

Б.Д. Абатуров

**ПИТАНИЕ И КОРМОВЫЕ РЕСУРСЫ  
ДИКИХ РАСТИТЕЛЬНОЯДНЫХ  
МЛЕКОПИТАЮЩИХ В СТЕПНЫХ  
ЭКОСИСТЕМАХ**



МОСКВА 2021

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

Б.Д. Абатуров

**ПИТАНИЕ И КОРМОВЫЕ РЕСУРСЫ  
ДИКИХ РАСТИТЕЛЬНОЯДНЫХ  
МЛЕКОПИТАЮЩИХ В СТЕПНЫХ  
ЭКОСИСТЕМАХ**



Товарищество научных изданий КМК  
Москва ♦ 2021

**Абатуров Б.Д.**

Питание и кормовые ресурсы диких растительноядных млекопитающих в степных экосистемах. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2021. 208 с.

В работе изложены материалы комплексного изучения питания вольноживущих растительноядных млекопитающих, оценена зависимость обеспеченности их пищей от качества кормовых растительных ресурсов. На примере питания нескольких видов копытных млекопитающих на естественных степных пастбищах установлены пороговые величины качества кормовой растительности, которые достаточны для удовлетворения различных физиологических потребностей животных в питательных веществах и энергии. Определены критерии пригодности пастбищ для млекопитающих разной кормовой специализации. Специальное внимание уделено разработке и применению методов оценки питания диких вольноживущих млекопитающих в естественных природных условиях. Предложена комплексная система бесконтактных методов количественной оценки показателей питания: состава потребляемых растений, избирательности питания, переваримости потребляемого корма по инертным индикаторам; количества (массы) потребляемого корма по массе выделенных животными непереваренных остатков. В основу работы положены экологические представления о степной экосистеме как естественном природном пастбище со своей структурой и спецификой функционирования. Изложенные в работе материалы актуальны в современный период с резкими изменениями среды обитания животных, их питания и динамики.

Для зоологов, ботаников, специалистов по охране и изучению природных экосистем.

*Работа поддержанна грантами Российского фонда фундаментальных исследований  
(РФФИ) № 94-04-63016, № 97-04-48241, № 00-04-49189, № 03-04-48024, № 06-04-48019,  
№ 09-04-00125, № 12-04-00242, № 15-04-03542, № 18-04-00172.*

## **ПРЕДИСЛОВИЕ**

Питание животных – комплексный природный процесс, объединяющий взаимодействие двух составных частей окружающей среды: растительности как источника пищевых ресурсов и самих животных, потребляющих и утилизирующих предоставленные ресурсы. Очевидно, питание диких животных следует рассматривать в единстве этих двух взаимосвязанных природных компонентов.

Важнейшее условие жизнеспособности организмов и их популяций – поддержание положительного энергетического и материального баланса, который складывается из соотношения двух биологических процессов: потребления организмом материальных и энергетических ресурсов (питание) и их расхода на жизнедеятельность (метаболизм). Положительный баланс достигается в условиях полноценного питания. Питание – комплексное природное явление, включающее не только биологические процессы живых организмов, но и неорганические элементы функционирования окружающей среды. Отличительная особенность питания растительноядных млекопитающих – большая неоднородность и изменчивость питательной ценности (качества) кормовой растительности, что в итоге отражается на непостоянстве пищевой обеспеченности животных и неустойчивости их популяций. Знания особенностей питания, обеспеченности пищей диких вольноживущих растительноядных млекопитающих в отличие от сельскохозяйственных до настоящего времени весьма скучны. В сельскохозяйственной сфере многовековая история животноводства позволила человечеству накопить большой объем знаний, охватывающий все биологические особенности питания от морфологии, физиологии, биохимии, функционирования пищеварительного аппарата животных до знаний всей совокупности материально-энергетического баланса организма и полноценного питания. У диких растительноядных, материальные и энергетические потребности которых кардинально отличны от сельскохозяйственных,

особенности питания и обеспеченности пищей не только слабо исследованы, но и до настоящего времени в териологии ощущимо не востребованы. Дело в том, что основные закономерности материально-энергетического баланса и полноценного питания сельскохозяйственных (домашних) животных, с одной стороны, и популяций вольноживущих диких млекопитающих, с другой, кардинально различны. Если у сельскохозяйственных животных обеспеченность пищей и полноценное питание находятся под полным контролем и управлением человека, то в популяциях диких млекопитающих в естественной природной среде все показатели питания и обеспеченности пищей регулируются преимущественно природными механизмами, которые в полной мере не познаны. Даже такие основополагающие показатели их питания, как количество потребляемого корма, эффективность его усвоения (переваримость), их зависимость от обилия и качества корма в окружающей среде, остаются за пределами точных знаний.

Основная причина отставания – отсутствие надежных методов количественного измерения показателей питания, применимых к диким свободно пасущимся млекопитающим. Понятно, что зоотехнические методы, используемые в животноводстве и применяемые преимущественно в условиях стойлового содержания животных, непригодны для изучения диких вольно пасущихся млекопитающих.

Следует признать, что в отечественной териологии долгое время отсутствовала востребованность этих знаний. Господствовавшие до недавнего времени суждения о том, что в динамике популяций животных «непосредственная регуляция количеством пищи встречается далеко не так часто, как это представляется на первый взгляд» (Шилов, 2001, стр. 1040), служили залогом распространенных представлений о независимости состояния популяций от кормовых ресурсов и по сути дела исключали необходимость их познания. Однако в этих представлениях не учитывался важнейший аспект питания: обеспеченность пищей зависит не только от количества растительного корма, но и от меньшей и даже в большей степени от его качества. По-видимому, требуются иные подходы к оценке пригодности местообитаний, их кормовой емкости и численно-

сти животных, а именно следует исходить не из всей доступной кормовой фитомассы в местах обитания, а только из той ее части, которая обладает необходимым кормовым качеством.

Сюда же следует отнести традиционные, обычно численно не подтверждаемые трактовки причин периодически происходящих изменений численности млекопитающих исключительно антропогенным фактором – нелегальной охотой (бронкерством). Это опять же ведет к отрицанию необходимости поисков естественных, часто, более реальных толкований смен численности, связанных с изменением среды обитания, в том числе обеспеченности кормом.

Между тем, необходимость познания закономерностей питания животных и связанной с питанием жизнеспособности популяций млекопитающих в отечественной териологии назрела давно и была обозначена многими териологами (Куражковский, Криницкий, 1956; Юргенсон, 1973; Владышевский, Ельский, 1974; Семенов-Тян-Шанский, 1977; Кряжимский, 1998). Уже тогда было обращено внимание на огромную роль в питании не только количества корма в окружающей среде, но и его качества. На примере промысловых млекопитающих изучение питания, оценка обеспеченности их популяций пищей выдвигались в качестве самостоятельной научной проблемы, включающей большой комплекс параметров: количество и качество кормовых ресурсов, уровень потребления корма, отдельных питательных веществ и энергии, эффективность их усвоения, реакция на изменение этих параметров (Юргенсон, 1973).

Тем не менее проблема не получила широкого признания и изучение питания в традиционной териологии ограничивалось преимущественно выяснением видового состава поедаемых растений или изучением внутренних особенностей питания (пищеварения) животного. Совершенно очевидно, что состав поедаемых растений не дает представления о реальной обеспеченности животных пищей. Помимо списка тех или иных видов поедаемых растений необходимо знать долю каждого из них в питании, количество (массу) потребленных растений (пищи), их питательную ценность и требования животных к их качеству. Положительный энергетический и материальный баланс у растительноядных млекопитающих достигается в условиях

полноценного питания, а оно в свою очередь непосредственно связано с питательностью кормовой растительности. В обеспечении животных кормом играет роль не столько количество, сколько его качество. Даже при обилии корма животные могут испытывать его недостаток, если питательная ценность корма низкая. До сих пор не установлены пороговые уровни качества и количества корма, которые достаточны для удовлетворения различных физиологических потребностей животных в питательных веществах и энергии, неизвестна способность различных видов диких млекопитающих усваивать неодинаковые по химическому составу и структуре растительные корма. Поэтому остаются неясными требования животных к их качеству, не установлены критерии пригодности пастбищ (местообитаний) и их кормовой емкости для тех или иных видов растительноядных млекопитающих.

В последнее время предпринимаются попытки получения данных о критических уровнях питательной ценности пастбищной растительности, обеспечивающих устойчивое функционирование популяций. Но пока лишь немногие единичные исследования диких вольноживущих млекопитающих в достаточной мере отражают биологическую и экологическую суть проблемы, а именно ответственность питания за жизнеспособность популяций диких растительноядных млекопитающих. Особо следует отметить относительно недавно появившуюся серию работ по кормовым ресурсам, обеспеченности пищей и динамике диких популяций двух видов копытных и нескольких видов грызунов, выполненных в горных системах Главного Кавказского хребта и на равнинных территориях Прикаспийской низменности (Магомедов и др., 2001; 2014, Магомедов, Субботин, 1985; Магомедов Ахтаев, 1993; Магметов Омаров, 1995; Омаров, Чунков, 2019). Именно в этих работах авторам удалось отразить ключевую роль питания и кормовых растительных ресурсов в жизнеобеспечении популяций диких млекопитающих. Особую актуальность такие исследования приобретают в современный период, характеризующийся коренными преобразованиями окружающей среды, глубокими перестройками в экосистемах, резкими изменениями условий обитания животных, питания и динамики их популяций. Однако следует признать,

что подобные териологические работы пока уникальны в современных исследованиях.

