

ФИЗИОЛОГИЯ
ЖИВОТНЫХ И ЧЕЛОВЕКА

УДК 599.325:591.32

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ДИВЕРСИФИКАЦИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКИ
СХОДНЫХ ОРГАНОВ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА
У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ Muroidea

© 2021 г. Е. И. Наумова*, @, Т. Ю. Чистова*, А. А. Варшавский*, Г. К. Жарова*

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

@E-mail: einaumova@gmail.com

Поступила в редакцию 10.12.2019 г.

После доработки 20.03.2020 г.

Принята к публикации 20.03.2020 г.

Рассмотрены возможные пути функциональной компенсации морфологически однородного пищеварительного тракта у грызунов с разной пищевой специализацией. У пяти видов песчанок *Psamotomys obesus*, *Meriones crassus*, *Gerbillus henleyi*, *G. allenbyi*, *G. dasyurus* изучены структура эпителиальной поверхности желудка и кишечника и особенности ее колонизации микроорганизмами. Получены данные по морфологическому разнообразию пристеночной микробиоты, подкрепленные результатами выполненных ранее микробиологических исследований. Выявлены видовые различия в кислотности желудочного содержимого, связанные с пищевыми предпочтениями. Обнаружены различия в активности микробного фермента эндогликаназы, отражающей роль целлюлозосодержащих кормов в питании грызунов. Дана оценка значения микробиоты в функциональной адаптации к роду пищи, реализующейся на фоне морфологической однородности пищеварительного тракта.

DOI: 10.31857/S0002332921020089

Полужелезистый желудок – обязательный атрибут пищеварительного тракта всех мышевидных грызунов (Muroidea) независимо от их пищевых предпочтений. Ороговение части желудочного эпителия возникло у грызунов в результате эволюционного взаимодействия животных с микроорганизмами, необходимыми для переваривания растительной пищи. Морфология полужелезистого желудка крайне разнообразна и обычно сопряжена с ролью целлюлозосодержащих кормов в питании грызунов (Воронцов, 1967, 1982). У полевок (Microtinae), высокоадаптированных к зеленоядности грызунов, сформирован двухкамерный желудок. Безжелезистая часть желудка у представителей этой группы обособлена в отдельную камеру, а железы либо занимают всю правую половину желудка, либо сконцентрированы в центральной части (дискожелезистый желудок). Но в некоторых случаях у полевок не наблюдается очевидной связи между структурой желудка и кишечника и пищевой специализацией. Например, обладатели дискожелезистого желудка *Microtus arvalis* и *Ellobius talpinus* потребляют корма с разным содержанием клетчатки (Наумова, 1981; Наумова и др., 2018).

В другой группе грызунов – у песчанок Gerbillidae – пищевая специализация также не отразилась существенно на морфологии желудка и кишечника (Behmann, 1973; Наумова, 1981; Snipes,

1982; Наумова и др., 2011). Для всех песчанок характерны однокамерный полужелезистый желудок и слепая кишка с однотипным строением илеоцекального соединения. К основным морфологическим особенностям, обеспечивающим адаптацию отдельных видов группы к определенным кормам, относятся размерные показатели отделов кишечника (Наумова и др., 2011). Однако до сих пор не раскрыты функциональные аспекты пищевых адаптаций песчанок, сходных с полевыми по диапазону пищевой специализации, но обитающих в отличие от полевок в условиях ограниченных кормовых ресурсов, высокой температуры и дефицита влаги. Очевидно, что с помощью только морфоэкологических методов исследования невозможно расшифровать глубину адаптаций животных к меняющимся условиям среды. Понимание широты функциональной роли кишечной микробиоты в разных сторонах жизнедеятельности хозяина намечилось только в последние два десятилетия благодаря использованию в исследованиях микробиологических, биохимических и других методов (Kohl *et al.*, 2011; Kohl, Carey, 2016).

Цель работы – на примере песчанок, однородной по строению пищеварительного тракта группы грызунов, включающей в себя виды с разной пищевой специализацией, выяснить функциональные

особенности микробиоты, обеспечивающие усвоение разных кормов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследованы пять видов песчанок, обитающих в пустыне Негев: *Psammomys obesus*, *Meriones crassus*, *Gerbillus henleyi*, *G. andersoni*, *G. dasyurus* (по 2–4 особи каждого вида). Эти грызуны классифицированы как семяноядные (Bar *et al.*, 1984), за исключением *P. obesus*, потребляющих исключительно зеленые части растений (Daly, Daly, 1975). На сканирующем электронном микроскопе JSM 840 Å (Япония) исследован макро- и микрорельеф поверхности слизистой преджелудка, слепой и ободочной кишок. Для подготовки препаратов образцы тканей промывали изотоническим раствором сахаразы и фиксировали 3%-ным глутаральдегидом. После обработки спиртами и ацетоном образцы высушивали на воздухе и напыляли золотом. С помощью универсальной индикаторной бумаги определяли кислотность желудочного содержимого в вершине свода, в безжелезистой части желудка рядом с пограничной складкой, в области фундальных желез и пилорусе, а также в теле слепой кишки.

У песчанок *P. obesus*, *M. crassus*, *G. andersoni*, *G. dasyurus* измеряли активность микробного фермента эндоглюканазы вискозиметрическим методом (Синицын и др., 1990), применение которого в исследованиях активности ферментов целлюлазного комплекса позволяет получить результаты, пригодные для сравнения с опубликованными ранее данными. Образцы химуса преджелудка, слепой и ободочной кишок помещали во взвешенные пробирки Эппендорфа, содержащие 1 мл 86%-ного глицерина (исследовано девять особей); массу пробы определяли повторным взвешиванием. Разведочный графический анализ результатов измерения эндоглюканазной активности проводился в среде R (R Core Team, 2019) с использованием графического интерфейса RKWard (Friedrichsmeier, 2018). Для первичной обработки данных применялись как базовые, так и дополнительные пакеты R, в первую очередь dplyr (Wickham *et al.*, 2019) и tidyr (Wickham, Henry, 2019) для первичной обработки данных, ggplot2 (Wickham, 2016) для создания графиков, а также функции оригинальной разработки.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Поверхность эпителия и ассоциированные с ним микробные сообщества. Поверхность ороговевающей складки разного размера, из которых крупные меняют свою конфигурацию благодаря перистальтике и сглаживаются по мере заполнения желудков. Мелкие складки, образованные поверхностными слоя-

ми эпителия, присутствуют постоянно и создают мелкий сетчатый рельеф (рис. 1), который может изменяться благодаря постепенному сдуванию поверхностных эпителиальных клеток. Подобная архитектура поверхности эпителия преджелудка характерна для всех исследованных видов песчанок.

