001 ^b	0.023 ± 0.003 ^a	0.023 ± 0.002 ^a	0.020 ± 0.002 ^a	6.317	0.001
	纵肌 Longitudinal muscle (mm)	0.010 ± 0.001 ^b	0.016 ± 0.002 ^a	0.015 ± 0.001 ^a	0.017 ± 0.001 ^a	6.215	0.001
	管径 Pipdiameter (mm)	4.288 ± 0.154 ^a	3.537 ± 0.079 ^b	3.491 ± 0.199 ^b	3.418 ± 0.231 ^b	5.360	0.002
空肠 Jejunum	绒毛 Tomentum (mm)	0.540 ± 0.021 ^a	0.431 ± 0.018 ^b	0.522 ± 0.028 ^a	0.551 ± 0.025 ^a	5.388	0.002
	黏膜 Mucosa (mm)	0.658 ± 0.034 ^a	0.563 ± 0.027 ^a	0.640 ± 0.034 ^a	0.661 ± 0.024 ^a	2.348	0.080
	黏膜下层 Submucosa (mm)	0.066 ± 0.005 ^a	0.062 ± 0.004 ^a	0.058 ± 0.004 ^a	0.052 ± 0.004 ^a	2.005	0.121
	环肌 Circular muscle (mm)	0.020 ± 0.001 ^b	0.019 ± 0.002 ^b	0.028 ± 0.002 ^a	0.021 ± 0.002 ^b	5.958	0.001
	纵肌 Longitudinal muscle (mm)	0.013 ± 0.001 ^a	0.011 ± 0.001 ^a	0.014 ± 0.001 ^a	0.013 ± 0.001 ^a	1.498	0.223
	管径 Pipdiameter (mm)	3.665 ± 0.094 ^a	3.421 ± 0.259 ^a	3.409 ± 0.192 ^a	3.347 ± 0.198 ^a	0.518	0.671
回肠 Ileum	绒毛 Tomentum (mm)	0.396 ± 0.014 ^a	0.340 ± 0.017 ^b	0.433 ± 0.013 ^a	0.404 ± 0.014 ^a	7.289	<0.001
	黏膜 Mucosa (mm)	0.503 ± 0.044 ^{ab}	0.425 ± 0.016 ^b	0.541 ± 0.012 ^a	0.495 ± 0.014 ^{ab}	3.709	0.016
	黏膜下层 Submucosa (mm)	0.058 ± 0.003 ^a	0.050 ± 0.005 ^a	0.044 ± 0.004 ^a	0.048 ± 0.005 ^a	1.588	0.200
	环肌 Circular muscle (mm)	0.031 ± 0.003 ^a	0.017 ± 0.001 ^b	0.027 ± 0.001 ^a	0.022 ± 0.001 ^b	11.345	<0.001
	纵肌 Longitudinal muscle (mm)	0.014 ± 0.001 ^b	0.014 ± 0.001 ^b	0.019 ± 0.001 ^a	0.013 ± 0.001 ^b	10.016	<0.001
	管径 Pipdiameter (mm)	3.003 ± 0.146 ^a	2.959 ± 0.228 ^a	3.304 ± 0.238 ^a	2.830 ± 0.209 ^a	0.928	0.432
