

- Fusari R., Panasci A. Les terminations des nerfs dans la muqueuse et dans les glandes serouses de la langue des mammifères // Arch. ital. de biol.—1891.—14.—P. 240.
- Hashimoto Kure K., Olinaka S. Spinal parasympathetic fibers in the cervical sympathetic // Quart. J. exper. Physiol.—1934.—24.—P. 207—214.
- Gellert C. Das Verhältniss des Sympathicus zu den Hirnaerven des Menschen und einigen Tieren // Acta litter. scient. Reg. Univers. Hung. Frans Joseph. Sect. Medicorum.—1932.—4.—P. 36.
- Okamura Ch. Zahireiche Ganglien innerhalb der Musculatur der Zunge und der Zwerchfell // Z. mikroch. anat. Forsch.—1936.—39, N 1.—S. 68—78.
- Szmonowicz W. Über die Nervenendigungen in der Zunge der Papagei en Z. Zellforsch.—1936.—25, N 1.—S. 160—164.

Харьковский пединститут
им. Г. С. Сквороды

Получено 05.01.84

УДК 599.4:591.43

М. Ф. Ковтун, Н. Ф. Жукова

СКОРОСТЬ ПРОХОЖДЕНИЯ И ЭФФЕКТИВНОСТЬ УСВОЕНИЯ ПИЩИ У НАСЕКОМОЯДНЫХ ЛЕТУЧИХ МЫШЕЙ

Известно небольшое количество работ, где приводятся сведения о скорости прохождения пищи через пищеварительный канал рукокрылых (Wimsatt, Guerriere, 1962; Cranbrook, 1965; Klite, 1965; Luckens et al., 1972, Buchler, 1975). Эти сведения довольно противоречивы, что, видимо, можно объяснить различными условиями проведения экспериментов, различным состоянием животных, неидентичностью методик и применяемых маркеров. Еще более малочисленны данные об эффективности усвоения пищи (Wimsatt, Guerriere, 1962; Brisbin, 1966).

С целью исследования скорости прохождения и эффективности усвоения пищи у рукокрылых нами проведены две серии экспериментов *. Первая серия на летучих мышах, обитавших в условиях большой вольеры на Звенигородской биостанции МГУ (ЗБС, 14—23.06.1982). Исследовались 4 вида: поздний кожан (*Vespertilio serotinus*), усатая ночница (*Myotis mystacinus*), лесной нетопырь (*Vespertilio nathusii*), рыжая вечерница (*Nyctalus noctula*). До и после кормления животных взвешивали и определяли количество съеденного корма. Маркером служил фуксин основной, раствором которого окрашивали мучных червей. Окрашенный и неокрашенный корм чередовали через сутки, что давало возможность проследить скорость прохождения пищи по пищеварительному тракту. Экскременты собирали каждый час в течение суток, высушивали в термостате при 60 °C и взвешивали. Поздний кожан, усатая ночница и лесной нетопырь во время эксперимента содержались в дуплянках. Рыжие вечерницы были разделены на 3 группы. Первых 5 экз. перед кормлением на 1,5—2 ч выпускали в вольеру, затем кормили в дуплянке и там же оставляли на время эксперимента. Животные второй группы (6 экз.) постоянно находились в дуплянке. Третья группа (3 экз.) также находилась в дуплянке, однако перед контрольным кормлением выдерживалась 2 суток без корма.

Вторая серия экспериментов проводилась на экспериментальной базе Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР в 1982—1984 гг. Для этих целей была разработана и применена методика рентгенографии желудочно-кишечного тракта. Исследовались: рыжая вечерница (5 экз.), большой подковонос (*Rhinolophus ferrumequinum* — 2 экз.), поздний кожан (4 экз.), большая ночница (*Myotis myotis* — 3 экз.), малая вечерница (*Nyctalus leisleri* — 2 экз.), ночница Наттерера (*Myotis nattereri* — 2 экз.), лесной нетопырь (1 экз.). В качестве рентгенконтрастного вещества использовали сернокислый барий (животные заглатывали его вместе с мучными червями), эвакуация которого, как известно, близка к эвакуации пищи. В результате получена серия рентгенограмм, которые отражают продвижение пищи по пищеварительному каналу от момента ее заглатывания до полной эвакуации из желудочно-кишечного тракта.

