

ЗООЛОГИЯ

УДК 591.434:599.323.43(470.331)

DOI: 10.26456/vtbio383

ИЗМЕНЧИВОСТЬ АБСОЛЮТНЫХ И ОТНОСИТЕЛЬНЫХ РАЗМЕРОВ КИШЕЧНИКА И ЕГО ОТДЕЛОВ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ (*MYODES GLAREOLUS* SCHREBER) (ТВЕРСКАЯ ОБЛАСТЬ)

А.А. Емельянова

Тверской государственной университет, Тверь

На примере 6 популяций европейской рыжей полевки, обитающей на территории Тверской области, рассматривается популяционная изменчивость показателей развития кишечника и его отделов. Анализируется возможное влияние на величину морфофизиологических признаков особенностей экологии *Myodes glareolus*. Установлено, что рыжие полевки, обитающие в хвойных и лиственных лесах, достоверно различались по признакам абсолютных и относительных размеров кишечника и его отделов. Наиболее явно тенденции биотопической изменчивости показателей развития пищеварительной системы проявлялись при сопоставлении весовых и линейных индексов кишечника и его тонкого и толстого отделов. Абсолютный и относительный размеры слепой кишки показывали зависимость от особенностей питания полевок: меньшие средние значения абсолютной и относительной длины слепой кишки отмечались для серий рыжих полевок, в питании которых фиксировалась повышенная доля белковых и углеводных кормов. При этом отличия популяций по показателям развития слепого отдела кишечника редко достигали уровня достоверности.

Ключевые слова: *рыжая полевка, Myodes glareolus, Тверская область, изменчивость, популяции, морфофизиологические показатели, кишечник, отделы кишечника.*

Введение. Настоящая статья представляет собой часть комплексных исследований, посвященных изменчивости морфологических признаков европейской рыжей полевки (*Myodes glareolus* Schreber, 1780), обитающей в верховьях Волги и сопредельных территориях, административно входящих в состав Тверской области (Емельянова, 1996, 1997, 2004а, 2004б, 2005а, 2005б, 2007, 2006, 2008а, 2009, 2010, 2013, 2015, 2019, 2022). Материалы, полученные при изучении внутривидовой и видовой изменчивости

морфологических параметров, для которых возможно выявление адаптивной сущности, могут быть полезны для решения общебиологических задач, таких, как вопросы адаптации, оценка разнообразия особей и популяций, механизмы микроэволюции и др. (Соколов, Суханов, 1978).

Для суждения о биологическом своеобразии обследуемых популяций широко применяется метод морфофизиологических индикаторов (Шварц, Смирнов, Добринский, 1968). В частности, в качестве важных морфофизиологических индикаторов используются размеры и пропорции кишечника и его отделов, несущие четкий отпечаток кормовой специализации. Связь относительной длины кишечника и его отделов с характером питания отдельных видов животных установлена рядом авторов (Величко, 1939; Величко, Мокеева, 1949; Обухова, 1948; Халилов, 1953, 1955). Растительноядные животные обладают более мощно развитым кишечником по сравнению с видами, потребляющими концентрированные корма (Наумов, Карташев, 1979; Ромер, Парсонс, 1992). Процессы выделения основных пищеварительных ферментов, расщепления калорийной пищи (белков, жиров и углеводов) и всасывания продуктов расщепления этих типов кормов происходят в двенадцатиперстной кишке и нижележащих отделах тонкого кишечника. На основании этого Н.Н. Воронцов (1967) полагает, что степень относительного развития тонкого отдела кишки отражает роль калорийных, преимущественно белковых, кормов в питании вида. Расщепление клетчатки с участием симбиотических микроорганизмов требует развития специальных «бродильно-мацерационных чанов», функцию которых выполняют слепая кишка и отчасти толстый отдел кишечника (Величко, Мокеева, 1949).

Увеличение длины кишечника и его слепого отдела является приспособлением, способствующим поддержанию нормальной жизнедеятельности животных при использовании кормов низкой калорийности. При этом относительная длина слепого отдела кишечника находится в более тесной связи с характером питания, чем относительная длина кишечника. Так, при изучении В.Н. Большаковым (1965) географической изменчивости данных показателей у полевок рода *Clethrionomys* оказалось, что северным популяциям рыжих полевок по сравнению с южными сериями свойственно увеличение относительной длины слепой кишки, особенно выраженное на крайнем северном пределе распространения, что свидетельствует о большем употреблении грубых кормов. Аналогичные данные получены при исследовании географической изменчивости относительной длины кишечника и его слепого отдела у зайцев-беляков (Шварц и др., 1968). У горных форм рыжей полевки, в

питании которых также велика роль низкокалорийных кормов, отмечается увеличение абсолютной и относительной длины кишечника (Kostelecka-Myrcha et al., 1970; Большаков, 1970, 1972). Относительные размеры всего кишечника и слепой кишки у рыжих полевок в Карелии заметно превышают таковые всех более южных популяций (Ивантер и др., 1985). Авторы связывают это с отмеченной ранее характерной особенностью питания вида в условиях таёжного Северо-Запада – переходом на более однообразные, менее питательные, но массовые виды корма (Ивантер, 1974, 1975, 1976).

По типу питания рыжая полевка может быть названа эврифагом или полифагом. Ассортимент её кормов чрезвычайно широк и разнообразен и включает все части травянистых растений и кустарничков, листья, побеги, кору, плоды и семена древесных и кустарниковых пород, мхи, лишайники, грибы, беспозвоночных и даже мелких позвоночных животных (Европейская рыжая полевка, 1981). Известна огромная адаптационная способность рыжей полевки поесть при необходимости разнообразную пищу, легко переходя с предпочитаемых кормов на замещающие в связи с изменением кормовой базы (Wrangel, 1939; Наумов, 1948; Огнев, 1950; Кошкина, 1957; Воронцов, 1961; Zejda, 1961; Kubik, 1965; Holišová, 1966; Holisova, Obrtel, 1979). В питании рыжей полевки отмечаются региональные, биотопические и сезонные отличия, зависящие от различий обилия основных кормов (Формозов, 1948; Заблоцкая, 1957; Ивантер, 1975; Watts, 1968; Hansson, 1971; Nemecki, 1988 и др.).

Ранее нами исследовалась специфика рациона рыжей полевки, обитающей на территории Тверской области. Оценка особенностей питания зверьков из разных точек отлова проводилась по объемной доле различных компонентов пищи и соотношению основных групп кормов (Емельянова, 2008б). В свете этого представляет интерес изучение популяционной изменчивости показателей развития кишечника для выявления возможного влияния на величину данных морфофизиологических признаков особенностей экологии европейской рыжей полевки.

Материал и методы. Сбор материала проводился стандартными методами учета (Кучерук, 1952) в следующих районах области (ныне муниципальные округа): Калининском, Зубцовском, Торопецком, Нелидовском, Лесном (июнь-июль 1999г.), Лихославльском (июль 2000г.). Значительная пространственная разобщенность географических точек, в которых проходил сбор серийного материала (от 60 до 120 км), наличие между ними обширных обезлесенных участков, болот и развитой речной сети, выполняющих барьерно-изолирующую роль, позволяют предполагать, что отловленные особи относятся к разным популяциям. При выборе

точек отлова учитывалась возможность влияния биотопических особенностей на специфику кормовой базы разных популяций и, следовательно, на величины показателей развития кишечника и его отделов. Всего при изучении изменчивости интерьерных признаков нами использовалось 450 рыжих полевок всех возрастных групп. Список обследованных биотопов и объемы серий представлены в таблице 1.