盲肠 Caecum	皱襞 Plica (mm)	4.844 ± 0.319 ^a	3.074 ± 0.151 ^b	3.476 ± 0.113 ^b	4.514 ± 0.096 ^a	19.205	<0.001
	黏膜 Mucosa (mm)	0.176 ± 0.009 ^a	0.153 ± 0.011 ^a	0.171 ± 0.012 ^a	0.153 ± 0.009 ^a	1.233	0.304
	黏膜下层 Submucosa (mm)	0.084 ± 0.009 ^a	0.061 ± 0.004 ^b	0.062 ± 0.004 ^b	0.070 ± 0.005 ^{ab}	3.073	0.033
	环肌 Circular muscle (mm)	0.146 ± 0.018 ^a	0.084 ± 0.007 ^b	0.097 ± 0.016 ^b	0.091 ± 0.008 ^b	4.382	0.007
	纵肌 Longitudinal muscle (mm)	0.024 ± 0.002 ^a	0.027 ± 0.003 ^a	0.030 ± 0.002 ^a	0.029 ± 0.005 ^a	0.743	0.530
	管径 Pipdiameter (mm)	0.244 ± 0.011 ^a	0.233 ± 0.018 ^a	0.213 ± 0.010 ^a	0.220 ± 0.009 ^a	1.225	0.307
结肠 Colon	黏膜 Mucosa (mm)	0.064 ± 0.00 ^a	0.081 ± 0.004 ^b	0.061 ± 0.007 ^a	0.051 ± 0.00 ^a	5.234	0.003
	黏膜下层 Submucosa (mm)	0.065 ± 0.002 ^a	0.057 ± 0.003 ^b	0.071 ± 0.002 ^a	0.072 ± 0.002 ^a	7.412	<0.001
	环肌 Circular muscle (mm)	0.017 ± 0.001 ^a	0.017 ± 0.001 ^a	0.019 ± 0.001 ^a	0.019 ± 0.001 ^a	0.913	0.439
	纵肌 Longitudinal muscle (mm)	2.687 ± 0.166 ^a	2.563 ± 0.052 ^a	2.888 ± 0.190 ^a	3.031 ± 0.131 ^a	2.068	0.113
	管径 Pipdiameter (mm)	0.217 ± 0.009 ^a	0.169 ± 0.006 ^b	0.167 ± 0.007 ^b	0.192 ± 0.009 ^b	8.347	<0.001
	黏膜 Mucosa (mm)	0.058 ± 0.004 ^a	0.041 ± 0.007 ^a	0.048 ± 0.006 ^a	0.048 ± 0.006 ^a	1.403	0.249
直肠 Rectum	黏膜下层 Submucosa (mm)	0.057 ± 0.003 ^{ab}	0.045 ± 0.002 ^a	0.054 ± 0.005 ^{ab}	0.065 ± 0.006 ^b	3.688	0.016
	环肌 Circular muscle (mm)	0.016 ± 0.001 ^a	0.012 ± 0.001 ^a	0.013 ± 0.001 ^a	0.020 ± 0.004 ^a	2.594	0.060
	纵肌 Longitudinal muscle (mm)	2.166 ± 0.131 ^a	2.376 ± 0.089 ^a	2.306 ± 0.269 ^a	2.018 ± 0.104 ^a	0.930	0.431