Все исследования, изложенные в предлагаемой монографии, проведены в период работы автора в Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук (1969 г. по настоящее время). Сбор материала и все экспериментальные исследования проводились в полевых условиях в разных географических регионах и в разные календарные сроки. Основные исследования, связанные с изучением кормовых ресурсов и питания сайгаков, проведены в период полевых работ автора на базе Джаныбекского стационара Института лесоведения РАН (Западно-Казахстанская и Волгоградская области) в 1966–2015 гг. В экспериментальных работах по изучению питания сайгаков в это время принимали участие М.В. Холодова, А.Е. Субботин, О.А. Никонова, К.О. Ларионов, Б.И. Петрищев. По результатам этих работ выполнены три кандидатских диссертации (Холодова, 1989; Субботин, 2001; Ларионов, 2008). Важная серия работ была проведена в саваннах Эфиопии по изучению питания африканских копытных в 1987–1991 гг. Весьма насыщенная работа выполнялась здесь совместно с Г.В. Кузнецовым, М.-Р.Д. Магомедовым, Д.А. Петелиным и эфиопским зоологом Фекаду Кассае (Fekadu Kassaye). Часть исследований по питанию диких (дзерен) и домашних копытных, а также грызунов (тарбаган, полевка Брандта) и их кормовых ресурсов проведена в Монголии на базе Совместной Российско-Монгольской биологической экспедиции (руководитель Гунин П.Д.) совместно с К.З. Омаровым, И.А. Дмитриевым, С.Б. Розенфельд, Л. Жаргалсайханом (L. Jargalsaikhan) и Г. Сухчулуном (G. Sukhchulun) в 2001–2005 гг. Большой объем исследований на группе свободно пасущихся копытных (лошадь Пржевальского, американский бизон, двугорбый верблюд, сайгак) в 2014–2020 гг. был проведен на землях Центра редких животных европейских степей «Ассоциация «Живая природа степей», представляющих собой обширную огороженную степную территорию размером около 10 км<sup>2</sup> в охранной зоне Ростовского биосферного заповедника. В исследованиях участвовали ботаники Калмыцкого Государственного университета Р.Р. Джапова, Е.Ч. Аюшева и В.В. Джапова вместе с группой студентов университета, а также геоботаник

О.Г. Бембеева и сотрудник заповедника В.Д. Казьмин. Всем перечисленным лицам автор выражает искреннюю признательность за участие в совместных исследованиях. Особая благодарность М.П. Колесникову (Институт биохимии им. А.Н. Баха) за выполнение большого объема химических анализов, необходимость которых непрерывно возникала в процессе работ при оценке показателей питания животных. Его высокий профессионализм позволил решить сложные проблемы со многими необходимыми, но слабо разработанными методами химических анализов, что в итоге выразилось в модификации существующих методик и в разработке новых, ранее отсутствовавших. Именно эта необходимая и важная часть работы благодаря опыту и эрудиции М.П. Колесникова позволила выполнить поставленные в исследовании задачи. Ну и, наконец, отдельная признательность директору Ростовского биосферного заповедника Л.В. Клец, научному руководителю заповедника А.Д. Липковичу, руководителям вольерного комплекса Центра редких животных европейских степей «Ассоциация «Живая природа степей»» В.И. Данькову, И.Н. Медяникову, С.Н. Олейникову за создание благоприятных условий для полевых исследований и их беспрепятственное проведение на землях Ассоциации и биосферного заповедника.

Работа поддержана грантами Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ) № 94-04-63016, № 97-04-48241, № 00-04-49189, № 03-04-48024, № 06-04-48019, № 09-04-00125, № 12-04-00242, № 15-04-03542, № 18-04-00172.

## **ВВЕДЕНИЕ**

Питание животных – комплексное природное явление, включающее самих животных с характерными формами их трофической жизнедеятельности и окружающую среду с растительностью – источником пищевых ресурсов. Зональные экосистемы аридных регионов (степей и пустынь) представляют собой специфические природные образования, в функционировании которых господствующее положение занимают пищевые цепи пастбищного типа, а основным системообразующим фактором выступают трофические взаимоотношения фитофагов (зеленоядных животных) и растительности. Из взаимодействия этих двух главнейших компонентов (растений и животных) формируется специфическая пастбищная система со своими особенностями функционирования, динамики и устойчивости. По своим масштабам и роли в природе пастьба может быть отнесена к важнейшим глобальным факторам, без которых нельзя понять законы формирования и функционирования растительности как компонента наземных экосистем в степных и пустынных регионах Земли. В свою очередь от особенностей растительности как пастбищного кормового ресурса зависит жизнеспособность животного населения экосистем. Отличительная особенность растительных кормов – большая неоднородность и изменчивость их кормового качества, что в итоге отражается на неодинаковой пригодности пастбищ для разных видов и групп растительноядных млекопитающих. Очевидно, разнообразие качества растительных кормов требует такого же разнообразия растительноядных млекопитающих и их разделения по типам питания и выбору кормовых растений. Все это вместе отражается на особенностях функционирования степных экосистем и, очевидно, приводит к формированию специфического сообщества фитофагов, обеспечивает сохранение видового разнообразия пастбищного растительного сообщества.

Пастыба животных – естественное явление, свойственное природным экосистемам как в доисторическом (доантропогенном) прошлом, так и в современный период развитой цивилизации. В аридных регионах (степях и пустынях) еще до появления в них человека пастыба была закономерным и обязательным элементом функционирования экосистем. По своей значимости она выступает важнейшей природной акцией, определяющей характер функционирования наземных экосистем в степных и пустынных регионах Земли. Для понимания механизмов функционирования необходимо знание двух основных сторон взаимодействия растений и животных, а именно зависимости животного компонента экосистем от растительности как корового ресурса, с одной стороны, и влияния жизнедеятельности животных на растительность и всю экосистему, с другой.

Особый интерес представляют кормовые взаимоотношения совместно пасущихся растительноядных млекопитающих, различающихся типами питания и пищеварения. Для их понимания необходима оценка конкуренции, конкурентного разобщения, комменсализма (мутуализма) совместно пасущихся видов, а также выяснение реакции пастбищной растительности, ее состава и видового разнообразия при пастыбеmono– или многовидовых сообществах растительноядных млекопитающих. Все это необходимо для научного понимания естественных механизмов взаимной адаптации взаимодействующих видов растений и животных, взаимовыгодного подбора видов совместно пасущихся млекопитающих. Познание этих естественных механизмов открывает возможности применения экологически оправданных механизмов сохранения природных степных экосистем и управления их функционированием, с одной стороны, обоснованного регулирования и рационального управления современным пастбищным хозяйством, с другой.

Цель данной работы – выяснение кормовой зависимости растительноядных млекопитающих и их сообществ от видового состава и питательной ценности пастбищной растительности. Конкретные задачи работы включают оценку видового состава и пищевого качества растений, слагающих пастбищное растительное сообщество, установление состава потребляемых животными растений и обеспеченности животных пищей в

зависимости от кормового качества растительности пастбища, выяснение состояния животных и жизнеспособности их популяций в условиях совместной пастьбы различных видов пастбищных животных, установление пригодности пастбищных территорий с разным составом растительности для полноценного питания и устойчивости популяций. Особое значение имеет выяснение форм трансформации пастбищной растительности, вызванной современными глобальными климатическими сменами и антропогенными перестройками, и их влияния на кормовую пригодность изменившейся растительности для пасущихся растительноядных млекопитающих.

## **КРИТЕРИИ ОБЕСПЕЧЕННОСТИ ПИЩЕЙ (ОБЩИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ)**

Оценка жизнеспособности популяций животных требует знания величин потребления вещества и энергии и их расхода в процессе метаболизма. Если метаболизм животного – величина относительно неизменная, и его параметры в настоящее время достаточно хорошо изучены, то показатели питания (потребления вещества и энергии) крайне изменчивы и зависят не только и даже не столько от физиологических функций и энергетических потребностей животных, сколько от состояния кормовых ресурсов в среде обитания, которые могут меняться в больших пределах, практически от полного отсутствия корма до его избытка. Совершенно очевидно, что понимание закономерностей питания диких животных требует прежде всего знания особенностей кормовых ресурсов животного, включающих количество растительных кормов на пастбищах и их кормовое качество (питательную ценность). Получение таких данных связано с необходимостью оценки питания свободнопасущихся животных в естественных условиях их обитания и требует применения специальных методов исследования, пригодных для работы с диким животным. Однако существующие традиционные методы количественной оценки питания предназначены, как правило, для работы с домашними (сельскохозяйственными) или прирученными дикими животными. Получаемые этими методами результаты не могут адекватно отражать реальную природную ситуацию.

Достаточно полные знания показателей питания, метаболизма и их связи с условиями содержания (обитания) имеются в настоящее время лишь для сельскохозяйственных животных и практически не пригодны для характеристики диких копытных. Дело в том, что исследования домашних копытных направлены прежде всего на управление продуктивностью животных, тогда как задачей изучения диких копытных выступает познание ме-

ханизмов природной динамики и устойчивости их популяций в естественной среде обитания.

Растительноядные животные – одна из самых многочисленных групп живых организмов, обладающая особой спецификой питания. Для нее характерно большое разнообразие и высокая изменчивость кормовых ресурсов. Широкий спектр поедаемых кормов и большие общие запасы фитомассы в окружающей среде, значительно превышающие потребности животных в пище, способствовали распространению представлений о неограниченной кормовой обеспеченности диких растительноядных млекопитающих. Однако на самом деле взаимоотношения этих животных с кормовыми ресурсами носят сложный и напряженный характер, а суждения о неограниченной обеспеченности пищей не столь однозначны. Оценка обеспеченности пищей и в целом изучение питания на современном уровне – самостоятельная научная проблема, включающая большой комплекс параметров: количество и качество кормовых ресурсов, состав питательных веществ, уровень потребления корма, отдельных питательных веществ и энергии, эффективность их усвоения и зависимость от состояния (количества и качества) растительных кормовых ресурсов в окружающей среде.

Важнейшее условие устойчивого функционирования популяций животных сводится к их способности поддерживать положительный энергетический баланс, который достигается в условиях полноценного питания. В настоящее время в литературе накопился большой объем материалов по составу потребляемых кормов практически для всех видов растительноядных млекопитающих. Однако понимание обеспеченности животных кормом и полноценности их питания требует полного набора знаний и разносторонней характеристики питания животных, включающих количество потребляемого корма, отдельных питательных веществ (жиров, белков, углеводов, минеральных веществ), их усвоения (переваримости), потребности животных в энергии и минеральных веществах.

Один из важнейших разделов такой работы связан с оценкой качества среды обитания, прежде всего с изучением кормовых ресурсов животного, количества и состояния растительных кормов на пастбищах, их качества (питательной ценности) и

предпочитаемости животными. Для диких копытных в настоящее время практически отсутствуют количественные оценки кормовых ресурсов в среде обитания, в том числе удовлетворительные оценки их количества и качества, обеспеченности животных пищей, адекватно отражающие реальную природную ситуацию. Все это требует детальных и глубоких знаний закономерностей питания и трофических связей животных с их кормовыми ресурсами.

### **Зависимость питания от обилия растительного корма в окружающей среде**

Первые оценки использования кормовых растительных ресурсов сообществом растительноядных животных показали, что даже при большой кормовой фитомассе запасы растительности выступают лимитирующим фактором обеспеченности животных кормом (Sinclair, 1975). Существует понятие порогового уровня кормового запаса растительности, ниже которого популяция не обеспечена достаточным количеством пищи и становится нежизнеспособной. Однако фактические данные о его истинной величине отсутствуют. Имеются лишь косвенные свидетельства, позволяющие судить о его реальном значении. У леммингов (*Lemmus trimucronatus*) в тундре при увеличении кормового запаса растительности с 1500 до 2000 кг/га уровень насыщения не был достигнут и поэтому скорость потребления корма нарастала прямолинейно (Batzli et al., 1981). У тушканчика (*Alactagulus pygmaeus*) уровень максимального наполнения желудка после окончания ночной (кормовой) активности прямолинейно нарастал в соответствии с увеличением кормовой фитомассы в окружающей среде до 1200 кг/га, и лишь при более высокой фитомассе достигалось насыщение (Магомедов, Субботин, 1985; Абатуров, Магомедов, 1988; Магомедов, 1989). Таким образом, как в тундре, так и в пустыне пороговый уровень кормового запаса был практически одинаковым и соответствовал по величине предельным запасам фитомассы на естественных пастбищах.