Таблица 1

Список исследованных биотопов в районах Тверской области

Районы	Зубцовский N 140*	Нелидовский N 115	Торопецкий N 120	Лесной N 46	Калининский N 234	Лихославльский N 59
Биотопы	Осинник с ольхой серой крапивно-гравилатовый	Ельник снытевый	Ельник чернично-сфагновый	Сосново-еловый лес кочедыжниковый	Осиново-сосновый лес с ольхой серой	Производный ельник
	Осинник с лещиной крапивно-гравилатовый	Ельник таволговый	Ельник-зеленомошник чернично-кисличный	Сосняк с березой крапивно-таволговый		Ельник с сосной и березой
		Ельник неморально-кисличный	Елово-осиновый с березой лес	Сероольшаник снытево-таволговый		
		Ельник-черничник		Сосняк разнотравный		

Примечание: * – общее число исследованных зверьков

В качестве морфологических показателей развития органов пищеварения обычно применяются размеры кишечника и его слепого отдела. Учитывая разное функциональное значение отделов кишечника, в нашем исследовании использовались: общая длина кишечника, длина тонкого, толстого кишечника и слепой кишки. Отделы пищеварительного тракта измерялись с содержимым с точностью до 1мм. Внутривидовая изменчивость относительной длины кишечника и его отделов в большинстве случаев маскируются разными размерами животных. В связи с этим рекомендуется вычислять индексы этих показателей, принимая во внимание длину и вес тела. Предполагается, что вес тела более точно отражает истинные размеры животного, чем его длина, также немаловажно, что потребность в питательных веществах растет пропорционально массе, а не длине тела (Шварц и др., 1968). При расчете весового индекса вес тела животного выражается условной линейной величиной, которой является корень кубический из веса животного в граммах. В нашем исследовании брался «живой вес» зверьков – масса тела с внутренними

органами. В таблице 2 представлены морфологические показатели, использованные при анализе особенностей строения пищеварительного тракта в рассматриваемых популяциях рыжей полевки, а также формулы, по которым производилось вычисление индексов кишечника и его отделов. Измерения внутренних органов производились после фиксации тушек в 4% формалине в течение полугода.

Предварительная проверка половозрастной изменчивости морфофизиологических показателей развития кишечника в рассматриваемых популяциях рыжей полевки показала наличие значимых различий между самцами и самками по некоторым показателям абсолютного и относительного размера кишечника и его отделов. Половой диморфизм, который выражается увеличением средних значений всех показателей у самок (кроме процентного соотношения длины отделов кишечника), найден главным образом в возрастных группах Sb₃ –Ab и Ad, то есть у половозрелых зверьков (Емельянова, 2013). Учитывая наличие полового диморфизма по абсолютным и относительным размерам кишечника и его отделов, преимущественно при сравнении популяций по данным показателям использовались серии, состоящие из перезимовавших взрослых самцов (возрастная группа Ad). В случае малых выборок при констатации отсутствия значимых отличий выборочных средних для самцов и самок, а также при изучении популяционных особенностей процентного соотношения размеров отделов кишечника рассматривались серии взрослых полевок без деления по полу.

Таблица 2

Морфологические показатели развития пищеварительной системы рыжей полевки

Показатель	Формула
ОДК – общая длина кишечника (мм)	
ДЛТОНК – длина тонкой кишки (мм)	
ДЛТОЛСТ – длина толстой кишки (мм)	
ДЛСЛЕП – длина слепой кишки (мм)	
ИНК – линейный индекс кишечника	$\frac{l^*_{кишечника(мм)}}{l_{тела(мм)}} \times 100\%$
ВИНК – весовой индекс кишечника	$\frac{l_{кишечника(мм)}}{\sqrt[3]{вес\ тела(гр)}} \times 100\%$

ИТНК - линейный индекс тонкого отдела кишечника	$\frac{l_{тонк.к.}(мм)}{l_{тела}(мм)} \times 100\%$
ВИТНК - весовой индекс тонкого отдела кишечника	$\frac{l_{тонк.к.}(мм)}{\sqrt[3]{вес\ тела(гр)}} \times 100\%$
ИТЛК - линейный индекс толстого отдела кишечника	$\frac{l_{толст.к.}(мм)}{l_{тела}(мм)} \times 100\%$
ВИТЛК - весовой индекс толстого отдела кишечника	$\frac{l_{толст.к.}(мм)}{\sqrt[3]{вес\ тела(гр)}} \times 100\%$
ИСЛК - линейный индекс слепой кишки	$\frac{l_{слеп.к.}(мм)}{l_{тела}(мм)} \times 100\%$
ВИСЛК – весовой индекс слепой кишки	$\frac{l_{слеп.к.}(мм)}{\sqrt[3]{вес\ тела(гр)}} \times 100\%$
ОДТНК – отношение длины тонкого отдела к длине кишечника	$\frac{l_{тонк.к.}(мм)}{l_{кишечника}(мм)} \times 100\%$
ОДТЛК - отношение длины толстого отдела к длине кишечника	$\frac{l_{толст.к.}(мм)}{l_{кишечника}(мм)} \times 100\%$
ОДСЛК - отношение длины слепого отдела к длине кишечника	$\frac{l_{слеп.к.}(мм)}{l_{кишечника}(мм)} \times 100\%$

Значения выборочных средних и стандартной ошибки для промеров отделов кишечника и их индексов для полевок возрастной группы Ad приводятся в таблице 3.

Для подтверждения достоверности различий выборок по морфологическим параметрам применялся критерий Стьюдента, констатация различий между выборками происходила при уровне значимости $p \leq 0,05$.

Результаты и обсуждение. Анализируя популяционные особенности абсолютной и относительной длины кишечника, можно заметить, что рыжим полевкам из Нелидовского, Торопецкого и Лихославльского районов свойственны большие значения этих морфологических показателей. Так, средняя длина кишечника (ОДК) в этих популяциях – 565,7, 539,4 и 526,8 мм соответственно (рис. 1). Для зверьков из данных районов получены следующие весовые и линейные индексы кишечника: 386,4, 374,4, 388,8% (ВИНК) и 516,02, 510,00 539,71% (ИНК) (рис. 2, 3). Различия между популяциями из Лихославльского и Нелидовского районов по общей длине кишечника достигают уровня достоверности (табл. 4). Полевкам из Зубцовского, Лесного и Калининского районов характерны меньшие средние значения абсолютной длины кишечника и его индексов. Величина ОДК в этих популяциях в порядке перечисления – 515,16, 505,7 и 491,0 мм. Соответствующие популяционные значения ИНК и ВИНК: 494,35, 500,5 492,2% и 359,3, 371,3, 347,02 % (рис. 1–3). У зверьков из Калининского района обнаружен самый короткий кишечник среди исследованных серий из районов Тверской области, вследствие чего по этому показателю достоверно отличие данной популяции от популяций из Нелидовского, Торопецкого и Лихославльского районов. Также достигает уровня достоверности отличие серии с максимальной абсолютной длиной кишечника из Нелидовского района от серий из Зубцовского и Лесного районов (рис. 1; табл. 4). Популяция из Лихославльского района, имеющая наибольшие значения линейного индекса кишечника, достоверно отличается по этому показателю от популяций из Зубцовского, Калининского, Лесного и Торопецкого районов (рис. 2; табл. 4).

При сравнении серий по весовому индексу кишечника получены достоверные отличия полевок из Зубцовского района от зверьков из Лихославльского, Нелидовского и Торопецкого районов. Также по данному признаку достоверно различие популяций из Лесного и Лихославльского районов, а популяция из Калининского района достоверно отличается от популяций из Лесного, Лихославльского, Нелидовского и Торопецкого районов (рис. 3; табл. 4).

Рассмотрим популяционные особенности рыжей полевки по таким морфофизиологическим показателям, как абсолютная длина, линейные и весовые индексы тонкого и толстого отделов кишечника. Отметим, что значения абсолютной длины тонкого кишечника (ДЛТНК) находятся в тесной связи с абсолютной длиной кишечника: длина тонкого отдела кишечника максимальна в популяциях с максимальной общей длиной кишечника и наоборот. В сериях из Нелидовского, Лихославльского, Торопецкого, Зубцовского, Лесного и

Калининского районов получены следующие значения данного показателя – 365,6, 345,4, 337,4, 332,1, 317,2 и 313,1 мм. Уровня достоверности достигает отличие популяции из Нелидовского района от популяций из Зубцовского, Лесного и Калининского районов. Серия полевков из Лихославльского района достоверно отличается от серий из Лесного и Калининского районов, а зверьки из Торопецкого района – от рыжих полевков из Калининского района (рис. 1; табл. 4).

Линейный индекс тонкого отдела кишечника (ИТНК) максимален в популяции из Лихославльского района – 539,7%. По этому морфологическому показателю данная популяция достоверно отличается от популяций из Нелидовского, Торопецкого, Лесного, Зубцовского и Калининского районов, где соответствующие значения ИТНК в среднем равны 516,02, 510,0, 500,5, 494,3, 492,3% (рис. 2; табл. 4).

