

УДК 599.325:591.32

ДИНАМИКА ПРОДВИЖЕНИЯ КОРМА ПО ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОМУ ТРАКТУ У НОЧНОГО ГРЫЗУНА *MERIONES CRASSUS* КАК РЕАКЦИЯ НА РИТМ КОРМОВОЙ АКТИВНОСТИ

© 2024 г. Е. И. Наумова^{®,*}, Г. К. Жарова*, Т. Ю. Чистова*

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

[®]E-mail: einaumova@gmail.com

Поступила в редакцию 26.03.2024 г.

После доработки 06.04.2024 г.

Принята к публикации 07.04.2024 г.

На примере ночного грызуна *Meriones crassus* исследована зависимость продвижения корма по пищеварительному тракту (ПТ) от кормовой активности. Две группы песчанок содержали в лабораторных условиях при искусственном освещении с фотопериодом 12:12 С:Т в течение 36 ч. Группы обозначили как «дневную» и «ночную» в зависимости от преобладания светлого, или темного времени в течение эксперимента. Среднее время задержки маркеров в желудке в этих группах составило 20 и 30 ч соответственно. Кинетика содержимого изменялась в зависимости от конкретного времени введения маркеров и уровня насыщения грызунов кормом. В светлый период суток уже через 2 ч начинается последовательная эвакуация из желудка поступивших в ПТ маркеров, а ночью, в период более высокой кормовой активности часть корма, расположенная в своде желудка и в слепой кишке, задерживается здесь на более длительное время. В «дневной» группе к концу эксперимента было выведено 84% маркеров, а в «ночной» группе около 55 %.

Ключевые слова: грызуны, пищеварительный тракт, многократное мечение корма, кинетика пищевых волокон, кормовая активность

DOI: 10.31857/S1026347024050094, **EDN:** uleewv

В течение нескольких десятилетий скорости продвижения корма по пищеварительному тракту (ПТ) млекопитающих, как важной составляющей физиологии пищеварения, уделялось достаточно много внимания. Полученные результаты, включая методы исследования, неоднократно были обобщены и проанализированы (Warner, 1981; Stevens, Hume *et al.*, 1993; Hume *et al.*, 1993; Sakaguchi, 2003; Clauss *et al.*, 2007, 2013; Müller *et al.*, 2013). Рассмотрены многие факторы, влияющие на время экспозиции корма в пищеварительном тракте, такие как размер тела животных, морфология ПТ, тип ферментации, уровень потребления и качество корма, а также методические недостатки, снижающие надежность результатов.

Исследование кинетики твердой фракции корма у нескольких видов полевок и песчанок с использованием метода многократной маркировки корма (Наумова, Кучерук, 1996; Жарова и др., 2002, 2010; Наумова и др., 2007, 2024) позволило выяснить важные нюансы циркуляции содержимого у растительноядных грызунов с малыми размерами тела, не регистрируемые с помощью однократной

маркировки корма. Была обнаружена важная с функциональной точки зрения особенность, которая заключается в неравномерности продвижения содержимого, а именно, нарушении последовательности выведения маркеров, поступавших в ПТ через определенные промежутки времени. Это нарушение обусловлено спецификой сбора и поглощения кормовых растений мелкими фитофагами. Размерные ограничения исключают возможность одновременного потребления мелкими грызунами достаточного количества бедной растительной пищи. Независимо от типа кормовой активности грызуны часто пополняют кормом желудок, что сопряжено с быстрой эвакуацией содержимого и его быстрым дальнейшим прохождением по ПТ. Подобная ситуация характеризуется большими колебаниями уровня наполнения желудка от которого зависит локализация маркированного корма и, соответственно, динамика его прохождения по ПТ. В этом заключается одна из причин высокой изменчивости кинетики содержимого ПТ, продемонстрированная на примере дневной песчанки (Наумова и др., 2024).