Преджелудок грызунов, а также слепая и ободочная кишки обильно заселены симбионтами, часть которых во избежание вымывания проходящим по пищеварительному тракту содержимым прикрепляется к эпителиальной поверхности. Обзор исследований нормальных микробиот грызунов (выполненных в основном на мышах и крысах), содержащихся на коммерческих гранулированных кормах, показал, что их состав универсален (Tannock, 1997). Согласно имеющимся данным у исследованных видов мышевидных грызунов в проксимальных отделах пищеварительного тракта обычно доминируют лактобациллы, у которых развит механизм прикрепления к ороговевающему эпителию, в дистальных отделах — энтерококки и *Escherichia coli*. Хотя детальные исследования микробиоты у разных видов диких грызунов проводились редко, есть основания считать, что многие виды Muroidea имеют специфическую микрофлору (Perrin, Kokkinn, 1985; Naumova, 1990). Визуальное обследование на сканирующем электронном микроскопе ассоциаций бактерий, колонизирующих эпителий пищеварительного тракта песчанок, показало их большое разнообразие даже по чисто морфологическим признакам.

У *P. obesus* ассоциированная с эпителием преджелудка микробиота представлена в основном бациллами и веретенообразными бактериями. Бациллы длиной 1–2 мкм присутствуют в составе микробиоты у всех исследованных видов песчанок, но особенно обильно они колонизируют эпителий у *M. crassus* и *G. henleyi*. В составе ассоциированной с эпителием микробиоты преджелудка у *G. andersoni* встречаются коринеморфные бактерии и у *G. dasyurus* — кокки. В целом у всех видов песчанок в преджелудке преобладают ассоциированные с эпителием бациллы.

На поверхности слизистой слепой кишки видны открытые крипты (рис. 2); слизистая вокруг устьев крипт образует концентрические складки. Микробиота слизистой слепой кишки представлена у всех песчанок в основном веретеновидными бактериями и кокками, у *G. andersoni* встречаются нитевидные бактерии. В ободочной кишке наибольшая плотность бактерий наблюдается на поверхности слизистой мезентериальной стенки, а на косых складках бактерии сконцентрированы в устьях крипт (рис. 3). У *P. obesus* микробиота ободочной кишки разнообразнее по сравнению с микробиотой преджелудка и слепой кишки. У этого вида в ободочной кишке преобладают круп-

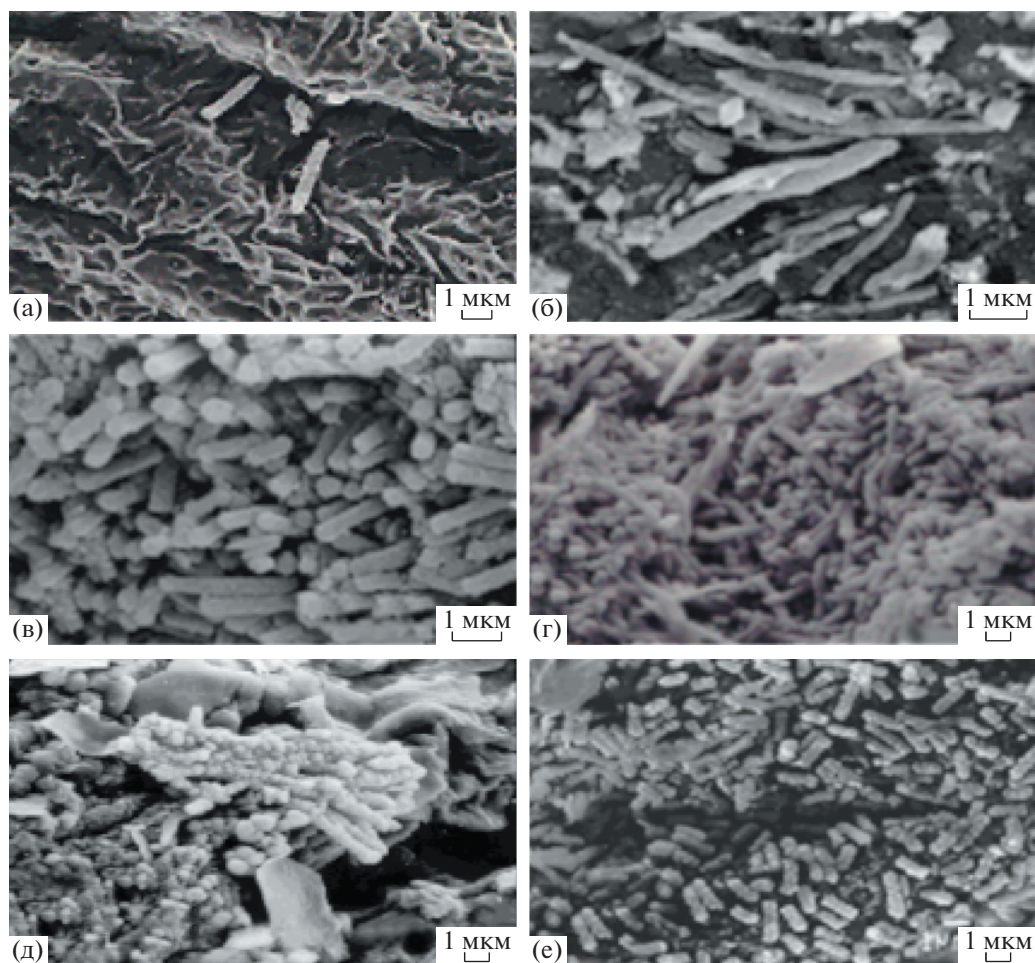


Рис. 1. Эпителий преджелудка песчанок. а, б – *P. obesus*; в – *M. crassus*; г – *G. dasyurus*; д – *G. andersoni*; е – *G. henleyi*; для рис 1, 3.

ные (4–5 мкм) бациллы и изогнутые палочковидные бактерии, у *M. crassus* – веретеновидные бактерии и кокки. У трех видов *Gerbillus* слизистая колонизирована наиболее разнообразными по форме бактериями; у *G. andersoni* и *M. crassus* встречаются еще и очень крупные (>19 мкм) палочковидные бактерии.

