

УДК 599.325:591.32

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНАЯ СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА ЛЕММИНГОВ (*LEMMUS LEMMUS* И *MYOPUS SCHISTICOLOR*)

© 2025 г. Е. И. Наумова^{@,*}, Г. К. Жарова*, Т. Ю. Чистова*, А. Д. Миронов**

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Ленинский просп., 33, Москва, 119071 Россия

**Российский государственный педагогический университет им. А.И. Герцена,
наб. реки Мойки, д. 48, Санкт-Петербург, 191186 Россия

[@]E-mail: einaumova@gmail.com

Поступила в редакцию 16.01.2025 г.

После доработки 04.02.2025 г.

Принята к публикации 13.02.2025 г.

Рассмотрены функционально важные структурные и морфометрические особенности пищеварительного тракта (ПТ) представителей двух родов леммингов *Lemmus* и *Myopus*, а также кинетика пищевых волокон в их ПТ. У леммингов ПТ адаптирован к быстрому усвоению наиболее питательных компонентов растительных объектов и максимально полному выведению непереваримых остатков. Такая стратегия пищеварения осуществляется благодаря меньшей вместительности ПТ леммингов (10–14% от массы тела против 18–30% у полевок), отсутствию изолирующих структур в желудке и непропорционально развитой ободочной спирали, выполняющей сепараторную функцию. Преобладание мелкоразмерных частиц корма уже в желудке способствует быстрой ассимиляции содержимого растительных клеток.

Ключевые слова: лемминги, пищеварительный тракт, морфометрия, кинетика пищевых волокон

DOI: 10.31857/S1026347025040025

Питание и пищеварение травоядных млекопитающих привлекают внимание специалистов с давнего времени, прежде всего по причине практической значимости сельскохозяйственных животных. Потребление растительного корма неизбежно ассоциируется с крупными животными, имеющими объемные желудочные и кишечные камеры, необходимые для длительной микробной ферментации. Поэтому мелких грызунов-фитофагов традиционно относят к избирателям наиболее питательного корма, доступного для сбора небольшими животными. Но многие полевки, в том числе и лемминги, способны питаться зеленой растительной массой и извлекать необходимую энергию из бедных кормов. Лемминги выделяются среди прочих *Microtinae* необычной биологией, связанной с обитанием в зоне сурового климата и скудных пищевых ресурсов. Некоторые механизмы и звенья этого процесса к настоящему времени изучены, но все же остаются необъясненными некоторые факты. В частности, не вполне расшифрованы пути преодоления резко выраженного у леммингов конфликта между качеством зеленого корма и размерами тела.

Питание леммингов зоологи активно исследовали с середины прошлого века (Кошкина, 1961; Tast, 1991). Основу кормового рациона разных видов леммингов составляют мхи и травы,

произрастающие в местах их обитания. Достаточно полно изучена и анатомия кишечника леммингов (Tullberg, 1899; Harder, 1949; Behmann, 1973). После первого обнаружения у мелких травоядных животных сепараторной функции ободочной кишки (Sperber, 1968) последовала серия публикаций о физиологическом значении этого органа у разных фитофагов (Björnhag, 1972, 1981, 1987; Björnhag, Sperber, 1977). Особое внимание было уделено леммингам – грызунам, обитающим в экстремальных условиях холодного климата и бедной кормовой базы. Сепараторный механизм и структура ободочной кишки были детально исследованы у норвежского лемминга (Sperber *et al.*, 1983; Björnhag, Snips, 1999). Возврат в слепую кишку и сохранение от вымывания бактериальной массы из пищеварительного тракта был оценен как важнейший способ обогащения бактериальным белком бедного растительного корма не только у леммингов, но и у других мелких травоядных млекопитающих. Однако судьба непереваримых структурных углеводов, содержащихся во всех растениях, в том числе и в кормах леммингов, почти не исследована. Настоящая работа предпринята для выяснения роли этих важных компонентов растительного корма в качестве нутриентов у леммингов в сравнении с другими полевыми.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работа выполнена на коллекционном материале – фиксированных в 4% формалине тушках норвежского *Lemmus lemmus* (7 экз.) и лесного *Myopus schisticolor* (6 экз.) леммингов. Основная часть материала была собрана в Лапландском заповеднике, где в 2019 г., в год массовой численности, на лесных тропах и по береговой линии Р. Чуна часто встречались погибшие при миграции зверьки. Тушки и извлеченный из них пищеварительный тракт (ПТ) измеряли и взвешивали целиком и по отделам (рис. 1, 2) согласно методике, описанной ранее (Варшавский и др., 2017). Содержимое каждого отдела извлекали для сепарации на размерные фракции и взвешивали стенки отдельных органов пищеварительного тракта для контроля влияния на массу органов ПТ степени их наполнения. В качестве сравнительного материала выполнены расчеты по размерному составу волокон в содержимом ПТ у серых полевков (31 экз. обыкновенной полевки *Microtus sp.*).

Процедура фракционирования образцов содержимого ПТ детально описана в предшествующих публикациях (Наумова и др., 2015, 2017, 2021; Naumova *et al.*, 2021). Содержимое разных участков ПТ промывали проточной водой на ситах с диаметром ячеек 1, 0.5 и 0.25 мм (Vibrotechnik С 20/50, Россия), а осадок с частицами, проходящими через ячейки 0.25 мм, собирали на фильтровальной бумаге с размером пор 3–5 мкм (далее фракция обозначена как “осадок”). Сформированные экскременты извлекали из прямой кишки и дистальной части ободочной кишки.