Для выяснения зависимости характера продвижения корма по ПТ от ритма кормовой активности мы выполнили многократное мечение корма ночного грызуна *Meriones crassus* в разные фазы кормовой активности. Ранее мы исследовали несколько видов грызунов (полевок и песчанок) с круглосуточной кормовой активностью, а *M. crassus* – грызуны, потребляющие корм в основном ночью (Khokhlova *et al.*, 2005). Хотя в некоторых публикациях была отмечена зависимость скорости прохождения корма от уровня его потребления (Pei *et al.*, 2001; Clauss *et al.*, 2007;), метод однократного мечения не позволяет учесть ритм наполнения кормом желудка и слепой кишки, как и порядок выведения корма из них.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Песчанка Сундевала *Meriones crassus* – ночной семеноядный грызун, основным кормом которого служат семена, а также листья пустынных растений как источник влаги. Мы провели две серии опытов по маркировке корма песчанок в дневное и ночное время. Животных кормили свежесобранной начинающей плодоносить травой *Salsola tetrandra*. В каждой экспериментальной группе было задействовано по 6 взрослых не размножающихся песчанок обоих полов, рожденных в неволе. Животных содержали в клетках поодиночке при искусственном освещении с равным соотношением светлого и темного времени суток (С:Т = 12:12). Работа выполнена в лаборатории университета им. Бен-Гуриона.

Для детализации путей продвижения твердых фракций корма мы применили пяти- и семикратное мечение корма инертными маркерами. В качестве инертного маркера волокнистой фракции корма использовали тонкую пластиковую пленку разных цветовых оттенков. Метод детально описан в предшествующих публикациях (Наумова, Кучерук, 1996; Жарова и др., 2002, 2010; Наумова и др., 2007; 2024). Каждая порция маркера состояла из смешанных с приманкой мелких кусочков пленки, общее количество которых в ПТ и экскрементах подсчитывали в конце эксперимента и принимали за 100 %. Время поедания и длительность экспозиции маркеров в каждой экспериментальной группе песчанок приведено в табл. 1. В конце опытов анализировали количественное распределение маркеров в ПТ у умерщвленных грызунов. ПТ и отдельно желудок и слепую кишку взвешивали на электронных весах с точностью до 0.001.

Среднее время задержки корма (*MRT*) в ПТ рассчитывали по формуле (Warner, 1981):

$$MRT = \frac{\sum_{i=1}^n m_i t_i}{\sum_{i=1}^n m_i}$$

Таблица 1. График поступления маркеров в ПТ

Группа песчанок	№ маркера	Время поедания маркера	Длительность экспозиции маркера (ч)
1 (дневная)	1	12:00	36
	2	18:00	30
	3	24:00	24
	4	9:00	15
	5	16:00	8
	6	18:00	6
	7	22:00	2
2 (ночная)	1	20:00	36
	2	8:00	24
	3	20:00	12
	4	2:00	6
	5	5:00	3

где m_i – количество частиц маркера в экскрементах, выделенных за время t_i после поедания маркированной приманки, n – количество дефекаций за время полного выведения маркера. *MRT* рассчитывали отдельно по каждому маркеру. Аналогично рассчитывали время задержки корма в желудке и слепой кишке. При этом за m_i принимали количество фрагментов маркера, прошедшее через данный орган (то есть, обнаруженных в ПТ позади желудка или слепой кишки и экскрементах). За t_i принимали время экспозиции маркера в желудке, или слепой кишке.

Обобщенные диаграммы кинетики содержимого в ПТ по отдельным органам и в экскрементах построены на основании данных о распределении маркеров в конце опыта у умерщвленных животных. Полученные данные обработаны методами непараметрической статистики (Statistica 12).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Длительность экспериментов составила 36 ч, в течение которых грызуны получали маркированные приманки в разные фазы активности и разное время суток. Экспериментальные группы различались по суммарной длительности светлого и темного периодов и времени начала экспериментов. Группу, в которой первый маркер был дан зверькам в 12:00, а соотношение светлого и темного времени составило 20:16, мы обозначили как «дневную». Группу, в которой начало опыта пришлось на 20:00, а соотношение светлого и темного времени в эксперименте составило 12:24, мы обозначили как «ночную».

Суммарное время задержки маркеров в ПТ

Длительность экспериментов не позволила выяснить полное время задержки корма в ПТ песчанки Сундевала. В первом опыте (дневная группа), охватившем два периода светлого времени суток, и одну ночь, через 36 ч из ПТ вышло более 80% маркера, поступившего в ПТ в полдень (рис. 1). Во втором опыте (ночном), охватившем два периода ночной активности и один дневной, через 36 ч из ПТ эвакуировалось 55% маркированной приманки, съеденной песчанками вечером в 20:00, а маркер, пролежавший в ПТ 24 ч, съеденный утром в 8:00, был выведен на 65%.

