

УДК 599.325:591.32

## РЕЗУЛЬТАТИВНОСТЬ ЖЕВАНИЯ У МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ-ФИТОФАГОВ – ФУНКЦИЯ РАЗМЕРОВ ТЕЛА?

© 2024 г. Е. И. Наумова\*, Т. Ю. Чистова, 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 18.01.2023 г.

После доработки 30.09.2023 г.

Принята в печать 01.12.2023 г.

На основании оригинальных данных по фракционированию содержимого желудка и экскрементов рассмотрена результативность работы жевательного аппарата и постгастральной трансформации пищевых частиц у 182 особей мелких млекопитающих-фитофагов – представителей 6 семейств. Выяснено, что в группе мелких животных с массой тела от 20 до 200 г результативность жевания не зависит от размеров тела, а обусловлена спецификой функционирования жевательного аппарата. Редукция частиц вдоль пищеварительного тракта в этой группе замаскирована быстрой сменой режимов пищеварения, интенсивностью неспецифической или специализированной копрофагии (цекотрофии) и развитием механизма сепарации волокон в толстом отделе кишечника, что приводит к высокой вариабельности результатов. Влияние размеров тела реализуется при введении в сравнение более крупных фитофагов с массой тела до 3–5 кг (зайцы) и до 20 кг (бобры). В этом случае между весовыми показателями отчетливо проявляется влияние размеров тела на эффективность жевания. В этом взаимодействии между выделенными нами группами животных выявлены эффекты, аналогичные установленным ранее в широком сравнительном ряду крупных фитофагов с массой тела до 3000 кг. Результативность жевания, таким образом, можно рассматривать как функцию размеров тела при сравнении животных, существенно различающихся по массе тела. Особое внимание уделено анализу функционального значения фракции самых мелких частиц, как содержащей не только фрагменты растительных волокон, но и непищевые включения.

DOI: 10.31857/S0044459624020069, EDN: vvgqww

Измельчение растительных кормов зубами — важная составляющая комплекса адаптаций млекопитающих к кормам низкой питательной ценности, формирующих стратегию пищеварения. От успеха этого процесса в значительной степени зависит эффективность пищеварения в целом, особенно у потребителей кормов с высоким содержанием структурных углеводов. В результате измельчения пищи зубами освобождается питательное содержимое растительных клеток, а содержащиеся в клеточных оболочках структурные углеводы становятся более доступными для микробной атаки. При этом мелкие растительные фрагменты легче подвергаются воздействию микросимбионтов, чем крупные (Bjorndal et al., 1990; Udén, 1992; Bowman, Firkins, 1993; Hummel et al., 2020). Мацерация волокон под воздействием кислой среды железистого желудка также способствует уменьшению их размеров. Редукция размеров растительных волокон за время продвижения корма по пищеварительному

тракту животных — один из важных показателей использования диетарной целлюлозы в качестве нутриента. Однако, в соответствии с распространенным мнением, степень редукции волокон в пищеварительном тракте фитофагов зависит главным образом от качества измельчения пищи зубами, по крайней мере у крупных млекопитающих, а вклад микробного пищеварения в этот процесс незначителен (Poppi et al., 1980; Murphy, Nicoletti, 1984; McLeod, Minson, 1988; Spalinger, Robbins, 1992). Этот посыл стал основополагающим при оценке качества измельчения корма зубами на основании изучения размеров растительных волокон, содержащихся в экскрементах (Udén, Van Soest, 1982; Okamoto, 1997; Clauss et al., 2002, 2015; Clauss, Hummel, 2005; Fritz et al., 2009, 2010). В результате этих исследований было выяснено, что между размерами волокон в экскрементах (отражающими эффективность работы жевательного аппарата) и размерами тела существует определенная

зависимость. Аналогичные выводы были получены и в специальных исследованиях эффективности жевания (Fortelius, 1985; Shipley et al., 1994; Pérez-Barbería, Gordon, 1998).

В исследовании размеров частиц в экскрементах относительно размеров тела у 193 видов млекопитающих с массой тела до 3000 кг была установлена очевидная аллометрическая взаимосвязь между средним размером частиц (СРЧ) в экскрементах и массой тела в степени 0.22 (Fritz et al., 2009). Основные различия в СРЧ экскрементов были выявлены между группами с разной стратегией пищеварения — жвачными, нежвачными с преджелудочной или кишечной ферментацией. В пределах каждой выделенной группы крупных фитофагов результат может варьировать в зависимости от размеров тела животных, объема их пищеварительного тракта, уровня потребления кормов и длительности пищеварительного цикла, в частности микробной ферментации (Demment, Van Soest, 1985; Illius, Gordon, 1992; Clauss, Hummel, 2005; Clauss et al., 2007). На основании результатов подобных исследований способ оценки эффективности жевания по размеру частиц в экскрементах был признан удобным и близким к реальности. Хотя в исследовании были включены мелкие млекопитающие, в том числе и с массой тела менее 1 кг, детального сравнительного анализа результативности жевания и связи этого показателя с пищеварением и размерами тела у таких животных предпринято не было.

Понятно, что малые размеры тела должны соответствовать и тонкому, более эффективному измельчению пищи зубами. Для оценки характера взаимодействий таких категорий, как размер тела и степень измельчения корма зубами, у млекопитающих-фитофагов с малыми и средними размерами тела необходимы фактические данные, отражающие результативность как непосредственно жевания, так и суммарного процесса редукиции. Нами накоплен значительный многолетний материал по сепарации содержимого пищеварительного тракта и экскрементов на размерные фракции у млекопитающих-фитофагов разной таксономической принадлежности с разными размерами тела. Частично он был рассмотрен ранее у отдельных видов в морфофункциональном и экологическом аспектах для выяснения возможности использования животными волокнистых фрагментов корма в качестве нутриента (Наумова и др., 2017, 2021; Naumova et al., 2021).

Сравнительный анализ имеющихся в нашем распоряжении эмпирических данных предпринят для изучения эффективности работы жевательного аппарата у мелких млекопитающих, уровня постгастральной редукиции пищевых частиц

и взаимосвязи этих показателей с размерами тела животных. Результаты позволили также выяснить возможность опосредованной оценки эффективности жевания по размеру волокон в экскрементах, как это было выполнено для крупных млекопитающих (Clauss et al., 2002; Fritz et al., 2009). Преимущество используемого нами материала заключается в том, что объектом исследования послужили не расчетные данные, а фактические, полученные путем фракционирования содержимого желудков и экскрементов диких и в отдельных случаях экспериментальных животных.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для выполнения детального сравнительного анализа мы использовали данные по сепарации содержимого желудка и сформированных экскрементов из каудальной части толстого кишечника у 19 видов млекопитающих-фитофагов с широким диапазоном массы тела — от 0.02 до 20 кг: 15 видов грызунов, относящихся к 4 семействам, и 4 видов зайцеобразных, представителей 2 семейств (табл. 1). Все животные были добыты в природе в разные сезоны года (взрослые и полувзрослые особи), но в отдельных случаях были использованы экспериментальные грызуны (*Microtus obscurus*, *M. oeconomus* и *Ellobius talpinus*), что позволило выявить внутривидовые флуктуации редукиции волокон в зависимости от условий обитания и кормового рациона. Данные по массе тела грызунов и зайцеобразных получены путем взвешивания тушек в лаборатории.