На основании данных по размерному составу частиц в желудке и экскрементах был рассчитан средний размер пищевых частиц (СРЧ) в разных отделах ПТ и взаимосвязь этих показателей с массой тела животных. Расчет СРЧ выполняли по формуле, предложенной Фриц с соавторами (Fritz *et al.*, 2012):

$$\text{СРЧ} = \sum_{i=1}^n p(i) \cdot \frac{S(i+1) + S(i)}{2}$$

где $p(i)$ – доля частиц, осевших на сите $S(i)$, $[(S_{(i+1)} + S_{(i)})/2]$ – диаметр ячеек.

Полученные данные обрабатывали с помощью методов непараметрической статистики “Statistica 12”.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Для оценки соответствия пищевой специализации грызунов строению ПТ во внимание принимают прежде всего следующие признаки: соотношение площадей железистого и ороговевающего эпителия в желудке и степень развития толстого отдела

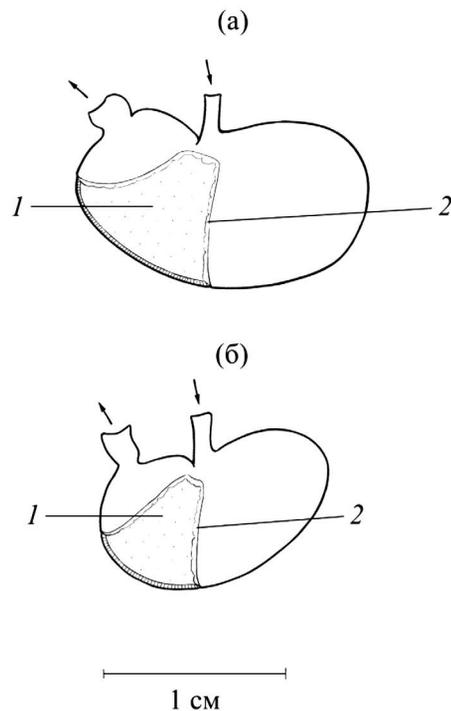


Рис. 1. Внутренняя поверхность висцеральной стенки желудка норвежского лемминга (а) и лесного лемминга (б). 1 – зона желудочных желез, 2 – пограничная складка.

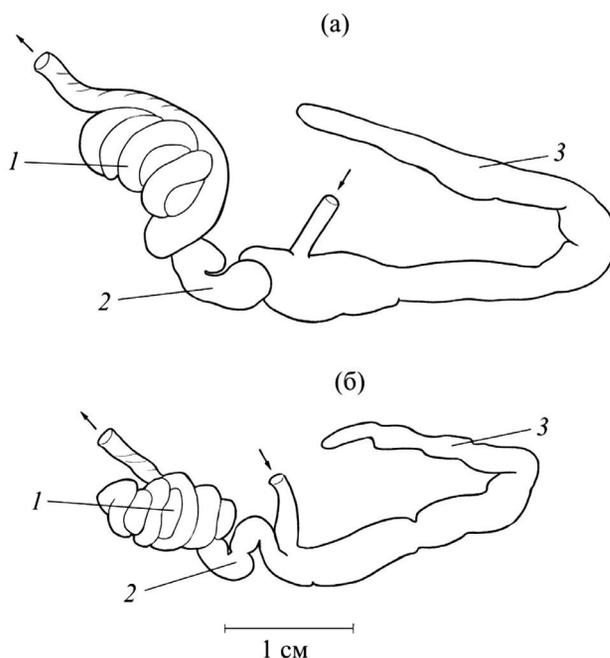


Рис. 2. Слепая кишка норвежского лемминга (а) и лесного лемминга (б). 1 – ободочная спираль, 2 – ампула ободочной кишки, 3 – слепая кишка.

кишечника. По этим признакам исследуемые виды леммингов отнесены к грызунам, высоко адаптированным к питанию клетчатковыми кормами (Воронцов, 1967). Однако такая характеристика не раскрывает стратегию пищеварения фитофагов.

Кормовые объекты и их качество

Важнейшую роль в питании леммингов играют мхи: у лесного лемминга их содержание в кормовом рационе достигает 100%, у норвежского лемминга – более 50% (Кошкина, 1961; Batzli, 1985). Дополняют кормовой рацион произрастающие в местах обитания однодольные травы, чаще всего осоковые. Видовой состав кормовых объектов зависит от особенностей растительного покрова в местах обитания леммингов. Существуют и сезонные различия в питании леммингов, которые заключаются в преобладании мхов в зимний период и повышении роли травянистых растений летом.

В соответствии с обобщением и глубоким анализом большого количества публикаций по питанию леммингов, энергетической ценности и переваримости предпочитаемых этими грызунами растений (Batzli, 1993), можно выделить следующие позиции, важные для оценки пищевой специализации леммингов. Специфика тундровых кормов леммингов заключается в их низкой питательной ценности, высоком содержании тормозящих пищеварение разных вторичных компонентов, и неодинаковом содержании микроэлементов. Например, многие виды поедаемых норвежским леммингом осок содержат всего 3–5% протеина, около 9% клетчатки и 11–13% БЭВ (Томмэ, 1964). Эти особенности сопряжены с низкой переваримостью кормовых растений – от 13% для мхов и до 39% для однодольных травянистых растений (Andreassen, Bondrup-Nielsen, 1991). Для сравнения: переваримость сухого вещества серыми полевыми достигает 74% (Batzli, 1981, 1985; Batzli, Cole, 1979). Ситуация усугубляется высоким содержанием в тундровых растениях непеваримых соединений, так называемых вторичных растительных компонентов типа полифеноловых лигниноподобных элементов (Prins, 1982).