Кислотность содержимого желудка и слепой кишки. В своде преджелудка близкая к нейтральной среда отмечена у зеленоядной и самой крупной песчанки *P. obesus*, причем кислотность поддерживается относительно равномерной во всем преджелудке, чуть изменяясь в сторону увеличения вблизи границы с железистой частью. В зоне фундальных желез кислотность резко повышается и достигает максимума (рН 1.0) в антральной части, обеспечивая очень высокий градиент (табл. 1). У остальных видов в преджелудке преобладает слабощелочная среда (рН 4.0–5.0), но в антральной части также поддерживается высокая кислотность. И только у мелкой семенной *G. henleyi* не наблюдается большого перепада кислотности от

свода до антрума, а также резкой границы, создающей разные условия среды в преджелудке и железистой части желудка. В зоне фундальных желез и антруме постоянно у всех видов отмечается высокая кислотность (рН 1.0–2.0). В слепой кишке рН среды очень стабильна и у всех исследованных видов песчанок слабощелочная. Только *G. henleyi* отличается более низким значением рН в слепой кишке.

Эндогликоканазы. Эндогликоканазная активность (ЭА), характеризует гидролиз аморфных β-глюканов, топографически связанных с клетчатковыми волокнами, и обеспечивает доступность этих волокон для дальнейшего гидролиза. На диаграмме (рис. 4) приведены значения ЭА микросимбионтов, населяющих преджелудок, а также слепую и ободочную кишки у четырех видов песчанок, и для сравнения аналогичные данные по двум видам полевок *Microtus* sp., полученные на больших выборках (Варшавский и др., 2004). Усреднение данных, полученных на небольшом материале, позволяет принимать во внимание только порядок значений. Тем не менее уже на

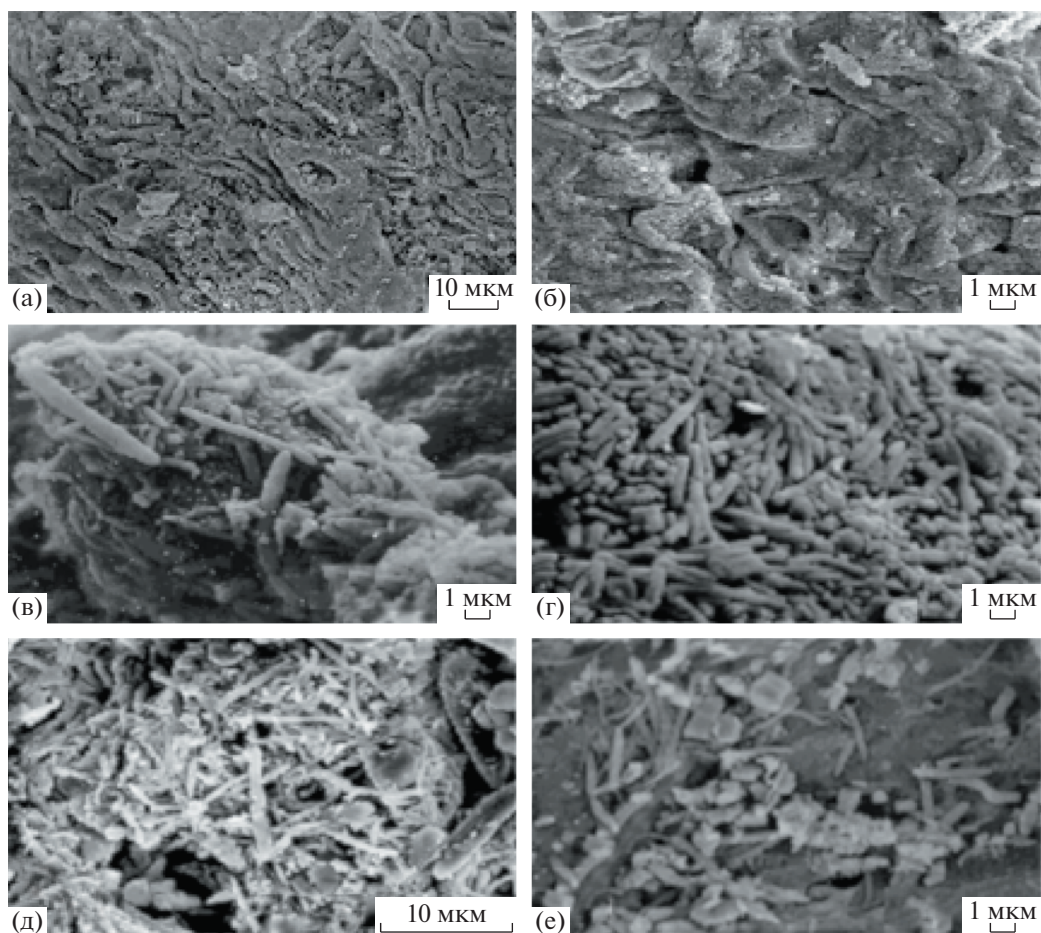


Рис. 2. Эпителий слепой кишки песчанок. а – *P. obesus*; б, в – *M. crassus*; г – *G. dasyurus*; д – *G. andersoni*; е – *G. henleyi*.

полученном материале можно отметить некоторые общие характеристики ЭА у полевок и песчанок. В преджелудке у всех исследованных видов

песчанок, кроме *G. dasyurus*, ЭА составляет 0.85–2.15 мкмоль/мин, что близко к средним значениям для серых полевок. Нулевые значения ЭА в

Таблица 1. Кислотность содержимого желудка и слепой кишки песчанок (рН)

Вид	n	Желудок				Слепая кишка
		свод	пограничная зона	зона фундальных желез	анtrum	
<i>P. obesus</i>	4	5.88 (5.0–7.0)	5.00 (4.0–6.0)	1.00 (1.0)	1.00 (1.0)	7.00 (7.0)
<i>M. crassus</i>	4	4.75 (4.0–5.0)	4.25 (4.0–5.0)	1.50 (1.0–3.0)	1.50 (1.0–3.0)	7.00 (7.0)
<i>G. dasyurus</i>	3	4.33 (4.0–5.0)	4.50 (4.0–5.0)	1.83 (1.0–2.5)	1.00 (1.0)	7.00 (7.0)
<i>G. andersoni</i>	2	5.00 (5.0)	5.00 (5.0)	1.50 (1.0–2.0)	1.00 (1.0)	7.00 (7.0)
<i>G. henleyi</i>	2	4.00 (4.0)	–	3.00 (3.0)	1.50 (1.0–2.0)	6.25 (6.0–6.5)

Примечание. n – число зверей, “–” – отсутствие данных.