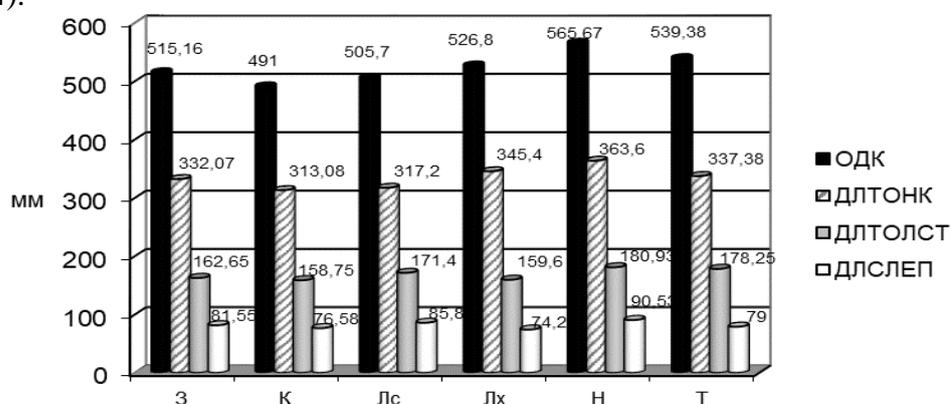


Рис. 1. Промеры кишечника и его отделов (в мм) рыжей полевки из некоторых районов Тверской области. Обозначения районов здесь и далее: З – Зубцовский, К – Калининский, Лс – Лесной, Лх – Лихославльский, Н – Нелидовский, Т – Торопецкий

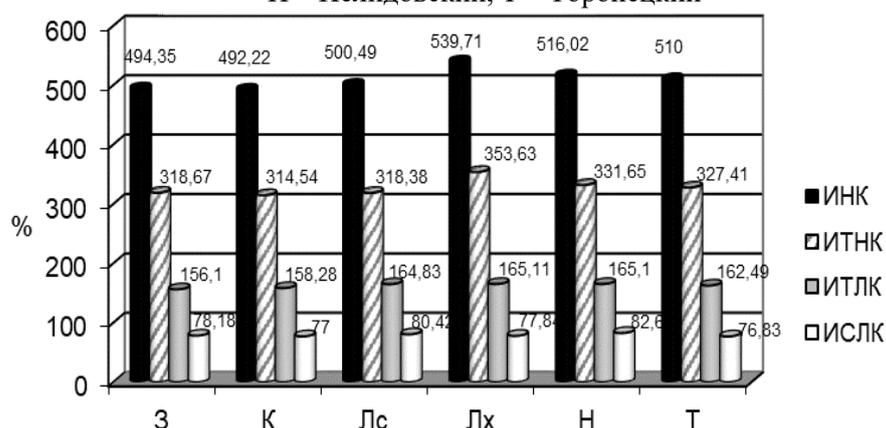


Рис. 2. Линейные индексы кишечника и его отделов (в %) рыжей полевки из некоторых районов Тверской области

Таблица 3
Значения выборочной средней и стандартной ошибки промеров отделов кишечника ($M(\text{мм}) \pm m$) и их индексов ($M(\%) \pm m$) для европейской рылец подгруппы возрастной группы Ad в неогорых районах области (Тверская область, 1999г., 2000г., 2001г.)

Показатель ♂/♀	Зубовский		Калининский		Лесной		Лихославльский		Неплюевский		Торопецкий	
	июнь 1999г. (n=31/24)	июль 1999г. (n=12/15)	июнь 1999г. (n=10/4)	июль 2000г. (n=5/3)	июль 1999г. (n=15/10)	июль 1999г. (n=8/6)						
ВЕС	27.23±0.48	26.14±0.61	24.28±0.68	24.08±0.96	29.17±0.61	30.26±0.92						
	32.81±0.64	31.23±1.01	25.54±1.41	29.63±2.38	29.74±0.95	35.20±1.48						
ДЛТЕПА (мм)	104.35±0.81	100.92±1.66	102.80±1.10	99.60±1.86	109.67±1.03	108.13±0.89						
	108.96±0.79	103.53±1.25	100.75±0.85	106.00±3.46	110.3±1.35	112.00±1.26						
ОДК (мм)	515.16±7.43	491.0±7.80	505.70±12.88	526.8±10.09	565.67±11.37	539.37±15.23						
	614.21±7.87	593.13±9.25	587.25±8.67	632.33±21.26	621.20±16.81	603.50±9.20						
ДЛТОНК (мм)	332.06±5.84	313.08±6.75	317.20±8.77	345.40±2.93	363.60±9.23	337.38±11.12						
	393.75±6.06	383.0±7.27	379.25±9.25	415.00±20.21	405.00±12.43	378.33±4.77						
ДЛТОЛСТ (мм)	162.65±2.22	138.75±2.69	171.40±3.13	159.60±2.93	180.93±2.35	178.25±4.32						
	197.21±2.42	188.53±4.41	184.00±6.12	196.33±1.86	192.00±6.10	198.33±6.65						
ДЛС-ЛЕП (мм)	81.55±1.61	76.58±1.12	85.80±3.45	74.20±2.89	90.53±1.88	79.00±2.68						
	95.67±1.90	91.0±1.85	90.25±3.33	82.67±7.22	97.90±3.65	92.00±2.79						
ИНК	494.35±7.48	488.0±11.05	491.94±11.72	529.12±7.62	516.02±9.76	498.97±14.14						
	564.39±8.27	575.43±9.06	583.11±11.80	598.99±38.26	563.93±16.94	538.84±5.54						
ВИНК	359.27±3.99	346.77±4.94	365.63±9.49	381.53±2.63	386.36±6.78	364.42±9.01						
	405.64±4.59	399.36±6.07	418.37±11.21	431.50±23.01	422.13±10.16	390.71±4.74						
ИТНК	318.67±5.79	311.39±9.07	308.71±8.64	346.72±2.48	331.65±7.96	312.24±11.00						
	361.82±6.14	370.35±7.34	376.69±11.74	393.49±30.96	367.59±12.04	338.03±6.02						
ВИТНК	231.54±3.36	221.12±4.48	229.41±6.70	250.13±2.85	248.31±5.70	228.01±7.19						
	260.00±3.56	256.97±4.67	270.37±10.61	283.32±18.92	275.21±7.77	245.11±4.70						
ИТЛК	156.09±2.31	157.53±2.64	166.72±2.36	160.43±3.82	165.10±2.37	164.80±3.40						
	181.18±2.49	182.23±4.14	182.56±5.11	185.63±6.47	174.35±6.16	176.90±4.10						
ВИТЛК	113.46±1.25	112.12±1.76	123.90±2.18	115.63±1.56	123.60±1.42	120.42±2.30						
	130.26±1.50	126.52±2.89	130.86±2.85	133.88±4.52	130.44±3.63	128.26±2.98						
ИСЛК	78.18±1.49	76.03±1.27	83.56±3.45	74.52±2.76	82.59±1.66	73.02±2.19						
	87.95±1.93	87.83±1.23	89.55±3.00	77.91±5.98	88.88±3.50	82.15±2.41						
ВИСЛК	56.94±1.12	54.10±0.79	62.04±2.30	53.72±1.73	61.83±1.14	53.39±1.72						
	63.19±1.21	61.04±1.15	64.19±1.78	56.49±5.95	66.52±2.29	59.54±1.59						
ОДТНК	64.39±0.35	63.72±0.55	62.71±0.45	65.56±0.71	64.19±0.39	62.51±0.65						
	64.07±0.30	64.34±0.63	64.56±0.94	65.56±1.03	65.17±0.72	62.73±0.81						
ОДЛК	31.62±0.27	32.38±0.58	33.99±0.55	30.31±0.42	32.05±0.32	33.14±0.81						
	32.14±0.28	31.67±0.51	31.35±1.11	31.11±0.94	30.93±0.60	32.84±0.74						
ОДСЛК	15.89±0.34	15.65±0.35	17.12±0.92	14.08±0.42	16.05±0.35	14.69±0.55						
	15.60±0.30	15.30±0.26	15.39±0.67	13.11±1.24	15.76±0.40	15.27±0.55						

Таблица 4

Оценка достоверности различий (t-тест, $p \leq 0,05$) параметров развития пищеварительного тракта европейской рыжей полевки, обитающей в разных районах Тверской области (самцы, Ad)