Вероятно, именно поэтому лемминги выедают быстро растущие молодые верхушки мхов, еще не накопившие тормозящих пищеварение грызунов растительных метаболитов (Кошкина, 1970). Полученные нами результаты обозначают пути извлечения леммингами достаточного количества питательных веществ из очень бедных кормов.

Структурные особенности желудка и кишечника

При рассмотрении организации ПТ двух видов леммингов мы сконцентрировали внимание на недостаточно изученных аспектах, в частности

структуре желудка и размерных показателях ПТ. Большая часть простого однокамерного желудка леммингов выстлана ороговевающим эпителием. Конфигурация желудка и соотношение в нем площадей, выстланных железистым и ороговевающим эпителием, у норвежского и лесного леммингов сходны (рис. 1); желудки различаются только размерами. Левая граница железистого эпителия тянется от входа пищевода в желудок к середине большой кривизны, правая сильно смещена в пилорическую часть желудка. Железистое поле распространяется по париетальной и висцеральной стенкам желудка почти до малой кривизны. Эти особенности топографии эпителиальных полей желудка леммингов существенно отличают его от дискожелезистого желудка полевок. Пограничная складка развита слабо, особенно в правой части желудка; свободный край складки гладкий, лишен проекций, вдающихся в полость желудка. Угловая складка едва выражена, тогда как у полевок и в дискожелезистом, и в полужелезистом желудка она сильно вдается в полость желудка, подразделяя его на две части. Следует отметить, что разная степень наполнения кормом желудка леммингов не отражается на этих признаках.

Структура слепой и ободочной кишок наиболее детально исследована у норвежского лемминга (Tullberg, 1899; Воронцов, 1967; Behmann, 1973; Sperber *et al.*, 1983; Björnhag, Snips, 1999). Лемминги привлекли внимание зоологов чрезвычайно сильным развитием ободочной кишки, образующей двойную спираль из четырех восходящих и четырех нисходящих витков. Сложная система складок в слизистой ободочной кишки формирует так называемый сепараторный механизм, функция которого заключается в возврате в слепую кишку мелкодисперсного содержимого, обогащенного бактериальным азотом. Этот механизм развит у всех мышевидных грызунов, но у леммингов он достиг максимальной сложности и стал определяющим звеном при оценке комплекса адаптаций к бедным кормам. У рассмотренных нами норвежского и лесного леммингов морфология толстого отдела кишечника сходна, а различия заключаются в относительных размерах этого отдела (рис. 2).

Размерная характеристика ПТ леммингов

Для оценки степени соответствия качества питания леммингов размерам и структуре ПТ мы получили дополнительные линейные и весовые показатели по разным отделам кишечника, а также уточнили некоторые структурные детали ПТ у норвежского и лесного леммингов. Соотношение длин отделов кишечника у обоих рассматриваемых видов сходно с этим показателем у полевок, питающихся смешанными кормами. Тонкий кишечник составляет около половины длины всего

кишечника (табл. 1), но слепая кишка леммингов примерно вдвое уступает по относительной длине аналогичному органу у зеленоядных полевков, у которых ее доля в общей длине кишечника достигает 18% (Наумова, 1981). Длина всего кишечника у леммингов превышает длину тела более чем в 9–10 раз (тогда как у обыкновенной полевки – в 6–7 раз).

Относительная масса органов ПТ более точно отражает их функциональную значимость, чем линейные измерения, не учитывающие вместительность ПТ. У исследованных видов леммингов вклад массы ПТ в массу тела примерно одинаков и в среднем составляет 10–12%, тогда как у травоядных обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) и водяной полевки (*Arvicola terrestris*) это значение достигает 18% и 30% соответственно (Варшавский и др., 2017). Масса функционально значимых отделов ПТ, прежде всего, ободочной спирали, относительно массы тела у леммингов и полевков сопоставима. Но ее доля в массе всего ПТ (рис. 3) существенно больше, чем у полевков: 13.6–18.7% у леммингов и 7.4% у обыкновенной полевки (различия статистически достоверны при $p < 0.0001$).

Показатели по массе органов ПТ, безусловно, зависят от степени их наполнения кормом, поэтому

мы рассмотрели также данные по относительной массе освобожденных от содержимого отделов ПТ (рис. 4). После освобождения ПТ от содержимого соотношение масс отдельных органов практически не изменилось. У леммингов, особенно у лесного, заметен большой вклад ободочной спирали в массу тканей всего ПТ (1.5% против 0.7% у обыкновенной полевки). У обыкновенной полевки самая большая относительная масса приходится на долю слепой кишки (2.4% против 0.9% у леммингов). Эти различия статистически достоверны ($p < 0.005$). Кроме того, очевидно, что масса всего ПТ у леммингов значительно меньше, чем у обыкновенной полевки.