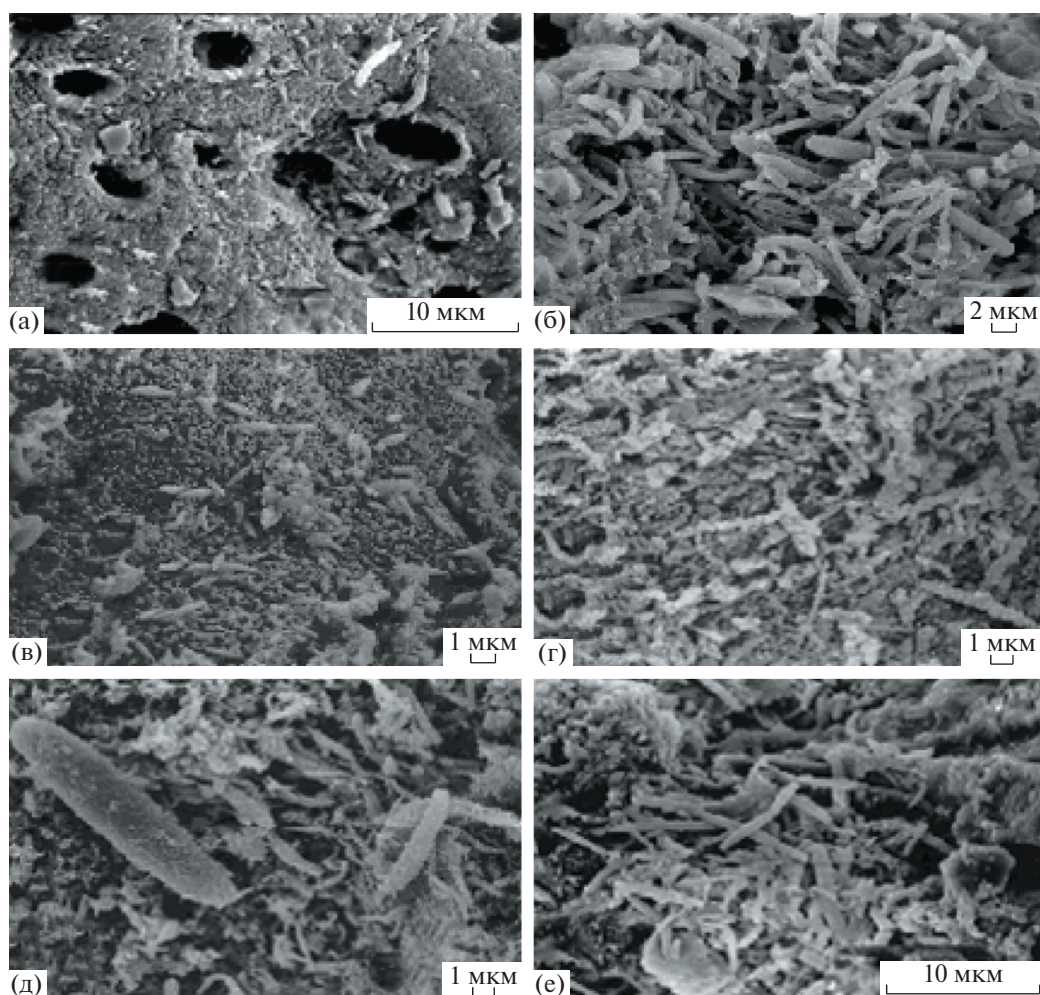


Рис. 3. Эпителий ободочной кишки песчанок.

преджелудке обычны для всех исследованных нами видов. Разброс значений ЭА в слепой кишке составляет 1.07–8.01 мкмоль/мин. Неожиданно высокие значения ЭА, сопоставимые с аналогичными показателями у высокоспециализированных травоядных полевок, были выявлены у *P. obesus*. Значения ЭА у всех исследованных видов максимальны в слепой кишке.

В целом активность эндогликаназы в пищеварительном тракте исследованных видов песчанок соответствует полученным ранее данным по распределению и локализации целлюлаз у прочих видов мелких млекопитающих-фитофагов: минимальная активность проявляется в преджелудке, максимальная – в слепой кишке и промежуточная – в ободочной. Исключением в данном случае является *P. obesus*.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Питание. Диапазон пищевой специализации в пределах группы песчанок достаточно широк –

от семяноядных до зеленоядных. Большинство видов песчанок, населяющих пустыни Малой и Центральной Азии, относятся к группе потребителей концентрированных кормов, но периодически в небольших количествах употребляют в пищу травянистые корма (Abramsky, 1989). Исключение составляют *Rhombomys opimus* и *P. obesus*, толерантные к содержанию в растениях структурных углеводов (Daly, Daly, 1973; Федорова, Дубровский, 1987; Degen *et al.*, 2000). Формирование органов пищеварения в этой группе грызунов было связано с освоением скудной растительной кормовой базы пустынь и полупустынь в условиях дефицита воды. Однокамерный полужелезистый желудок, характерный для песчанок, априори считался менее приспособленным к усвоению клетчатковых кормов, чем двухкамерный желудок, развитый у полевок. Увеличение площади ороговевающего эпителия в однокамерном желудке длительное время рассматривалось как адаптация к возрастанию роли клетчатковых кормов в питании грызунов. Однако просмотр большого числа желудков песчанок

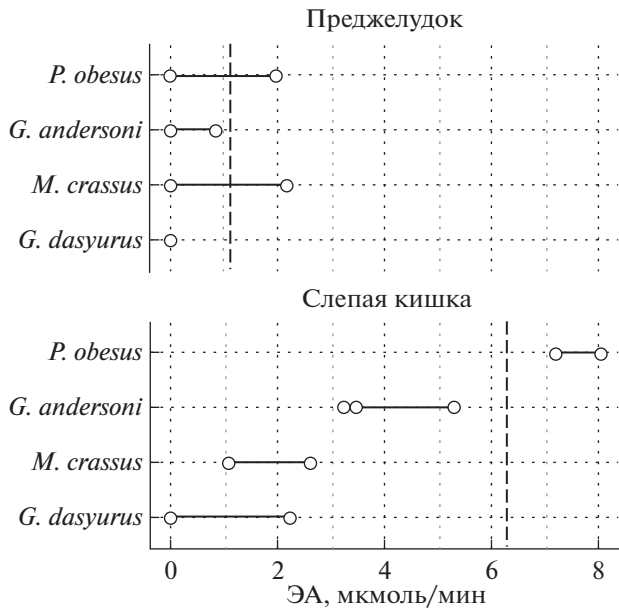


Рис. 4. Эндоглоканазная активность (ЭА) в преджелудке и слепой кишке песчанок *P. obesus*, *G. andersoni*, *M. crassus*, *G. dasyurus*. Вертикальной штриховой линией показаны медианы значений ЭА серых полевок *Microtus* sp.