Общеизвестна связь уровня потребления пищи живыми организмами с ее обилием (концентрацией) в окружающей среде. Количественно эта связь выражается в виде функциональной

реакции организмов на изменение концентрации (плотности) кормового ресурса (Ивлев, 1955; Сущеня, 1975; Федоров, Гильманов, 1980). Классическим примером функциональной реакции служит экспоненциальная зависимость интенсивности потребления корма от его концентрации, экспериментально исследованная на рыбах В.С. Ивлевым (1961). Суть зависимости заключается в экспоненциальном нарастании скорости потребления пищи по мере увеличения ее концентрации в среде, которое сменяется насыщением при достижении определенной плотности (плотности насыщения). Эксперименты, выполненные на разных видах растительноядных млекопитающих, отразили именно такую зависимость, выражющуюся в увеличении потребления при нарастании запаса корма на пастбище с насыщением при достижении его определенного количества (Allden, 1962; Allden, Whittaker, 1970; Arnold, Campbell, 1972; Neaton, Young, 1974; Batzli et al., 1981; Trudell, White, 1981; Renecker, Hudson, 1986 и др.).

Такая реакция на количество корма давно была продемонстрирована на примере пасущихся коров (Johnstone-Wallace, Kennedy, 1944). При последовательной пастьбе в течение нескольких дней и соответствующем уменьшении кормовой растительной массы на пастбище в 4 раза (до 23% от исходного запаса) суточное потребление корма животными снижалось в 3 раза (табл. 1).

Снижение потребления пищи при падении обилия корма ниже плотности насыщения обязано прежде всего уменьшению скорости сбора корма (кормодобывания), что наблюдается у всех

*Таблица 1.* Запас травы на пастбище и ее потребление коровами (по Johnstone-Wallace, Kennedy, 1944; Вуазену, 1959).

Последовательность стравливания	Количество доступной травы		Количество потребленной травы за день	
	кг/га, сухая масса	%	кг/особь, сухая масса	%
Три первых дня пастьбы	1165	100	14.5	100
Три последующих дня пастьбы	535	45.9	9.0	62
Три последних дня пастьбы	275	23.6	4.5	31

растительноядных млекопитающих от грызунов до копытных. Характерно, что скорость потребления складывается из скорости скусываний (щипков) и массы отчужденной растительности, приходящейся на 1 щипок. У северного оленя (*Rangifer tarandus*) число щипков во время активной пастьбы варьирует в пределах 120–230 в минуту, а отчужденная масса – 5–50 мг на 1 щипок (Trudell, White, 1981). При увеличении массы кормовых лишайников с 1000 до 4000 кг/га (т.е. в 4 раза) скорость потребления возрастала с 5 до 15 г/мин (в 3 раза). Сходные величины были получены и для других млекопитающих: у домашних овец с увеличением пастбищной фитомассы с 1000 до 4000 кг/га скорость потребления возрастила с 5 до 30 г/мин, у благородного оленя (*Cervus elaphus*) при изменении кормового запаса с 500 до 1000 кг/га потребление возрастило с 15 до 25 г/мин, у лемминга (*Lemmus trimucronatus*) при росте кормовой фитомассы с 200 до 1600 кг/га потребление увеличивалось с 3 до 10 г/мин (Allden, Whittaker, 1970; Wickstrom et al., 1984; Hudson, Watkins, 1986; Batzli et al., 1981).

Изменение скорости потребления корма сопровождается противоположно направленным изменением продолжительности кормежки, что в некоторой степени компенсирует потери при снижении скорости потребления. У овец на пастбищах Австралии при уменьшении скорости потребления с 16 до 5 г/мин продолжительность пастьбы возрастила с 7 до 12 ч в сутки (Allden, Whittaker, 1970), там же при снижении кормовой фитомассы с 22 до 8 ц/га время пастьбы овец увеличивалось с 7 до 10 ч (Arnold, 1960; 1964). Сайгаки (*Saiga tatarica*) при уменьшении кормовой массы на пастбище с 22 до 2 ц/га увеличивали продолжительность пастьбы с 6.5 до 10.6 часов в сутки. Примечательно, что уровень суточного потребления оставался у сайгаков практически неизменным – 97–117 г/кг $M^{0.75}$ . Точно так же в пастбищных экспериментах с дагестанским туром (*Capra cylindricornis*) на Кавказе при снижении надземной фитомассы на пастбище с 36.5 до 6.4 ц/га время пастьбы последовательно нарастало с 5.1 до 8.5 ч при сохранении постоянного уровня потребления (Магомедов и др., 2001). Такая же реакция на снижение кормового запаса характерна и для потребителей веточных кормов. У лосей в лесах Швеции снижение запасов веточного корма сопро-

вождалось увеличением продолжительности пастьбы с 8 до 13 ч (Lundberg, Dannel, 1990). Однако, поскольку длительность пастбищного периода в течение суток строго лимитирована и, например, у копытных, как правило, не превышает 50–60% суточного бюджета времени, полная компенсация во многих случаях оказывается недостижимой. Известно, что на отдых лежа при круглосуточном вольном выпасе сайгаки тратят 44–61%, овцы там же 46–57% от суточного бюджета времени во все сезоны, на активную пастьбу затрачивают соответственно 28–50% и 22–37% (Ларионов и др., 2010).

На скорость и величину потребления влияет не только изменение валового запаса кормовой растительности, но и ее доступность для животных, зависящая от структуры растительного покрова. В экспериментах на естественном степном пастбище было показано, что скорость потребления пищи сурками (*Marmota bobak*) характеризуется пропорциональной зависимостью от доли некормовой массы (ветоши, непоедаемых растений) в общей надземной фитомассе: при увеличении доли некормовой массы с 10 до 90% потребление корма поступательно замедлялось и скорость потребления снижалась в 5 раз (Ронкин, Савченко, 2000). Эти данные объясняют причины хорошо известного явления – отсутствия или низкой численности сурков в тех степных местообитаниях с обильной растительностью, в которых из-за прекращения выпаса крупных копытных (скота) происходит накопление фитомассы с неблагоприятным для сурков соотношением кормовой и некормовой массы (Бибиков и др., 1990).

Весьма важно, что отмеченное выше постоянство величины потребления корма при уровне насыщения не является абсолютным и размер максимального потребления колеблется в определенном диапазоне в зависимости от особенностей растительного корма, специфики пищеварительного аппарата, физиологического состояния животного (Абатуров, Холодова, 1989). Известно, что у жвачных животных со сложным многокамерным желудком уровень потребления в значительной мере зависит от механических свойств поедаемых растений. При потреблении грубых волокнистых кормов скорость прохождения пищи, а, следовательно, и уровень потребления ограни-

чиваются длительной задержкой кормовой массы в рубце, поскольку в следующие отделы желудка могут проходить только размельченные частицы размером не крупнее 1–2 мм. Поэтому животное вынуждено большую часть времени тратить на пережевывание пищи, существенно снижая общее потребление. При потреблении слабо переваримых, но механически менее прочных и легко измельчаемых растений, размер потребления существенно увеличивается, компенсируя этим низкую переваримость корма. У сайгаков массой тела 30–40 кг суточное потребление корма при уровне насыщения по нашим данным по этой причине колебалось от 1060 до 1900 г/особь (сух. массы) или от 80 до 117 г/кг  $W^{0.75}$ , т.е. в весьма большом диапазоне (Абатуров, 1999). Увеличение потребления корма, компенсирующее низкую переваримость некоторых кормов, наблюдается и у грызунов. В частности, у полевок (*Microtus ochrogaster*, *M. californicus*) и сибирского лемминга (*Lemmus sibiricus*) уровень потребления корма в условиях насыщения изменялся в зависимости от переваримости корма от 150 до 200 мг/г веса тела (Batzli, Cole, 1979). Рост потребления корма происходит и при увеличении физиологических потребностей животного, в частности в периоды размножения (особенно во время лактации). У самок сайгаков потребление корма в период лактации увеличивалось в 1.5 раза, у самок рыжей полевки – почти в 2 раза (Абатуров и др., 1982; Кузнецов, Михайлин, 1985). Однако во всех случаях увеличение уровня потребления возможно только в ограниченных пределах и не всегда достигает масштабов роста потребностей.

### **Роль качества растительного корма в обеспеченности пищей**

Давно известно, что растительноядные млекопитающие характеризуются высокой избирательностью питания: при достаточном количестве кормов в первую очередь поедаются наиболее питательные части или виды растений. «Потребители как зеленого и веточного корма, так и концентрированных кормов – семян, плодов, луковиц и корневищ – очень быстро и с большой точностью определяют качество имеющейся пищи <...> животные безошибочно избирают пищу, в которой выше содержание каротина и наиболее выгодно соотношение белка и клетчатки» (Формозов, 1976, стр. 26).

Питательность корма включает большое количество показателей. Главнейшие из них – состав питательных веществ (содержание жиров, белков, углеводов, различных минеральных и органических веществ) и переваримость как отдельных питательных веществ, так и всей кормовой массы в целом. Для растительных кормов характерна большая неоднородность питательной ценности. На примере пастбищных кормов домашнего скота давно показано, что не только разные виды растений различаются питательной ценностью, но и разные части растений (листья, стебли, верхушечные побеги и т.д.) неоднородны по питательности (составу питательных веществ и переваримости). Более того, питательная ценность одних и тех же растений меняется в широких пределах в зависимости от их фенологического состояния (Ларин, 1936; Морозова, 1940). У травянистых растений на луговых пастбищах Африки (ЮАР, национальный парк Итоша) содержание протеина в кормовых растениях от начальных стадий роста до созревания семян падало с 18 до 11%, а при усыхании (в ветоши) – до 5%, содержание наименее усвоемой фракции – клетчатки, наоборот, нарастало соответственно с 26 до 34% (Berry, Louw, 1982). В пустынях и полупустынях северо-западного Прикаспия содержание протеина в общей массе травостоя уменьшалось от начала вегетации (март) до усыхания (август) с 22 до 11%, а содержание клетчатки возрастило с 12 до 27% (Абатуров, Магомедов, 1988; Магомедов, 1989; Абатуров, Хашаева, 1995). У кормовых трав лесной зоны (*Epilobium angustifolium*, *Rosa acicularis*) содержание протеина от июня до октября снижалось с 18.5 до 3.2% (Regelin et al., 1987). Сходная картина свойственна веточным кормам, листьям деревьев и кустарников. В листьях березы (*Betula papyrifera*), ивы (*Salix spp.*), осины (*Populus tremuloides*) – основных летних кормах лося – содержание протеина от июня к октябрю уменьшалось с 15–18 до 5%, зато концентрация отдельных форм клетчатки (Acid detergent fiber) увеличивалась с 26–38% до 45–46% (Regelin et al., 1987). Характерно, что разные кормовые части этих же видов деревьев неодинаковы по кормовой ценности: даже только в одних побегах без листьев (зимний корм) разница в содержании протеина в зависимости от их возраста (побеги текущего года и более старые) достигает двукратной величины и изменяется от 3–6% (у старых) до 6–8% (у однолетних).