Р-оны	ОДК	ДЛТНК	ДЛТЛК	ДЛСЛК	ИНК	ВИНК	ИТНК	ВИТНК	ИТЛК	ВИТЛК	ИСЛК	ВИСЛК	ОДТНК	ОДТЛК	ОДСЛК
ЗК	0,056	0,054	0,340	0,098	0,879	0,069	0,682	0,053	0,860	0,582	0,399	0,156	0,639	0,399	0,798
ЗЛс	0,649	0,229	0,039	0,230	0,709	0,054	0,992	0,351	0,024	0,0002	0,514	0,158	0,054	0,013	0,363
ЗЛх	0,478	0,262	0,446	0,109	0,004	0,0003	0,004	0,0008	0,043	0,018	0,891	0,785	0,041	0,026	0,003
ЗН	0,0004	0,005	0,000	0,002	0,160	0,001	0,308	0,016	0,034	0,000	0,046	0,005	0,442	0,586	0,329
ЗТ	0,210	0,577	0,003	0,497	0,291	0,015	0,586	0,064	0,079	0,004	0,542	0,954	0,005	0,036	0,115
К/Лс	0,176	0,597	0,013	0,069	0,481	0,001	0,828	0,011	0,036	0,0003	0,294	0,019	0,226	0,049	0,237
К/Лх	0,035	0,018	0,958	0,671	0,011	0,000	0,005	0,000	0,052	0,006	0,506	0,202	0,045	0,054	0,002
К/Н	0,0001	0,0004	0,000	0,000	0,141	0,000	0,191	0,0003	0,040	0,0001	0,012	0,0001	0,260	0,346	0,172
К/Т	0,006	0,09	0,001	0,757	0,158	0,0002	0,270	0,0015	0,069	0,003	0,635	0,121	0,054	0,196	0,192
Лс/Лх	0,390	0,032	0,043	0,076	0,011	0,039	0,003	0,011	0,829	0,213	0,472	0,213	0,006	0,008	0,024
Лс/Н	0,001	0,002	0,041	0,211	0,311	0,148	0,278	0,206	0,885	0,588	0,347	0,247	0,043	0,016	0,770
Лс/Т	0,213	0,155	0,213	0,154	0,522	0,922	0,389	0,491	0,362	0,161	0,252	0,161	0,435	0,679	0,089
Лх/Н	0,023	0,274	0,002	0,002	0,096	0,471	0,043	0,120	0,802	0,052	0,076	0,011	0,223	0,081	0,002
Лх/Т	0,660	0,660	0,010	0,341	0,024	0,086	0,011	0,024	0,361	0,884	0,827	0,827	0,002	0,014	0,094
Н/Т	0,332	0,105	0,537	0,005	0,605	0,204	0,696	0,511	0,520	0,049	0,011	0,002	0,004	0,035	0,057

Примечание: здесь и далее заливкой выделены параметры развития пищеварительного тракта, по величине которых различия между сопоставляемыми группами достигли уровня достоверности ($p \leq 0,05$). Обозначения районов здесь и далее: З – Зубцовский, К – Калининский, Лс – Лесной, Лх – Лихославльский, Н – Нелидовский, Т – Торопецкий

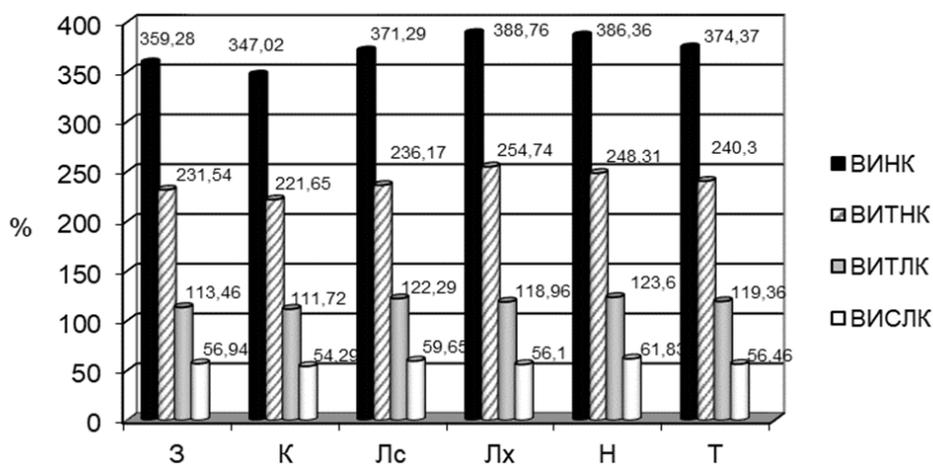


Рис. 3. Весовые индексы кишечника и его отделов (в %) рыжей полевки из некоторых районов Тверской области

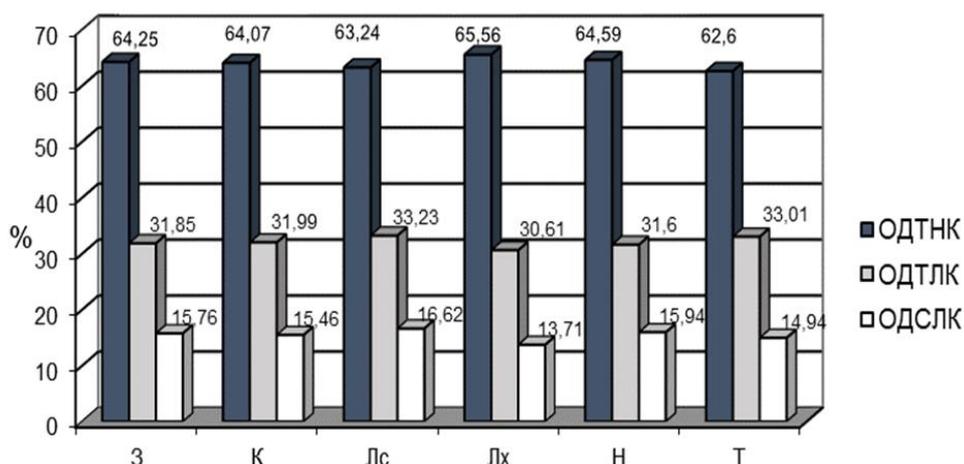


Рис. 4. Процентное соотношение отделов кишечника рыжей полевки (%) из некоторых районов Тверской области

В Лихославльском, Нелидовском, Торопецком, Лесном, Зубцовском и Калининском районах найдены следующие популяционные значения весового индекса тонкого кишечника (ВИТНК): 254,7, 248,3, 240,3, 236,2, 231,5 и 221,6%.

Таким образом, последовательность популяций в порядке уменьшения величины ВИТНК совпадает с таковой для ИТНК. При сопоставлении серий по величине показателя ВИТНК между ними обнаружено больше различий, достигающих уровня значимости, чем при сравнении по среднему значению ИТНК. Так, популяция из Зубцовского района достоверно отличается от популяций из

Лихославльского и Нелидовского районов. Серия из Калининского района отличается от всех серий, кроме серии из Зубцовского района. Серия же зверьков из Лихославльского района по этому признаку сходна только с выборкой из Нелидовского района (рис. 3; табл. 4).

Максимальное среднее значение абсолютной длины толстого отдела кишечника (ДЛТЛК) получено в популяции из Нелидовского района – 180,9 мм. По величине данного морфологического показателя эта популяция достоверно отличается от популяций из Лесного, Зубцовского, Лихославльского и Калининского районов, где средние размеры толстой кишки соответственно 171,4, 162,6, 159,6, и 158,7 мм. У полевок, отловленных в Торопецком районе, обнаружено второе по величине среднее значение показателя – 178,25 мм. Серия из Торопецкого района достоверно отличается от серий из Зубцовского, Калининского и Лихославльского районов. Также достоверно отличие популяции из Лесного района от популяций из Зубцовского, Лихославльского и Калининского районов (рис. 1; табл. 4).

У полевок из Лихославльского, Нелидовского, Лесного и Торопецкого районов обнаружена сходная величина линейного индекса толстого отдела кишечника (ИТЛК) – 165,11, 165,1, 164,8 и 162,5%. Минимальные средние значения индекса выявлены в популяциях из Калининского и Зубцовского районов – 158,3 и 156,1%. По данному признаку достоверно отличие зверьков из Зубцовского района от полевок из Лихославльского, Нелидовского и Лесного районов, популяции из Калининского района - от популяций из Лесного и Нелидовского районов (рис. 2; табл. 4).

При сопоставлении популяций по весовому индексу толстого отдела кишечника (ВИТЛК) ещё раз подчеркивается отличие серий из Калининского и Зубцовского районов – с одной стороны (средние значения показателя – 111,7 и 113,5%), от серий из Нелидовского, Лесного, Торопецкого и Лихославльского районов – с другой (123,6, 122,3, 119,4 и 118,96% соответственно). Также достоверно различаются популяции из Нелидовского и Торопецкого районов (рис. 3; табл. 4).