Применение унифицированной процедуры фракционирования всех образцов, детально описанной в предшествующих публикациях (Наумова и др., 2012, 2015; Naumova et al., 2021), обеспечило сопоставимость результатов. Содержимое разных участков пищеварительного тракта промывали проточной водой на ситах с диаметром ячеек 1, 0.5 и 0.25 мм (Vibrotechnik C20/50, 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 частиц (СРЧ), степень редукиции пищевых волокон за время прохождения по пищеварительному тракту и взаимосвязь этих показателей с массой тела животных. Расчет СРЧ выполняли по формуле, предложенной Фриц с соавт. (Fritz et al., 2012):

Таблица 1. Масса тела и размер частиц в желудке и экскрементах у исследованных видов

Вид	Семейство	n	Масса тела (г), среднее (min–max)	СРЧ в желудке, среднее ± SD	СРЧ в экскрементах, среднее ± SD
Отряд Rodentia					
<i>Arvicola terrestris</i> Водяная полевка	Cricetidae	9	38.5 (35.1–78.6)	0.66 ± 0.231	0.44 ± 0.208
<i>Microtus arvalis</i> Обыкновенная полевка	Cricetidae	2	22.3 (18.5–26.1)	0.35	0.15
<i>Microtus obscurus</i> Алтайская полевка	Cricetidae	6	20.0 (16.2–24.4)	0.67 ± 0.078	0.41 ± 0.080
<i>Microtus rossiaemeridionalis</i> Восточноевропейская полевка	Cricetidae	15	20.1 (16.1–30.4)	0.67 ± 0.363	0.55 ± 0.593
<i>Microtus oeconomus</i> Полевка-экономка	Cricetidae	9	41.2 (32.4–57.8)	0.75 ± 0.380	0.30 ± 0.107
<i>Ellobius talpinus</i> Слепушонка обыкновенная	Cricetidae	7	36.7 (30.4–39.2)	1.11 ± 0.198	0.73 ± 0.164
<i>Myodes clethrionomys</i> Рыжая полевка	Cricetidae	30	20.3 (14.1–31.7)	0.48 ± 0.321	0.41 ± 0.216
<i>Apodemus agrarius</i> Полевая мышь	Muridae	3	28.0 (23.1–32.9)	0.41 ± 0.234	0.33 ± 0.126
<i>Sylvaemus uralensis</i> Лесная мышь	Muridae	1	28.4	0.41	0.21
<i>Sylvaemus flavicollis</i> Желтогорлая мышь	Muridae	5	43.6 (34.7–60.6)	0.63 ± 0.414	0.32 ± 0.141
<i>Gerbillus dasyurus</i> Песчанка Вагнера	Gerbillidae	6	28.5 (21.1–42.7)	0.26 ± 0.097	0.22 ± 0.031
<i>Gerbillus pyramidum</i> Песчанка египетская	Gerbillidae	6	40.6 (35.0–46.5)	0.28 ± 0.111	0.33 ± 0.208
<i>Meriones crassus</i> Песчанка Сундевалла	Gerbillidae	24	111.0 (66.1–150.4)	0.40 ± 0.092	0.31 ± 0.073
<i>Psammomys obesus</i> Песчанка дневная	Gerbillidae	23	168.5 (142.2–231.3)	0.65 ± 0.207	0.43 ± 0.135
<i>Castor fiber</i> Бобр обыкновенный	Castoridae	7	20 000.0 (18 000.0–23 000.0)	1.52 ± 0.315	1.42 ± 0.179
Отряд Lagomorpha					
<i>Lepus timidus</i> Заяц-беляк	Leporidae	4	3100.0 (3000.0–3400.0)	0.98 ± 0.220	0.77 ± 0.133
<i>Lepus europaeus</i> Заяц-русак	Leporidae	14	3800.0 (3500.0–4500.0)	0.93 ± 0.135	0.75 ± 0.194
<i>Ochotona pallasi</i> Монгольская пищуха	Ochotonidae	5	110.2 (102.5–161.3)	0.34 ± 0.076	0.31 ± 0.040
<i>Ochotona dauurica</i> Даурская пищуха	Ochotonidae	6	110.4 (101.0–138.8)	0.49 ± 0.098	0.32 ± 0.092

$$\text{СРЧ} = \sum_{i=1}^n p_i \frac{S_{i+1} + S_i}{2},$$

где  $p_i$  — доля частиц, осевших на сите  $S_i$ ,  $[(S_{i+1} + S_i)/2]$  — диаметр ячеек. Во избежание завышения расчетных результатов по исходным данным фракционирования содержимого пищеварительного тракта мы использовали два варианта расчета СРЧ — с учетом осадка и без него. Последнее действие было предпринято в настоящей работе в связи с высказанным ранее предположением, что эта фракция может содержать непищевые включения, такие как микроорганизмы (Naumova et al., 2021), а также элементы почвы, или вторичные растительные компоненты, например оксалаты (Palgi et al., 2005, 2008).

Полученные данные обрабатывали с использованием методов непараметрической статистики (Statistica 12).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Для выяснения характера взаимосвязи результативности жевания и размеров тела у мелких млекопитающих-фитофагов, а также функциональной подоплеку особенностей этой взаимосвязи мы рассмотрели следующие аспекты. Была проанализирована зависимость СРЧ содержимого желудка и экскрементов от массы тела с учетом и без учета осадка. Изученные виды были сгруппированы по стратегии пищеварения и питанию (что совпало с таксономической принадлежностью), а также по весовым категориям (с массой тела до 200 г, до 3000 и 20000 г). Эти группы были рассмотрены отдельно.

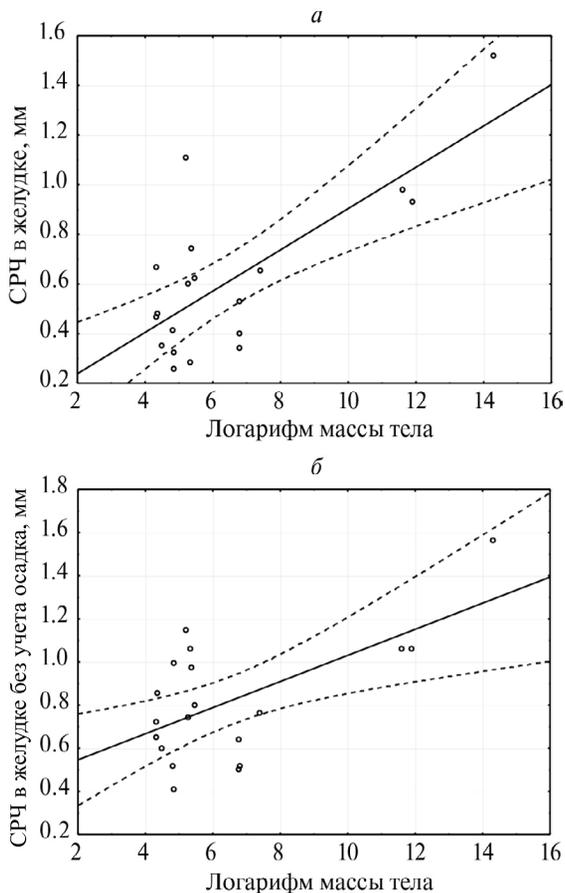
### *Зависимость СРЧ в содержимом желудка и экскрементах от массы тела*

СРЧ в содержимом желудка у исследованных нами животных представлен довольно широким спектром — от 0.3 до 1.5 мм, а без учета осадка — от 0.4 до 1.6 мм (табл. 1). Хотя масса тела исследованных видов лежит в большом диапазоне — от 0.02 до 20 кг, их весовые категории представлены неравномерно, большинство видов относятся к весовой категории до 200 г. При рассмотрении СРЧ содержимого желудка у отдельных видов, расположенных по возрастанию массы тела, заметна тенденция к росту этого показателя с увеличением массы тела, но среди мелких грызунов с массой тела в диапазоне от 20 до 200 г не выявлено четкой зависимости между этими показателями. В этой группе, характеризующейся небольшой дистанцией между видами по массе тела, СРЧ содержимого желудка не коррелирует с массой тела ( $r = 0.03258$ ).