Первые частицы маркеров (около 5%) были зарегистрированы в экскрементах дневной группы песчанок через 8 ч экспозиции (с 16:00), а в ночной группе первые фрагменты маркеров (менее 5%) были отмечены через 12 ч экспозиции в ПТ (с 20:00). Среднее время задержки маркеров

Таблица 2. Среднее время задержки маркеров в желудке и кишечнике

Группа	MRT (ч)		
	Общее	Желудок	Слепая
Дневная	19 (15–26)	20 (16–30)	20 (16–29)
Ночная	–	30 (27–35)	28 (23–35)

в желудке и кишечнике заметно различались в двух группах песчанок (табл. 2).

Продвижение маркированного корма по отдельным органам ПТ в дневной группе

Маркированный корм, поступавший в желудок песчанок в полдень, выходил из желудка и достигал слепой кишки относительно быстро. Через 2 ч после

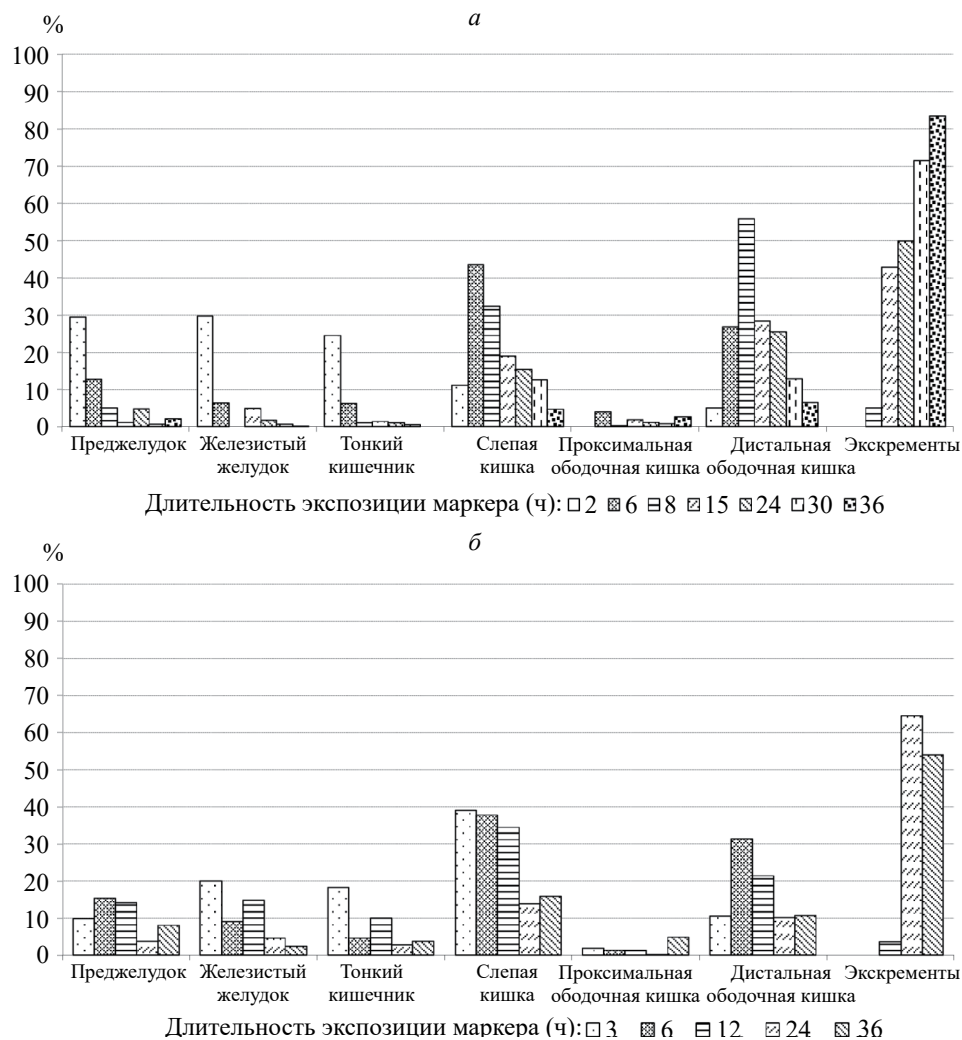


Рис. 1. Содержание маркеров (%) с разной длительностью экспозиции в каждом органе ПТ по результатам вскрытия в дневной (а) и ночной (б) группах песчанок.