* Выражаем признательность руководству кафедры зоологии позвоночных МГУ за предоставленную возможность провести часть работы на ЗБС, а также К. К. Паниютину, С. П. Каменевой и П. Н. Морозову за помощь при проведении работы.

Представление о количестве потребляемой исследованными животными пищи за один прием дают рис. 1 и 2. В частности, рис. 1 отражает индивидуальные колебания в потреблении пищи животными одного и того же вида, рис. 2 — изменчивость этого показателя у одного животного в течение недели. Для насекомоядных летучих мышей характерна высокая относительная масса потребленной пищи к массе тела. Например, рыжая вечерница при массе тела 27,7 г за один прием поглощает пищу, масса которой составляет 28,2 % массы тела. Для позднего кожана со-

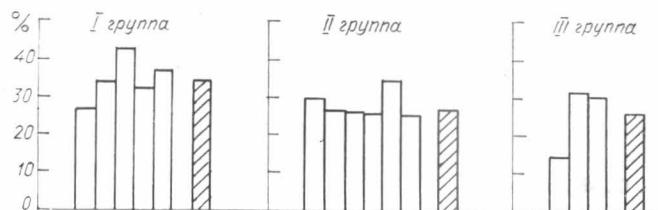


Рис. 1. Количество пищи, поглощенной каждой рыжей вечерницей за один прием (в % по отношению к массе тела). Заштрихованные столбики отражают средние данные.

средней массой 19,05 г количество потребляемой пищи составляет — 38,6 %. Для малой вечерницы со средней массой тела 12,0 г, усатой ночницы (5,8 г), лесного нетопыря (7,4 г) и ночницы Наттерера (7,2 г) эта величина составляет 26,5, 22,6, 14,9 и 18,0 % * соответственно. Показано также, что количество поглощаемой пищи зависит от степени активности животного. Так, если рыжие вечерницы, летавшие перед кормлением, потребляли в среднем 35,5 % корма от массы тела, то животные, содержавшиеся в дуплянке — 25,7 %.

Первая серия экспериментов дала возможность также исследовать эффективность усвоения пищи (таблица), которую вычисляли по разни-

Эффективность усвоения пищи у насекомоядных летучих мышей (средние значения)

Вид	Масса тела, г	Поглощенная пища, г	Масса сухих экскрементов, г	Количество поглощенной пищи в пересчете на 1 г сухого вещества	Количество усвоенной пищи	
					абс.	%
Рыжая вечерница						
I группа, 5 ♀ и ♂	26,05	9,25	0,57	3,49	2,92	83,67
II группа, 6 ♀ и ♂	27,37	7,04	0,38	2,66	2,27	85,34
III группа, 3 ♀ и ♂	27,79	6,98	0,27	2,63	2,36	89,73
Поздний кожан, 3 ♀	19,05	7,35	0,44	2,77	2,33	84,11
Малая вечерница, 6 ♀	12,00	3,18	0,21	1,20	0,99	82,50
Ночница Наттерера, 2 ♀	7,20	1,30	0,11	0,49	0,38	77,55
Усатая ночница, 2 ♂ (беременные)	5,89	1,33	0,15	0,50	0,35	70,00
Лесной нетопырь, 2 ♀	8,33	1,24	0,12	0,47	0,35	74,47

це между количеством поглощенной пищи в перерасчете на 1 г сухой массы ее и массой сухих экскрементов за сутки (по нашим данным 100 г сухих мучных червей соответствует 265 г живых).

Несмотря на длительные периоды покоя (периоды оцепенения) у летучих мышей в течение суток, эффективность переваривания пищи высокая и составляет у исследованных видов 68,3—89,75 %. Эта величина,

* Приведены средние величины.