同行数据标注不同字母表示数据间差异显著, $P < 0.05$ 。In each row, data sharing different letters are significantly different, $P < 0.05$.

显著季节差异,说明甘肃鼢鼠盲肠面对季节改变,在冬春季通过增加肠道重量和黏膜厚度等组织结构的可塑性就能适应环境胁迫,还不需要更进一步增加长度来提高发酵能力。

大肠是水分、离子及纤维素重要的吸收部位(Schieck et al. 1985, Bozinovic et al. 2006)。甘肃鼢鼠大肠长度的季节性变化无显著差异,受季节影响较小,与高原鼢鼠(王德华等 2000)和蓝栉鼠(del Valle et al. 2008)的研究结果一致。秋季甘肃鼢鼠大肠含内容物重和鲜重较高,肌层较厚,与其生活区域和行为活动密切相关。该实验动物捕于延安地区,春、秋两季降水量较少(李金钢等 1999),且秋季要进行储食,肠道重量的增加和黏膜厚度等组织结构的可塑性就能使其适应。

通过研究甘肃鼢鼠在自然环境中总消化道各指标、消化道各器官重量及结构组织的季节性变化,发现其消化器官的长度变化相对较稳定,与同是地下鼠的高原鼢鼠(王德华等 2000)和蓝栉鼠(del Valle et al. 2008)研究结果一致。甘肃鼢鼠通过器官重量和组织结构可塑性适应季节变化。这与 Derting 等(1993)提出的消化道对能量需求增长产生的阶段连续代偿性反应的假设相符:首先对能量增长的最初反应是食物摄入量增加,其次是小肠黏膜营养物质转运体数量和转运效率增加,第三是消化道形态结构的代偿性改变,最后,随着能量需求的进一步增加,消化道器官的长度开始增加,尤其是小肠和盲肠的长度增加。说明消化道长度的增加是最耗能的过程,是动物适应能量需求的最后一个阶段,在未受到十分严峻的能量胁迫时,不需耗费昂贵的代价来增加消化道长度。甘肃鼢鼠营地下洞道生活,环境较为恒定,可以储存食物,没有受到严重的能量胁迫。因此,不需要付出昂贵的代价去增加消化器官长度,依靠肠道重量的增加和黏膜厚度等组织结构可塑性变化来适应相对稳定的地下生活环境。

参 考 文 献

- Bacigalupo L D, Nespolo R F, Opazo J C, et al. 2004. Phenotypic flexibility in a novel thermal environment: phylogenetic inertia in thermogenic capacity and evolutionary adaptation in organ size. *Physiological and Biochemical Zoology*, 77(5): 805–815.
- Bozinovic F, Galland P. 2006. The water economy of South American desert rodents: from integrative to molecular physiological ecology. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology*, 142(3): 163–72.
- Bozinovic F, Novoa F F, Veloso C. 1990. Seasonal changes in energy expenditure and digestive tract of *Abrothrix andinus* (Cricetidae) in the Andes Range. *Physiological Zoology*, 63(6): 1216–1231.
- Campbell K L, MacArthur R A. 1996. Seasonal changes in gut mass, forage digestibility, and nutrient selection of wild muskrats (*Ondatra zibethicus*). *Physiological Zoology*, 69(5): 1215–1231.
- del Valle J C, Busch C, Mañanes A A L. 2006. Phenotypic plasticity in response to low quality diet in the South American omnivorous rodent *Akodon azarae* (Rodentia: Sigmodontinae). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 145(3): 397–405.
- del Valle J C, Mañanes A A L. 2008. Digestive strategies in the South American subterranean rodent *Ctenomys talarum*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 150(4): 387–394.
- del Valle J C, Mañanes A A L, Busch C. 2004. Phenotypic flexibility of digestive morphology and physiology of the South American omnivorous rodent *Akodon azarae* (Rodentia: Sigmodontinae). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 139(4): 503–512.
- Derting T L, Austin M W. 1998. Changes in gut capacity with lactation and cold exposure in a species with low rates of energy use, the pine vole (*Microtus pinetorum*). *Physiological and Biochemical Zoology*, 71(6): 611–623.
- Derting T L, Bogue B A. 1993. Response of the gut to moderate energy demands in a small herbivore (*Microtus pennsylvanicus*). *Journal of Mammalogy*, 74(1): 59–68.
- Derting T L, Noakes E B. 1995. Seasonal changes in gut capacity in the white-footed mouse (*Peromyscus leucopus*) and meadow vole (*Microtus Pennsylvanicus*). *Canadian Journal of Zoology*, 73(2): 243–252.
- Dewitt T J, Sih A, Wilson D S. 1998. Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*, 13(2): 77–81.
- Green D A, Millar J S. 1987. Changes in gut dimensions and capacity of *peromyscus maniculatus* relative to diet quality and energy needs. *Canadian Journal of Zoology*, 65(9): 2159–2162.
- Gross J E, Wang Z, Wunder B A. 1985. Effects of food quality and