Заметные различия в СРЧ содержимого желудка и экскрементов проявились при рассмотрении всего спектра животных, объединенных в три группы по размеру тела (табл. 2). Различия оказались достоверными при сравнении аналогичных СРЧ у животных трех разных весовых категорий в обоих вариантах расчета ( $p < 0.0001$ ). При существенном увеличении массы тела наблюдается заметное увеличение СРЧ в содержимом желудка до 1.5 мм и более, а за вычетом осадка эта величина возрастает. Значения СРЧ, полученные для этих весовых категорий, продемонстрировали аллометрическую зависимость от средней массы тела объектов группы. При этом в группах, разделенных большой дистанцией по массе тела, возникает заметная положительная корреляция в обоих вариантах расчета — с учетом всех размерных фракций и за вычетом осадка (рис. 1). Хотя основной материал

**Таблица 2.** СРЧ содержимого желудка и экскрементов у животных, отнесенных к разным весовым категориям (среднее  $\pm$  SD, min–max)

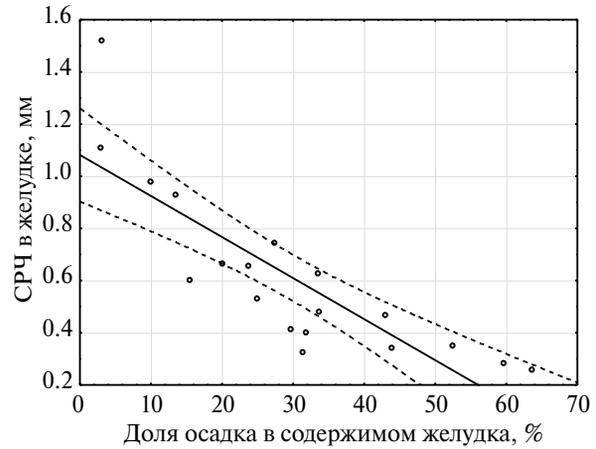
Масса тела (г)	$n$	СРЧ в желудке	СРЧ в экскрементах	СРЧ в желудке	СРЧ в экскрементах
		с учетом осадка		без учета осадка	
< 200	157	0.52 $\pm$ 0.217	0.35 $\pm$ 0.137	0.74 $\pm$ 0.217	0.57 $\pm$ 0.146
		(0.26–1.11)	(0.15–0.73)	(0.41–1.15)	(0.38–0.85)
3000–5000	18	0.95 $\pm$ 0.166	0.76 $\pm$ 0.162	1.06 $\pm$ 0.170	0.86 $\pm$ 0.132
		(0.59–1.26)	(0.52–1.12)	(0.69–1.33)	(0.65–1.18)
> 17000	7	1.52 $\pm$ 0.315	1.42 $\pm$ 0.179	1.56 $\pm$ 0.326	1.59 $\pm$ 0.162
		(1.16–2.01)	(1.21–1.69)	(1.17–2.04)	(1.41–1.83)



**Рис. 1.** Зависимость СРЧ в желудке от массы тела при разных вариантах расчета: *a* — с учетом всех размерных фракций ( $r = 0.73736$ ), *b* — без учета осадка ( $r = 0.61325$ ).

в нашей работе представлен мелкими грызунами, при включении в сравнение нескольких видов со средними размерами тела проявляется зависимость результативности жевания и СРЧ экскрементов от размеров тела, показанная на примере крупных фитофагов. Изъятие осадка из расчетов СРЧ существенно повышает значение этого показателя. Доля осадка в массе волокон в желудке у разных видов грызунов и зайцеобразных неодинакова и демонстрирует отрицательную корреляцию с СРЧ (рис. 2).

СРЧ в экскрементах при рассмотрении всего ряда исследуемых животных закономерно уменьшается, по сравнению с СРЧ содержимого желудка, и коррелирует с массой тела. Но в группе мелких грызунов строгой зависимости СРЧ экскрементов от массы тела нет, так же как это происходит с СРЧ в содержимом желудка ( $r = 0.00131$ ). Диапазон СРЧ экскрементов колеблется от 0.15 до 0.73 мм, а при исключении из расчета СРЧ осадка — от 0.37 до 0.84 мм. Корреляция СРЧ экскрементов и массы тела становится очевидной при включении в рассмотрение более крупных видов — зайцев и бобра,



**Рис. 2.** Зависимость СРЧ в содержимом желудка от доли осадка ( $r = -0.8378$ ).

когда у бобра СРЧ достигает 1.4 мм (рис. 3). Между СРЧ содержимого желудка и экскрементов (в обоих случаях расчета) наблюдается строгая положительная корреляция (рис. 4). Как и в содержимом желудка, СРЧ экскрементов зависит от доли осадка в образце, при этом характер зависимости существенно не изменяется при исключении из расчета осадка.

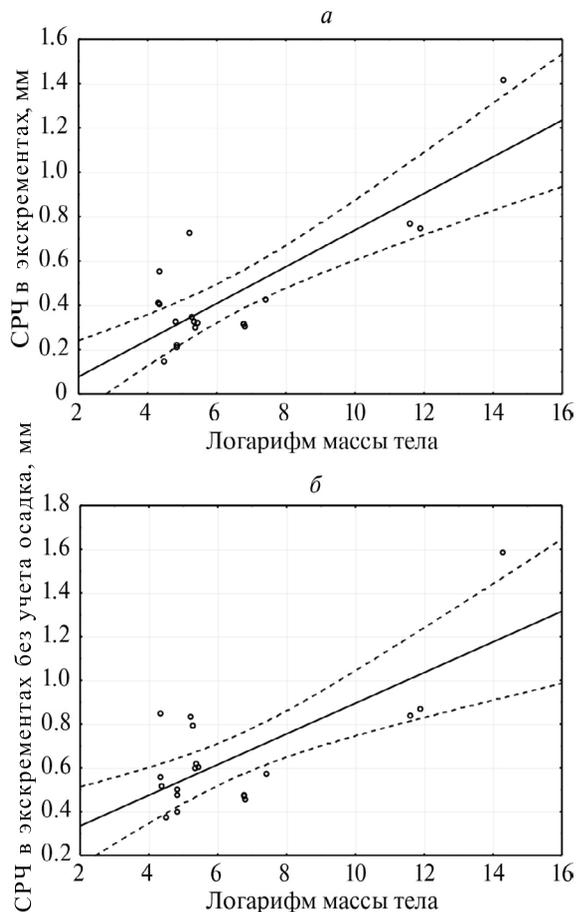
#### *Влияние пищевой специализации и стратегии пищеварения на СРЧ*

Рассматриваемые виды фитофагов различались не только по массе тела, но и по пищевой специализации и стратегии пищеварения. В группу фитофагов с массой тела до 200 г вошли зеленоядные полевки, семяядные мыши и песчанки (обе группы с преджелудочной и/или кишечной ферментацией), а также пищухи — специализированные копрофаги с кишечной ферментацией. В этой весовой категории самые большие значения СРЧ в желудке и экскрементах показали семяядные грызуны, но зависимости СРЧ от массы тела не было выявлено (рис. 5).

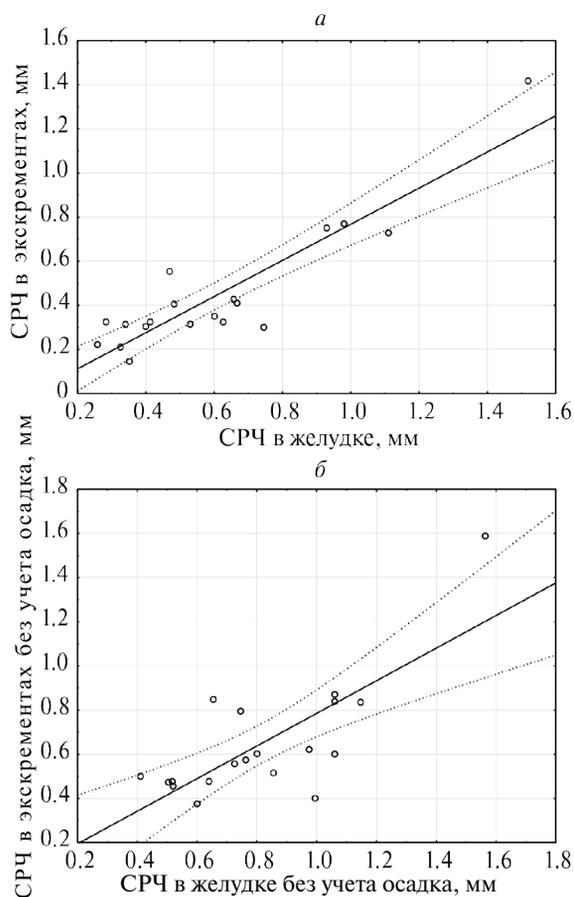
При рассмотрении отдельно группы специализированных копрофагов, куда вошли пищухи, зайцы и бобры, проявилась четкая зависимость СРЧ в желудке и экскрементах от размеров тела (рис. 6). У пищух СРЧ оказался меньше, чем у грызунов с аналогичной массой тела (более 100 г), а значительно более крупные копрофаги превысили по значению СРЧ всех остальных животных.