Результативность жевания и трансформация волокон

В содержимом желудка у обоих видов леммингов преобладали самые мелкие волокна – менее 0.25 мм длиной (рис. 5). Их содержание составило более 90%, тогда как у обыкновенной полевки – лишь около 50% (Наумова и др., 2017). У норвежского лемминга во всех органах ПТ волокнистая масса была представлена в основном

Таблица 1. Относительная длина кишечника и его отделов у леммингов

Вид	Отношение длины всего кишечника к длине тела	Соотношение длин отделов кишечника (%)		
		тонкий	слепой	толстый
<i>Lemmus lemmus</i>	9.9	47.17	8.68	44.15
<i>Myopus schisticolor</i>	9.1	44.33	8.18	47.50

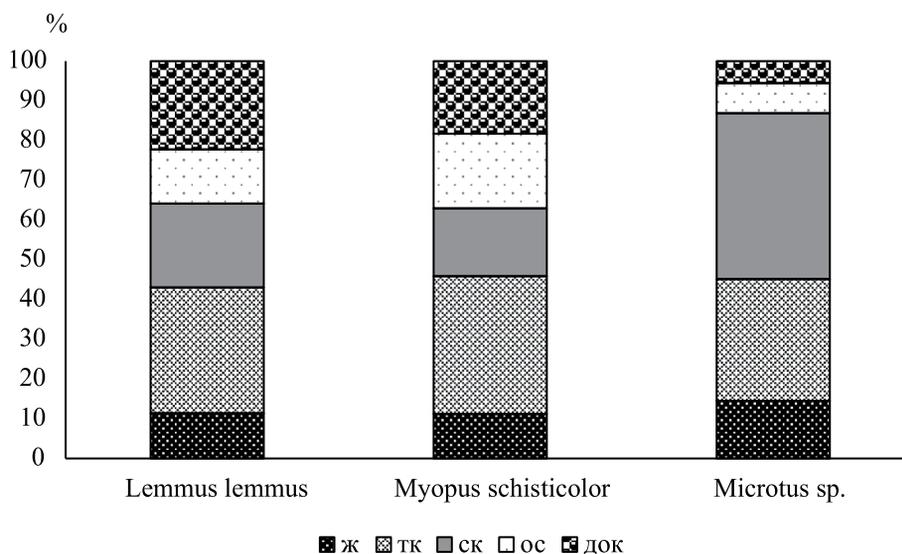


Рис. 3. Соотношение массы наполненных органов ПТ (%). ж – желудок, тк – тонкий кишечник, ск – слепая кишка, ос – ободочная спираль, док – дистальная ободочная кишка (для рис. 3–5).

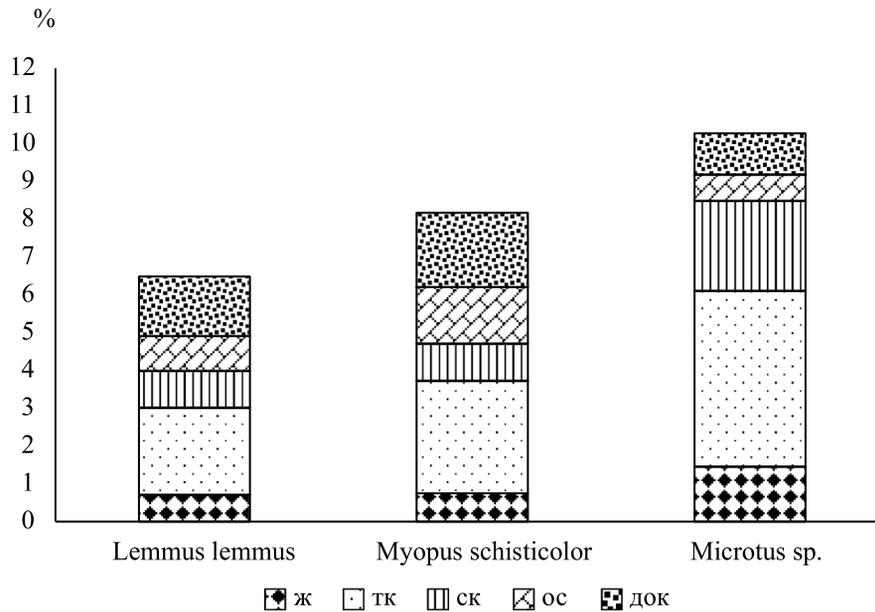


Рис. 4. Относительная масса стенок ПТ в % от массы тела.

мелкими фрагментами, а у лесного лемминга во всех отделах кишечника были выделены фракции более крупных волокон длиной 0.25–0.5 мм. В слепой кишке их содержание составило около 35%, а в ободочной кишке превысило 40%. В соответствии с этими данными расчетная средняя величина волокон (СРЧ) в желудке оказалась близкой у обоих видов (табл. 2) и меньше аналогичного показателя у мелкогрызушей обыкновенной полевки (Наумова и др., 2024). В кишечнике лесного лемминга за счет содержания фракций волокон размером 0.5 и 0.25 мм СРЧ оказалась выше, чем у норвежского лемминга. В сформированных экскрементах из дистальной части ободочной кишки размерный состав волокон и СРЧ были близки у леммингов и имели более высокие значения у обыкновенной полевки.

Детальное рассмотрение структуры ПТ и морфометрических показателей ПТ у леммингов внесли некоторые уточнения в классическую трактовку соответствия пищевой специализации грызунов структуре и органной композиции ПТ. При сопоставлении результативности жевания и дальнейшей постгастральной редукции пищевых волокон были получены некоторые противоречивые результаты. У норвежского лемминга в содержимом ПТ находились более мелкие волокна, чем у лесного лемминга, уступающего норвежскому по размерам тела. Основная причина, по-видимому, кроется не только в питательной ценности и структуре кормовых объектов этих грызунов, но и в особенностях кормового поведения леммингов. Например, по нашим полевым наблюдениям, норвежский лемминг долго

и обстоятельно кормится на одном месте, тщательно пережевывая пищу, для него не характерны частые перемещения в местах кормежки (рис. 6).