также как и количество поглощаемой пищи, колеблется в зависимости от индивидуальных особенностей, физиологического состояния животного, его активности, действия факторов окружающей среды и т. д. Например, у активных животных эффективность усвоения пищи повышена по сравнению с животными, находящимися в спокойном состоянии (II группа рыжих вечерниц, таблица); для III группы рыжих вечерниц, голодавших 48 ч, эта величина выше, чем для регулярно питающихся летучих мышей и может достигать 91,78 %.

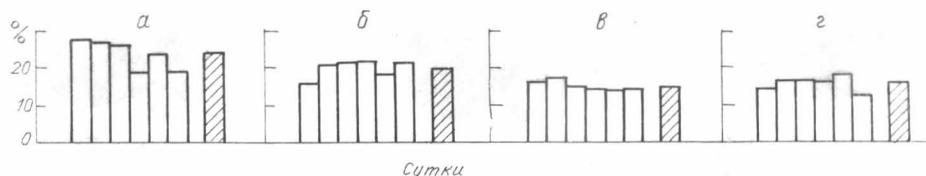


Рис. 2. Суточные колебания относительной массы поглощаемой пищи двумя особями усатой ночницы (*α, β*) и лесного нетопыря (*γ, δ*). Представлены данные по шести суткам.

Интересно отметить, что беременные самки лесного нетопыря, примерно одинаковой массы с усатой ночницей, потребляли меньше корма на массу тела за один прием чем ночницы, однако эффективность использования пищи у них выше (рис. 2, таблица).

Во второй серии экспериментов с использованием рентгенографического метода 5 рыжих вечерниц находились в одинаковых условиях. Мы проводили два кормления — вечернее и утреннее. Животные были активны, но все время содержались в небольших садках. Сразу же оговоримся: за скорость прохождения пищи по пищеварительному тракту мы принимаем время, прошедшее от конца кормления до появления первой порции экскрементов; время прошедшее от начала кормления до выхода последней порции экскрементов мы считаем временем полной эвакуации пищи. Полагаем, что время полной эвакуации пищи у летучих мышей отражает продолжительность процесса пищеварения. Такое предположение основывается на нашем исследовании активности пищеварительных ферментов. Активность пищеварительных ферментов обнаружена по всей длине кишечника, включая и прямую кишку.

Исследование показало, что сразу же после кормления пища полностью заполняет желудок. При этом желудок значительно увеличивается в размерах, занимая всю левую часть брюшной полости. Краинально, подпирая вместе с печенью диафрагму, он доходит до 6—7-х ребер, каудально — до переднего края подвздошной кости (рис. 3, *а*). Через 2—3 мин после кормления пища уже попадает в проксимальный отдел тонкого кишечника, а через 10 мин проникает по всей длине его (рис. 3, *б, в*). Через 52 мин пища доходит до прямой кишки. Время прохождения пищи у рыжей вечерницы после вечернего кормления составляет 64—112 мин (рис. 3, *г*); после утреннего кормления скорость прохождения пищи выше и равна, в среднем, 50 мин. Полная эвакуация пищи у рыжей вечерницы завершается по истечении 8—11 ч после кормления. У большой ночницы, находившейся в аналогичных условиях, скорость прохождения пищи составляет 69 мин, а полная эвакуация пищи происходит через 8—11,5 ч (рис. 3, *ж*).

Для летучих мышей с меньшей массой тела скорость прохождения пищи выше, а количество потребляемой за один прием пищи, выраженное в процентах по отношению к массе тела, меньше. Скорость прохождения пищи через пищеварительный тракт малой вечерницы составляет 54 мин, водяной ночницы — 25—51 мин, лесного нетопыря — 30 мин, ночь-