#### *Степень редукации частиц и размеры тела*

Постгастральная редукация СРЧ у мелких фитофагов не связана ни с размером тела ( $r = -0.1041$ ), ни с эффективностью жевания ( $r = -0.0618$ ),



**Рис. 3.** Зависимость СРЧ экскрементов от массы тела при разных вариантах расчета: *a* — с учетом всех размерных фракций ( $r = 0.81085$ ), *б* — без учета осадка ( $r = 0.72977$ ).

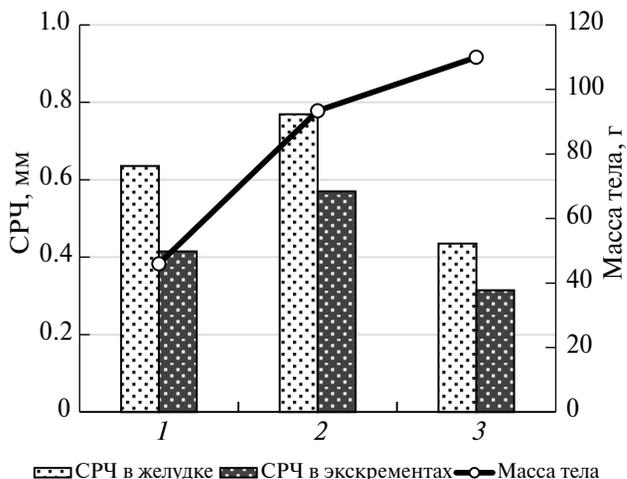


**Рис. 4.** Зависимость между СРЧ содержимого желудка и экскрементов при разных вариантах расчета: *a* — с учетом всех размерных фракций частиц ( $r = 0.90793$ ), *б* — без учета осадка ( $r = 0.75924$ ).

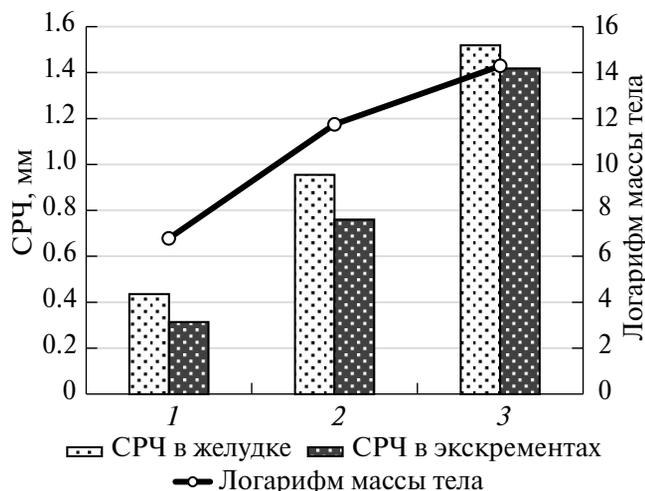
ни с долей осадка в желудке ( $r = -0.0565$ ), ни с СРЧ в содержимом желудка за вычетом осадка ( $r = -0.1877$ ). У крупных грызунов и зайцев эта величина самая маленькая, тогда как у некоторых грызунов достигает более 50% размеров измельченных зубами волокон (рис. 7*a*). При исключении из расчета осадка редукция в некоторых случаях не выражена, а напротив, СРЧ даже увеличивается вдоль кишечника (рис. 7*б*).

**ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ**

Не касаясь адаптивных особенностей процедуры жевания у разных животных, зависящих от строения и функционирования зубного аппарата, и используя фактические данные по размеру частиц как в содержимом желудка, так и экскрементах, мы имеем возможность проанализировать факторы, влияющие на размер пищевых частиц, а также оценить степень постгастрической трансформации СРЧ вдоль пищеварительного тракта от



**Рис. 5.** СРЧ в содержимом желудка и экскрементах у животных с массой тела до 200 г в зависимости от пищевой специализации и стратегии пищеварения: 1 — зеленоядные, 2 — семяноядные, 3 — специализированные копрофаги.

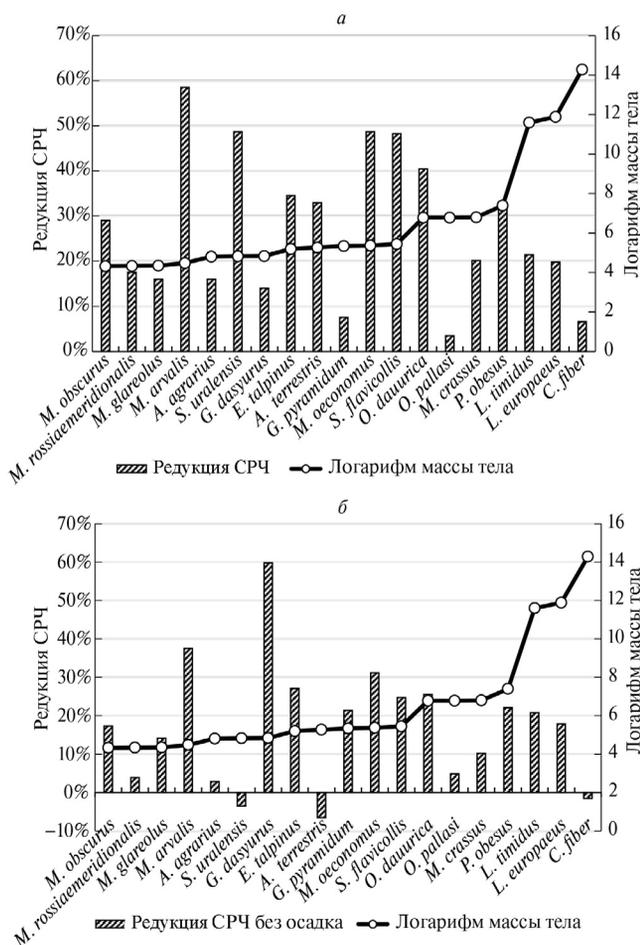


**Рис. 6.** Масса тела и СРЧ в содержимом желудка и экскрементах у специализированных копрофагов: 1 — пищухи, 2 — зайцы, 3 — бобры.

желудка до экскрементов, недостаточно изученные у мелких млекопитающих-фитофагов.

*Факторы, влияющие на результативность жевания у крупных и мелких млекопитающих-фитофагов*

Размерное соотношение пищевых частиц в желудке у разных видов фитофагов следует рассматривать прежде всего как результат работы жевательного аппарата, к инструментам которого относится не только структура зубов и их окклюзивной поверхности, но и особенности жевательных движений. Этому вопросу уделено значительное внимание в мировой литературе (Fortelius, 1985; Shipley et al., 1994; Archer, Sanson, 2002), причем установлено, что объем зубной коронки и структура жевательной поверхности у крупных млекопитающих-фитофагов связаны с размером тела в разных соотношениях. Поскольку постгастральная редукция частиц у крупных животных оказалась незначительной (McLeod, Minson, 1988; Spalinger, Robbins, 1992), было признано допустимым оценивать результативность жевания по СРЧ в экскрементах. Как было выяснено в исследовании с широким охватом видов млекопитающих-фитофагов, СРЧ находится в определенной аллометрической зависимости от массы тела животных (Fritz et al., 2009). Было отмечено также, что значения СРЧ могут быть изменчивы в зависимости от особенностей питания и пищеварения. Случаи отклонения от выявленной зависимости СРЧ в экскрементах от размеров тела были рассмотрены на примере отдельных видов крупных фитофагов. В частности, были обнаружены значительные колебания СРЧ у свободно живущих и содержавшихся в неволе животных (Clauss et al., 2002; Hummel et al., 2008), что авторы связывают с различиями в качестве кормов. У разных видов диких жвачных также выявлены различия в размерах пищевых частиц в пищеварительном тракте и экскрементах в зависимости от кормовой специализации и ее сезонных колебаний (Nygren, Hofmann, 1990; Nygren et al., 2001; Жарова и др., 2011; Наумова и др., 2012). Внутривидовые колебания размера частиц в экскрементах могут возникать в зависимости от кормового рациона (Renecker, Hudson, 1990; Hummel et al., 2008; Jalali et al., 2012, 2015; Kljak et al., 2019). У крупных фитофагов установлена также зависимость времени задержки корма в пищеварительном тракте от массы тела. Предположительно, оба аллометрических эффекта — увеличение времени задержки корма и размеров частиц с ростом массы тела, зависимость которых от размеров тела неодинакова, — могут в некоторой степени компенсировать друг друга (Fritz et al., 2009).