- energy needs: changes in gut morphology and capacities of *Microtus ochrogaster*. *Journal of Mammalogy*, 66(4): 661–667.
- Hammond K A, Janes D N. 1998. The effects of increased protein intake on kidney size and function. *The Journal of Experimental Biology*, 201(13): 2081–2090.
- Hammond K A, Kristan D M. 2000. Responses to lactation and cold exposure by deer mice (*Peromyscus maniculatus*). *Physiological and Biochemical Zoology*, 73(5): 547–556.
- Hammond K A, Szewczak J, Král E. 2001. Effects of altitude and temperature on organ phenotypic along an altitudinal gradient. *Journal of Experimental Biology*, 204(11): 1991–2000.
- Karasov W H. 1990. Digestion in birds: chemical and physiological determinants and ecological implications. *Studies in Avian Biology*, 13: 391–415.
- Koteja P. 1996. Limits to the energy budget in a rodent, *Peromyscus maniculatus*: does gut capacity set the limit? *Physiological Zoology*, 69(5): 994–1020.
- Lee W B, Houston D C. 1995. The rate of change of gut anatomy in voles in relation to diet quality. *Journal of Zoology*, 236(2): 341–345.
- Liu Q S, Wang D H. 2007. Effects of diet quality on phenotypic flexibility of organ size and digestive function in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Journal of Comparative Physiology*, 177(5): 509–518.
- Naya D E, Bozinovic F, Karasov W H. 2008. Latitudinal trends in digestive flexibility: testing the climatic variability hypothesis with data on the intestinal length of rodents. *The American Naturalist*, 172(4): 121–134.
- Naya D E, Farfáñ G, Sabat P, et al. 2005. Digestive morphology and enzyme activity in the Andean toad *Bufo spinulosus*: hard-wired or flexible physiology? *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 140(2): 165–170.
- Naya D E, Karasov W H, Bozinovic F. 2007. Phenotypic plasticity in laboratory mice and rats: a meta-analysis of current ideas on gut size flexibility. *Evolutionary Ecology Research*, 9(8): 1363–1374.
- Nespolo R F, Bacigalupo L D, Sabat P, et al. 2002. Interplay among energy metabolism, organ mass and digestive enzyme activity in the mouseopossum *Thylamys elegans*: the role of thermal acclimation. *The Journal of Experimental Biology*, 205(17): 2697–2703.
- Penry D L, Jumars P A. 1987. Modeling animal guts as chemical reactors. *The American Naturalist*, 129(1): 69–96.
- Sassi P L, Borghi C E, Bozinovic F. 2007. Spatial and seasonal plasticity in digestive morphology of cavies (*Microcavia australis*) inhabiting habitats with different plant qualities. *Journal of Mammalogy*, 88(1): 165–172.
- Schieck J O, Millar J S. 1985. A alimentary tract measurements as indicators of diets of smallmammal. *Mammalia*, 49(1): 93–104.
- Secor S M. 2001. Regulation of digestive performance:a proposed adaptive response. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 128(3): 565–577.
- Weiner J. 1992. Physiological limits to sustainable energy budgets in birds and mammals: Ecological implications. *Trends in Ecology & Evolution*, 7(11): 384–388.
- Zhao X Q, Jorgensen H, Eggum B O. 1995. The influence of dietary fibre on body composition, visceral organ weight, digestibility and energy balance in rats housed in different thermal environments. *British Journal of Nutrition*, 73(5): 687–699.
- 陈文文, 钟杰, 刘三峡, 等. 2014. 神农架地区 4 种啮齿类食性及脏器形态差异比较. *生态学报*, 34(13): 3620–3628.
- 杜卫国, 鲍毅新. 2000. 社鼠和褐家鼠消化道长度和重量的季节变化. *动物学报*, 46(3): 271–277.
- 李金钢, 王廷正. 1999. 甘肃鼢鼠种群性比的研究. *动物学研究*, 20(6): 431–434.
- 沈丽, 王勇, 王勤, 等. 2005. 洞庭湖不同生态类型区黑线姬鼠消化道重量和长度的季节变化. *四川动物*, 24(2): 132–137.
- 汪晓琳, 鲍毅新, 郑荣泉, 等. 2007. 黑腹绒鼠消化道长度和重量的季节变化. *兽类学报*, 27(3): 284–287.
- 王德华, 王祖望, 孙儒泳. 1995. 根田鼠消化道长度和重量的变化及其适应意义. *兽类学报*, 15(1): 53–59.
- 王德华, 王祖望. 2000. 高寒地区高原鼢鼠消化道形态的季节变化. *兽类学报*, 20(4): 270–276.
- 王德华, 王祖望. 2001. 高寒地区高原鼠兔消化道形态的季节动态. *动物学报*, 47(5): 495–501.
- 徐金会. 2001. 棕色田鼠能量代谢及消化道适应特征的研究. 西安: 西西北师范大学硕士学位论文.
- 张美文, 王勇, 李波, 等. 2007. 洞庭湖区社鼠消化道长度和质量的季节变化. *生态学杂志*, 26(1): 61–66.
- 张志强, 王德华. 2009. 长爪沙鼠脏器重量和肠道长度的季节性变化. *兽类学报*, 29(3): 294–301.