Анализируя популяционные особенности показателей развития слепого отдела кишечника отметим, что средняя величина показателя ОДСЛК у полевок из разных популяций близка, уровня достоверности достигает только отличие популяции из Лихославльского района от популяций из Лесного, Нелидовского, Зубцовского и Калининского районов (табл. 4).

Сравнивая популяции по абсолютной и относительной длине слепой кишки, надо отметить, что серии полевок из Торопецкого, Лихославльского и Калининского районов характеризуются небольшими средними значениями абсолютной и относительной

длины слепой кишки. Так, абсолютные размеры данного отдела кишечника в этих популяциях: 79,0, 74,2 и 76,6 мм. В популяциях из Нелидовского, Лесного и Зубцовского районов получены следующие значения этого показателя: 90,53, 85,8 и 81,55 мм. Уровня достоверности достигает отличие популяции из Нелидовского района от популяций из Зубцовского, Торопецкого, Калининского и Лихославльского районов (рис. 1; табл. 4).

Средние значения линейного индекса слепой кишки, полученные для серий из Нелидовского, Лесного, Зубцовского, Лихославльского, Калининского и Торопецкого районов – 82,6, 80,42, 78,18, 77,84, 77,0 и 76,83% соответственно. По данному морфологическому показателю достоверно отличие популяции из Нелидовского района от популяций из Зубцовского, Калининского и Торопецкого районов (рис. 2; табл. 4).

По весовому индексу слепой кишки обнаружены достоверные отличия популяции из Нелидовского района (61,83%) от популяций из Зубцовского, Торопецкого, Лихославльского и Калининского районов (56,94, 56,46, 56,10 54,29%), и полевок из Лесного района (59,65%) от зверьков из Калининского района (рис. 4; табл. 4).

В целом отмечается сравнительное постоянство размеров слепой кишки, заметное при сопоставлении популяций по абсолютной и относительной длине данного отдела пищеварительного тракта: по данным показателям между популяциями обнаруживается больше сходства, чем различий (табл. 4). Ранее, при исследовании полового диморфизма, было зафиксировано сходство абсолютных размеров и индексов слепого отдела кишечника у самцов и самок, не находящихся в состоянии активного размножения (Емельянова, 2013). Это означает, что каждая конкретная популяция по данным морфологическим признакам представляет некое единство. Невысокая степень варьирования длины слепой кишки у особей разных биотопов связана с важностью этого органа при изменении кормовых условий. Биологическая значимость слепого отдела пищеварительного тракта огромна, так как от его нормальной работы во многом зависит функционирование пищеварительной системы (Шварц и др., 1968).

Оценивая вклад в величину показателей развития кишечника морфофизиологических показателей развития его отделов, отметим, что увеличение размеров кишечника у полевок из Лихославльского и Нелидовского районов происходит за счет увеличения размеров его тонкого отдела, процентное отношение длины которого к общей длине кишечника (ОДТНК) в этих двух популяциях максимально – 65,56 и 64,59% соответственно (рис. 4). В этих же популяциях найдены минимальные значения отношения длины толстого отдела кишечника к общей длине кишечника (ОДТЛК) – 30,61 и 31,6%.

У полевок из Торопецкого района увеличение длины кишечника происходит за счет увеличения длины толстого отдела кишечника. Значение показателя ОДТНК в данной популяции минимально – 62,6%, показатель ОДТЛК – второй по величине среди исследованных популяций – 33,01%. По величине обоих показателей зверьки из этого района достоверно отличаются от полевок из Зубцовского, Нелидовского и Лихославльского районов (рис. 4; табл. 4).

В популяции из Лесного района при небольших значениях абсолютной и относительной длины кишечника получена максимальная величина ОДТЛК – 33,23%. По данному показателю эта популяция достоверно отличается от популяций из Калининского, Зубцовского, Нелидовского и Лихославльского районов. Величина морфологического показателя ОДТНК, обнаруженная в серии из Лесного района – 63,24%. По этому признаку уровня достоверности достигает отличие данной серии от серий из Лихославльского и Нелидовского районов (рис. 4; табл. 4).

Сопоставляя серии из Зубцовского и Калининского районов с остальными исследованными сериями, можно заметить, что данные популяции занимают промежуточное положение по относительной величине толстого и тонкого отделов кишечника. При этом у зверьков из Зубцовского района по сравнению с полевками из Калининского района процентное соотношение отделов кишечника смещено в сторону больших значений ОДТНК - 64,25 и 64,07% соответственно. У рыжих полевок из Калининского района средние значения показателя ОДТЛК превышают таковые у полевок из Зубцовского района – 31,99 и 31,85%. Различие серий по величине данных показателей не достигает уровня значимости (рис. 4; табл. 4).

Таблица 5

Популяционные особенности соотносительного развития отделов кишечника у рыжей полевки Тверской области (Ad, без деления по полу)

Показатели	Соотношение отделов, %					
ОДТНК	65,56	64,59	64,25	64,07	63,24	62,60
Коды районов	Лх*	Н	З	К	Лс	Т
ОДТЛК	33,23	33,01	31,99	31,85	31,60	30,61
Коды районов	Лс	Т	К	З	Н	Лх
ОДСЛК	16,62	15,94	15,76	15,46	14,94	13,71
Коды районов	Лс	Н	З	К	Т	Лх

Примечание: * – расшифровка кодов районов – табл. 4.

Также Н.В. Башениной (1977) отмечается, что размеры слепой кишки не зависят от длины собственно толстой кишки, но достоверно коррелируют с длиной тонкого кишечника.

Таблица 6

Корреляционная матрица для показателей соотносительного развития отделов кишечника ($p \leq 0,05$)

Лихославльский район	ОДТНК	ОДТЛК	ОДСЛК
ОДТНК	R	-0,690	-0,619
	p		
ОДТЛК	0,058		0,310
ОДСЛК	0,456	0,102	
Лесной район	ОДТНК	ОДТЛК	ОДСЛК
ОДТНК		-0,807	-0,477
ОДТЛК	0,000		0,538
ОДСЛК	0,085	0,047	
Торопецкий район	ОДТНК	ОДТЛК	ОДСЛК
ОДТНК		-0,798	-0,759
ОДТЛК	0,001		0,923
ОДСЛК	0,090	0,029	
Нелидовский район	ОДТНК	ОДТЛК	ОДСЛК
ОДТНК		-0,947	-0,412
ОДТЛК	0,000		0,395
ОДСЛК	0,041	0,051	
Калининский район	ОДТНК	ОДТЛК	ОДСЛК
ОДТНК		-0,744	-0,376
ОДТЛК	0,000		0,375
ОДСЛК	0,053	0,054	
Зубцовский район	ОДТНК	ОДТЛК	ОДСЛК
ОДТНК		-0,760	-0,358
ОДТЛК	0,000		0,264
ОДСЛК	0,007	0,051	
Общие данные (143 особи)	ОДТНК	ОДТЛК	ОДСЛК
ОДТНК		-0,833	-0,316
ОДТЛК	0,000		0,319
ОДСЛК	0,000	0,000	

В серии из Лихославльского района, характеризующейся максимальной величиной ОДТНК, найдено минимальное отношение длины слепой кишки к общей длине кишечника (ОДСЛК) – 13,71%. В этом же районе обнаружен минимальный показатель ОДТЛК. В серии из Лесного района, где достаточно мало значение показателя ОДТНК, величина ОДСЛК максимальна – 16,62%. Здесь также выявлено максимальное значение ОДТЛК для исследованных популяций. Следовательно, в этих двух популяциях отмечается прямая связь размеров слепой кишки с длиной толстого отдела кишечника, и обратная – с длиной тонкого отдела кишечника. В остальных же популяциях на первый взгляд наблюдается обратная зависимость

между величинами показателей ОДСЛК и ОДТЛК, и прямая – между ОДСЛК и ОДТНК (табл. 5). Однако, при использовании метода ранговой корреляции Спирмена (R) (Рокицкий, 1973), мы получили данные о наличии во всех исследованных выборках прямой корреляции между показателями ОДСЛК и ОДТЛК, и обратной – между показателями ОДСЛК и ОДТНК (табл. 6).