Что касается другого важнейшего показателя питательной ценности – переваримости корма, то для него характерны такие же вариации, зависящие от особенностей корма. Известно, что переваримость корма отрицательно связана с содержанием клетчатки и положительно – с содержанием протеина (Van Soest, 1982; Robbins, 1983; Калашников и др., 1985). Поэтому сезонные колебания содержания этих фракций в потребляемом корме отражаются на его переваримости. У лосей – типичных потребителей древесно-кустарниковых веточных кормов – переваримость рациона в летнее время достигает 44–50% и снижается зимой (декабрь–апрель) до 30% (Regelin et al., 1987). Аналогичная закономерность отмечена в саваннах Африки у большого куду (*Tragelaphus strepsiceros*) – такого же потребителя веточного корма (Owen-Smith, Cooper, 1989). В данном случае переваримость рациона изменялась параллельно изменению содержания протеина в кормовых растениях. В сухой период года, когда прекращалась вегетация растений, содержание сырого протеина составляло 9%, а переваримость равнялась 43%, во влажный сезон в период активной вегетации, значения этих показателей параллельно возрастили соответственно до 14% и 61%. У оленей (*Cervus elaphus*), содержащихся в неволе, переваримость при кормлении травами в зимний период (январь) равнялась 57%, весной на пастбище возрасла до 85% (Jiang, Hudson, 1992). У зеленоядных грызунов (*Microtus socialis*) при кормлении растениями, находящимися на разных фенологических стадиях вегетации от выметывания соцветий до зрелости, переваримость сухого вещества рациона снижалась по стадиям развития от 74 до 48% (Абатуров, Хашаева, 1995).

Изменение качества корма (биохимического состава и переваримости) сразу же отражается на поступлении в организм переваримых питательных веществ и обменной энергии. У антилопы хартбиста (*Alcelaphus buselaphus*) в саванне Африки в сухой период года с низкой переваримостью пастбищных кормов потребление энергии составляло всего 63% от потребностей (Stanley Price, 1978). У жирафов, содержащихся в неволе в национальном парке Серенгети, при кормлении травами поступление обменной энергии у нелактирующих особей колебалась от сухого к влажному сезону в соответствии с изменением каче-

ства корма, при этом во влажный сезон поступление энергии значительно превышало потребности в поддерживающей энергии, в сухой сезон опускалось до уровня поддерживающей энергии (Pellew, 1984). Характерно, что в период лактации, когда потребности в энергии резко возрастили, энергетический баланс лактирующих особей был отрицательным даже при высоком качестве кормов. Сходная картина наблюдалась и у другого потребителя веточных кормов в Африке – у большого куду (Owen-Smith, Cooper, 1989). Поступление обменной энергии хотя и колебалось по сезонам по мере изменения качества корма, однако не опускалось ниже потребностей в поддерживающей энергии, что обеспечивало сохранение положительного энергетического баланса даже в сухой период года.

Поддержание положительного энергетического баланса в луговых экосистемах Африки в сухой период года с низким качеством имеющихся кормов отмечено также и для типичных потребителей трав – зебры и газели Гранта (Abaturov et al., 1995). Обилие корма (в основном ветоши злаков) обеспечивало зебрам максимальное потребление, которое компенсировало его низкую переваримость (около 40%), и поддержание положительного энергетического баланса. Однако у лактирующих самок баланс энергии был отрицательным: потребности в энергии равнялись 70 МДж, тогда как фактическое поступление переваримой энергии – всего 50 МДж. Газели в отличие от зебр в результате высокой пищевой избирательности потребляли исключительно высокопитательные виды или части растений с высокой переваримостью (>60%), несмотря на весьма низкий запас этих кормов. Этим обеспечивался положительный энергетический баланс особей.

У пустынных и полупустынных грызунов – тушканчиков (*Allactagulus pygmaeus*, *Alactaga jaculus*, *A. elater*), гребенщиковой песчанки (*Meriones tamariscinus*), хомяка Радде (*Mesocricetus raddei*) естественная сезонная динамика питательности растительного корма определяла поступление переваримой энергии, что сразу же отражалось на энергетическом балансе животных (Абатуров, Магомедов, 1988; Магомедов, 1989; Магомедов, Ахтаев, 1990; 1993; Магомедов, Омаров, 1994; 1995). У тушканчиков весной после выхода из спячки (март) до второй половины мая

и осенью (сентябрь–октябрь) в периоды активной вегетации растений потребление переваримой энергии превосходило энергетические потребности, тогда как летом с конца мая по август в период усыхания растительности потребление энергии было существенно ниже потребностей. Это отчетливо отражалось на питательности особей популяций: при отрицательном энергетическом балансе средний вес особей заметно падал, при положительном – нарастал (Магомедов, 1989). Точно так же у гребенщиковой песчанки потребление переваримой энергии в периоды с мая по июль и в сентябре–ноябре превышало потребности в энергии, что сопровождалось увеличением питательности особей популяции, в остальные сезоны года количество потребляемой энергии было ниже потребностей, что сопровождалось снижением веса особей (Магомедов, Ахтаев, 1990; 1993).

В кормовом эксперименте с грызунами разной пищевой специализации количество поглощаемой переваримой энергии общественной полевкой – типичным зеленоядным видом – уменьшалось от начала вегетации к зрелости поедаемых растений с 110 до 64 кДж, у гребенщиковой песчанки (*Meriones tamariscinus*) – потребителя смешанных кормов – с 114 до 52 кДж, у хомяка Радде (*Mesocricetus raddei*) – семеноядного грызуна – с 204 до 189 кДж (Абатуров, Хашаева, 1995). Полевки в этом эксперименте поддерживали положительный баланс энергии при питании растениями только на ранних стадиях их вегетации при суточном поглощении не менее 90 кДж переваримой энергии. Гребенщиковой песчанке для поддержания положительного баланса энергии требовалось не менее 144 кДж в сутки и она была неспособна удовлетворить свои потребности при питании только зеленым кормом (без концентрированного). И лишь хомяк Радде, минимальные потребности которого в поддерживающей энергии не превышали 175 кДж, сохранял положительный энергетический баланс на большинстве рационов независимо от стадии вегетации кормовых растений.

Как мы отмечали выше, в кормовой растительности существенно меняется по сезонам года содержание протеина, что должно отражаться на азотном балансе животных (Абатуров, 1995). Действительно, исследования показали, что африканские травоядные копытные в сухой сезон, когда содержание протеи-

на в травах падает до 4–5%, испытывают острый азотный дефицит. Это характерно прежде всего для потребителей отмершей сухой растительности (ветоши): для буйвола (*Syncerus caffer*), хартбиста (*Alcelaphus buselaphus*), антилопы гну (*Connochaetes taurinus*), блесбока (*Damaliscus dorcas*), зебры (*Equus burchelli*). В то же время виды, характеризующиеся высокой избирательностью питания, газель Гранта (*Gazella granti*), импала (*Aepyceros melampus*), а также потребители веточных кормов (большой куду *Tragelaphus strepsiceros*, жираф *Giraffa camelopardalis*), использующие в пищу даже в неблагоприятный период года богатые белком корма, успешно поддерживают положительный азотный баланс (Gwynne, Bell, 1968; Bell, 1971; Arman, Hopcraft, 1975; Sinclair, 1974; Stanley Price, 1978; Berry, Louw, 1982; Pellew, 1984; Klein, Fairall, 1986; Owen-Smith, Cooper, 1989; Abaturov et al., 1995).

Таким образом, все имеющиеся данные демонстрируют ухудшение питательной ценности растительного корма, вызываемое прежде всего снижением переваримости и содержания в нем протеина, что приводит к отрицательному балансу энергии и азота. Очевидно, снижение переваримости корма допустимо лишь до какого-то предела, который отражает минимальный (пороговый) уровень, ниже которого не может быть достигнут положительный энергетический и азотный баланс животных (Sinclair et al., 1982). На примере европейской косули (*Capreolus capreolus*) было показано, что для поддержания минимальных энергетических потребностей взрослых неразмножающихся животных критический уровень переваримости корма должен быть не ниже 60% (Eisfeld, 1985). Для растущих животных необходима переваримость не ниже 75%, а для лактирующих самок требуется еще более высокий уровень переваримости.

В той же мере сказанное относится к азотному балансу животных. Как мы отметили выше, травоядные млекопитающие в саваннах Африки хартбист (*Alcelaphus buselaphus*), антилопа гну (*Connochaetes taurinus*), зебра (*Equus burchelli*) в сухой период года, когда содержание протеина в кормовых травах снижается до 4%, испытывают острый азотный дефицит. Минимальный пороговый уровень содержания протеина в растительных кормах, когда еще может поддерживаться положительный азотный баланс, в этих условиях равняется 5% (Berry, Louw, 1982). Для

зайца-беляка (*Lepus timidus*) в северной Америке критический уровень содержания протеина в кормах равен 11% (Sinclair et al., 1982). У лесных копытных – потребителей веточных кормов, по имеющимся оценкам пороговый уровень содержания протеина в кормах близок к указанным значениям. Для взрослых особей европейской косули он равняется 5.5% (Eisfeld, 1974). У лосей на Аляске в зимнее время при естественном колебании протеина в кормах в пределах 5.4–7.1% критическое содержание протеина равняется 5.9% (Schwartz et al., 1987). Как видим, почти во всех случаях в неблагоприятный период года содержание протеина в естественных кормах оказывается или близким к критическому, или ниже его, что свидетельствует о весьма напряженном трофическом состоянии животных в это время.

Изложенные данные свидетельствуют о том, что растительноядные млекопитающие, особенно потребители травянистых кормов, испытывают острый дефицит питательных веществ и энергии в неблагоприятные периоды года (сухой период, зимний сезон) даже при обилии кормовой фитомассы, когда ее качество (переваримость, содержание протеина) оказывается ниже пороговых уровней. Таким образом, согласно современным представлениям, трофические связи растительноядных млекопитающих с кормовыми ресурсами обычно носят весьма напряженный характер.