показал, что соотношение площадей железистого и ороговевающего эпителиев весьма изменчиво и в большой степени зависит от характера наполнения желудка и распределения в нем пищевой массы. Адаптации к кормам, различающимся по химическому составу и пищевой ценности, у песчанок реализуются не только путем оптимизации размеров отделов кишечника, ответственных за усвоение концентрированных или клетчатковых кормов, но и благодаря специфике функционирования микробных сообществ и эндогенной секреции.

Один из главных показателей, влияющих на структуру микробных сообществ, – качественный состав корма. Так, изменение диеты у лабораторных мышей вносит существенные изменения в микробное разнообразие (Carmody *et al.*, 2015). У отловленных в природе грызунов при содержании в неволе сохраняется до 64% видов естественной микробиоты (Kohl, Dearing, 2014). Кроме того, состав микробных сообществ во многом определяется заселением пищеварительного тракта транзитными бактериями, ассоциированными с потребляемыми в пищу растениями (Kuznetsova *et al.*, 2013). Подобную взаимосвязь микробиоты с особенностями потребляемых кормов подтверждает и полученная на примере песчанок визуализация морфологического разнообразия ассоциированных с эпителием бактерий, и ферментативная активность микробных сообществ.

Состав микробных сообществ. Млекопитающие в зависимости от пищевой специализации являются убежищем для микробных сообществ разного так-

сономического состава и функций (Ley *et al.*, 2008; Muegge *et al.*, 2011). Ороговевающий эпителий преджелудка и слизистая толстого отдела кишечника образуют оптимальный для бактериальной колонизации микрорельеф. Микроячейки эпителия преджелудка и косые складки керкрингова рельефа предохраняют бактерий от вымывания при продвижении содержимого. Продемонстрированное у песчанок морфологическое разнообразие микробиоты желудка и кишечника подтверждено также микробиологическими исследованиями (Kuznetsova *et al.*, 2013). Из разных органов пищеварительного тракта песчанок были выделены представители родов *Bacillus*, *Arthrobacter* и других коринеморфных бактерий, целлюлолитические бактерии родов *Mycobacteriales*, *Staphylococcus*, *Micrococcus*, *Bacteroides* и *Aquaspirillum*. Все эти бактерии были изолированы как доминантные члены сообществ, тогда как *Lactobacillus*, представители родов *Enterobacteriaceae*, *Bifidobacteria* и некоторые другие составили 1% всех микроорганизмов, обнаруженных в пищеварительном тракте песчанок. *B. megaterium* и *Bacteroides* – обычные обитатели пищеварительного тракта животных (Наумова и др., 2005).

В более ранних исследованиях было выяснено, что исследованные виды песчанок различаются по количественному соотношению обнаруженных представителей разных родов бактериальных сообществ (Kuznetsova *et al.*, 2013). У *M. crassus* численность представителей отряда *Mycobacteriales* в преджелудке и ободочной кишке оказалась достаточно существенной; во всех обследованных органах желудочно-кишечного тракта были обнаружены в большом количестве грамотрицательные бактерии рода *Aquaspirillum*. *Staphylococcus* и *Micrococcus* также были найдены в преджелудке, слепой и ободочной кишках *M. crassus*. Возможно, одна из причин скудной колонизации эпителия преджелудка у *P. obesus* – локализация целлюлолитических бактерий в полости органа непосредственно на субстрате. Аналогичный низкий уровень колонизации наблюдался и в желудке зеленоядной *R. opimus* (Наумова, 1999). Именно это обстоятельство можно рассматривать как важный механизм адаптаций к составу кормов. У млекопитающих-фитофагов разной таксономической принадлежности были обнаружены различия в составе микробиоты с использованием молекулярно-генетических методов (Kohl *et al.*, 2011). Известно также, что микробные сообщества пищеварительного тракта могут выступать как естественный буфер пищеварения в условиях сезонных флуктуаций качества кормовых растений (Fon, Nsachlaj, 2012). Специфические отношения хозяев и их микробных сообществ могут формироваться при сезонной смене условий окружающей среды обитания (Carey, Duddleston, 2014).

Кислотность. На микробную колонизацию могут влиять не только состав нутриентов и физи-

ческие свойства содержимого пищеварительного тракта, доступ кислорода, но и уровень рН. Кислотность содержимого у грызунов в значительной степени зависит от структуры желудка (Kohl *et al.*, 2013). Двухкамерный желудок полевок лучше, чем однокамерный, обеспечивает контрастный градиент рН, необходимый для создания разных условий пищеварения — аллоэнзиматических и симбионтных. Заметный градиент кислотности был отмечен для зеленоядной полевки Бранта *Microtus brandtii*, обладающей двухкамерным желудком (Наумова, Жарова, 1984). Однако в однокамерном полужелезистом желудке у песчанок может быть создан значительный градиент кислотности, составивший у самой крупной песчанки *P. obesus* 7 единиц рН. Высокий градиент кислотности у песчанок возникает благодаря разделительной роли пограничной и угловой складок (Наумова и др., 2011), а также верхнему положению преджелудка относительно железистой части у живого зверька. Градиент кислотности у мелких *Gerbillus* не такой резкий, как у более крупных видов из-за меньшей морфологической дифференцировки желудка.

Разный уровень рН в преджелудке у разных видов песчанок обеспечивает ферментацию разных растительных субстратов. В частности, уровень рН 6–7, отмеченный в содержимом преджелудка *P. obesus*, оптимален для ферментации гликанов; при рН 4–5 осуществляется первоначальный гидролиз протеина. Этим фактам соответствуют и различия в морфологии бактерий, колонизирующих безжелезистый эпителий, и разный уровень ЭА.