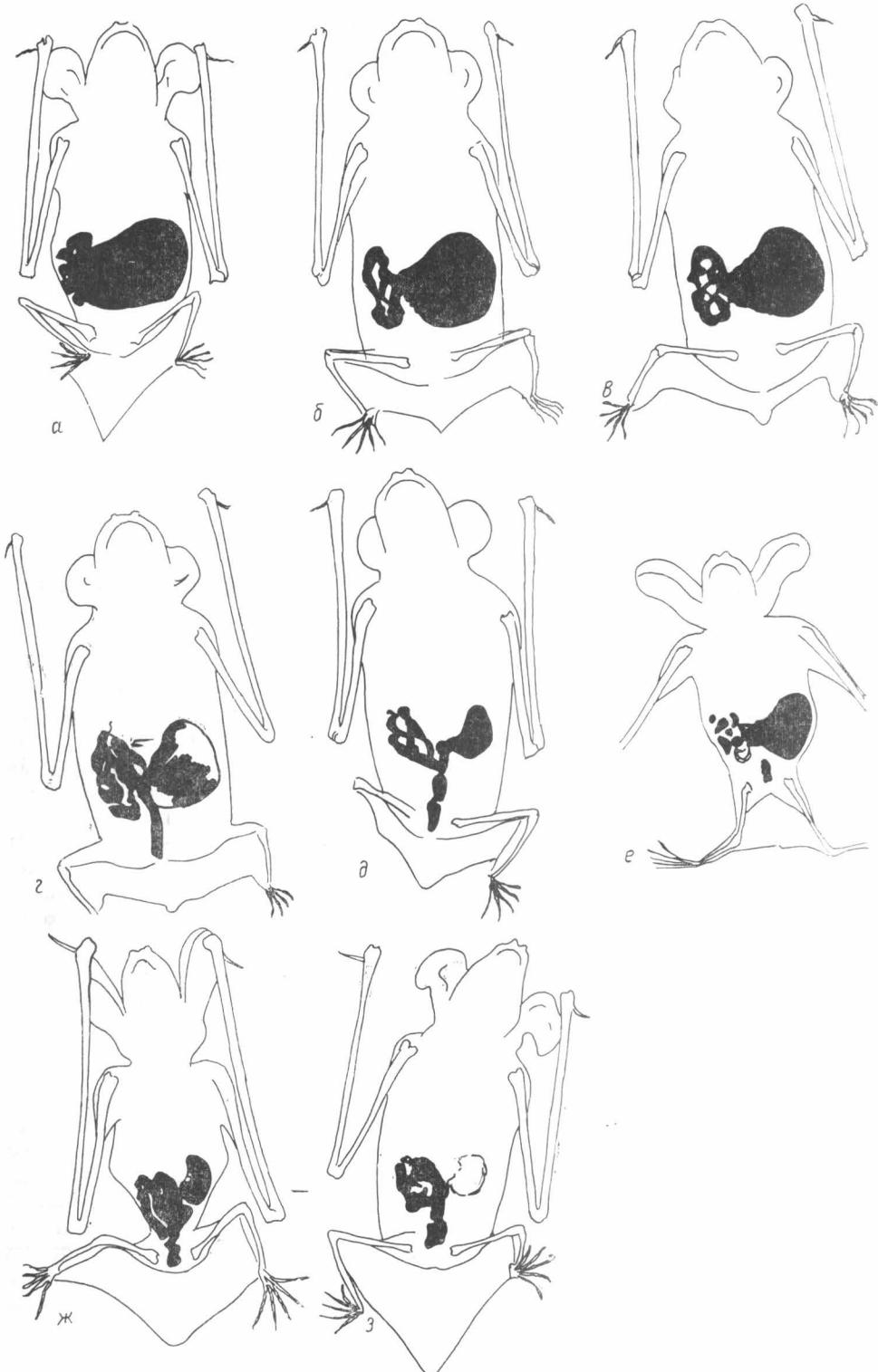


Рис. 3. Передвижение пищи по пищеварительному тракту насекомоядных летучих мышей:
а — наполнение желудка позднего кожана после приема пищи; б—д — продвижение пищи по пищеварительному тракту ряжей вечерницы: б — через 2 мин после кормления, в — через 10 мин, г — через 130 мин, д — через 6 ч 23 мин; е — передвижение пищи по пищеварительному тракту большого подковоноса; ж — большой ночница; з — позднего кожана.