**Рис. 7.** Степень постгастральной редукции СРЧ у исследованных видов при разных вариантах расчета: с учетом всех размерных фракций (а) и без учета осадка (б).

У исследованных видов грызунов и зайцеобразных не наблюдается монотонного увеличения СРЧ в содержимом желудка и экскрементов с ростом массы тела, а различия между СРЧ по мере продвижения корма заметно варьируют от вида к виду. Исследованные нами млекопитающие представлены пятью семействами, в состав которых входят виды, не разделенные большой дистанцией по массе тела. В группе грызунов с массой тела до 50 г не выявлена связь СРЧ в желудке и экскрементах с размером тела. Так, более крупные грызуны *Arvicola terrestris*, *M. oeconomus* и *Sylvaeus flavicollis* (масса тела 40–50 г) оказались близкими по СРЧ в желудке и экскрементах, а самая мелкая полевка *M. obscurus* (масса тела 20 г) превосходила эти виды по СРЧ. У исследуемых видов с большей массой тела (до 100–200 г) также не наблюдается однозначных аллометрических эффектов: СРЧ остаются в тех же пределах, как и у грызунов с массой тела до 50 г. Разброс значений СРЧ у мелких грызунов оказался очень велик — от 0,3 до 1 мм. При введении в сравнение животных с массой тела 3 кг и более зависимость СРЧ от массы тела становится очевидной. При многократном увеличении дистанции между видами по массе тела заметно увеличивается и СРЧ: по-видимому, на степень измельчения корма сказывается размер зубов и функционирование жевательного аппарата. Отсутствие четко выраженной связи между СРЧ и массой тела в группе мелких грызунов, а также высокая вариабельность СРЧ свидетельствуют в пользу вывода о второстепенном значении размеров тела в результативности жевания (рис. 5).

Мы рассмотрели некоторые причины, которые вносят коррективы в результаты взаимодействия непосредственно жевательного аппарата и размеров тела и в интенсивность постгастральной редукции растительных волокон у грызунов и зайцеобразных. Помимо влияния на СРЧ особенностей физиологии пищеварения и экологии питания, отмеченных для крупных млекопитающих-фитофагов (Clauss et al., 2007; Fritz et al., 2009), у мелких млекопитающих в процесс формирования СРЧ в содержимом пищеварительного тракта включаются дополнительные факторы. Это прежде всего особенности кинетики пищевых масс и кормового поведения.

*Влияние физиологических и экологических факторов на СРЧ в содержимом желудка и экскрементах у мелких млекопитающих-фитофагов*

**Стратегия пищеварения.** Физиология пищеварения у крупных и мелких млекопитающих-фитофагов кардинально различается. У мелких фитофагов, в отличие от крупных, нет таких функций, как руминация (жвачка) или мерицизм, позволяющих

повторно измельчать корм в ротовой полости и задерживать его надолго в желудке и кишечнике. У мелких млекопитающих важное значение приобретает постгастральное пищеварение, осуществляемое в слепой и ободочной кишках (Наумова и др., 2021). К ним прежде всего относятся такие физиологические механизмы, как сепараторная работа проксимальной части ободочной кишки (Vjornhag, Snipes, 1999; Cork et al., 1999) и копрофагия (цекотрофия), свойственные многим травоядным, имеющим мелкие и средние размеры тела (Foley, Cork, 1992). Морфофункциональная специфика пищеварительного тракта определяет кинетику пищевых масс, которая вмешивается в процесс постгастральной редукции волокон (Naumova et al., 2019). Это обстоятельство важно учитывать при оценке влияния размеров тела на результативность жевания у мелких млекопитающих-фитофагов по СРЧ в экскрементах.

**Зависимость СРЧ в содержимом пищеварительного тракта от кинетики пищевых масс.** Одна из важных причин отсутствия однозначной связи между СРЧ в химусе и массой тела у мышевидных грызунов кроется в быстротечности прохождения корма по пищеварительному тракту грызунов с массой тела от 20 до 100 г: среднее время задержки корма может составлять у разных видов от 3,3 до 16 ч (Pei et al., 2001; Наумова и др., 2007; Hagen et al., 2018), тогда как у крупных фитофагов (с массой тела более 100 кг) среднее время задержки корма в пищеварительном тракте длится 2–3 сут. (Clauss et al., 2007). То есть характер соотношения размерных фракций в содержимом желудка и кишечника у мелких травоядных быстро изменяется в зависимости от фазы пищеварения. Еще одна причина нестабильности СРЧ заключается в нерегулярном поглощении корма, нарушении последовательности движения съеденных в разное время порций корма и их перемешивание с частично переваренным кормом (Наумова и др., 2007). Это обстоятельство влечет за собой высокую вариабельность СРЧ в содержимом желудка и экскрементах у грызунов с массой тела до 200 г (рис. 8).

**Влияние пищевой специализации и кормовой активности на СРЧ в содержимом желудка и экскрементах.** Четкой зависимости СРЧ содержимого желудка и экскрементов от пищевой специализации и стратегии пищеварения в группе мелких животных с массой тела до 200 г не выявлено. Самые большие значения СРЧ как в содержимом желудка, так и в экскрементах выявлены у грызунов с полужелезистым желудком — потребителей концентрированных кормов, а наименьшее значение СРЧ наблюдалось у копрофагов (в данном

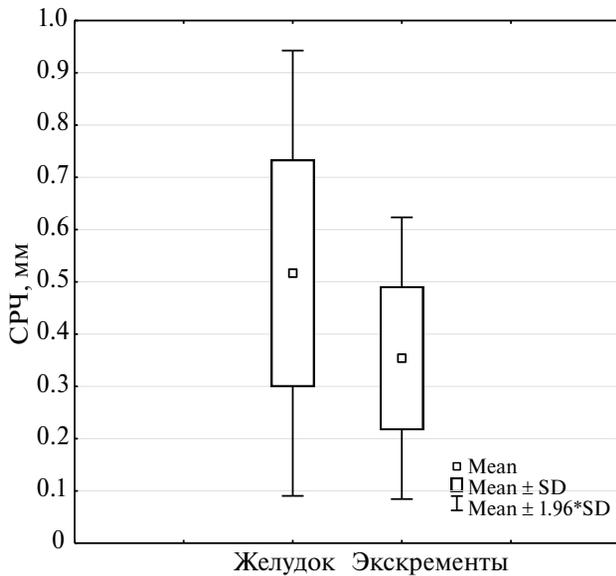


Рис. 8. Изменчивость СРЧ в содержимом желудка и экскрементах у грызунов с массой тела до 200 г.

случае пищу), несмотря на то, что они заметно превосходили остальных животных по массе тела. После исключения из расчета осадка значения СРЧ увеличились, а различия между группами стали более заметными.

Качество поедаемых кормов может существенно влиять на эффективность жевания, которая может меняться у представителей одного и того же вида в зависимости от объекта питания. Например, у дневной песчанки потребление разных кормовых объектов резко изменяет характер их измельчения зубами (рис. 9). В этих случаях проявляются различия не только в СРЧ, но и в количественном соотношении размерных фракций частиц. Аналогичная ситуация наблюдается и у бобров: у добытых в осенний сезон животных СРЧ в содержимом желудка составил 1.48 мм, а в весенний — 1.56 мм, причем в экскрементах различие в СРЧ между сезонами возросло (1.3 и 1.5 мм соответственно). У зайца-беляка во время жировки СРЧ оказался заметно выше, чем в период лежки (0.94 и 0.74 мм соответственно). Особенно существенные изменения СРЧ проявились в содержимом желудка при содержании лабораторных животных на рационе, состоящем из натуральных кормов (корнеплодах, зеленых частей растений), но не полностью соответствующих потребляемому в природе (рис. 10).