### **Адаптации к недостатку и низкому качеству кормовых ресурсов: избирательность, зимняя гипофагия**

Растительноядным млекопитающим свойственны адаптации, ограничивающие или уменьшающие отрицательное действие недостатка или низкого качества корма. Сюда относится избирательность питания, благодаря которой животные исключают из питания низкопитательные корма. Разделение видов по избирательности питания отчетливо прослеживается у африканских копытных. Среди 10 видов крупных растительноядных в заповеднике Масаи-Мара (Кения) наибольшая избирательностью отличались потребители листьев двудольных растений (разнотравья): газель Гранта (*Gazella granti*), импала (*Aepyceros melampus*), слон (*Loxodonta africana*), жираф (*Giraffa*

*camelopardalis*). Для остальных 6 видов – газели Томпсона (*Gazella thomsoni*), антилопы гну (*Connochaetes taurinus*), топи (*Damaliscus korrigum*), харбисту (*Alcelaphus buselaphus*), буйволу (*Syncerus caffer*), зебре (*Equus burchelli*) характерна незначительная избирательность (Hansen et al., 1985). Сравнение двух видов, различающихся по степени избирательности (высокоизбирательной антилопы импала *Aepyceros melampus* и низкоизбирательного блесбока *Damaliscus Ducas*), показало, что высокоизбирательным видам свойственна более высокая переваримость потребляемых кормов и меньший объем (емкость) отделов пищеварительного тракта по сравнению с низкоизбирательными (Klein, Fairall, 1986). По этому признаку все жвачные копытные в соответствии с особенностями морфологии пищеварительного аппарата были разделены на три группы: собиратели высокопитательных (концентрированных) кормов, которые включают 40% всех видов современных жвачных (косуля *Capreolus capreolus*, лось *Alces alces*, большей куду *Tragelaphus strepsiceros*, кустарниковый дукер *Sylvicapra grimmia* и др.), потребители грубых кормов, объединяющие 25% жвачных (в том числе крупный рогатый скот, овцы), и виды с промежуточным типом питания (35% жвачных) (Hofmann, Stewart, 1972; Hofmann, 1973; 1991). Потребители грубых кормов низкоизбирательны в питании, имеют более крупный рубец, в котором грубые клетчатковые корма перерабатываются симбиотической микрофлорой продолжительное время и более полно.

Другая важнейшая адаптация заключается в сезонном изменении метаболизма и связанного с ним уровня потребления корма. Эта особенность присуща диким копытным умеренных и высоких широт с многоснежной холодной зимой. Подавление активной жизнедеятельности в зимнее время как адаптация к неблагоприятным условиям – хорошо известное явление. В наиболее яркой форме оно выражено у зимоспящих млекопитающих, но в то же время достаточно отчетливо проявляется и у невпадающих в спячку (Калабухов, 1946; 1969; 1985). В настоящее время это явление прослежено у копытных млекопитающих – обитателей регионов с суровыми зимами. Приспособления к пониженным зимним температурам и к недостатку кормов у этих животных проявляется в зимнем гипобиозе, т.е. в снижении

уровня метаболизма, потребления корма и в подавлении физической активности в зимнее время (Сегаль, 1962а; 1962б; 1965; 1983; Silver et al., 1969; 1971; Рощевский, Чермных, 1970; McEwan, 1970; McEwan, Whitehead, 1970; Gasaway, Coady, 1974; Moen, 1978; Чермных, Рощевский, Новожилова, 1980; Соколов, Кушнир, 1986). Многочисленными работами было показано, что в зимнее время у северного оленя, лося, косули, белохвостого оленя и других копытных существенно (в 1.5 раза) снижается уровень метаболизма. Так у оленя *Cervus elaphus* затраты обменной энергии на поддержание жизнедеятельности летом равны  $936 \text{ кДж/кг} W^{0.75}$  веса тела, тогда как зимой всего  $572 \text{ кДж/кг} W^{0.75}$  (Jiang, Hudson, 1992). Одновременно зимой падает и температура тела. У северного оленя, лося, белохвостого оленя, снежного барана, якутской коровы, верблюда зафиксировано снижение температуры тела зимой на 0.5–6.0 °C (Irving, Krog, 1955; Сегаль, 1965; 1983; Сегаль, Игнатов, 1974; McMillin et al., 1980). Снижение температуры тела свидетельствует о связи зимнего гипобиоза не просто с понижением поведенческой, в том числе, двигательной активности, а с падением основного метаболизма.

Снижение метаболизма сопровождается падением уровня потребления корма, которое наблюдается даже при обилии предпочтаемых кормов. Например, зимой лоси съедают корма в 2 раза меньше, домашние северные олени – на 30–40%, сайгаки – более чем в 2 раза (McEwan, Whitehead, 1970; Gasaway, Coady, 1974; Абатуров и др., 1982, 1999; Schwartz et al., 1987а).

В целом, явление зимней гипофагии – широко известное явление для копытных млекопитающих. Оно в сочетании со снижением зимнего метаболизма является важнейшим адаптивным свойством животных, позволяющим избегать отрицательного воздействия низкой обеспеченности животных пищей в зимний период.

### **Энергетический баланс и кормовая специфика растительноядных**

Если закономерности метаболизма, его интенсивности, зависимости от условий среды обитания и биологических особенностей организма в отношении гомойотермных животных

(птиц, млекопитающих) к настоящему времени хорошо изучены (Калабухов, 1946; Kleiber, 1961; Дольник, 1968; 1981; 2002; Соколов, Кушнир, 1986; Гаврилов, 1995 и др.), то знания обеспеченности животных материальными и энергетическими ресурсами и в целом питания как основы энергетического баланса остаются в териологии на более низком уровне. До сих пор сохранились представления, что разнообразие потребляемых в пищу видов растений и большие общие запасы фитомассы, превышающие потребности растительноядных млекопитающих в корме, свидетельствует об их неограниченной обеспеченности пищей и независимости их состояния от динамики кормовых запасов. На самом деле отношения животных с кормовыми ресурсами носят более сложный и напряженный характер, а суждения о неограниченной обеспеченности пищей далеки от реальности.

Хорошо известно, что расходы на жизнедеятельность разных видов млекопитающих сходны или достаточно близки в расчете на единицу обменной массы животного. По оценкам для 5 видов диких жвачных (*Odocoileus hemionus*, *Capreolus capreolus*, *Cervus elaphus*, *Alces alces*, *Rangifer tarandus*, *Antilocapra americana*) расходуют на жизнедеятельность в состоянии покоя в летний период в сутки от 0.51 до 0.90 МДж/кг  $W^{0.75}$  энергии (Hudson, Christopherson, 1985). Усредненная величина поддерживающей энергии в состоянии покоя (отдых лежа) в этом случае независимо от массы тела летом равна 0.64, зимой – 0.49 МДж/кг  $W^{0.75}$ , что свидетельствует о едином для растительноядных значении метаболизма. Энергетические траты организма на пастьбу и другие физиологические нужды (рост, линька, беременность, лактация) значительно увеличивают потребности в энергии.

Положительный энергетический и материальный баланс у растительноядных млекопитающих достигается в условиях полноценного питания, а оно в свою очередь непосредственно связано с особенностями кормовой растительности в окружающей среде. Известна большая неоднородность питательной ценности растительной кормовой массы, диапазон которой меняется в огромных пределах: от высокопитательного органического материала, насыщенного легкоусвояемыми растворимыми углеводами (например, семена растений), до непригодного

для усвоения без участия симбиотических микроорганизмов омертвевшего или одревесневшего растительного субстрата (ветошь травянистых растений, древесина), образованного устойчивыми к пищеварительным ферментам соединениями (целлюлоза, лигнин и др.). В целом обеспеченность пищей различных видов растительноядных млекопитающих зависит как от качества кормовой растительной массы и ее обилия (доступности) в окружающей среде, так и от способности животного ее утилизировать. Оценка обеспеченности пищей и изучение питания на современном уровне – самостоятельная научная проблема, включающая большой комплекс параметров: количество и качество кормовых ресурсов, уровень потребления корма, отдельных питательных веществ и энергии, эффективность их усвоения, реакция животных на изменение этих параметров и т.д., что ранее уже обсуждалось Юргенсоном (1973) на примере промысловых млекопитающих.

С большим разнообразием растительных кормовых ресурсов и различной способностью животных ее утилизировать связано разделение растительноядных млекопитающих по типам питания и пищевой специализации. Грызунов делят на зеленоядных, семеноядных и группу со смешанным питанием (Наумов, 1948; Воронов, 1954 и др.). Среди копытных, особенно жвачных, также выделяются три группы: высокоизбирательные потребители легкоусвояемых растительных кормов, менее избирательные потребители малопитательных грубых кормов и большая группа жвачных с промежуточным питанием. Характер такой специализации имеет адаптивную природу, связанную со спецификой строения и физиологии пищеварительного аппарата различных по типам питания животных (Величко, Мокеева, 1949; Воронцов, 1967; Наумова, 1981; Hofmann, 1991 и др.). Специфика усвоения кормов в группе высокоизбирательных жвачных заключается в том, что при свойственном им избирательном потреблении легкоусвояемых кормов (листьев и молодых побегов двудольных растений) в первую очередь используется высокопитательное содержимое клеток, которое пропускается в жидкой форме непосредственно в съчуг, а относительно не большое количество грубой растительной массы, содержащей целлюлозу и гемицеллюлозу, после лишь непродолжительной

ферментации в рубце подвергается более глубокой бактериальной обработке в объемистой слепой кишке (Hofmann, 1991). Рубец у них менее развит и, очевидно, не может справляться с большой массой грубого волокнистого материала. В то же время потребители грубых кормов способны перерабатывать и усваивать целлюлозу и гемицеллюлозу клеточных оболочек (клетчатку) благодаря крупным размерам рубца, где клетчатка сбраживается микроорганизмами более продолжительно и полно. Соответственно рубец в этом случае имеет крупные размеры и вместителен, а слепая кишка развита слабее. Таким образом, рубец у них несет значительно большую нагрузку и позволяет перерабатывать более грубую массу. Специфический тип пищеварения характерен для крупных нежвачных млекопитающих, большим разнообразием морфологических и физиологических адаптаций к переработке потребляемых кормов отличаются грызуны (Наумова, 1981; 1999). Совершенно очевидно, что и требования к среде обитания, особенно к качеству кормовых ресурсов у представителей разных типов питания разные, различаются и характер распространения и динамика их популяций.

\*\*\*

Изложенный краткий обзор современных представлений о питании диких растительноядных млекопитающих демонстрирует весьма неполный уровень наших знаний о питании диких растительноядных в естественной среде обитания. Для диких копытных в отличие от домашних практически отсутствуют точные количественные оценки их требований к качеству среды обитания, состоянию среды, в том числе удовлетворительные оценки количества и качества кормовых ресурсов и обеспеченности животных полноценной пищей.