потребления приманки из желудка песчанок дневной группы эвакуировалось около 40 % маркера (рис. 1а), а оставшаяся доля распределилась между преджелудком и железистой частью примерно поровну. В это время около 10% маркера уже достигло слепой кишки. Дальнейшее мечение показало последовательное прохождение вводимых в ПТ маркеров и их задержку в слепой кишке, а большая часть оставшихся частиц маркеров задержалась в преджелудке. При самой длительной экспозиции (24, 30 и 36 ч) в желудке все же оставались следовые количества маркеров. Через 6–8 ч в слепой кишке скопилось до 45% маркеров, а через 8 ч началось их активное выведение с экскрементами. Через 24 ч в слепой кишке еще оставалось более 15 % маркеров, а через 36 ч – около 5%. В проксимальной части ободочной кишки маркеры почти

не задерживались. В дистальной части ободочной кишки наибольшая концентрация маркеров наблюдалась при 8-часовой экспозиции (более 50%).

Продвижение маркированного корма по отдельным органам ПТ в ночной группе

Первый маркер, пролежавший в ПТ более суток, песчанки получили в 20:00. Хотя через 36 ч экспозиции в желудке осталось еще около 10% маркера, поступившие последующие маркеры не задерживались в желудке надолго (рис. 1б). Через 3 ч здесь осталось 30% маркера, а в слепой кишке было сконцентрировано около 40%. Маркеры с экспозицией в ПТ 6 и 12 ч (поступившие в желудок в темное время суток) до слепой кишки продвигались примерно также, как первый маркер. В желудке их содержание

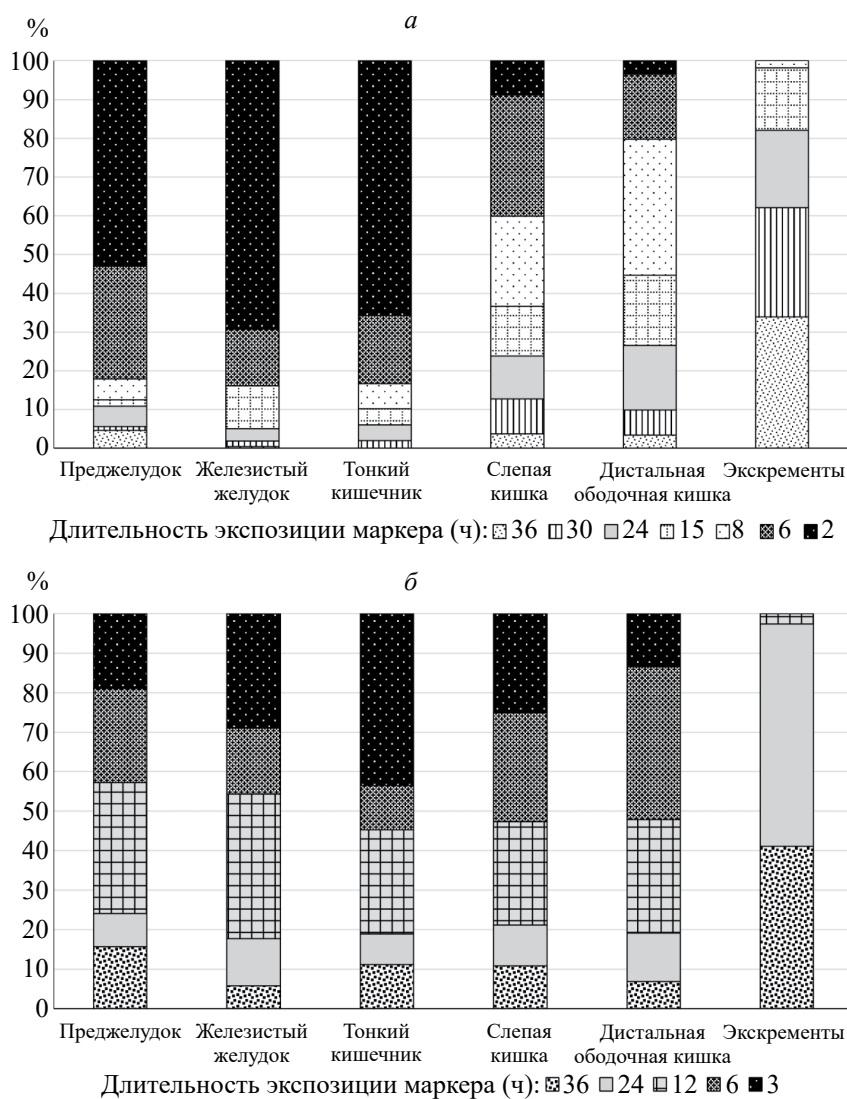


Рис. 2. Количественное соотношение маркеров (%) в разных отделах ПТ по завершении опыта в дневной (а) и ночной (б) группах песчанок.