Морфологическая и функциональная специализация ПТ

Несмотря на традиционную квалификацию леммингов по строению пищеварительного тракта как грызунов, высоко специализированных к питанию клетчатковыми кормами, детальное рассмотрение морфологии желудка и кишечника, как и новые морфометрические данные, высветили их существенные отличия от других зеленоядных грызунов. Прежде всего, однокамерный желудок мешковидной формы лишен каких-либо изолирующих структур, частично обособляющих левую половину желудка, где часть корма может застаиваться для ферментации. Выполняющая эту функцию угловая складка, хорошо развитая в полу- и дискожелезистых желудках полевок и песчанок, у леммингов едва заметна. Пограничная складка, разделяющая железистую и безжелезистую зоны эпителия, также очень слабо выражена и, вероятно, не обеспечивает градиент кислотности в полости желудка, характерный для многих грызунов (Жарова, Наумова, 1984). Кислотность содержимого у грызунов в значительной степени зависит от структуры желудка (Kohl *et al.*, 2013). Двухкамерный желудок полевок лучше, чем однокамерный, обеспечивает контрастный градиент pH, необходимый для создания разных условий пищеварения – аллоэнзиматических и симбионтных. Судя по степени развития изолирующих структур в желудке леммингов, этот

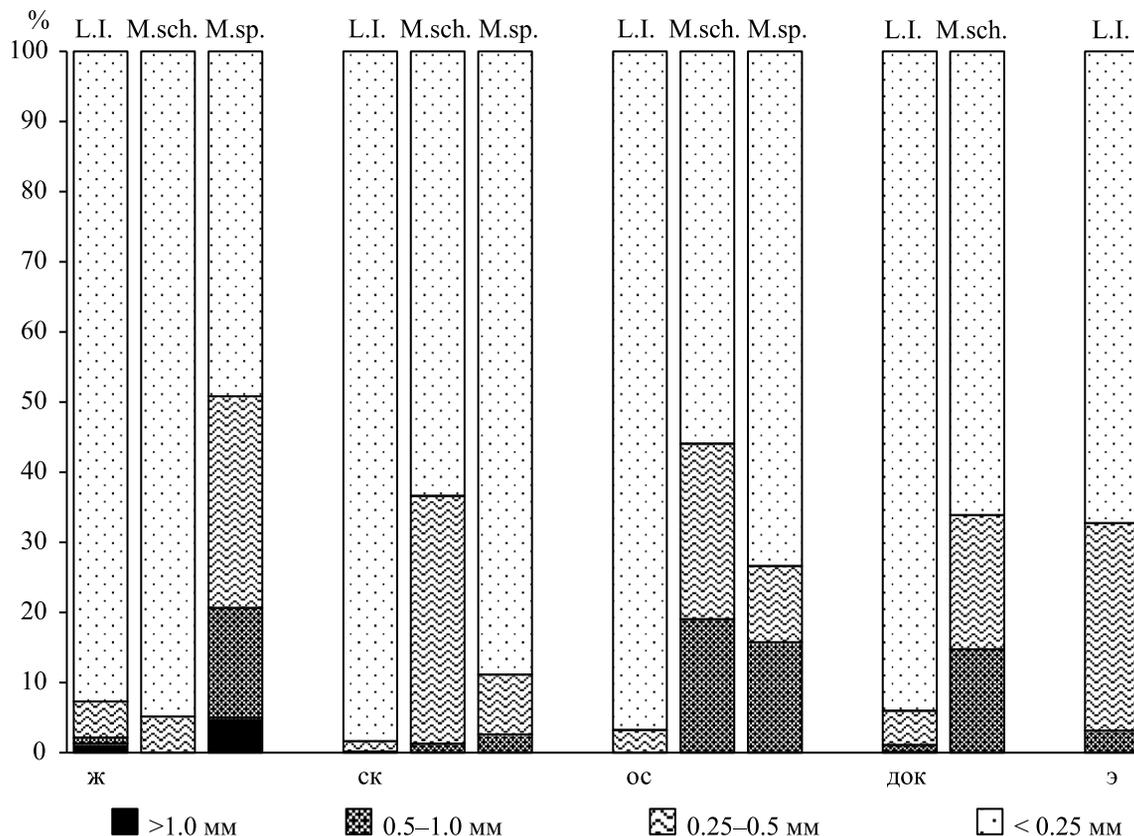


Рис. 5. Соотношение размерных фракций волокон в разных отделах ПТ и экскрементах у леммингов и обыкновенной полевки.

Таблица 2. Средний размер частиц (СРЧ) в разных отделах ПТ и экскрементах у леммингов и обыкновенной полевки. Лемминги достоверно отличаются по СРЧ от обыкновенной полевки ($p < 0.005$)

Вид	Желудок	Слепая кишка	Ободочная спираль	Дистальная ободочная кишка	Экскременты
<i>Lemmus lemmus</i>	0.16 (0.13–0.21)	0.13 (0.13–0.14)	0.14 (0.13–0.15)	0.15 (0.14–0.15)	0.22 (0.17–0.33)
<i>Myopus schisticolor</i>	0.14 (0.13–0.15)	0.22 (0.18–0.27)	0.31 (0.16–0.46)	0.27 (0.19–0.35)	–
<i>Microtus sp.</i>	0.47 (0.15–1.28)	–	–	0.554 (0.13–1.44)	–

орган выполняет в основном депонирующую функцию, не обеспечивая задержку в нем части съеденного корма для микробной ферментации. Железистая зона не сосредоточена в области большой кривизны желудка, а распространяется по стенкам желудка почти до малой кривизны, и смещена в правую половину желудка. Такая топография, по-видимому, обеспечивает максимально полную обработку съеденного корма продуцируемой желудочными железами соляной кислотой, которая оказывает мацерацирующий эффект. В определенной степени это способствует измельчению волокнистой массы.