До сих пор не установлены пороговые уровни качества корма, достаточные для удовлетворения различных физиологических потребностей животных в питательных веществах и энергии, неизвестна способность различных видов растительноядных млекопитающих усваивать неодинаковые по химическому составу и структуре растительные корма, поэтому остаются неясными требования животных к их качеству, не

установлены критерии пригодности местообитаний и их кор-мовой емкости для тех или иных видов растительноядных мле-копитающих. В последнее время предпринимаются попытки получения таких данных, в частности данных о критических уровнях питательной ценности пастбищной растительности, обеспечивающих устойчивое функционирование популяций. Особую актуальность такие исследования приобретают в совре-менный период, характеризующийся коренными преобразова-ниями окружающей среды, вызывающими глубокие перестрой-ки в экосистемах и резко сказывающиеся на условиях обитания животных, на динамике их популяций. В наших предыдущих исследованиях на примере сайгаков впервые были получены предварительные данные о критических параметрах качества естественной пастбищной растительности, отражающих устой-чивое функционирование популяций.

## **МЕТОДЫ КОЛИЧЕСТВЕННОЙ ОЦЕНКИ ПИТАНИЯ СВОБОДНОПАСУЩИХСЯ РАСТИТЕЛЬНОЯДНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ЕСТЕСТВЕННОЙ СРЕДЕ ОБИТАНИЯ**

Количественная оценка обеспеченности животных пищей требует знания комплекса показателей питания, прежде всего количества и качества кормовых ресурсов в окружающей среде, интенсивности потребления пищи и эффективности ее усвоения организмом. В отношении свободно пасущихся животных в естественных природных условиях возникает необходимость использования специальных методов, способных адекватно отражать специфику питания в соответствии с особенностями естественного растительного покрова и свободного кормодобывания (свободной пастьбы) на природных пастбищах и, как правило, отличных от стандартных зоотехнических методов, применяемых при содержании животных в стойле (в загоне, в клетке). В настоящее время существуют непрямые методы оценки тех или иных показателей питания свободно пасущихся животных. Особое место среди таких методов занимают неинвазивные (бесконтактные) методы определения состава, количества, переваримости кормов и избирательности питания путем использования информации, получаемой от образцов потребляемой растительности на пастбищах и откладываемых животными непереваренных остатков пищи (фекалий). К таким методам в частности относится широко применяемое в настоящее время изучение состава потребляемых растений путем микрогистологического анализа фекалий, избирательности питания по соотношению потребленных видов растений в рационе животных и на пастбище, оценка переваримости по инертным (непереваримым) химическим компонентам, естественно содержащимся в потребляемом растительном материале; а также *in vitro* путем использования искусственно приготовленных биохимических сред, которые имитируют переваривание корма в пищевари-

тельном тракте; определение количества (массы) потребляемого корма по массе выделенных животными непереваренных остатков (фекалий).

### **Определение видового состава потребляемых растений**

Измерение состава, количества и переваримости потребленного корма свободнопасущимися животными отмеченными выше методами требует знания массы выделяемых фекалий и концентрации инертных (непереваримых) индикаторов переваримости в рационе и в фекалиях пасущихся животных. Если определение массы выделяемых фекалий и кормового ресурса в окружающей среде не представляет методических трудностей, то оценка состава потребляемых растений, концентрации химических веществ (маркеров) в рационе и фекалиях животных требуют особых подходов. Поскольку рацион при свободной пастьбе включает разные виды растений с неодинаковой питательной ценностью и химическим составом, необходима оценка не только видового состава потребленных растений, но и их количественного соотношения во всем рационе.

Существует большой набор методов определения состава рациона пасущихся животных: визуальный подсчет скусываемых видов растений, использование пищеводной или рубцовой fistулы, анализ содержимого рубца животных, микрогистологический анализ фекалий животных. Выполнено большое количество исследований по оценке сравнительной точности и надежности этих методов. (Storr, 1961; Stewart, 1967; Vavra et al., 1978; Scotcher, 1979; Holechek et al., 1982; McInnis et al., 1983; Chapuis et al., 2001; Henley et al., 2001 и др.). Оказалось, что все методы в относительно равной мере обладают достоинствами или недостатками. Тем не менее в большинстве случаев признано, что наиболее пригодным для работы с вольноживущими и свободнопасущимися животными остается бесконтактный микрогистологический кутикулярный анализ фекалий животных. При имеющихся недостатках он, тем не менее, считается более надежным по сравнению с другими методами и, что особенно важно, в отличие от других методов не требует прямого контакта с животными. Нужно заметить, что наиболее широко

применяемая в прошлом и до настоящего времени традиционная оценка состава и соотношения видов растений в питании животных путем анализа содержимого желудка (рубца у жвачных) требует заботы животного, что чаще всего исключает использование этого метода. И, кроме того, он ощутимо иска- жает результаты, завышает в рационе количество более грубых, механически прочных и слабее перевариваемых видов растений и, наоборот, занижает быстро усвояемые растения с легко измельчаемыми тканями, многие из которых могут проходить в другие отделы желудка, не задерживаясь в рубце. Очевидно, этот метод количественного определения состава рациона может приводить, в частности, к завышению доли злаков в питании жвачных и занижению разнотравья, что неоднократно отмечалось при сравнительном определении состава рационов разными методами (McInnis et al., 1983; Chapuis et al., 2001).

В настоящее время для определения состава поедаемых растений свободнопасущимися животными широко используется именно микрогистологический кутикулярно-копрологический анализ путем учета инертных (непереваримых) фрагментов растений в фекалиях животных. Надежные результаты с той же целью дает техника визуального подсчета числа щипков поедаемых видов растений во время пастьбы у прирученных или домашних животных (овца, сайгак) (Абатуров, 1997; 1998).

Использование микрогистологического кутикулярно-ко-прологического анализа основано на учете в фекалиях животных фрагментов эпидермальной ткани растений и ее наружного образования – кутикулы. Кутикула по своему химическому составу является производной специфических высокомолекулярных насыщенных и ненасыщенных жирных оксикислот и отличается высокой стойкостью к внешним воздействиям, к кислотам, в том числе к пищеварительным ферментам. Она слабо усваивается в процессе пищеварения и после прохождения через пищеварительный тракт остается в неизменном количестве, близком к исходному. Эпидермальные ткани вместе с кутикулой обладают видоспецифическими особенностями структуры, что позволяет идентифицировать видовую принадлежность фрагментов растений в образцах фекалий, а их подсчет дает возможность оценить их количественное соотноше-

Таблица 2. Определение состава потребленных животными растений методом кутикулярно-копрологического анализа, и расчет содержания органогенного кремния и лигнина в рационе пасущихся сайгаков и овец на естественном степном пастбище.

Растения	Сайгаки, 28.08–03.09.1996			Овцы, 30.09–5.10.2000		
	Доля рас- тения в рационе, %	Содержание <i>Si</i> , %		Доля рас- тения в рационе, %	Содержание лигни- на, %	
		в рас- тении	в раши- оне		в расте- нии	в раши- оне
Житняк гребен- чаторый	1±0,7	2,0	0.02.	42±3,8	20,14	8.45
Мятлик лукович- ный	0	—	—	19±1,6	19,0	3.61
Овсяница борозд- чатая	0	—	—	11±1,6	18,31	2.01
Прутняк простер- тый	60±9,8	0,72	0.43	2±0,28	18,14	0.36
Грудница воло- систая	19±6,7	0,79	0.15	1.0	17,44	0.17
Полынь австрий- ская	6±2,7	0,63	0.04	1.0	20,17	0.20
Солянка листвен- ничная	4±1,5	0,83	0.03	2±0.28	17,41	0.34
Солянка красная	0	—	—	1.0	19.11	0.19
Горец отклонен- ный	2±2,0	1,23	0.02	11±3,3	18.11	1.99
Люцерна степная	2±0,7	0,44	0.01	0	—	—
Лебеда Оше	0	—	—	3±1,8	19.32	0.58
Кермек Гмелина	3±0,6	0,69	0.02	0	—	—
Петросимония однотычинковая	0	—	—	2±0,3	21.07	0.42
Лапчатка двувиль- чатая	2±1.8	0,51	0.01	0	—	—
Спирея зверобое- листная	1	0.81	0.01	2±0,4	19.53	0.39
Ромашник тысячел- истниковый	0	—	—	3±0,2	21.14	0.63
Всего в рационе (средневзвешен- ное)	100	—	0.75	100	—	19.34

ние. Количество учтенных фрагментов кутикулы потребленных видов растений отражает массовую долю каждого из них в потребленном корме (табл. 2).

Применение этого метода требует создания атласа фотографий клеточной структуры всех или основных видов и частей растений на исследуемом пастбище. Такой атлас необходим для идентификации кутикулярных фрагментов растений из анализируемых образцов фекалий животных. С этой целью используются уже существующие атласы для разных географических природных областей (Розенфельд, 2011; Джапова и др., 2019).

Более прост и удобен для оценки состава и соотношения потребляемых растений их визуальный учет по числу щипков пасущихся домашних или прирученных диких животных. Он достаточно и полно характеризует видовой состав рациона. Однако количественная характеристика соотношения поедаемых видов этим методом во многих случаях менее точна. Части растений, захватываемые при одном щипке, у разных видов трав неодинаковы по объему и массе. У некоторых растений одним щипком животное скусывает целый стебель (люцерна, например, у сайгаков) и долго его разжевывает, тогда как у других скусываются лишь верхушки или отдельные листья быстрыми мелкими щипками. Кроме того, при визуальном учете из результатов исключается ночная пастьба, которая по составу кормов может отличаться от дневной. По этой причине количественный учет рациона микрогистологическим методом по составу кутикулярных фрагментов растений в фекалиях лишен указанных недостатков и, очевидно, дает более точные результаты.

В итоге, процентное содержание каждого растения в рационе и их химический состав, в частности концентрация кремния и лигнина в поедаемых растениях, позволяет рассчитать среднее содержание этих веществ в рационе в целом (табл. 2), а с учетом содержания кремния или лигнина в фекалиях, как будет показано ниже, – определить переваримость рациона.