составило около 20%, а в слепой кишке осело около 40%. В проксимальной части ободочной кишки маркеры не задерживались, а в дистальной части максимальной концентрации (30%) достиг маркер с 6-часовой экспозицией. Через 24 и 36 ч экспозиции в желудке и слепой кишке задержалось около 25 % всех маркеров.

Количественное соотношение маркеров в отдельных органах ПТ в зависимости от времени их поступления в желудок

Расчет количественного соотношения маркеров, поступивших в желудок в разное время, и задержавшихся в ПТ до конца экспериментов, позволил зарегистрировать два варианта распределения корма (рис. 2) в зависимости от длительности экспозиции и времени поступления маркеров в ПТ. При этом проявились четкие различия между характером локализации маркированных порций корма, съеденных в разное время суток. В обеих экспериментальных группах следует отметить быстрое поступление части маркеров в слепую кишку (через 2–3 часа) и длительную задержку (на весь экспериментальный период) части маркированного корма в желудке. Важное различие между группами заключается в длительности задержки корма, съеденного на разных стадиях кормовой активности.

Сравнительный анализ количественного содержания маркеров в желудке, слепой кишке и экскрементах выявил значительные различия в продвижении маркеров по ПТ в зависимости от времени их поступления в желудок (табл. 3). Маркеры, поступившие в ПТ в утренние

и дневные часы, длительность экспозиции которых составила около 13 и 36 ч, выводились из желудка и слепой кишки гораздо быстрее, чем маркеры с такой же длительностью экспозиции, но поступившие в ПТ в вечернее время. Содержание маркеров, поступивших в ПТ в светлое время суток, с длительностью экспозиции 13 и 36 ч, в экскрементах было значительно выше, чем поступивших в ПТ в темное время. В остальных случаях различия не были достоверными, но при анализе продвижения маркеров с самой короткой экспозицией в ПТ (2–3 ч), было обнаружено, что в желудке застаивается больше маркеров, поступивших в желудок вечером (в 22:00), в начале кормовой активности, чем маркеров, поступивших в ПТ в конце кормовой активности (в 5:00). В слепой кишке наблюдается противоположная ситуация – маркеры, поступившие в ПТ в начале кормовой активности, скапливаются в ней в большей степени, чем поступившие в ПТ в конце кормовой активности (рис. 3).

Взаимосвязь кинетики прохождения маркеров, кормовой активности и наполнения ПТ кормом

В исследовании кинетики содержимого дневной песчанки (грызуна с круглосуточной активностью) приведены примеры зависимости продвижения корма от степени наполнения ПТ (Наумова и др., 2024). Эти различия были связаны с частыми неритмичными поступлениями свежего корма в желудок в течение суток. Подобная ситуация достаточно подробно разобрана на примере

Таблица 3. Сравнительный анализ зависимости количественного содержания маркеров от времени их поступления в ПТ

Локализация маркера	Длительность экспозиции маркера (ч)	Время поступления маркера		Количественное содержание маркера (%)		P
Желудок	2 – 3	22:00	5:00	59.27	29.99	0.083
	6	18:00	2:00	19.26	24.55	0,635
	12 – 15	9:00	20:00	6.22	29.05	0.0001*
	24	8:00	24:00	8.33	6.65	0.642
	36	12:00	20:00	2.41	10.68	0.007*
Слепая кишка	2 – 3	22:00	5:00	11.11	39.11	0.061
	6	18:00	2:00	43.59	37.89	0.434
	12 – 15	9:00	20:00	18.99	34.51	0.017*
	24	8:00	24:00	13.95	15.48	0.517
	36	12:00	20:00	4.81	15.89	0.028*
Экскременты	12 – 15	9:00	20:00	42.94	3.70	0.001*
	24	8:00	24:00	64.54	49.97	0.07
	36	12:00	20:00	83.48	54.00	0.035*