图 版 说 明

不同季节甘肃鼢鼠的消化道组织结构, $\times 40$, 标尺 = 100 μm

1~4. 胃底部, 分别为春、夏、秋、冬季; 5~8. 胃体部, 分别为春、夏、秋、冬季, 示胃体部发达皱襞结构; 9~12. 十二指肠横切, 分别为春、夏、秋、冬季, 示指状绒毛; 13~16. 空肠横切, 分别为春、夏、秋、冬季, 示空肠绒毛和小肠腺; 17~20. 回肠横切, 分别为春、夏、秋、冬季, 示回肠绒毛及小肠腺; 21~24. 盲肠纵切, 分别为春、夏、秋、冬季, 示盲肠壁; 25~28. 结肠横切, 分别为春、夏、秋、冬季, 示结肠皱襞结构及淋巴结; 29~32. 直肠横切, 分别为春、夏、秋、冬季, 示未充盈时结构。

Explanation of Plate

Histological characteristics of Gansu Zokor's digestive tract in different seasons, $\times 40$, bar = 100 μm

1~4. Histological characteristics of fundus in spring, summer, autumn, and winter, respectively; 5~8. Histological characteristics of antrau in spring, summer, autumn, and winter, respectively, showing the well-developed plica of antrau; 9~12. Histological characteristics of duodenum in spring, summer, autumn, and winter, respectively, showing finger-like villus; 13~16. Histological characteristics of jejunum in spring, summer, autumn, and winter, respectively, showing the tomentum of jejunum and small intestinal gland; 17~20. Histological characteristics of ileum in spring, summer, autumn, and winter, respectively, showing the tomentum of ileum and small intestinal gland; 21~24. Histological characteristics of caecum in spring, summer, autumn, and winter, respectively; 25~28. Histological characteristics of colon in spring, summer, autumn, and winter, respectively, showing the plica of colon and the lymph node; 29~32. Histological characteristics of rectum in spring, summer, autumn, and winter, respectively, showing the not-filling of rectum.

a. 角化复层扁平上皮; b. 固有层; c. 胃底附属结构; d. 柱状上皮; e. 胃体腺区; f. 指状绒毛; g. 叶状绒毛; h. 盲肠襞; i. 黏膜层; j. 皱襞。
a. Keratinized stratified squamous epithelium; b. Lamina propria; c. The affiliated structure of gastric fundus; d. Columnar epithelium; e. The area of gastric body gland; f. Finger-like villus; g. Chorionic frondose villi; h. Cecal fold; i. Mucosa; j. Plica.

王 倩等: 甘肃鼢鼠适应地下生活的消化道形态和结构的季节可塑性

图版 I

WANG Qian et al.: Seasonal Variations of Morphological Features and Tissue Structures in the Digestive Tract of Gansu Zokor (*Myospalax canus*)

Plate I



图版说明见文后