### **Избирательность питания**

Большое многообразие кормовых растений, неоднородных по своему пищевому качеству, накладывает отпечаток на кор-

мовую привлекательность разных видов растений и типов растительных сообществ для животных с разной пищевой специализацией, а отсюда и на выбор потребляемых растений и, в итоге, на выбор местообитаний. С целью количественных оценок предпочтения в выборе кормовых растений применяется широко используемый показатель избирательности питания, который в своей основе представляет собой отношение доли растения в составе рациона животного к доле этого же растения в надземной фитомассе пастбища:

$$E = r / p,$$

где  $E$  – показатель избирательности (предпочтения),  $r$  – доля данного вида в рационе,  $p$  – его же доля в травостое на пастбище. Понятно, что если это отношение  $>1$ , то растение поедается избирательно и предпочитается, а при отношении  $<1$  животные избегают его. Впервые этот расчет был применен для оценки избирательности питания рыб (Шорыгин, 1939; Ивлев, 1955;). В дальнейшем для удобства анализа данных, для учета влияния на избирательность питания внешних физических факторов, доступности разных видов корма, кормового поведения животных и т.д. расчет избирательности был усложнен и модернизирован. Среди разных предложенных формул для расчетов индекса избирательности ( $E$  или  $D$ ) чаще используются уравнения Ивлева (1955) и Джекобса (Jacobs, 1974):

$$E = (r - p) / (r + p);$$

$$D = (r - p) / (r + p - 2rp).$$

Позднее проведенный анализ разных формул расчета избирательности показал, что в условиях естественных сложных по структуре природных пастбищ (в отличие от опытов с рыбами в экспериментальных сосудах и аквариумах) с большим числом взаимодействующих видов растений и пасущихся животных, с громадным набором физических факторов среды, разнообразием видов пасущихся животных и их поведенческих форм, предельно усложняющих весь комплекс трофических связей животных и растений, эти формулы не способны адекватно и точно оценить выбор животным кормовых растений и реальную избирательность (Johnson, 1980; Loehle, Rittenhouse, 1982). Следует признать, что в этих случаях более пригоден и оправдан

упрощенный, но зато более реальный расчет избирательности, изначально предложенный Шорыгиным (1939), а позднее применяемый для оценки выбора кормов крупным рогатым скотом и лошадьми на заболоченных луговых пастбищах во Франции, горными овцами на пастбищах Шотландии (Menard et al., 2002; Hunter, 1962). Он реальнее, хотя и обобщенно, отражает характер отношений животных с растительностью в условиях сложной естественной структуры пастбищной растительности и неустойчивой поведенческой и многовидовой пастьбы животных.

### Определение переваримости потребленного корма

При экспериментальной работе с прирученными сайгаками первоначально использовали классический балансовый метод определения количества потребляемого корма *in vivo* по разности между массой даваемого корма и его несъеденного остатка, а коэффициента переваримости – по процентной доле массы непереваренных остатков (фекалий). Для этого были использованы обменные клетки (рис. 1), которые позволяли проводить



Рис. 1. Оценка питания ручных сайгаков при содержании животных в обменных клетках (1980 г., Джаныбек, Уральская обл.).

все необходимые количественные измерения потребления, переваримости корма и метаболизма животных (Абатуров и др., 1982). Однако полученные результаты послужили свидетельством непригодности применения обменных клеток, как и вообще кормления животных в стойле, для получения точных количественных показателей питания животных. Животные в клетке и в стойле вынужденно поедают кормовой субстрат, далекий от естественно поедаемого на пастбище. В частности, при естественной пастьбе животные выбирают и отщипывают отдельные наиболее питательные части растения (листья, молодые побеги), тогда как в клетке и в стойле вынуждены поедать растение целиком вместе с грубыми частями. По этой причине одни и те же виды растений при кормлении животных в клетке (стойле) радикально различались по переваримости и по количеству потребленной массы. В дальнейшем во всех экспериментах, как будет отмечено ниже, для оценки показателей питания животных были применены другие, в том числе бесконтактные методы оценки питания животных в условиях естественной пастьбы. В частности для прирученных животных использовали калосборные мешки (рис. 2).

В настоящее время существует набор непрямых методов, позволяющих определять переваримость без прямого контакта с животным. Широко применяются, в частности методы определения переваримости *in vitro* путем использования искусственно приготовленных биохимических сред, которые имитируют переваривание корма в пищеварительном тракте, или *in vivo* по инертным (непереваримым) химическим компонентам, естественно содержащихся в потребляемом растительном материале. Техника определения переваримости *in vitro* в настоящее время хорошо отработана и широко применяется. В лабораторных условиях для этого готовятся биохимически активные искусственные смеси, состоящие из буфеоного раствора с набором химических реагентов, пищеварительных реагентов или заранее извлеченного инокулята рубцовой жидкости. Эти смеси по своему составу и активности имитируют ферментативную среду пищеварительного аппарата жвачных (Tilley, Terry, 1963; Попов, Рыбин, 1983; Бойко, Скларов, 1985). После последовательной инкубации в полученных смесях предваритель-

но подготовленного (измельченного) исследуемого кормового образца устанавливается степень ферментации, отражающая коэффициент его переваримости. Однако этот метод, по сути, относится к лабораторной технике исследования и лишь весьма приближенно отражает пищеварение в условиях естественной



Рис. 2. Оценка питания сайгаков на естественном степном пастбище в условиях вольной пастьбы с использованием калосборных сетчатых мешков (Джаныбек, Волгоградская и Западноказахстанская области, 1996–2003 гг.).

пастьбы (Robbins, 1993). Кроме того, нужно учитывать, что пищеварительный процесс в реальности, помимо желудочно-кишечной ферментации, включает переработку корма в ротовой области (слюна, жвачка), эндогенный синтез белка из мочевины и т.д. Очевидно, метод *in vitro* не способен отражать истинную переваримость в естественных природных (полевых) условиях при работе с вольно пасущимися животными.

При использовании метода инертных индикаторов *in vivo* в качестве индикаторов переваримости при кормлении животных обычно применяются слабопереваримые (инертные) химические соединения (окись хрома, окись железа, сульфат бария), которые в определенном количестве добавляют и перемешивают с массой испытуемого корма. Относительная доля этих непереваривающихся соединений в кале животных служит оценкой переваримости корма. По сути дела, этот вариант метода требует искусственно приготовленного корма и не отражает особенностей питания животных в естественной среде обитания.

Между тем в качестве инертных индикаторов давно известны естественно содержащиеся в кормовых растениях инертные слабопереваримые минеральные и органические химические вещества (*Si*, *Fe*, лигнин и др.), которые позволяют оценивать переваримость естественных пастбищных кормов у свободно пасущихся животных. На основе использования в качестве индикаторов (маркеров) переваримости таких естественно содержащихся в растениях инертных (слабопереваримых) веществ в свое время был предложен специальный метод (Bergeims method) определения коэффициента переваримости корма и его отдельных питательных компонентов (Bergeim, 1926; Heller et al., 1928; Gallup, 1929; Streeter, 1969; Овсянников, 1976). Его применение основано на оценке соотношения количества естественных маркеров в поедаемом корме и в выделяемых непереваренных остатках (фекалиях) животных. В качестве таких маркеров инертных веществ первоначально использовались слабо усвояемые организмом минеральные элементы (*Fe*, *Si*). Однако впоследствии от их использования для измерения переваримости пришлось отказаться. Применению минеральных элементов (*Fe*, *Si*) в качестве индикаторов переваримости препятствовало загрязнение пастбищного корма почвенными частицами, кото-

рые нарушали истинное содержание этих элементов в корме и искажали получаемые значения переваримости (Ефимов, 1935; Пшеничный и др., 1935; Gallup et al., 1945; Streeter, 1969). Специальные оценки показали, что, например, на луговых пастбищах Эфиопии у зебр (*Equus burchelli* Gray.) с потребленным кормом поступает 1.5% почвенных минеральных частиц, т.е. около 100 г в сутки, у антилопы хартбиста (*Alcelaphus buselaphus* Pall.) – до 3% (Б.Д. Абатуров, М.Ю. Абатуров, 1993). Использование минеральных инертных индикаторов в данном случае сдерживалось отсутствием в то время методов химического анализа, позволяющего отделить минеральные элементы, содержащиеся в растительном материале в органической форме, от посторонних кристаллических форм, поступающих с почвой. Для разделения требовались специальные методы химического анализа (Streeter, 1969).

Так или иначе, но среди выше перечисленных методов оценки переваримости кормов диких млекопитающих на природных пастбищах именно этот метод при наличии необходимой техники химического анализа наиболее пригоден для измерения переваримости вольнопасущихся животных. По этой причине после специальной доработки химического анализа он был использован нами в качестве основного метода для изучения питания животных на естественных природных пастбищах (Колесников, Абатуров, 1997; Абатуров и др., 2003).

Большое количество исследований для оценки переваримости корма было посвящено использованию другого инертного (непереваримого) химического соединения – лигнина в качестве индикатора переваримости (Ellis et al., 1946; Thomas, Armstrong, 1949; Ely et al., 1953; Balch et al., 1954;). Результаты таких исследований оказались также противоречивыми, и в итоге сформировалось неоднозначное отношение к этому методу. Лигнин – сложное многокомпонентное органическое соединение, состав и структура которого в разных образцах растительного происхождения (зеленая вегетативная масса, плоды, ветошь, сено, древесина и т.д.) неодинаковы, и которое в каждом случае требует отдельных методов определения (Stevens, Nord, 1952; Фрейденберг, 1960; Абатуров, Колесников и др., 1997). Можно полагать, что неодинаковой структурой обладает также и лигнин потребленного

корма и соответствующих ему непереваренных остатков. Об этом свидетельствует сравнительный анализ растворимой в диоксане фракции лигнина из корма (трава тимофеевки и ежи сборной) и фекалий овец (Kondo et al., 1998). Оказалось, что лигнин фекалий имеет более низкий молекулярный вес, содержит больше сирингиллпропаноидных звеньев и намного меньше связанных фенольных кислот и полисахаридных остатков. Таким образом, лигнин частично разлагается в процессе пищеварения. Все это объясняет неоднозначность результатов переваримости, получаемых с использованием лигнина (Streeter, 1969). Совершенно очевидно, что использование лигнина в качестве маркера переваримости также нуждается в совершенствовании и уточнении методов его химического анализа.