ницы Наттерера — 40 мин. На первый взгляд, это противоречит общепринятым мнениям о том, что более мелкие виды животных потребляют большее количество пищи на единицу массы тела. Однако объяснение этому можно найти в экологии видов. У летучих мышей, вылетающих на охоту в сумерках и питающихся всю ночь до рассвета (сюда относятся как раз мелкие виды рукокрылых — лесной нетопырь, усатая ночница, ночница Наттерера и др.), очевидно, происходит постепенное заполнение желудка пищей, которая сразу же переваривается, в то время как в желудок поступают все новые ее порции. Другие виды (рыжая вечерница, поздний кожан и др.) при благоприятных условиях способны «набить» желудок пищей до огромных размеров во время вечернего вылета и в укрытии переваривают ее до следующего вылета на охоту.

У животных, исследованных в период зимней спячки (когда, видимо, имеет место длительное голодание) скорость прохождения пищи заметно снижается. Так, в зимнее время в нашем эксперименте скорость прохождения пищи у позднего кожана после вечернего кормления составила 270 мин, а после утреннего кормления — 103 мин, тогда как в летнее время у этого же вида она составляет 66—80 мин. У рыжей вечерницы скорость прохождения пищи после длительного голодания (в летнее время) замедляется до 133 мин по сравнению с 64—112 мин в нормальных условиях.

Подковоносы исследовались нами также в зимнее время. При этом одно животное содержалось при комнатной температуре и до эксперимента кормилось, а второе впервые кормили во время эксперимента. Время прохождения пищи у них несколько отличается: 60 и 73 мин соответственно. Во время эксперимента оба животных находились в активном состоянии — летали по комнате. Во второй части эксперимента (утром и днем) животные все время находились в садке. Время прохождения пищи увеличивалось до 80 мин. Время полной эвакуации пищи для первого подковоноса составило 12 ч 53 мин, а для второго — 12 ч 14 мин.

Обсуждение. Литературные сведения позволяют в общих чертах судить о времени прохождения пищи и продолжительности пищеварения у различных групп (с различным типом питания) млекопитающих. Так известно, что процесс пищеварения наиболее продолжителен у животных, пища которых богата целлюлозой. Например, у овцы пищеварение длится 16—21 сут, у собаки, потребляющей различную по составу пищу, пищеварение идет 1—2 сут (Dawson, 1971), у американской норки и африканского хорька, являющимися облигатными хищниками — 15—20 ч (Bleavins, Aulerich, 1981). Исследования на различных видах грызунов (Kostecka, Myrcha, 1964a) показали, что различия в скорости прохождения одного и того же типа пищи незначительны, в то время как скорость прохождения различной по составу пищи у тех же видов значительно отличается и составляет от 3 до 19 ч.

Высказывается предположение, что у мелких млекопитающих скорость пищеварения выше, чем у крупных (Kostecka-Myrcha, 1964; Dawson, 1971). Установлено, что наибольшая скорость пищеварения присуща мелким представителям отряда насекомоядных. Исследование, проведенное на кроте (Спирidonова, 1949) и обыкновенной кутуре (Kostecka-Myrcha, 1964), показало, что процесс пищеварения у этих животных проходит быстро: у крота за 4—5 ч, а у кутуры за 3—4 ч. Для этих животных характерен также частый прием пищи.

Результаты исследований разных авторов дают представление о том, что у насекомоядных летучих мышей высокая скорость прохождения пищи, однако различные методические условия привели к тому, что сопоставление этих данных невозможно. Так, по данным Клайта (Klite, 1965), у двух видов насекомоядных летучих мышей — *Chilonycteris rubiginosa* и *Molossus major*, а также у плодоядной *Carollia perspicillata* скорость прохождения пищи примерно одинаковая и составляет 15 мин. В качестве маркера этот автор использовал раствор индиго-кармина, который

вводился катетером через пищевод. Скорость прохождения пищи у *Nyctalus noctula*, по данным Кранброка (Cranbroock, 1965), равна 28 мин. У *Eptesicus fuscus* среднее время прохождения пищи, маркированной сульфатом бария, равнялось 122 мин (Luckens et al., 1972). Бухлер (Buchler, 1975) показал, что скорость прохождения пищи у *Myotis lucifugus* от 35 до 170 мин, в зависимости от активности животных. Кроме того, небольшое количество видов, участвующих в отдельных экспериментах, не позволило авторам выявить закономерности этого процесса для насекомоядных рукокрылых.