В толстом отделе кишечника беспрецедентной сложности достигает проксимальная часть

ободочной кишки, которая в свое время и послужила причиной оценки леммингов как грызунов, высоко специализированных к потреблению клетчатковых кормов (Воронцов, 1961; 1967). Но, как было рассмотрено выше, основная и очень важная функция этого отдела заключается в сепарации и сохранении в кишечнике богатого бактериальным белком мелкогазменного содержимого (Björnhaug, 1972, 1981; Björnhaug, Sperber, 1977), а не в расщеплении клетчатки.

По морфометрическим данным ПТ лемминги также заметно уступают зеленоядным полевым. Относительная масса наполненного ПТ у леммингов составляет 11–14%, тогда как у полевок этот



Рис. 6. Место фуражирования норвежского лемминга (*Lemmus lemmus* L.). Хибины, цирк Поясов. 2023 г.

показатель достигает 18–30%. Масса слепой кишки у леммингов также значительно меньше, чем у полевок, но ободочный конус и в относительном исчислении велик, особенно у лесного лемминга, составляющего в среднем около 3% массы тела. С этими показателями скоординирована и масса стенок ПТ. В общую массу стенок заметный вклад делает ободочная спираль, достигающая 13.6% у норвежского лемминга и почти 19% у лесного лемминга. Полученные показатели соответствуют роли мхов в питании двух рассматриваемых видов.

С морфометрическими данными скоординированы и результаты распределения в ПТ волокон разных размерных фракций. Преобладание во всем ПТ у обоих видов леммингов волокон

мелкоразмерных фракций, содержание которых существенно превышает аналогичные показатели у серых полевок, не представляется возможным объяснить только результативностью работы жевательного аппарата. По-видимому, определяющее значение в этом случае имеет качество кормов, которые легче поддаются измельчению, чем корма полевок. Причем у более мелкого лесного лемминга, в рационе которого преобладают мхи, СРЧ больше, чем у норвежского лемминга. Причины могут крыться не только в степени лигнинизации и минерализации корма, но и скорости его поглощения и прохождения по ПТ, которые могут оказаться неодинаковыми у исследуемых видов. Лесной лемминг, судя по преобладающему развитию

ободочной спирали, сепараторная функция которой сопряжена с функцией выведения непереваренных фрагментов корма, нуждается в большем потреблении бедного корма и более быстром пищеварении. Однако нет экспериментальных данных, позволяющих однозначно трактовать эти особенности с функциональной точки зрения.

И еще один факт, заслуживающий внимания, — у обоих видов леммингов не выявлена сколько-нибудь заметная постгастричная редукция растительных волокон. У норвежского лемминга волокнистая масса во всех отделах ПТ состояла преимущественно из фракции волокон размером менее 0.25 мм, поэтому редукцию волокон можно было бы обнаружить лишь при более детальной сепарации. Но при этом экскременты у этого вида при лабораторном содержании в отдельных случаях включали до 30% более крупных волокон. В отличие от леммингов, у полевок, использующих структурные углеводы в качестве источника энергии, напротив, наблюдается заметная редукция волокон по мере продвижения корма по ПТ (Наумова и др., 2024), например, у обыкновенной полевки редукция СРЧ достигает 50% и более. Незначительная масса фракции волокон размером более 0.25 мм, содержащаяся в желудке у лесного лемминга как результат пережевывания пищи, накапливалась в толстом кишечнике (от 5% в желудке, до 30% в дистальной части ободочной кишки). Эти факты, наряду с гипертрофированным развитием ободочной спирали у обоих видов леммингов, можно трактовать как адаптацию к ускоренному выведению из ПТ волокнистой массы. Иллюстрацией могут послужить очень большие массивы экскрементов, оставляемые леммингами в местах их обитания (рис. 7).

Характерная для леммингов, как и для многих других грызунов, копрофагия (Kenagy, Hoyt, 1980; Batzli *et al.*, 1981), по-видимому, не вмешивается в характер трансформации волокон при продвижении корма по ПТ, так как содержимое желудка и слепой кишки у леммингов сходно по размерному составу волокон. Копрофагия у леммингов не влияет на переваримость корма, но способствует росту и развитию животных (Cranford, Johnson, 1989), а биологический смысл этого явления, как и у других мелких фитофагов, заключается в обогащении бедного растительного корма бактериальным белком. Вероятнее всего, это бактерии, использующие в качестве субстрата легкопереваримые углеводы и вторичные растительные компоненты.

Полученные детальные данные о структуре и размерах ПТ, а также о кинетике содержимого ПТ в сопоставлении с результатами проведенных ранее исследований приводят к заключению, что основным источником энергии для леммингов служит содержимое растительных клеток. Этот вывод, сделанный на основании фактических



Рис. 7. Скопление экскрементов у норы норвежского лемминга (*Lemmus lemmus* L.). Хибины, 2021 г.