Данные корреляционные связи достигают уровня достоверности не в каждой популяции. Так, только у полевок из Нелидовского и Зубцовского районов обнаружена достоверная обратная связь показателей ОДСЛК и ОДТНК. В Лесном и Торопецком районах выявлена достоверная корреляция показателей ОДСЛК и ОДТЛК. При объединении же рассматриваемых серий взрослых полевок (143 особи) получена корреляционная связь показателя ОДСЛК с показателями ОДТЛК и ОДТНК, достигающая высокого уровня значимости. Также с помощью коэффициента Спирмена утверждается наличие высокодостоверной прямой корреляции между показателями ОДТЛК и ОДТНК, которая отмечается не только для объединенных данных, но и в пределах каждой популяции (табл. 6).

Данные результаты анализа фактического материала полностью согласуются с выше указанным выводом Н.В. Башениной (1977) относительно корреляционных связей толстого и тонкого отделов кишечника, но противоречат сведениям о более тесной взаимосвязи длины тонкого и слепого отделов кишечника.

Анализ коэффициентов вариации абсолютных и относительных размеров кишечника и его отделов показал, что наименьшей изменчивостью в популяциях из разных районов исследования обладают одни и те же признаки: абсолютная длина кишечника и его линейный и весовой индексы, абсолютная длина толстого кишечника и его индексы, процентное отношение длины тонкого кишечника к общей длине кишечника. В данном случае от известной арифметической зависимости величины изменчивости от абсолютных величин морфофизиологических признаков (Яблоков, 1966) отклоняются показатели ДЛТЛК, ИТЛК и ВИТЛК. Величина диапазона изменчивости остальных признаков находится в рамках упомянутого правила. Исключением является популяция из Нелидовского района, которой свойственна пониженная вариабельность абсолютных размеров слепой кишки и её линейного и весового индексов по сравнению с соответствующими показателями для тонкого отдела кишечника. Также в популяции из Калининского района обнаружен наименьший среди исследованных популяций коэффициент вариации абсолютной длины слепой кишки (табл. 7; рис. 5).

Рассмотрим популяционные особенности изменчивости показателей развития органов пищеварения. Обращает на себя внимание популяция из Лихославльского района, характеризующаяся незначительным диапазоном индивидуальной изменчивости всех показателей, и популяция из Зубцовского района, в которой довольно высока вариабельность абсолютных и относительных размеров кишечника и его отделов (табл. 7; рис. 5). В целом можно заключить, что повышенная изменчивость упомянутых признаков свойственна сериям из Зубцовского, Лесного и Нелидовского районов, меньшая – сериям из Лихославльского, Калининского и Торопецкого районов. Показатели развития тонкого отдела кишечника наиболее изменчивы в популяциях из Зубцовского и Нелидовского районов, небольшие значения коэффициентов вариации преимущественно получены для популяций из Лихославльского и Калининского районов. У полевок из Калининского, Торопецкого и Зубцовского районов обнаружен повышенный диапазон индивидуальной изменчивости абсолютного и относительного размеров толстого отдела кишечника, пониженная изменчивость данных показателей характерна сериям из Лихославльского, Нелидовского и Лесного районов. Признаки развития слепой кишки наиболее вариабельны в популяциях из Зубцовского, Торопецкого и Лесного районов. Меньшая величина коэффициентов вариации абсолютного и относительного размеров этого отдела пищеварительной системы свойственна рыжим полевкам, отловленным в Калининском, Нелидовском и Лихославльском районах (табл. 7; рис. 5).

Таблица 7

Коэффициенты вариации (CV, %) средних величин абсолютных и относительных размеров отделов кишечника и их индексов

Районы Показатели	З	К	Лс	Лх	Н	Т
ОДК	8,03	5,50	8,05	4,28	7,79	7,99
ДЛТОНК	9,78	7,47	8,75	4,94	9,86	9,32
ДЛТОЛСТ	7,60	5,87	5,78	4,10	5,47	6,86
ДЛСЛЕП	10,99	5,06	12,71	8,70	8,04	9,62
ИНК	8,43	7,60	6,68	5,71	7,33	6,57
ИТНК	10,13	9,30	8,24	6,66	9,30	8,42
ИТЛК	8,24	6,85	5,23	5,16	5,56	5,65
ИСЛК	10,59	9,93	11,56	8,90	7,81	8,38
ВИНК	6,19	4,41	6,65	3,67	6,80	5,55
ВИТНК	8,07	6,23	8,10	5,08	8,89	7,37
ВИТЛК	6,13	5,49	5,49	3,74	4,46	5,75
ВИСЛК	10,98	7,42	11,48	8,60	7,12	8,98
ОДТНК	2,71	3,44	2,73	2,33	2,92	2,91
ОДТЛК	4,62	6,22	6,57	3,93	5,06	6,13
ОДСЛК	10,91	7,18	15,87	10,47	8,23	9,62

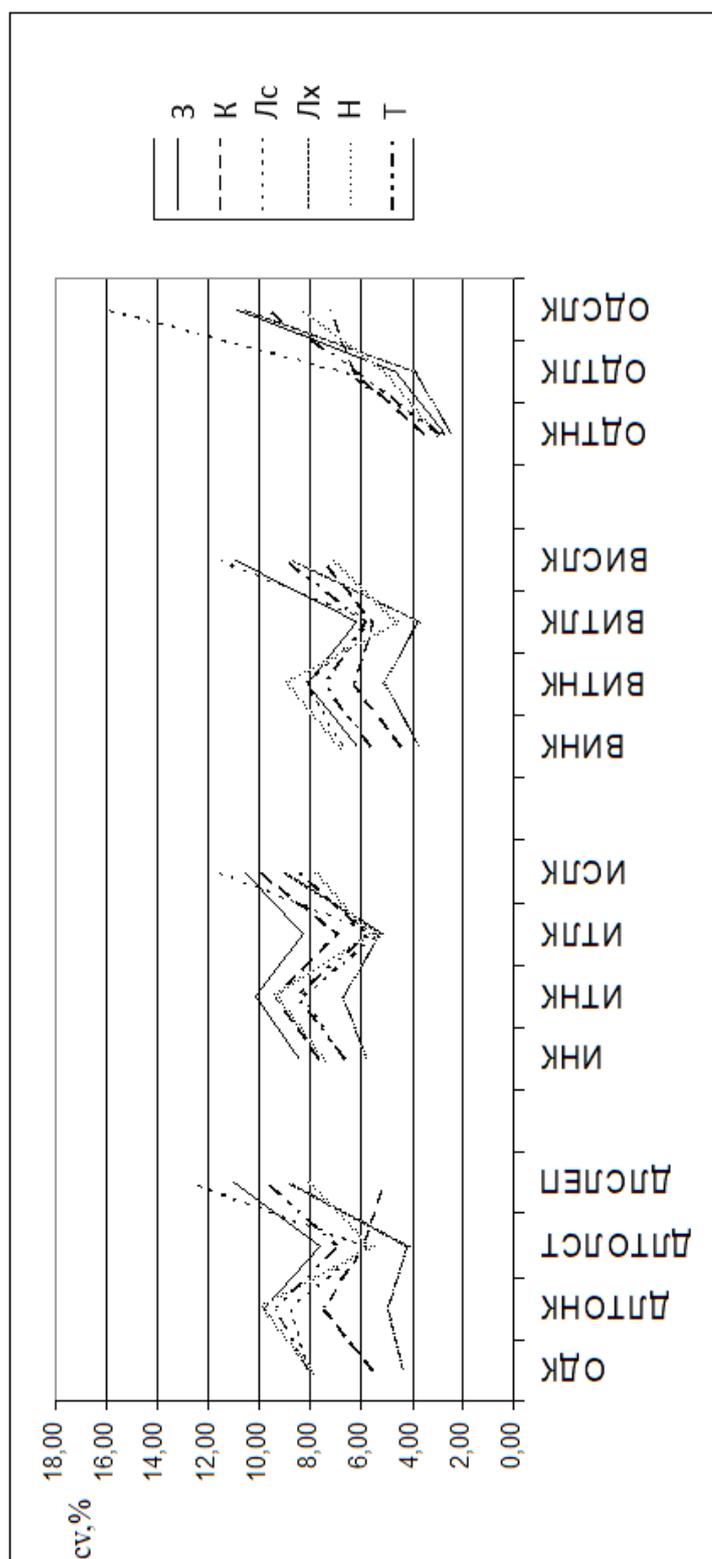


Рис. 5. Популяционные особенности индивидуальной изменчивости (CV, %) абсолютных и относительных размеров кишечника и его отделов рыжей полевки из некоторых районов Тверской области.