Ферменты. Структурные углеводы в большем или меньшем количестве содержатся в любой растительной пище. В ходе эволюции в пищеварительном тракте у большинства растительноядных млекопитающих сформировался комплекс симбиотических микроорганизмов, способных гидролизовать клетчатку до простых биодоступных сахаров. Повышенный интерес к исследованию именно ЭА объясняется высоким содержанием аморфных β -глюканов в растительной пище (Рабинович и др., 2001) и их доступностью для бактериального разложения, что делает их легкоусвояемым нутриентом для хозяина. Бактерии разлагают целлюлозу с помощью высокомолекулярных внеклеточных структур, названных целлюлосомами (Рабинович, Мельник, 2000). Целлюлосомы можно рассматривать как молекулярные комплексы, состоящие из множества различных ферментов, разлагающих упорядоченные формы целлюлозы, и эндоглюканызы, гидролизующей глюкановые цепочки клетчатковых фибрилл (Tokuda *et al.*, 2005). Полученные нами результаты иллюстрируют высокую лабильность целлюлазных ферментных систем, сопряженную с особенностями питания и метаболизма хозяев. Так, в рационе семенных мелких песчанок гликаны не являются важным нутриентом, что

соответствует низкой ЭА у *Meriones* и *Gerbillus* в отличие от *P. obesus*, у которой ЭА в слепой кишке сопоставима с аналогичным показателем у зеленоядных полевок.

Большое морфологическое разнообразие ассоциированных с эпителием пищеварительного тракта бактерий предполагает возможность бактериального синтеза широкого набора ферментов, существенных для жизнеобеспечения хозяина. Микробиоценоз пищеварительного тракта песчанок — важное звено не только в углеводном питании песчанок. Одной из главных недавно выясненных функций микробных сообществ пищеварительного тракта грызунов оказалась азотфиксация (Наумова и др., 2000; Кузнецова и др., 2010; Kuznetsova *et al.*, 2013). Продуценты нитрогеназы разной таксономической принадлежности были обнаружены у нескольких видов мышевидных грызунов, в том числе и у трех видов песчанок с разной пищевой специализацией. До сих пор полностью не выяснена роль азотфиксирующих микроорганизмов в обеспечении хозяина азотом, но их участие в поддержании азотного баланса в биосфере очевидна.

Пищеварительный тракт обильно населен уреаалитическими симбионтами-прокариотами, осуществляющими гидролиз мочевины. У преимущественно семенной *Meriones meridianus* уреазная активность во всех органах пищеварительного тракта оказалась существенно выше, чем у предпочитающей зеленые корма *Microtus socialis* (Степанков и др., 2018). Функционирование уреалитиков может вносить значительный вклад в водный баланс животных, уменьшая потери влаги при выведении мочи из организма. В условиях аридного климата рециклизация азота снижает массу выводимой мочевины и, следовательно, массу выводимой воды (Brosh *et al.*, 1987; Freudenberg, Hume, 1993).

Травоядные песчанки, населяющие пустыни, покрывают потребность в воде, питаясь лиственной растительностью (Degen, 1997; Degen *et al.*, 1997) и обладая при этом достаточно вместительной слепой кишкой. Мелкие семенные виды получают воду путем окисления высококалорийных нутриентов, в процессе которого высвобождается мочевина, служащая субстратом для уреалитических бактерий.

Адаптивная роль микробиоты. Отсутствие ярких видовых особенностей в структуре пищеварительного тракта песчанок в значительной степени замаскировано функциональной спецификой микросимбионтов, населяющих их желудок и кишечник. Хотя функции микробиоты песчанок недостаточно изучены, очевидно, что накопление в желудке и кишечнике микробной массы снижает потребность животных в диетарном белке. Сложная архитектура поверхности слизистой слепой и ободочной кишок повышает эф-

фективность всасывания метаболитов микроорганизмов и воды. Судя по организации слизистой ободочной кишки этот отдел, как и у других *Muroidea*, обладает высокой сепараторной активностью, особенно у *P. obesus* (Naumova *et al.*, 2019). Эта функция уменьшает потерю микробного белка микроорганизмом хозяина благодаря скоплению микроорганизмов между косыми складками слизистой, что препятствует их вымыванию.

У млекопитающих-фитофагов взаимодействие с микроорганизмами играет важнейшую роль в жизнедеятельности хозяев. При участии микробиоты происходит синтез микробного протеина, повышающего пищевую ценность корма, который может происходить как путем азотфиксации (Наумова и др., 2000; Кузнецова и др., 2010), так и путем рециклизации азота мочевины (Kennedy, Hume, 1978; Вечерский и др., 2015). Важнейшая функция микроорганизмов заключается в использовании структурных углеводов в качестве нутриента, что подтверждается данными о переваримости целлюлозосодержащих кормов дневной песчанкой – самым активным потребителем зеленых частей пустынных растений. Этот показатель у *P. obesus* несколько ниже, чем у других зеленоядных грызунов (Batzli, Cole, 1979; Hammond, Wunder, 1991; Foley, Cork, 1992; Justice, Smith, 1992; Degen *et al.*, 2000). Помимо питательных веществ сочные зеленые части растений содержат достаточное количество влаги для поддержания жизнедеятельности в аридных условиях. Дефицит воды в местообитаниях песчанок – один из важнейших факторов, на базе которого реализована структурная и функциональная специфика их пищеварительного тракта.

Структурные преобразования пищеварительного тракта двух широко распространенных групп мелких млекопитающих (песчанок и полевок), связанные с потреблением растительных кормов, имеют черты сходства и различий. Сходство заключается в формировании безжелезистой части желудка, илеоцекального соединения, частично изолирующего полость слепой кишки, и сепараторного механизма ободочной кишки – важнейшего регулятора продвижения разных фракций пищи. На фоне этого сходства заметна меньшая структурированность пищеварительного тракта песчанок по сравнению с таковой у полевок, что позволяет рассматривать песчанок как генерализованную группу грызунов-фитофагов, в меньшей степени, чем полевки, специализирующуюся на питании целлюлозосодержащими кормами. Песчанки, в строении пищеварительного тракта которых нет четко выраженных видовых различий, с помощью микробиоты адаптированы к особенностям кормовой базы аридных территорий, характеризующейся нестабильностью вегетации и плодородия кормовых растений и, что особенно важно, к дефициту влаги (Degen, 1997). Поэтому в

формировании стратегии питания и пищеварения важную роль играют физиологические адаптации к сезонной смене качественно различных кормов и удержанию в организме воды. Эти адаптации осуществляются с помощью симбиоза с микроорганизмами.