данных, совпадает с высказанным ранее мнением (Batzli, 1993) об эволюционной направленности адаптаций леммингов к бедным кормам.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Структурные углеводы всегда выступают фактором, лимитирующем потребление растительных кормов фитофагами. И если у многих мышевидных грызунов структура ПТ, условия обитания и особенности экологии позволяют в разной степени использовать то или иное количество трудноперевариваемых компонентов растительного корма в качестве источника энергии, то у леммингов специализация ПТ направлена на их скорейшее выведение из ПТ. Эта задача облегчается и относительно низким содержанием лигноцеллюлозных структур в кормовых объектах леммингов. Высокая скорость метаболизма у леммингов привела к необходимости быстрого извлечения питательных веществ из бедного корма. Множество складок в ободочной кишке, длинная и узкая слепая кишка обеспечивают выгодное для ускорения всасывания соотношение всасывающей поверхности и объема кишечника. Меньшая, чем у полевок, вместительность ПТ и отсутствие изолирующих структур в желудке для задержки содержимого способствуют более быстрому выведению съеденного корма. Обогащение корма азотом осуществляется путем поедания цекотрофов, богатых

бактериями. Поскольку микробная ферментация целлюлозы слишком дорогостоящий процесс, требующий больших затрат энергии и длительного времени, важнейшей частью микробиоты у леммингов служат бактерии, для которых субстратом служат легкопереваримые углеводы и вторичные компоненты, которыми богаты тундровые растения. Таким образом, специфическая структура и функционирование ПТ обеспечивают высокую скорость пищеварения, жизненно важную для существования леммингов в условиях Заполярья.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета ИПЭЭ РАН. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы подтверждают отсутствие коммерческих, финансовых, личных и профессиональных факторов, которые могли бы создать конфликт интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Исследования выполнены с использованием коллекционного материала, хранившегося в формалине в течение 7 лет.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Варшавский А.А., Наумова Е.И., Жарова Г.К., Чистова Т.Ю., Варшавский А.А.* Взаимосвязь размеров тела и органов пищеварительного тракта у некоторых *Myomorphs*: изометрия, или аллометрия? // Изв. РАН. Сер. биол. 2017. № 4. С. 534–540. <https://doi.org/10.7868/S0002332917040142>
- Воронцов Н.Н.* Неравномерность темпов преобразования органов пищеварительной системы у грызунов и принцип компенсации функций // ДАН СССР. 1961. Т. 136. № 6. С. 1494–1497.
- Воронцов Н.Н.* Эволюция пищеварительной системы грызунов (мышьеобразные). Новосибирск: Наука, 1967. 235 с.
- Жарова Г.К., Наумова Е.И.* Пищевая специализация и особенности желудочной секреции у млекопитающих // Докл. РАН. 1984. Т. 275. № 5. С. 1256–1260.
- Кошкина Т.В.* Новые данные по питанию норвежского лемминга *Lemmus lemmus* L. // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. 1961. Т. 66. Вып. 6: 15–32.
- Кошкина Т.В.* Массовое появление норвежских леммингов в 1957–1959 гг. на юге Кольского полуострова и причины последующей депрессии их численности // Труды Кандалакшского государственного заповедника. Мурманск. 1970. Вып. 8: 306–311.
- Наумова Е.И.* Функциональная морфология пищеварительной системы грызунов и зайцеобразных. М.: Наука, 1981. 262 с.
- Наумова Е.И., Жарова Г.К., Чистова Т.Ю., Кузнецова Т.А.* Влияние копрофагии на размерный состав растительных волокон в пищеварительном тракте зайцев (*Lepus europaeus* и *L. timidus*, *Lagomorpha*, *Leporidae*) // Изв. РАН. Сер. биол. 2015. № 5. С. 503–508. <https://doi.org/10.7868/S0002332915050094>
- Наумова Е.И., Жарова Г.К., Чистова Т.Ю., Варшавский А.А., Иевлев Ю.Ф.* Концентрация и размерный состав растительных волокон в пищеварительном тракте мышевидных грызунов // Изв. РАН. 2017. Сер. биол. № 5. С. 418–426. <https://doi.org/10.7868/S0002332917050083>
- Наумова Е.И., Чистова Т.Ю., Варшавский А.А., Жарова Г.К.* Функциональная диверсификация морфологически сходных органов пищеварительного тракта у представителей *Muroidea* // Изв. РАН. Сер. биол. 2021. № 3. С. 270–279. <https://doi.org/10.31857/S0002332921020089>
- Наумова Е.И., Чистова Т.Ю., Жарова Г.К.* Результативность жевания у мелких млекопитающих-фитофагов – функция размеров тела? // Журн. Общей биол. 2024. Т. 85. № 2. С. 137–149. EDN:vvgqww <https://doi.org/10.31857/S00044459624020069>
- Томмэ М.Ф.* Корма СССР. М.: Колос, 1964. 447 с.
- Andreassen H.P., Bondrup-Nielsen S.* A comparison of the effects of a moss diet and a varied diet on the growth of juvenile wood lemmings, *Myopus schisticolor* (Liljeb.) // Zeitschrift fur Säugetierkunde. 1991. V. 56. P. 378–379.
- Batzli G.O.* Populations and energetics of small mammals in the tundra ecosystem // In Tundra Ecosystems: A Comparative Analysis. L.C. Bliss O.W., Heal, J.J. Moore (Eds). Cambridge: Cambridge University Press. 1981. P. 377–396.
- Batzli G.O.* Responses of arctic rodent populations to nutritional factors // Oikos. 1983. V. 4. P. 396–406.
- Batzli G.O.* Nutrition // In Biology of New World Microtus. Special Publications of the American Society of Mammalogists. R. Tamarin (Ed.). 1985. 8: 779–881.
- Batzli G.O.* Food selection by lemmings // In The Biology of lemmings. Academ. Press. 1993. Part 4. Ch. 15. P. 281–301.
- Batzli G.O., Cole F.R.* Nutritional ecology of microtine rodents: digestibility of forage // J. Mammal. 1979. V. 60. P. 740–750.
- Batzli G.O., White R.G., Bunnell F.L.* Herbivory: a strategy of tundra Consumers // In Tundra Ecosystems: A Comparative Analysis. L.C. Bliss, O.W. Heal,