Примечание. *Различия статистически достоверны

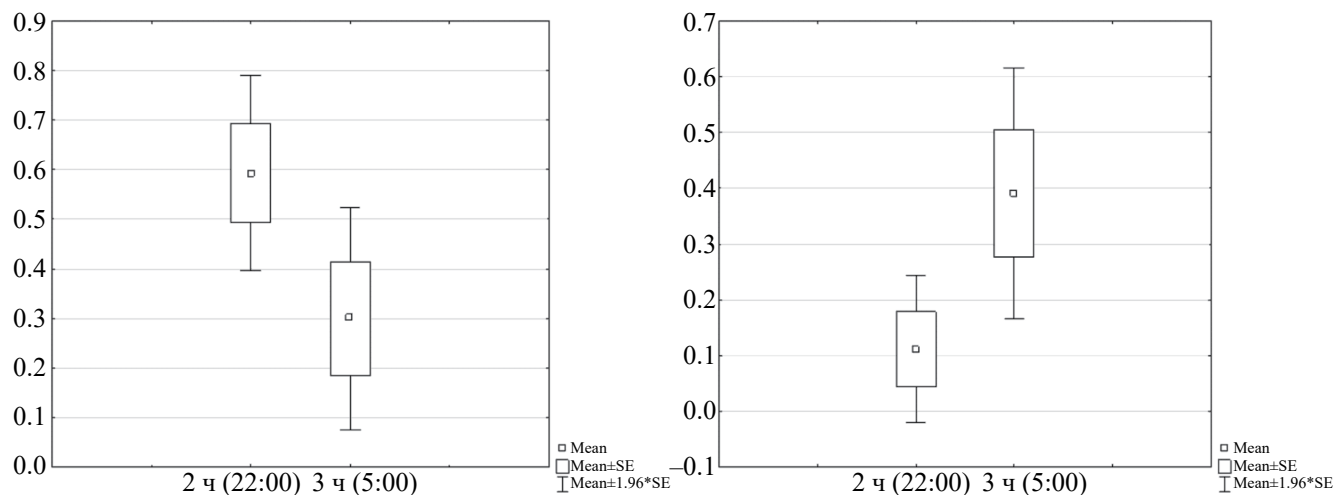


Рис. 3. Относительное содержание маркеров в желудке (а) и в слепой кишке (б), поступивших в ПТ в разное время суток.

большой песчанки (Наумова, Кучерук, 1996). Вновь поступающая доза пищи заходит в свод желудка и вытесняет к периферии (к большой кривизне) уже находившееся там содержимое. При активной кормежке уже оккупировавший свод корм не успевает продвинуться в тонкий кишечник, и часть его застревает надолго в области свода. А в заполненном желудке новый корм локализуется в пилорической части желудка.

У ночной песчанки Сундевала эта особенность также проявляется, но на фоне заметного общего снижения кормовой активности в светлое время суток, которое заключается в сокращении количества и длительности эпизодов поедания корма (Khokhlova *et al.*, 2005). Следовательно, у песчанки Сундевала маркировка корма в дневные часы осуществлялась на фоне слабого заполнения желудка. Поэтому темпы продвижения отдельно взятых маркеров, пролежавших в ПТ сходные отрезки времени, но поглощенных зверьками в дневное, или ночное время, существенно различаются. Например, маркеры со сходной экспозицией (2–3 ч), но поступившие в желудок в разное время, выводились из него с разной интенсивностью. Маркер, съеденный в начале кормовой активности (22:00), вывелся из желудка на 40%, а поступивший в конце кормовой активности – на 70%. Маркер с экспозицией 36 ч, поступивший в желудок в полдень (дневная группа), практически вывелся из ПТ, а маркер, поступивший в начале кормовой активности в 20 ч еще заметен в небольших количествах во всех отделах ПТ. В слепой кишке наблюдалась обратная ситуация: в начале кормовой активности здесь находилось лишь 10% маркера, а в конце кормовой активности в ней было сконцентрировано около 40% маркера.

Пути и скорость продвижения разных маркеров у песчанки Сундевала, с разной интенсивностью потребляющей корм днем и ночью, определяются характером заполнения ПТ кормом. При проведении маркировки в светлое время, когда кормовая активность снижена, маркер поступает в слабо наполненный желудок, и быстрее эвакуируется из него. В случаях ночного мечения при активной кормежке очередной маркер поступает в желудок, который в большой степени уже заполнен кормом. Поэтому значительная часть маркированного корма быстрее эвакуируется в тонкий кишечник, а свод желудка надолго остается занятым кормом, поступившим ранее. Отмеченные особенности продвижения содержимого согласуются с наполнением желудка и слепой кишки на разных стадиях потребления корма. В дневной группе на кормовую активность пришлось заметно меньше времени, чем в ночной, что отразилось на относительной массе ПТ – 7.02% и 11.48% массы тела соответственно. Тенденция к сопряженности показателей относительной массы органов и среднего времени задержки в них маркеров наблюдалась в большинстве рассмотренных случаев. Особенно заметно эта зависимость проявилась при сопоставлении времени задержки корма и массы желудка в темное время суток и массы слепой кишки в светлое время суток (рис. 4).