#### Постгастральная редукция растительных волокон.

Редукция волокон у млекопитающих — это тот показатель, который в определенной степени завышает оценку эффективности жевания в случаях использования для этой цели СРЧ в экскрементах,

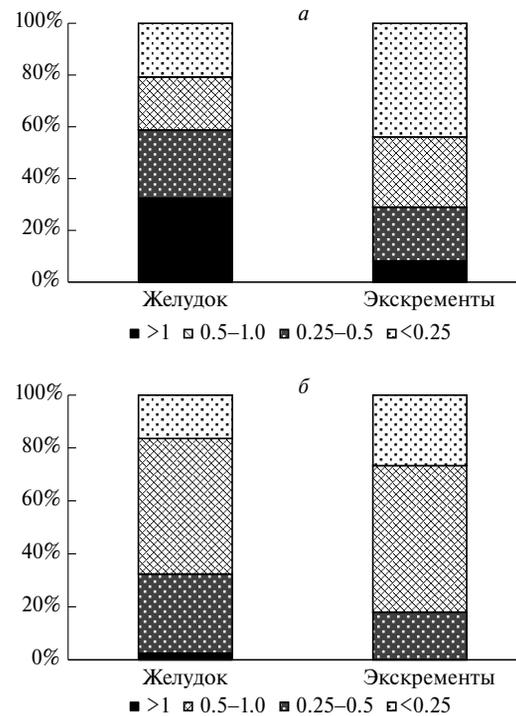


Рис. 9. Соотношение размерных фракций в содержимом желудка и экскрементах при потреблении дневной песчанкой разных кормов: а — *Atriplex halimus*, б — *Salsola tetrandra*.

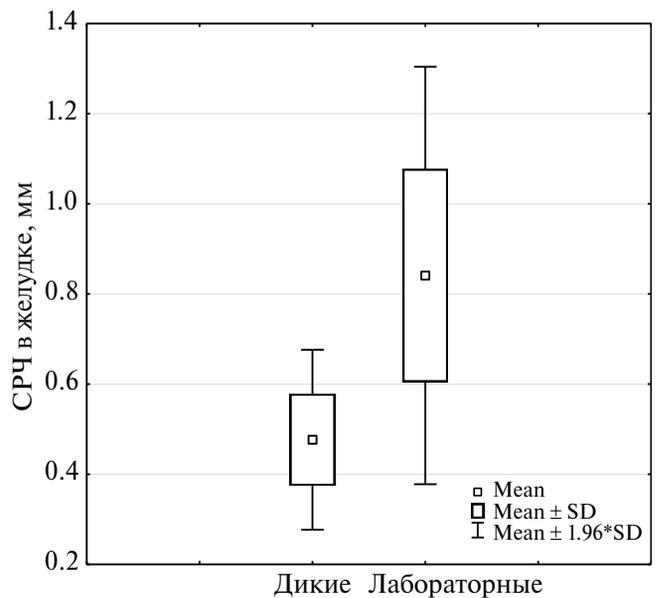


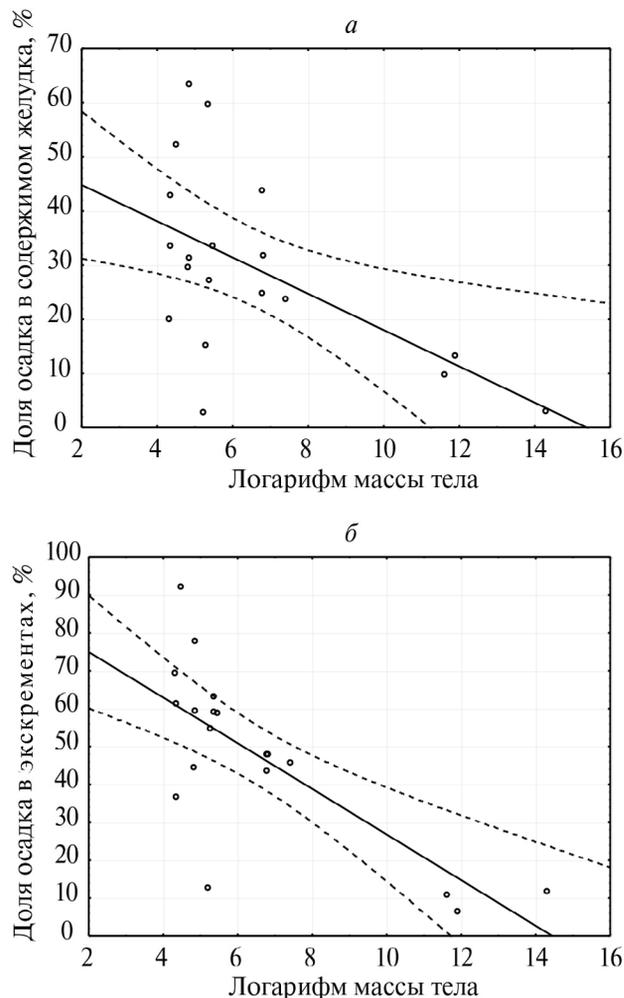
Рис. 10. Различия в результативности жевания (СРЧ содержимого желудка) между дикими и лабораторными грызунами.

как это было предложено для крупных фитофагов. По результатам анализа нашего материала у млекопитающих-фитофагов малых и средних размеров тела редукция СЧР, определенная по разнице СРЧ в содержимом желудка и экскрементов, не связана с размером тела и реализуется

неодинаково у разных видов — от 3.5 до 58.5%. Возможно, высокая вариабельность этих значений связана с развитием у мелких млекопитающих физиологических механизмов, таких как неравномерное выведение корма из желудка и циркуляция химуса в толстом отделе кишечника, которые замещают функции дополнительного измельчения корма зубами у крупных животных. В любом случае постгастричная редукция СРЧ у мелких фитофагов может существенно усложнить характер трансформации размеров пищевых волокон при поступательном продвижении корма вдоль пищеварительного тракта.

В анализе степени редукции волокон специальное внимание следует уделить самой мелкой фракции частиц, оседающих на фильтровальной бумаге. Как мы предположили ранее (Naumova et al., 2021), в состав этой фракции могут входить не только растительные фрагменты, но и минеральные вещества, вторичные растительные компоненты, например, оксалаты (Palgi et al., 2005, 2008) и бактерии, размер которых превышает диаметр пор фильтровальной бумаги. Также известно, что в экскрементах может быть увеличено, по сравнению с кормом, содержание кремния, не только встроенного в растительную ткань, но и попавшего в пищеварительный тракт вместе с почвой (Van Soest, Jones, 1968; Streeter, 1969; Колесников, 2001). Поэтому массу самой мелкой фракции, по-видимому, нельзя рассматривать как результат исключительно редукции волокон. Возможно, именно по этой причине доля осадка в общей массе частиц значительно больше у мелких грызунов, чем у крупных (рис. 11). В отдельных случаях его содержание может превышать 50% общей массы частиц, особенно в экскрементах, когда суммируются редуцированные волокна и частицы непищевого происхождения. Но, вероятно, эта доля может варьировать не только у грызунов одного вида, но и у одной и той же особи в связи с пульсирующим характером прохождения корма и непостоянным соотношением в содержимом волокон разных размерных фракций у мелких грызунов.

Составной частью мелкой фракции экскрементов могут быть также бактерии, активно размножающиеся в слепой кишке и сохраняющие численность благодаря возвратному механизму ободочной кишки. Этот механизм очень хорошо развит у полевок и зайцеобразных, но морфологически реализован по-разному (Наумова и др., 2015, 2017). При изъятии осадка из расчета СРЧ результат резко изменяется, особенно это касается видов с высокой степенью редукции, у которых содержание мелких частиц в каудальной части кишечника составляет более 50%. В результате СРЧ,



**Рис. 11.** Корреляция между долей осадка и массой тела: *а* — в содержимом желудка ( $r = -0.5579$ ), *б* — в экскрементах ( $r = -0.7405$ ).

рассчитанный по оставшейся части волокон, оказывается завышенным, снижая значения степени редукции. Ввиду этих соображений игнорирование содержания осадка в образцах содержимого пищеварительного тракта мелких грызунов при расчетах СРЧ может исказить реальную ситуацию. Это еще раз подтверждает необходимость микроскопического анализа состава осадка (Naumova et al., 2021).