Анализ полученных рентгенограмм показал, что в первые же минуты после кормления пища проникает из желудка в проксимальные отделы кишечника (рис. 3, а—з). К исходу первого часа у более крупных видов и 25—30 мин у мелких видов после кормления пища заполняет все отделы кишечника, в то время как желудок начинает освобождаться. В течение первых 25—120 мин после кормления (у разных видов) весь объем пищи подвергается активному воздействию пищеварительных ферментов и, очевидно, на это время приходится пик активности процесса пищеварения. Далее наблюдаются активное продвижение пищи по всем отделам пищеварительного тракта и ее эвакуация. Прямая кишка периодически освобождается и снова заполняется химусом. Процесс пищеварения у насекомоядных рукокрылых завершается через 8—12 ч. Мы полагаем, что длительная задержка формирующихся в прямой кишке последних порций экскрементов может быть связана с прекращением моторики кишечника. Остатки пищи, видимо, не доставляют беспокойства животному, находящемуся в неактивном состоянии, и могут быть выведены в любое время, обычно с началом полета.

Замедление эвакуации пищи у животных, взятых во время зимней спячки, очевидно, связано с длительным голоданием и обусловлено постепенным «включением» ферментативных систем пищеварительного тракта, не исключено и то, что моторика кишечника проходит определенный период «реабилитации». Увеличение скорости прохождения пищи в дневные часы, видимо, связано с повышением температуры окружающей среды. Известно, что температура тела летучих мышей зависит от окружающей температуры и степени подвижности зверьков (Кузякин, 1950; Слоним, 1960; Hoch, 1951).

* Полученные нами данные по эффективности переваривания пищи различными видами насекомоядных летучих мышей сходны с данными Брисбина (Brisbin, 1966) для *Lasiorus cinereus* (в среднем, 91,02 %) и данными Вимсата и Гуариери (Wimsatt, Guerrigere, 1962) для *Desmodus rotundus*, эффективность усвоения пищи которого составляла примерно 73 %.

Проведенное исследование позволяет сделать следующие выводы: насекомоядные рукокрылые относятся к числу животных с высокой скоростью пищеварения и высокой эффективностью усвоения пищи; время прохождения пищи по пищеварительному тракту зависит от массы тела, физиологического состояния животных, условий, в которых они находились, и составляет от 30 до 270 мин; время полной эвакуации пищи составляет от 8 до 12 ч; эффективность усвоения пищи равнялась 68,3—91,8 %, она также зависит от окружающих условий и состояния животных; скорость прохождения пищи увеличивается с повышением окружающей температуры и активности животного; при беременности уменьшается количество потребляемой пищи за один прием, но повышается эффективность усвоения пищи; у особей во время и сразу же после зимней спячки скорость прохождения пищи (очевидно и процесс пищеварения) замедляется.

Кузякин А. П. Летучие мыши.— М.: Сов. наука.— 1950.— 443 с.

Слоним А. Д. Частная экологическая физиология млекопитающих.— М.: Изд-во АН СССР, 1962.— 498 с.