Показатели располагаются в порядке уменьшения их значений. Коды районов: З – Зубцовский; К – Калининский; Лс – Лесной; Лх – Лихославльский; Н – Нелидовский; Т – Торопецкий

По средним значениям показателей можно оценить относительные размеры отделов кишечника, которые напрямую связаны с особенностями рациона полевок в разных популяциях. По величине же диапазона изменчивости относительной длины кишечника и его отделов можно судить о степени благоприятности кормовых условий (Шварц и др., 1968). Вследствие особой значимости слепого отдела кишечника в процессе пищеварения и его тесной связью с характером питания, обращалось особое внимание на показатели его развития при соотнесении данных по морфологии пищеварительного тракта с особенностями диеты зверьков разных популяций.

Так, например, в питании полевок, обитающих в Лихославльском, Калининском и Торопецком районах, обнаружена повышенная доля белковых и углеводных кормов – 53,6%, 46,0% и 33,4% соответственно (Емельянова, 2004в, 2004г). Для данных популяций характерны получены небольшие значения абсолютной и относительной длины слепой кишки. В этих же популяциях можно ожидать уменьшение относительных размеров кишечника и собственно толстой кишки, а также увеличение относительной длины тонкого отдела кишечника. В какой-то мере это наблюдается в сериях из Лихославльского и Торопецкого районов, где найдено увеличение абсолютной и относительной длины тонкой кишки при увеличении средних значений абсолютной и относительной длины кишечника. Полевкам из Калининского района свойственно уменьшение относительной длины кишечника и его тонкого отдела. Популяции из Калининского и Лихославльского районов характеризуются небольшими средними значениями показателей развития толстого отдела кишечника, увеличенными – популяция из Торопецкого района.

У зверьков из Нелидовского, Зубцовского и Лесного районов, рацион которых содержал большую долю грубых клетчатковых кормов – 84,6%, 75,3% и 69,6% соответственно (Емельянова, 2004в, 2004г), – обнаружен хорошо развитый слепой отдел кишечника. Также в популяциях из Нелидовского и Лесного районов найдено увеличение абсолютного и относительного размеров толстого отдела кишечника, а в популяциях из Зубцовского и Лесного районов – уменьшение относительной длины тонкого кишечника. Увеличение длины кишечника, которое может трактоваться как приспособление к питанию кормами низкой калорийности, зафиксировано только для серии полевок из Нелидовского района.

Заключение. Таким образом, наблюдаемые различия серий рыжей полевки по строению пищеварительного тракта связаны с экологическими особенностями популяций. Опираясь на количество показателей развития пищеварительного тракта, по которым различие

популяций достигает уровня достоверности, можно сделать вывод о существенном сходстве абсолютных и относительных размеров кишечника и его отделов у полевок, отловленных в биотопах Калининского и Зубцовского районов, характеризующихся преобладанием лиственных пород в древостое (различие по всем показателям недостоверно). Не найдено достоверных различий между популяциями из Торопецкого и Лесного районов, местообитание которых приурочено преимущественно к хвойным лесам. Зверьки, обитающие в ельниках Нелидовского района, по рассматриваемым морфологическим признакам примерно в равной мере сходны с полевками из Лихославльского, Торопецкого и Лесного районов (различие по 6, 6, и 5 показателям соответственно). Одновременно наблюдается значительно различие между двумя группами популяций, обитающих в биотопах разного типа: хвойных и лиственных лесах.

Наиболее явно тенденции биотопической изменчивости показателей развития пищеварительной системы проявляются при сопоставлении весовых и линейных индексов кишечника и его тонкого и толстого отделов. У полевок, отловленных в смешанных растительных ассоциациях, наблюдается уменьшение средних значений данных показателей, а для серий зверьков из хвойных ассоциаций зафиксировано увеличение соответствующих значений.

Абсолютный и относительный размеры слепой кишки обнаруживают зависимость от особенностей питания полевок: меньшие средние значения абсолютной и относительной длины слепой кишки характерны для серий рыжих полевок, в питании которых обнаружена повышенная доля белковых и углеводных кормов. При сравнении популяций по показателям развития слепого отдела кишечника редко отмечаются различия, достигающие уровня достоверности. Совокупность этих фактов свидетельствует о биологической важности слепого отдела пищеварительного тракта, что согласуется с литературными данными.

Список литературы

- Башенина Н.В.* 1977. Пути адаптаций мышевидных грызунов. М.: Наука. 355 с.
- Большаков В.Н.* 1965. Материалы по сравнительному изучению географической изменчивости интерьерных признаков близких видов полевок // Тр. Ин-та биологии УФАН СССР. Вып. 38. С. 53-60.
- Большаков В.Н.* 1970. Экологическая обусловленность некоторых интерьерных признаков мелких млекопитающих гор в связи с характером питания // Экология. №6. С. 70-79.
- Большаков В.Н.* 1972. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука. 192 с.

- Величко М.А.* 1939. О некоторых особенностях строения пищевода и желудка диких грызунов // Арх. анатомии, гистологии, эмбриологии. Т. 20, № 2. С. 363-376.
- Величко М.А., Мокеева Т.М.* 1949. О некоторых характерных особенностях строения и функционирования кишечника грызунов // Тр. ВИЗР. Вып. 2. С. 157-161.
- Воронцов Н.Н.* 1961. Экологические и некоторые морфологические особенности рыжих полевков (*Clethrionomys Tylesius*) европейского северо-востока // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 29. С. 101-136.
- Воронцов Н.Н.* 1967. Эволюция пищеварительной системы грызунов (Мышеобразные). Новосибирск: Наука, Сиб. отд., 240 с.
- Европейская рыжая полевка = Bank vole, Bank vole 1981 /* Аристов А. А., Башенина Н. В., Бернштейн А. Д. и др.; Отв. ред. Н. В. Башенина. - Москва: Наука. 351 с.
- Емельянова А.А.* 1996. Сравнительная характеристика популяций рыжей полевки Тверской области по неметрическим вариациям зубов // Ученые записки. Тверь: Изд-во ТвГУ. Т.3. С. 34-35.
- Емельянова А.А.* 1997. Сравнительная характеристика зубной системы рыжих полевков Тверской области // Вопросы морфологии и экологии животных. Тверь: Изд-во ТвГУ. С.117-127.
- Емельянова А.А.* 2004а. Результаты комплексного изучения популяций рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) верховий Волги и сопредельных территорий // Научные чтения памяти профессора В.В. Станчинского. Вып. 4. Смоленск: Изд-во Смоленского гос. пед. ун-та. С. 122-126.
- Емельянова А.А.* 2004б. Исследование влияния на окраску мелких млекопитающих некоторых экологических факторов на примере рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) // Экологическая безопасность и рациональное природопользование. М.: Изд-во ГУЗ и МГУГиК. С. 125-128.
- Емельянова А.А.* 2004в. Изменчивость рыжей полевки верховий Волги и сопредельных территорий: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08. Москва. 173 с.
- Емельянова А.А.* 2004г. Изменчивость рыжей полевки верховий Волги и сопредельных территорий: автореферат дис. ... канд. биол. наук. Москва. 21 с.
- Емельянова А.А.* 2005а. Возрастная изменчивость одонтологических признаков рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber) // Вестн. ТвГУ. Сер.: Биология и экология. № 4(10). Вып. 1. С. 88-96.
- Емельянова А.А.* 2005б. Результаты исследования адаптивности фенотипа зубной системы на примере популяций европейской рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber) // Естествознание и гуманизм: Сборник научных работ. Томск, Т. 2. № 5. С. 49-51.
- Емельянова А.А.* 2006. Возрастная и сезонная изменчивость окраски меха европейской рыжей полевки // Вестн. ТвГУ. Сер.: Биология и экология. Т. 5. Вып. 2. С. 68-74.