**Копрофагия, СРЧ в содержимом пищеварительного тракта и размер тела.** Физиологически нормальная ритмичная копрофагия коренным образом изменяет кинетику пищевых масс. При условии значительных различий в массе тела между пищухами, зайцами и бобрами СРЧ возрастает с увеличением массы тела. Но резких изменений СРЧ вдоль кишечника у этих животных не наблюдается ввиду постоянного подмешивания к пережеванному корму мелкоструктурного эвакуата из слепой кишки. Периодическое поедание цекотрофов, состоящих

из мелких частиц, выравнивает размерный состав пережеванной массы, уменьшая СРЧ. Особенно показательны результаты фракционирования содержимого желудка зайцев, добытых в разные периоды активности (Наумова и др., 2015). Во время периода лежки, когда активизируется копрофагия, заметно увеличивается доля мелких волокон, поступающих из слепой кишки с цекотрофами, а во время жировки при поедании свежего корма, напротив, уменьшается. При этом значения СРЧ также неодинаковы: у беляка разница между СРЧ в содержимом желудка в периоды лежки и жировки составляет 0.2 мм.

Эта особенность обусловлена интенсивностью поедания цекотрофов специализированными копрофагами. У домашнего кролика цекотрофы могут заполнять до половины желудка (Madsen, 1939; Taylor, 1941), у зайца-беляка съеденная за сутки копромаасса достигает 167 г (Пшенников и др., 1988), у северных пищух при массе тела 100 г в пищеварительном тракте может находиться 2.31 г сформированных цекотрофов, а за один акт может выделиться до 1.5 г. В отличие от зайцев, пищухи не всегда сразу поедают выделенную копромассу (Пшенников и др., 1990), что нарушает ритмичность кинетики пищевых масс.

Несмотря на существенные различия в физиологии пищеварения между крупными и мелкими млекопитающими-фитофагами, которые отражаются прежде всего на характере и степени постгастральной редукции растительных волокон, у грызунов и зайцеобразных сохраняется зависимость СРЧ экскрементов от эффективности жевания. Это обстоятельство позволяет, хотя и с оговорками, но по крайней мере правдоподобно оценивать результативность жевания по СРЧ в экскрементах.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Более динамичный и неравномерный пищеварительный процесс у мелких фитофагов, усложненный спонтанной или ритмичной копрофагией, размывает возможные четкие зависимости между размерами тела и качеством жевания. У мелких грызунов ведущими факторами, определяющими степень измельчения корма, остаются структура и функции жевательного аппарата и скорость поглощения корма (Perez-Barberia, Gordon, 1998; Logan, 2003). Большая доля осадка в содержимом желудка мышевидных грызунов свидетельствует о высокой результативности жевания и о весомом вкладе функционирования зубного аппарата в итоговую редукцию частиц. Существование постгастрального механизма редукции растительных волокон

усиливает разницу в СРЧ желудка и экскрементов у мелких грызунов, но периодическая нерегулярная копрофагия может сглаживать эффект редукции.

При большой дистанции между весовыми категориями, как это наблюдается в нашей подборке между *Miomorpha*, *Leporidae* и *Castoridae*, масса тела фитофагов отразилась на результативности жевания, которую в этом случае можно рассматривать как функцию размеров тела. Постгастральная редукция более выражена у мелких грызунов, а невыразительная у более крупных животных может быть следствием копрофагии. Эти особенности пищеварения у грызунов и зайцеобразных заставляют с осторожностью использовать СРЧ экскрементов для оценки эффективности жевания у фитофагов, имеющих малые и средние размеры тела.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы приносят глубокую благодарность рецензенту за конструктивную работу с рукописью и коллегам, оказавшим неоценимую помощь в сборе материала: А. Анисимову, Т. Кузнецовой, А. Шубкиной, М. Вечерскому, А. Варшавскому, А. Данилкину, Н. Формозову, Н. Щипанову, А. Дегену, М. Каму, И. Хохловой, Б. Краснову, А. Сморкачевой.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все исследования на подопытных животных были проведены в соответствии с правилами проведения научных исследований с использованием экспериментальных животных, утвержденными распоряжением Президиума АН СССР от 2 апреля 1980 г. № 12000–496 и приказом Минвуза СССР от 13 сентября 1984 г. № 22.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Жарова Г.К., Наумова Е.И., Чистова Т.Ю., Данилкин А.А., 2011. Особенности редукции клетчатковых волокон в пищеварительном тракте диких жвачных // ДАН. Т. 441. № 1. С. 1–4.
- Колесников М.П., 2001. Формы кремния в растениях // Успехи биол. химии. Т. 41. С. 301–332.
- Наумова Е.И., Жарова Г.К., Чистова Т.Ю., 2007. Исследование продвижения корма по пищеварительному тракту полевок методом многократного введения пластиковых маркеров // Зоол. журн. Т. 86. № 4. С. 503–508.
- Наумова Е.И., Жарова Г.К., Чистова Т.Ю., Варшавский А.А., Ивлев Ю.Ф., 2017. Концентрация

- и размерный состав растительных волокон в пищеварительном тракте мышевидных грызунов // Изв. РАН. Сер. биол. № 5. С. 418–426.
- Наумова Е.И., Жарова Г.К., Чистова Т.Ю., Данилкин А.А., 2012. Редукция растительных волокон в пищеварительном тракте лося и благородного оленя // Изв. РАН. Сер. биол. № 5. С. 521–528.
- Наумова Е.И., Жарова Г.К., Чистова Т.Ю., Кузнецова Т.А., 2015. Влияние копрофагии на размерный состав растительных волокон в пищеварительном тракте зайцев (*Lepus europaeus* и *L. timidus*, Lagomorpha, Leporidae) // Изв. РАН. Сер. биол. № 5. С. 503–508.
- Наумова Е.И., Чистова Т.Ю., Варшавский А.А., Жарова Г.К., 2021. Функциональная диверсификация морфологически сходных органов пищеварительного тракта у представителей Muroidea // Изв. РАН. Сер. биол. № 3. С. 270–279.
- Пшенников А.Е., Алексеев В.Г., Корякин И.И., Гнутов Д.Ю., 1988. Копрофагия и ее ритмика у зайца-беляка (*Lepus timidus*) в Центральной Якутии // Зоол. журн. Т. 67. № 9. С. 1357–1362.
- Пшенников А.Е., Борисов З.З., Васильев И.С., 1990. Копрофагия у северной пищухи (*Ochotona hyperborea*) в Якутии // Зоол. журн. Т. 69. № 12. С. 106–114.
- Archer D., Sanson G., 2002. Form and function of the selenodont molar in southern African ruminants in relation to their feeding habits // J. Zool. Lond. V. 257. P. 13–26.
- Bjorndal K.A., Bolten A.B., Moore J.E., 1990. Digestive fermentation in herbivores: Effect of food particles size // Physiol. Zool. V. 63. P. 710–721.
- Bjornhag G., Snipes R.L., 1999. Colonic separation mechanism in lagomorph and rodent species — a comparison // Zoosyst. Evol. V. 75. P. 275–281.
- Bowman J.G.P., Firkins J.L., 1993. Effects of forage species and particle size on bacterial cellulolytic activity and colonization *in situ* // J. Anim. Sci. V. 71. P. 1623–1633.
- Clauss M., Hummel J., 2005. The digestive performance of mammalian herbivores: Why big may not be that much better // Mammal Rev. V. 35. № 2. P. 174–187.
- Clauss M., Lechner-Doll M., Streich W.J., 2002. Faecal particle size distribution in captive wild ruminants: An approach to the browser/grazer-dichotomy from the other end // Oecologia. V. 131. P. 343–349.
- Clauss M., Schwarm A., Ortmann S., Streich W.J., Hummel J., 2007. A case of non-scaling in mammalian physiology? Body size, digestive capacity, food intake, and ingesta passage in mammalian herbivores // Comp. Biochem. Physiol. A. V. 148. № 2. P. 249–265.
- Clauss M., Steuer P., Erlinghagen-Luckerath K., Kaandorp J., Fritz J., et al., 2015. Faecal particle size: Digestive physiology meets herbivore diversity // Comp. Biochem. Physiol. V. 179. P. 182–191.
- Cork S.J., Hume I.D., Faichney G.J., 1999. Digestive strategies of nonruminant herbivores: The role of the hindgut // Nutritional Ecology of Herbivores / Eds Jung H.J.G., Fahey G.C. Savoy: American Society of Animal Science. P. 210–260.
- Demment M.W., Van Soest P.J., 1985. A nutritional explanation for body-size patterns of ruminant and nonruminant herbivores // Am. Nat. V. 125. № 5. P. 641–672.
- Foley W.J., Cork S.J., 1992. Use of fibrous diets by small herbivores: How far can the rules be 'bent'? // Trends Ecol. Evol. V. 7. P. 159–162.
- Fortelius M., 1985. Ungulate cheek teeth: developmental, functional, and evolutionary interrelations // Acta Zool. Fenn. V. 180. P. 1–76.
- Fritz J., Hummel J., Kienzle E., Arnold C., Nunn C., Clauss M., 2009. Comparative chewing efficiency in mammalian herbivores // Oikos. V. 118. P. 1623–1632.
- Fritz J., Hummel J., Kienzle E., Streich W.J., Clauss M., 2010. To chew or not to chew: Faecal particle size in herbivores reptiles and mammals // J. Exp. Zool. A. V. 313. P. 79–586.
- Fritz J., Streich W.J., Schwarm A., Clauss M., 2012. Condensing results of wet sieving analyses into a single data: A comparison of methods for particle size description // J. Anim. Physiol. Nutr. V. 96. P. 783–797.
- Hagen K.B., Muller D.W.H., Ortmann S., Kreuzerd M., Clauss M., 2018. Digesta kinetics in two arvicoline rodents, the field vole (*Microtus agrestis*) and the lemming (*Lagurus lagurus*) // Mamm. Biol. V. 89. P. 71–78.
- Hummel J., Clauss M., Sudekum K.-H., 2020. Aspects of food comminution in ungulates and their consequences for energy budget // Mammalian Teeth — Form and Function / Eds Martin T., Koenigswald W. Munich: Dr. Friedrich Pfeil. P. 87–101.
- Hummel J., Fritz J., Kienzle E., Medici E.P., Lang S., et al., 2008. Differences in fecal particle size between free-ranging and captive individuals of two browser species // Zoo Biol. V. 27. P. 70–77.
- Illius A.W., Gordon I.J., 1992. Modelling the nutritional ecology of ungulate herbivores: Evolution of body size and competitive interaction // Oecologia. V. 89. P. 428–434.
- Jalali A.R., Norgaard P., Weisbjerg M.R., Nielsen M.O., 2012. Effect of forage quality on intake, chewing activity, faecal particle size distribution, and digestibility of neutral detergent fibre in sheep, goats, and llamas // Small Rumin. Res. V. 103. P. 143–151.
- Jalali A.R., Weisbjerg M.R., Nadeau E., Randby A.T., Rustas B.O., et al., 2015. Effects of forage type, animal characteristics and feed intake on faecal particle size in goat, sheep, llama and cattle // Anim. Feed Sci. Technol. V. 208. P. 53–65.
- Kljak K., Heinrichs B.S., Heinrichs A.J., 2019. Faecal particle dry matter and fiber distribution of eifers fed ad libitum and restricted with low and high forage quality // J. Dairy Sci. V. 102. P. 4694–4703.
- Logan M., 2003. Effect of tooth wear on the rumination-like behavior, or merycism, of free-ranging koalas (*Phascolarctos cinereus*) // J. Mammal. V. 84. P. 897–902.
- Madsen H., 1939. Does the rabbit chew the cud? // Nature. V. 143. P. 981–982.