Таким образом, многократное мечение корма у грызунов позволяет визуализировать вариативность путей продвижения пищевой массы в ПТ, зависящую от режима кормовой активности. Помимо других, уже изученных факторов, влияющих на кинетику содержимого ПТ, таких как качество корма и уровень его потребления, кормовая активность может нарушить надежность получаемых результатов. Особенно это влияние

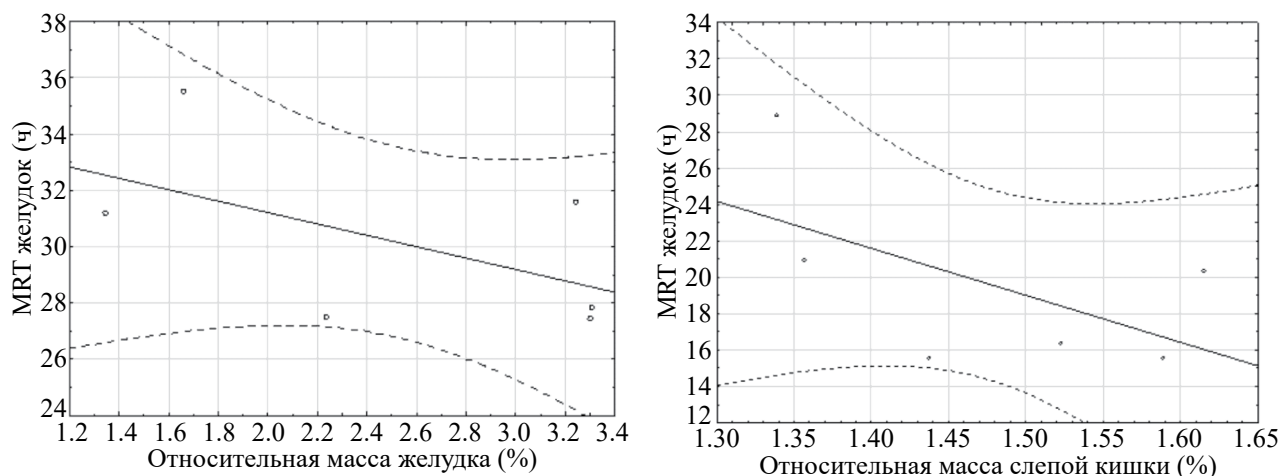


Рис. 4. Корреляция между относительной массой желудка и длительностью задержки в нем корма (а), $r = -0.5591$, и относительной массой слепой кишки и длительностью задержки в ней корма (б), $r = -0.5906$

может быть значительным у животных со сдвигом кормовой активности на светлое или темное время суток. Отмеченную зависимость следует учитывать при исследовании кинетики содержимого у грызунов.

Авторы приносят глубокую благодарность израильским коллегам А. Дегену, И.С. Хохловой, Б.Р. Краснову и М. Каму, за предоставленный материал и организацию работы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

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

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Отсутствуют коммерческие, финансовые, личные и профессиональные факторы, которые могли бы создать конфликт интересов