Авторы благодарят А. Дегена, М. Кама, И.С. Хохлову и Б.Р. Краснова за предоставленный материал и организацию работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Варшавский А.А., Наумова Е.И., Тихонов И.А.* Особенности функционирования целлюлолитических симбионтов в преджелудке и слепой кишке серых полевок (*Microtus arvalis* и *M. rossiaemeridionalis*) // Зоол. журн. 2004. Т. 83. № 11. С. 1299–1304.
- Вечерский М.В., Кузнецова Т.А., Степаньков А.А.* Активность уреалитических микроорганизмов в желудочно-кишечном тракте тетерева-косача *Lyrurus tetrix* // Докл. РАН. 2015. Т. 462. № 3. С. 114–116.
- Воронцов Н.Н.* Эволюция пищеварительной системы мышеобразных грызунов. Новосибирск: Наука, 1967. 240 с.
- Воронцов Н.Н.* Фауна СССР. Млекопитающие. Низшие хомякообразные (Cricetidae) мировой фауны. Ч. I. Морфология и экология // Фауна СССР. 1982. Т. 3. Вып. 6. Л.: Наука, 452 с.
- Кузнецова Т.А., Костина Н.В., Наумова Е.И., Умаров М.М.* Микробная азотфиксация в пищеварительном тракте песчанок Калмыкии (*Meriones tamariscinus* и *Meriones meridianus*) // Изв. РАН. Сер. биол. 2010. № 5. С. 560–563.
- Наумова Е.И.* Функциональная морфология пищеварительной системы грызунов и зайцеобразных. М.: Наука, 1981. 262 с.
- Наумова Е.И.* Эволюционные пути освоения грызунами растительной кормовой базы // Экология в России на рубеже XXI века. М.: Науч. мир, 1999. С. 181–212.
- Наумова Е.И., Жарова Г.К.* Пищевая специализация и особенности желудочной секреции у млекопитающих // Докл. АН СССР. 1984. Т. 275. № 5. С. 1256–1260.
- Наумова Е.И., Жарова Г.К., Чистова Т.Ю.* Изолирующие структуры пищеварительного тракта песчанок (*Gerbillidae*, *Rhombomys*, *Meriones*) и их функциональное значение // Изв. РАН. Сер. биол. 2011. № 4. С. 1–8.
- Наумова Е.И., Жарова Г.К., Чистова Т.Ю., Кузнецова Т.А.* Функциональная и размерная характеристика пищеварительного тракта обыкновенной слепушонки *Ellobius talpinus* // Изв. РАН. Сер. биол. 2018. № 4. С. 1–7.
- Наумова Е.И., Кузнецова Т.А., Жарова Г.К., Чистова Т.Ю., Варшавский А.А.* Млекопитающие-фитофаги как доноры целлюлозоразлагающих микроорганизмов для культивирования в ресурсных целях // Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами. М.: КМК, 2005. С. 471–486.