- Емельянова А.А.* 2007. О некоторых аспектах физиолого-биохимических процессов, обуславливающих изменчивость признаков окраски меха европейской рыжей полевки // Вестн. ТвГУ. Сер.: Биология и экология. Вып. 5, № 21(49). С. 93-100.
- Емельянова А.А.* 2008а. Некоторые закономерности полиморфической изменчивости одонтологических признаков европейской рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber), обитающей в верховьях Волги и на сопредельных территориях // Вестн. ТвГУ. Сер.: Биология и экология. Вып. 7, №7(67). С. 79-88.
- Емельянова А.А.* 2008б. Питание европейской рыжей полевки верховий Волги и смежных территорий // Вестник ТвГУ. Серия "Биология и экология". Вып. 10, №31(91) Тверь: ТвГУ. С. 109-118.
- Емельянова А.А.* 2009. Изменчивость окраски меха европейской рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber) верховий Волги и сопредельных территорий // Вестн. ТвГУ. Сер.: Биология и экология. Вып. 12, №6. С. 49-57.
- Емельянова А.А.* 2010. Асимметрия морфофизиологических признаков европейской рыжей полевки некоторых физико-географических провинций // Природный, культурно-исторический и туристический потенциал Валдайской возвышенности, его охрана и использование. Материалы межрегиональной научно-практической конференции, посвященной 20-летию Национального парка «Валдайский» г. Валдай, 14-17 апреля 2010 г. Санкт-Петербург. С. 173-183.
- Емельянова А.А.* 2013. Возрастная, половая, хронографическая изменчивость морфофизиологических показателей развития кишечника европейской рыжей полевки (*Myodes glareolus* Schreber) // Вестн. ТвГУ. Сер.: Биология и экология. Вып. 30. № 7. С. 17-36.
- Емельянова А.А.* 2015. Об использовании асимметрии парных органов как показателей, характеризующих популяционные особенности европейской рыжей полевки (*Myodes glareolus* Schreber), обитающей на территории Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер.: Биология и экология. № 3. С. 96-108.
- Емельянова А.А.* 2019. Сезонная изменчивость одонтологических признаков европейской рыжей полевки (*Myodes glareolus* Schreber) / Современное состояние, проблемы и перспективы исследований в биологии, географии и экологии : материалы Национальной научнопрактической конференции с международным участием, посвящённой 85-летию естественно-географического факультета РГУ имени С. А. Есенина и 90-летию со дня рождения профессора Леопольда Васильевича Викторова, 3–5 октября 2019 г. / под. ред. А. В. Водорезова. Рязань: Ряз. гос. ун-т им. С.А. Есенина. С. 17-20.
- Емельянова А.А.* 2022. Изменчивость некоторых экстерьерных признаков рыжей полевки (*Myodes glareolus* Schreber), обитающей на территории Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 1(65). С. 50-78.
- Заблоцкая Л.В.* 1957. Материалы по экологии основных видов мышевидных

- грызунов Приокско-Террасного заповедника и смежных лесов // Тр. Приокско-Террасного заповедника. Вып. 1. С. 170-240.
- Ивантер Э.В.* 1974. Млекопитающие. Петрозаводск: Карелия. 215 с.
- Ивантер Э.В.* 1975. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного северо-запада РСФСР. Л. 246 с.
- Ивантер Э.В.* 1976. Питание и некоторые морфофизиологические особенности мышевидных грызунов Карелии // Экология птиц и млекопитающих северо-запада СССР. Петрозаводск. С. 68-95.
- Ивантер Э.В., Ивантер Т.В., Туманов И.Л.* 1985. Адаптивные особенности мелких млекопитающих: Эколого-морфологические и физиологические аспекты. Л.: Наука. 318 с.
- Кошкина Т.В.* 1957. Сравнительная экология рыжих полевок в северной тайге // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, Вып. 5. С. 3-65.
- Кучерук В.В.* 1952. Количественный учет важнейших видов вредных грызунов и землероек // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М. С. 3-9.
- Наумов Н.П.* 1948. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.; Л.: АН СССР. – 204 с.
- Наумов Н.П., Карташев Н.Н.* 1979. Зоология позвоночных. Пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие: Учебник для биолог. спец. ун-тов. М.: Высш. шк., Ч. 2. 272 с.
- Обухова А.Д.* 1948. О взаимосвязи типа питания и структуры пищеварительного тракта у различных животных // Вестн. животноводства. Т. 2. С. 31-36.
- Огнев С.И.* 1950. Звери СССР и прилежащих стран // Грызуны. М.-Л.: АН СССР. Т. 7. 706 с.
- Ромер А., Парсонс Т.* 1992. Анатомия позвоночных: в 2-х тт. М.: Мир. Т. 1. 358 с.; Т. 2. 406 с.
- Рокицкий П.Ф.* 1973. Биологическая статистика. Минск: Вышэйш. Школа. 320 с.
- Соколов В.Е., Суханов В.Б.* 1978. Задачи и программа раздела «Морфология» в монографиях серии «Виды фауны СССР и сопредельных стран» // Материалы VII (XV) и VIII (XVI) заседаний Рабочей группы по проекту №86 (18) «Вид и его продуктивность в ареале». Вильнюс. С. 20-24.
- Формозов А.Н.* 1948. Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района Костромской области в период 1930-1940 гг. // Фауна и экология грызунов. М. Вып. 3. С. 3-110.
- Халилов Ф.К.* 1953. К сравнительной морфологии кишечника млекопитающих в связи с характером питания: автореф. дис. ...канд. биол. наук. Алма-Ата. 21 с.
- Халилов Ф.К.* 1955. К сравнительной морфологии кишечника млекопитающих в связи с характером питания // Зоол. журн. Т. 34, вып. 2. С. 415-426.
- Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н.* 1968. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск. 388 с.
- Яблоков А.В.* 1966. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука. 363 с.

- Hansson L.* 1971. Small rodent food, feeding and population dynamics // *Oikos*. V. 22. P. 183-198.
- Holišová V.* 1966. Food of an overcrowded population of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* Schreber, in a lowland forest // *Zool. Listy*. R. 15. № 3. S. 207-224.
- Holisova V., Obrtel R.* 1979. The food eaten by *Clethrionomys glareolus* in a spruce monoculture // *Folia Zool. Brno*, Vol. 28, № 3. P. 219–230.
- Kostelecka-Myrcha A., Gebczynski M., Myrcha A.* 1970. Some morphological and physiological parameters of mountain and lowland populations of the bank vole // *Acta theriol.* Vol. 15.. № 8. P. 133-142.
- Kubik I.* 1965. Biomorphological variability of the population of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) // *Acta. theriol.* Vol. 10. № 1. P. 117-179.
- Nemeczki M. L.* 1988. Investigation of food habits of small rodents in an oak forest // *Acta. boil. debrec.* № 21. P. 79–90.
- Wrangel H.F.* 1939. von. Beitzäge zur Biologie insbesondere der Fortpflanzungsbiologie der Rötelmaus, *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) // *Z. Säugetierk*, Bd. 4, № 4. S. 52-93.
- Zejda J.* 1968. Age structure in populations of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780 // *Zool. Listy*. 1961. R. X, C. 3. S. 249-264.
- Watts C.H. The food eaten by wood mice (*Apodemus sylvaticus*) and bank voles (*Clethrionomys glareolus*) in Wytham Woods, Berkshire // *J. Anim. Ecol.* № 37. P. 25-41.

VARIABILITY OF ABSOLUTE AND RELATIVE SIZE OF THE INTESTINE AND ITS PARTS IN THE BANK VOLE (*MYODES GLAREOLUS* SCHREBER) (TVER REGION)

A.A. Emelyanova

Tver State University, Tver

The population variability of the development indices of the intestine and its sections is considered using 6 populations of the European bank vole living in the Tver region as an example. The possible influence of the ecological features of *Myodes glareolus* on the value of morphophysiological features is analyzed. It was found that bank voles living in coniferous and deciduous forests significantly differed in the absolute and relative sizes of the intestine and its sections. The trends in biotopic variability of the digestive system development indices were most clearly manifested when comparing the weight and linear indices of the intestine and its small and large sections. The absolute and relative sizes of the cecum showed a dependence on the nutritional features of the voles: smaller average values of the absolute and

relative length of the cecum were noted for the series of bank voles whose diet included an increased proportion of protein and carbohydrate feed. At the same time, the differences in the development indices of the cecum rarely reached the level of reliability.

Keywords: *bank vole, Myodes glareolus, Tver region, variability, populations, morphophysiological parameters, intestine, intestinal sections.*

Об авторе

ЕМЕЛЬЯНОВА Алла Александровна – кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и физиологии, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170002, Тверь, ул. Желябова, д. 33, email: Emelyanova.AA@tversu.ru.

Емельянова А.А. Изменчивость абсолютных и относительных размеров кишечника и его отделов рыжей полевки (*Myodes glareolus* Schreber) (Тверская область) / А.А. Емельянова // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2024. № 4(76). С. 39-63.

Дата поступления рукописи в редакцию: 10.10.24

Дата подписания рукописи в печать: 01.12.24