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все исследования на экспериментальных животных проводились в соответствии с Руководством по уходу и использованию лабораторных животных (Национальная академия, Вашингтон, округ Колумбия, 1996 г.), которое является основой документа «Директива 2010/63/ЕС Европейского парламента и Совета от 22 сентября 2010 г. о защите животных, используемых в научных целях».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Жарова Г.К., Наумова Е.И., Чистова Т.Ю., Нестерова Н.Г., Подтяжкин О.И. Особенности прохождения пищи по пищеварительному тракту серых полевок // Докл. РАН. 2002. Т. 382. № 4. С. 1–3.
- Жарова Г.К., Чистова Т.Ю., Наумова Е.И. Особенности продвижения корма по пищеварительному тракту тamarисковой песчанки *Meriones tamariscinus* // Докл. РАН. 2010. Т. 435. № 4. С. 1–4.
- Наумова Е.И., Кучерук В.В. Экспериментальное исследование скорости и динамики продвижения разных кормов по пищеварительному тракту большой песчанки // Изв. РАН. Сер. биол. 1996. № 6. С. 716–724.
- Наумова Е.И., Жарова Г.К., Чистова Т.Ю. Исследование продвижения корма по пищеварительному тракту полевок методом многократного введения пластиковых маркеров // Зоол. журн. № 6. 2007. № 6. С. 739–750.
- Наумова Е.И., Жарова Г.К., Чистова Т.Ю. Кинетика пищевых волокон у дневной песчанки: значение изолирующих структур пищеварительного тракта и качества корма // Изв. РАН. Сер. биол. 2024. № 4.
- Clauss M., Schwarm A., Ortman S., Streich J., Hummel J. A case of non-scaling in mammalian physiology? Body size, digestive capacity, food intake, and ingesta passage in mammalian herbivores // Comp. Biochem. Physiol. A. 2007. V. 148. P. 249–265. DOI:10.1016/j.cbpa.2007.05.024
- Clauss M., Steuer P., Muller D.W.H., Codron D., Hummel J. Herbivory and bodysize: Allometries of diet quality and gastrointestinal physiology, and implications for herbivore ecology and dinosaur gigantism // PLoS ONE. 2013. 8 (10), e68714. DOI: %2F10.1371%2F
- Hume I.D., Morgan K.R., Kenagy G.J. Digesta retention and digestive performance in sciurid and microtine

- rodents: effect of hindgut morphology and body size // *Physiol. Zool.* 1993. V. 66. № 3. P. 396–411.
- Khokhlova I.S., Krasnov B.R., Kuznetsov V., Sartor C.E., Zan M., Salek L., Ghazaryan L., Kam M., Degen A.A.* Dietary intake and time budget in two desert rodents: a diurnal herbivore, *Psammomys obesus*, and a nocturnal granivore, *Meriones crassus* (*Lagurus lagurus*) // *Mammalia*. 2005. V. 69. № 1. P.1–11.
- Müller D.W.H., Codron D., Meloro C., Munn A., Schwarm A., Hummel J., Clauss M.* Assessing the Jarman–Bell Principle: Scaling of intake, digestibility, retention time and gut fill with body mass in mammalian herbivores // *Comp. Biochem. Physiol. A*. 2013. V. 164. P. 129–140.
- Pei Y.-X., Wang D.-H., Hume I.* Effect of Dietary Fibre on Digesta Passage, Nutrient Digestibility and Gastrointestinal Morphology in the Granivorous Mongolian Gerbil (*Meriones unguiculatus*) // *Physiol. Biochem. Zool.* 2001. V. 74. № 5. P. 742–749.
- Sakaguchi E.* Digestive strategies of small hindgut fermenters // *Animal Sci. J.* 2003. V. 74. P. 327–337.
- Stevens C.E., Hume I.D.* Contributions of microbes in vertebrate gastrointestinal tract to production and conservation of nutrients // *Physiol. Rev.* 1998. V. 78. № 2. P. 393–427.
- Warner A.C.I.* Rate of passage of digesta through the gut of mammals and birds // *Nutr. Abstr. Rev.* 1981. Ser. B51. P. 789–820.

Dynamics of food passing through the digestive tract in the nocturnal rodent *Meriones crassus* as a response to the rhythm of feeding activity

E. I. Naumova*, G. K. Zharova, T. Yu. Chistova

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

**E-mail: einaumova@gmail.com*

The dependence of the food passing through the digestive tract (DT) on the feeding activity in the nocturnal rodent *Meriones crassus* was studied. Two groups of gerbils were housed in laboratory under artificial lighting at a photoperiod of 12:12 L:D for 36 hours. Groups were named “day” (L:D=20:16) and “night” (L:D=12:24) according to predominance light or dark time during the experiment. The average retention time of markers in the stomach in these groups was 20 and 30 hours, respectively. The kinetics of the contents changed depending on the specific time of consumption of the markers and the saturation level of the rodents with food. During the daylight hours, sequential evacuation of markers entering the DT begins from the stomach after 2 hours, and at night, during a period of higher feeding activity, part of the food located in the fornix of the stomach and in the caecum stays here for a longer time. In the “day” group, by the end of the experiment, 84% of the markers were removed from DT, and in the “night” group, about 55%.

Keywords: rodents, digestive tract, multiple marking of food, kinetics of dietary fiber, feeding activity