- McLeod M.N., Minson D.J., 1988. Large particle breakdown by cattle eating ryegrass and alfalfa // J. Anim. Sci. V. 66. P. 992–999.
- Murphy M.R., Nicoletti J.M., 1984. Potential reduction of forage and rumen digesta particle size by microbial action // J. Dairy Sci. V. 67. P. 1221–1226.
- Naumova E.I., Chistova T.Yu., Zharova G.K., Kam M., Khokhlova I.S., et al., 2019. Energy requirements, digestive tract compartments and body mass in six gerbilline rodents of the Negev Desert // Zoology. V. 137. P. 1–8.
- Naumova E.I., Chistova T.Yu., Zharova G.K., Kam M., Khokhlova I.S., et al., 2021. Particle size reduction along the digestive tract of fat sand rats (*Psammomys obesus*) fed four chenopods // J. Comp. Physiol. B. V. 191. P. 831–841.
- Nygren K., Hofmann R.R., 1990. Seasonal variations of food particle size in moose // Alces. V. 26. P. 44–50.
- Nygren K.F.A., Lechner-Doll M., Hofmann R.R., 2001. Influence of papillae on post-ruminal regulation of ingesta passage in moose (*Alces alces* L.) // J. Zool. (Lond). V. 254. P. 375–380.
- Okamoto M., 1997. Comparison of particle size in the feces of various herbivores // J. Rakuno Gakuen Univ. V. 22. P. 151–153.
- Palgi N., Taleisnik H., Pinshow B., 2008. Elimination of oxalate by fat sand rats (*Psammomys obesus*): Wild and laboratory-bred animals compared // Comp. Biochem. Physiol. A. V. 149. P. 197–202.
- Palgi N., Vatnick I., Pinshow B., 2005. Oxalate, calcium and ash intake and excretion balances in fat sand rats (*Psammomys obesus*) feeding on two different diets // Comp. Biochem. Physiol. V. 141. P. 48–53.
- Pei Y.-X., Wang D.-H., Hume I., 2001. Effect of dietary fibre on digesta passage, nutrient digestibility and gastrointestinal morphology in the granivorous Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*) // Physiol. Biochem. Zool. V. 74. № 5. P. 742–749.
- Pérez-Barbería F.J., Gordon I.J., 1998. Factors affecting food comminution during chewing in ruminants: A review // Biol. J. Linn. Soc. V. 63. P. 233–256.
- Poppi D.P., Norton B.W., Minson D.J., Hendricksen R.E., 1980. The validity of the critical size theory for particles leaving the rumen // J. Agric. Sci. V. 94. P. 275–280.
- Renecker L.A., Hudson R.J., 1990. Digestive kinetics of moose, wapiti and cattle // Anim. Prod. V. 50. P. 51–61.
- Shipley L.A., Gross J.E., Spalinger D.E., Hobbs N.T., Wunder B.A., 1994. The scaling of intake rate in mammalian herbivores // Am. Nat. V. 143. P. 1055–1082.
- Spalinger D.E., Robbins C.T., 1992. The dynamics of particle flow in the rumen of mule deer (*Odocoileus hemionus hemionus*) and elk (*Cervus elaphus nelsoni*) // Physiol. Zool. V. 65. P. 379–402.
- Streeter Ch.L., 1969. A review of techniques used to estimate the in vivo digestibility of grazed forage // J. Anim. Sci. V. 29. № 5. P. 757–768.
- Taylor E.L., 1941. Pseudo-rumination in the rabbit // Proc. Zool. Soc. Lond. V. 110. P. 159–163.
- Udén P., 1992. The influence of leaf and stem particle size in vitro and of sample size *in sacco* on neutral detergent fibre fermentation kinetics // Anim. Feed Sci. Technol. V. 37. P. 85–97.
- Udén P., Van Soest P.J., 1982. The determination of digesta particle size in some herbivores // Anim. Feed Sci. Technol. V. 7. P. 35–44.
- Van Soest P.J., Jones L.H.P., 1968. Effect of silica in forages upon digestibility // J. Dairy Sci. V. 51. № 10. P. 1644–1648.

## Is chewing efficiency in small herbivorous mammals a function of body size?

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

Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS

Leninsky Pr., 33, Moscow, 119071 Russia

\*E-mail: einaumova@gmail.com

Based on the original data on the fractionation of stomach and excrements contents, the effectiveness of the masticatory apparatus and post-gastric transformation of food particles in representatives of small herbivorous mammals is considered. It was found out that in the group of small animals with a body mass from 20 to 200 g the effectiveness of chewing does not depend on the body size but is due to the specifics of the functioning of the chewing apparatus. Particle reduction in this group is masked by a rapid change in digestion regimes, the intensity of nonspecific or specialized coprophagy, and the development of the fiber separation mechanism in the large intestine, which leads to high variability of results. The influence of body size is realized when larger herbivores with a body mass of up to 3–5 kg (hares) and up to 20 kg (beavers) are introduced into the comparison. In this case the influence of body size on the effectiveness of chewing is clearly manifested. In this interaction between the groups of animals, effects similar to those previously established in a wide comparative series of large herbivores with a body mass of up to 3000 kg were revealed. Thus, chewing can be considered as a function of body size, when comparing animals that differ significantly in body mass. Special attention is paid to the fraction of the finest particles, as containing not only fragments of fibers, but also non-food inclusions.