- Наумова Е.И., Ушакова Н.А., Мещерский И.Г., Костина Н.В., Умаров М.М. Азотфиксация – новый феномен в питании грызунов // Изв. РАН. Сер. биол. 2000. № 1. С. 341–343.
- Рабинович М.Л., Мельник М.С. Прогресс в изучении целлюлолитических ферментов и механизм биодеградации высокоупорядоченных форм целлюлозы // Успехи биол. химии. 2000. Т. 40. С. 205–266.
- Рабинович М.Л., Болобова А.В., Кондращенко В.И. Теоретические основы биотехнологии древесных композитов. Кн. 1. Древесина и разрушающие ее грибы. М.: Наука, 2001. 264 с.
- Синицын А.П., Черноглазов В.М., Гусаков А.В. Методы изучения и свойства целлюлолитических ферментов // Итоги науки и техники, сер. “Биотехнология”. М.: ВИНТИ, 1990. Т. 25. 152 с.
- Степаньков А.А., Кузнецова Т.А., Умаров М.М., Наумова Е.И., Вечерский М.В. Рециклизация мочевины у мышевидных грызунов // Изв. РАН. Сер. биол. 2018. № 1. С. 79–82.
- Федорова Н.М., Дубровский В.Ю. Интенсивность потребления пищи большой песчанкой (*Rhombomys opimus*) // Зоол. журн. 1987. Т. 66. № 10. С. 1561–1565.
- Abramsky Z. Communities of gerbilline rodents in sand dunes of Israel. Patterns in the Structure of Mammalian Communities / Eds Morris D.W., Abramsky Z., Fox B., Willig M.R. Lubbock: Special Publ. Museum, Texas Technol. Univ., 1989. V. 28. P. 205–217.
- Bar Y., Abramsky Z., Gutterman Y. Diet of gerbilline rodents in Israeli Desert // J. Arid. Environ. 1984. V. 7. P. 371–376.
- Batzli G.O., Cole F.R. Nutritional ecology of microtine rodents: digestibility of forage // J. Mammal. 1979. V. 60. P. 740–750.
- Behmann H. Vergleichend- und funktionell-anatomische Untersuchungen am Caecum und Colon myomorpher Nagetiere // Z. Wiss. Zool. Leipzig. 1973. Bd 186. № 3/4. S. 173–296.
- Brosh A., Shkolnik A., Choshniak I. Effects of infrequent drinking on the nitrogen metabolism of Bedouin goats maintained on different diets // J. Agric. Sci. Camb. 1987. V. 109. P. 165–169.
- Carey H.V., Duddleston K.N. Animal-microbial symbioses in changing Environment // J. Therm. Boil. 2014. V. 44. P. 78–84.
- Carmody R.N., Gerber G.K., Luevano J.M. Cr., Gatti D.M., Somes L., Svenson K.L., Turnbaugh P.G. Diet dominates host genotype in shaping the murine gut microbiota // Cell Host Microbe. 2015. V. 17. P. 72–84.
- Daly M., Daly S. Behavior of *Psammomys obesus* (Rodentia: Gerbillinae) in the Algerian Sahara // Ethology. 1975. V. 37. P. 298–321.
- Degen A.A. Ecophysiology of small desert mammals. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 1997. 296 p.
- Degen A.A., Kam M., Khokhlova I.S. Fiber digestion and energy utilization of fat sand rats (*Psammomys obesus*) consuming the chenopod *Anabasis articulata* // Physiol. Biochem. Zool. 2000. V. 73. № 5. P. 574–580.
- Degen A.A., Khokhlova I.S., Kam M., Nagy K.A. Body size, granivory and seasonal dietary shifts in desert gerbilline rodents // Funct. Ecol. 1997. V. 11. P. 53–59.
- Foley W.J., Cork S.G. Use of fibrous diets by small herbivores: how far the rule be “bent”? // Trends Ecol. Evol. 1992. V. 7. № 5. P. 159–162.
- Fon F.N., Nsachlai I.V. Seasonality of fibrolytic enzyme activity in herbivore microbial ecosystems // Afr. J. Agric. Res. 2012. V. 11. P. 13123–13130.
- Freudenberger D., Hume I. Effects of water restriction on digestive function in two macropodid marsupials from divergent habitats and the feral goat // J. Comp. Physiol. B Biochem. Syst. Environ. Physiol. 1993. V. 163. P. 247–257.
- Friedrichsmeier T. Rkward: Provides functions related to the RKWard GUI. 2018. URL: <https://rkward.kde.org>.
- Hammond K.A., Wunder B.A. The role of diet quality and energy need in the nutritional ecology of a small herbivore, *Microtus ochrogaster* // Physiol. Zool. 1991. V. 64. P. 541–567.
- Justice K.E., Smith F.A. A model a dietary fiber utilization by small mammalian herbivores, with empirical results for *Neotoma* // The Amer. Naturalist. 1992. V. 139. № 2. P. 398–416.
- Kennedy P., Hume I. Recycling of urea nitrogen to the gut of the tammar wallaby (*Macropus eugenii*) // Comp. Biochem. Physiol. A Physiol. 1978. V. 61. P. 117–121.
- Kohl K.D., Carey H.V. A place for host-microbe symbiosis in the comparative physiologist’s toolbox // J. Exp. Biol. 2016. V. 219. P. 3496–3504.
- Kohl K.D., Dearing M.D. Wild-caught rodents retain a majority of their natural gut microbiota upon entrance into captivity // Environ. Microbiol. Rep. 2014. V. 6. P. 191–195.
- 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.
- Kohl K.D., Weiss R.B., Dale C., Dearing M.D. Diversity and novelty of the gut microbial community of an herbivorous rodent (*Neotoma bryanti*) // Symbiosis. 2011. V. 54. № 1. P. 47–54.
- Kuznetsova T.A., Kam M., Khokhlova I.S., Kostina N.V., Dobrovolskaya T.G., Umarov M.M., Degen A., Shenbrot G.I., Krasnov B.R. Desert Gerbils Affect Bacterial Composition of Soil // Microbiol. Ecol. 2013. V. 66. P. 940–949.
- Ley R.E., Hamady M., Lozupone C., Tarnbauch P.J., Ramey R.R., Bircher J.S., Schlegel M.L., Tucker T.A., Schrenzel M.D., Knight R., Gordon J.I. Evolution of mammals and their gut microbes // Science. 2008. V. 320. P. 1647–1651.
- Muegge B.D., Kuczynski J., Knights D., Clemente J.C., Gonzalez A., Fontana L., Henrissat B., Knight R., Gordon J.I. Diet drives convergence in gut microbiome functions across mammalian phylogeny and within humans // Science. 2011. V. 332. P. 970–974.
- Naumova E.I. Morphological and functional consequences of the coevolution of rodents with gastro-intestinal microbial endosymbionts // Belg. J. Zool. 1990. V. 120. № 2. P. 195–204.
- Naumova E.I., Chistova T.Yu., Zharova G.K., Kam M., Khokhlova I.S., Krasnov B.R., Degen A.A. Energy requirements, length of digestive tract compartments and body mass in six gerbilline rodents of the Negev Desert // Zoology. 2019. V. 137. P. 1–8.
- Perrin M.R., Kokkinn M.J. Comparative gastric anatomy of *Cricetomys gambianus* and *Saccostomus campestris*

- (Cricetomyinae) in relation to *Mystromys albicaudatus* (Cricetinae) // *S. Afr. J. Zool.* 1985. V. 21. P. 202–210.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2019. URL: <https://www.R-project.org/>.
- Snipes R.L.* Anatomy of the caecum of the gerbil *Meriones unguiculatus* (Mammalia, Rodentia, Cricetidae) // *Zoomorphology.* 1982. V. 100. № 3. P. 189–202.
- Tannock G.W.* Normal microbiota of the gastrointestinal tract of rodents // *Gastrointestinal microbiology.* V. I. Gastrointestinal ecosystems and fermentations / Eds Mackie R.I., White B.A. London: Chapman & Hall ITP, 1997. P. 187–215.
- Tokuda G., Lo N., Watanabe H.* Marked variations in patterns of cellulase activity against crystalline- vs. Carboxymethyl-cellulose in the digestive systems of diverse, wood-feeding termites // *Physiol. Entomol.* 2005. V. 30. № 4. P. 372–380.
- Wickham H.* Ggplot2: Elegant graphics for data analysis.: N.Y.: Springer-Verlag, 2016. URL: <https://ggplot2.tidyverse.org>.
- Wickham H., Henry L.* Tidy: Tidy messy data. 2019. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=tidy>.
- Wickham H., François R., Henry L., Müller K.* Dplyr: A grammar of data Manipulation. 2019. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=dplyr>.

Functional Diversity of Morphologically Similar Digestive Organs in Muroidea Species

E. I. Naumova^{1, #}, T. Yu. Chistova¹, A. A. Varshavskii¹, and G. K. Zharova¹

¹*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Science Leninsky prosp. 33, Moscow, 119071 Russia*

[#]*e-mail: einaumova@gmail.com*

In this paper, we examine possible ways of functional adjustment of morphologically similar digestive organs in rodents of different food specialization. We studied the structure of stomach and gut epithelial surface and features of associated microbial colonies in five gerbil species: *Psammomys obesus*, *Meriones crassus*, *Gerbillus henleyi*, *G. allenbyi* and *G. dasyurus*. The data on morphological diversity of mucosa-associated microbiota was obtained and confirmed by the results of previous microbiology studies. Species differences in chymus acidity that are connected to food specialization were determined. Variety in endoglucanase microbial enzyme activity was also detected, which is crucial for rodents fed on cellulose-containing food. Finally, due to morphological similarities in rodents' digestive tract, the importance of microbiota in functional adaptation to food was estimated.