- Спиридонова К. А.* Опыт рентгеновского исследования желудочно-кишечного тракта и физиологии пищеварения у крота — *Talpa europaea* // Зоол. журн.— 1949.— 28.— Вып. 4/6.— С. 382—384.
- Bleavins M. R., Aulerich R. J.* Feed consumption and food passage time in mink (*Mustela vison*) and european ferrets (*Mustela putorius furo*) // Anim. Sci.— 1981.— 31, N 3.— P. 268—269.
- Brisbin J. L., Jr.* Energy utilization in a captive hoary bat. J. Mammal.— 1966.— 47, N 4.— P. 719—728.
- Buchler E. R.* Food transit time in *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae) // J. Mammal.— 1975.— 56, N 1.— P. 252—255.
- Crankbrook E.* Grooming by vespertilionid bats // Proc. Zool. Soc. London.— 1965.— 145.— P. 143—144.
- Dawson N. J.* Rate of passage of a non-absorbable marker through the gastrointestinal tract of the mouse (*Mus musculus*) // Comp. Biochem. Physiol.— 1972.— 41A.— P. 877—881.
- Harlow H. J.* Effect of fasting on rate of food passage and assimilation efficiency in badgers // J. Mammal.— 1981.— 62, N 1.— P. 173—177.
- Hock R. J.* The metabolic rates and body temperatures of bats // Biol. bull.— 1951.— 101, N 3.— P. 289—299.
- Klite P. D.* Intestinal bacterial flora and transit time of three Neotropical bat species // J. Bacteriology.— 1965.— 90, N 2.— P. 375—379.
- Kostecka-Myrcha A., Myrcha A.* The rate of passage of foodstuffs through the Microtidae under laboratory conditions // Acta Theriologica.— 1964 a.— 9, N 4.— P. 37—53.
- Kostecka-Myrcha A., Myrcha A.* Rate of passage of food-stuffs through the alimentary tract of *Neomys fodiens* (Pennant, 1771) under laboratory conditions // Ibid.— 1964.— 9, N 20.— P. 371—373.
- Luckens M. M., J. van Eps, Davis W. H.* Transit time of food through the digestive tract of the bat, *Eptesicus fuscus* // Exp. Med. Surg.— 1972.— 29.— P. 25—28.
- Wimsatt W. A., Guerriere A.* Observation on the feeding capacities and excretory function of captive vampire bats // J. Mammal.— 1962.— 43, N 1.— P. 17—27.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР

Получено 25.03.85

УДК 599.325.1:591.4(477)

Л. С. Шевченко

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ДИКОГО КРОЛИКА НА УКРАИНЕ

Несмотря на относительную давность (более 100 лет) акклиматизации дикого кролика (*Oryctolagus cuniculus* L.) на Украине, имеющиеся в литературе сведения о нем фрагментарны и носят преимущественно прикладной, охотоведческий характер. До последнего времени среди специалистов бытует мнение, что завезенные в прошлом из Западной Европы дикие кролики исчезли, а современная популяция свободноживущих зверьков является потомками одичавших домашних кроликов.

Настоящая работа представляет собой попытку восполнить недостаток сведений по морфологии кроликов, живущих в естественной среде на Украине, и решить вопрос — является ли эта популяция первично дикой формой или одичавшей домашней.

Материал и методика. Материал собран на территории Херсонской, Крымской и Одесской областей в 1970—1980 гг. Добыто и обследовано по различным параметрам 126 животных. Для сравнительно-морфологического анализа использованы шкурки и черепа диких кроликов с территории Чехословакии и Новой Зеландии, куда животные были завезены примерно в то же время, что и на Украину. Одичавшие домашние кролики с островов Бакинского залива обследованы и добыты в 1976 и 1977 гг. (о. Песчаный и о. Глинняный), куда их домашние предки впервые были выпущены в конце 19 ст. Последний выпуск осуществлен в 1956 г. на о. Глинняном.

Автор признателен д-ру Б. Матоушеку (B. Matoušek, Slovenské Národné Muzeum, Bratislava, CSSR) и д-ру Дж. Флаксу (I. E. C. Flux, Ecology Division DSIR, New Zealand) за предоставленный материал.

Промеры черепа и тела, определение интерьерных показателей и структуры волосяного покрова проводили общезвестными методами. Кровь на исследование брали в весенне-летний период из глазницы с удаленным глазным яблоком.