- J.J. Moore (Eds). Cambridge: Cambridge University Press. 1981. P. 359–375.
- Behmann H. Vergleichend- und functionell-anatomische Untersuchungen am Caecum und Colon myomorpher Nagetiere // Zeitschr. Wiss. Zool. 1973. V. 186. H.3/4. P. 173–294.
- Björnhag G. Separation and delay of contents in the rabbit colon // Swedish J. agric. Res. 1972. V. 2 P. 125–136.
- Björnhag G. Separation and retrograde transport in the large intestine of herbivores // Livest. Prod. Sci. 1981. V. 8. P. 351–360.
- Björnhag G. Comparative aspects of digestion in the hindgut of mammals. The colonic separation mechanism (CSM) (a review) // Dtsch. Tierartzt. Wochenschr. 1987. V. 94. P. 33–36.
- Björnhag G., Snipes R.L., Colonic separation mechanism in lagomorph and rodent species – a comparison // Zoosyst. Evol. 1999. V. 75. P. 275–281.
- Björnhag G., Sperber I. Transport of various food components through the digestive tract of turkeys, geese and guinea fowls // Swedish J. agric. Res. 1977. V. 7. P. 57–66.
- Cranford J.A., Johnson E.O. Effects of coprophagy and diet quality on two microtine rodents (*Microtus pennsylvanicus* and *Microtus pinetorum*) // J. of Mammalogy. 1989. V. 70. P. 494–502.
- Harder W. Zur Morphologie und Physiologie des Blinddarms der Nagetiere // Verh. Dt. Zool. Ges. Mainz. 1949 (1950). P. 95–109.
- Fritz J., Streich W.J., Schwarm A., Clauss M. Condensing results of wet sieving analyses into a single data: a comparison of methods for particle size description // J. Anim. Physiol. Nutr. 2012. V. 96. P. 783–797.
- Kenagy G.J., Hoyt D.F. Reingestion of faeces in rodents and its daily rhythmicity // Oecologia. 1980. V. 44. P. 403–409.
- Kohl K.D., Stengel A., Samuni-Blank M., Dearing M.D. Effect of anatomy and diet on gastrointestinal pH in rodents // J. Exp. Zool. Pt A. 2013. P. 1–5.
- Naumova E.I., Chistova T. Yu., Zharova G.K., Kam M., Khokhlova I.S., Krasnov B.R., Clauss M., Degen A.A. Particle size reduction along the digestive tract of fat sand rats (*Psammomys obesus*) fed four chenopods // J. Comp. Physiol. B. 2021. V. 191. P. 831–841.
<https://doi.org/10.1007/s00360-021-01357-x>
- Prins H.H.T. Why are mosses eaten in cold environments only? Oikos. 1982. V. 38. P. 374–380.
- Sperber I. Physiological mechanisms in herbivores for retention and utilization on nitrogenous compounds // Isotope Studies on the Nitrogen Chain. IAEA. Vienna. 1968. P. 209–219.
- Sperber I., Björnhag G., Ridderstrale Y. Function of proximal colon in lemming and rat // Swed. J. Agric. Res. 1983. V. 13. P. 243–256.
- Tast J. Will the Norwegian lemming become endangered if the climate becomes warmer? // Arctic and Alpine Research. 1991. V. 23. P. 53–60.
- Tullberg T. Ueber das System der Nagetiere: eine phylogenetische Studie // Uppsala: Act. Reg. Soc. Sci. 1899. 514 s.

Morphofunctional specialization of the Lemming digestive tract (*Lemmus lemmus* и *Myopus schisticolor*)

E. I. Naumova^{1, #}, G. K. Zharova¹, T. Yu. Chistova¹, A. D. Mironov²

¹Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

²Herzen State Pedagogical University of Russia, Saint Petersburg, 191186 Russia

[#]e-mail: ainaumova@gmail.com

Functionally important structural and morphometric features of the digestive tract (DT) of representatives of two genera of lemmings, *Lemmus* and *Myopus*, as well as the kinetics of dietary fiber in their DT are considered. In lemmings, DT is adapted to the rapid assimilation of easily digestible components of plant objects and the most complete elimination of indigestible components. This digestive strategy is due to the lower capacity of the lemmings' DT (10–14% of body mass versus 18–30% in voles), the absence of isolating structures in the stomach and the disproportionately developed colonic spiral, which performs a separator function. The predominance of small-sized food particles in the stomach as a result of chewing promotes rapid assimilation of the contents of plant cells.

Keywords: lemmings, digestive tract, morphometry, kinetics of fibers