**Химический анализ органических форм кремния.** Химический анализ органических форм кремния при работе с растительным материалом в наших исследованиях был разработан на основе стандартного метода (Марченко, 1971) и представляет собой специальный метод химического анализа кремния без озоления исследуемого материала, который учитывает лишь органические формы кремния, входящие в состав растительной органической ткани (Колесников, Абатуров, 1997; Колесников, 2001; Гинс и др., 2012)<sup>1</sup>. Для определения концентрации кремния вместо общепринятого валового анализа в этом случае использован колориметрический метод кремнемолибденовой сини в применении к биологическим объектам (King et al, 1955; Марченко, 1971). Впервые этот метод анализа кремния как показателя переваримости был использован для определения переваримости корма у овец (Jones, Handreck, 1965). Главное преимущество этого метода заключается в том, что он учитывает только гидролизуемые соединения кремния, включенные в растительную органику и являющиеся ее частью. Все посторонние включения кристаллического и аморфного кремния, попадающие в корм с частичками почвы и пылью, а также фитолиты из анализа исключаются и тем самым не могут влиять на результаты определения переваримости. Навески корма и фекалий (0.5–1.0 г тонко растертого материала) экстрагируются в 50

<sup>1</sup> Ниже приведенные описания химических анализов (кремний, лигнин) подготовлены М.П. Колесниковым – автором этих метоов

мл азотной кислоты (10мин при кипячении), чтобы гидролизом растительных тканей освободить химически связанную кремнекислоту. Из кислого гидролизата отбирают аликвоты 1.5 мл (при содержании *Si* в материале 1,5–2.4%) или 2.5–3.0 мл (если ожидаемое количество *Si* составляло 0.4–1.5%). Избыток HNO<sub>3</sub> нейтрализуют 25% аммиаком и выдерживают раствор при pH 8.0 (5 мин при 80 °C) для растворения минеральных коллоидов. Указанная предосторожность позволяет избежать потерь за счёт частичного перехода освобожденного гидролизом кремния в колloidное состояние. Затем к раствору прибавляют 1.53 мл 96% H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> и доводят общий объём водой до 15.0 мл. Дальнейшие определения *Si* выполняются фотометрическим методом кремнемолибденовой сини (Колесников, Абатуров, 1997; Гинс и др., 2012). Отфильтрованный и высушенный осадок обесцвечивают перекисью водорода, растворяют в 2 н. серной кислоте с добавлением 10% раствора молибдата аммония, доводят до pH 1.5 (содой или серной кислотой) и экстрагируют изоамиловым спиртом. После прибавления к органическому экстракту хлорида олова (50% раствор SnCl<sub>2</sub> · H<sub>2</sub>O в соляной кислоте) и эфира с изоамиловым спиртом определяют оптическую плотность полученного голубого раствора при 750 нм относительно аналогичного экстракта холостого опыта. Холостой опыт на чистоту реактивов проводится точно так же, но без навески исследуемого материала. Стандартный раствор кремния для построения калибровочного графика получают сплавлением двуокиси кремния с содой в платиновом тигле, а сам график строят по стандартным растворам с известным содержанием *Si* (Марченко, 1971). График на рис. За позволяет устанавливать содержание кремния в мг/мл в фотометрируемом растворе, а график на рис. 3б – содержание кремния в % в анализируемом образце (если его навеска составляет 0.5 г).

Описанным методом определяется сумма растворимого (минерального) и органогенного (химически связанного с органическим веществом растительных тканей) кремния. Тем самым исключается попадание в анализ кристаллических форм кремния (из опала растительных фитолитов, почвенных частиц и пыли), которые обычно искажают результаты определения переваримости.

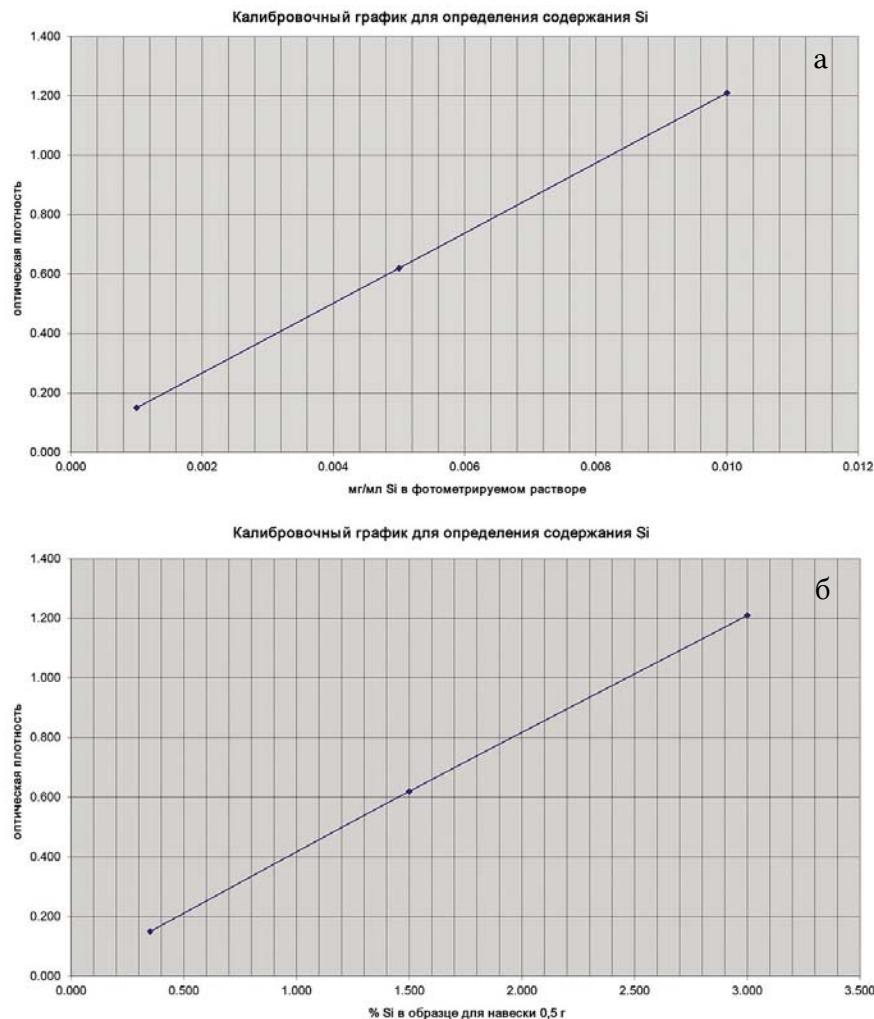


Рис. 3. Калибровочные графики для определения содержания органических форм кремния в мг/мл в фотометрируемом растворе (а) и в анализируемом образце в % при его навеске 0,5 г (б).

**Химический анализ лигнина.** При определении переваримости с использованием лигнина в качестве маркера для анализа содержания лигнина применяется метод Класона (в модификации для травянистого материала), основанном на удалении нелигниновых соединений гидролизом образца 72%-ной  $H_2SO_4$  с последующей конденсацией лигниновых компонентов с формалином (Арасимович, Ермаков, 1987). В процессе исследований в мето-

*Таблица 3. Содержание лигнина и органогенного кремния (% к абс. сухой массе) в потребленных растениях и фекалиях животных (Абатуров и др., 2003).*

Животное	Пол	Кормовое растение	<i>n</i>	Кремний		Лигнин
				Корм	Фекалии	
Сайгаки	Самец	Лагутатарский (листья, побеги)	3	1.37 ± 0.08	3.06 ± 0.22	18.2 ± 0.48
	Самец	Вяз мелколистный (листья)	3	0.41 ± 0.03	0.93 ± 0.07	10.3 ± 0.47
	Самка	То же	3	0.41 ± 0.03	1.00 ± 0.06	10.3 ± 0.47
Овцы	Самки	Вяз мелколистный (побеги с листьями)	5	1.02 ± 0.04	2.33 ± 0.01	—
	Самец	Зеленые злаки (пырей) и осоки	4	1.61 ± 0.03	3.35 ± 0.07	19.19 ± 0.17
	Самка	То же	4	1.61 ± 0.03	3.34 ± 0.06	19.19 ± 0.17
Лошадь Пржевальского	Самец					39.66 ± 0.24
	Самка					40.20 ± 0.36

дику анализа были внесены изменения, касающиеся длительности экспозиции образца в  $H_2SO_4$ . Время экспозиции было сокращено до 20 ч (вместо 24 ч по методике), так как более длительное воздействие кислоты приводит к заниженным результатам для фекалий вследствие частичного разрушения лигнина, переработанного в желудочно-кишечном тракте животного (Абатуров и др., 1997). Из образцов предварительно удаляли липиды, дубильные вещества и растворимые углеводы обработкой водой (при 80 °C) и 1%-ной HCl (3 ч при кипении).

#### *Расчет переваримости.*

При свободной пастьбе на естественном пастбище рацион животного включает разные виды растений с различающейся концентрацией используемых маркеров (кремний, лигнин). Для расчета переваримости рациона необходимо знать усредненную величину используемого маркера в рационе и в фекалиях. Для этого, зная концентрацию используемых маркеров (кремний, лигнин) в потребленных растениях (см. табл. 2) и в фекалиях (табл. 3), рассчитывается процентное соотношение лигнина или кремния в потреблен-

ном корме и в фекалиях, которое служит показателем степени усвоения (коэффициента переваримости) корма в процессе его прохождения через пищеварительный тракт. При использовании указанных методов переваримость сухого вещества корма ( $D, \%$ ) и отдельных питательных веществ ( $D', \%$ ) рассчитывается по формулам:

$$D = (1 - v/f) \times 100;$$
$$D' = 100 - (100 \times v/f \times a/b),$$

где  $v$  и  $f$  – содержание лигнина или кремния соответственно в корме и в фекалиях,  $a$  и  $b$  – содержание исследуемого питательного вещества соответственно в фекалиях и в корме.

Совершенно очевидно, что насколько более фекалии превосходят потребленный корм по концентрации маркеров, настолько выше переваримость корма. Действительно, химический анализ показывает, что концентрация как лигнина, так и кремния в фекалиях исследованных животных во всех случаях значительно (более, чем в 2 раза) выше, чем в потребленном растительном корме. Как и следовало ожидать, их содержание в различных видах корма существенно различалось: концентрация кремния изменялась от  $0.41 \pm 0.03\%$  (в листьях вяза) до  $1.61 \pm 0.03\%$  (в злаках и осоках), лигнина – соответственно от  $10.3 \pm 0.47$  до  $19.2 \pm 0.17\%$  (табл. 3). Параллельно менялось содержание кремния и лигнина в фекалиях разных животных: кремния от  $0.93 \pm 0.07$  (у сайгаков при кормлении листьями вяза) до  $3.35 \pm 0.07$  (у лошадей при кормлении злаками и осоками), лигнина соответственно от  $23.7 \pm 0.28$  до  $40.2 \pm 0.36\%$ , что в итоге отражается на коэффициенте переваримости корма.

**Возврат с фекалиями и переваримость потребленных кремния и лигнина.** Для проверки степени усвоения кремния и лигнина в процессе пищеварения и для оценки их пригодности в качестве индикаторов переваримости необходимо подтверждение их инертности (степени переваримости), т.е. полноты их возврата с фекалиями, для чего выполнена оценка их усвоения в процессе пищеварения стандартным балансовым методом и определен возврат поглощенных кремния и лигнина с фекалиями. Определения проведены на ручных сайгаках и аборигенных овцах в Северном Прикаспии (Абатуров и др., 1997, 2003) и

*Таблица 4. Суточное потребление с кормом и возврат с фекалиями сухого вещества, органогенного кремния и лигнина (Абатуров и др. 2003)*

Животное	Пол	Кормовое растение	Сухое вещество		Кремний		Лигнин	
			Потребление, г	Выделение, г	Потребление, г	Выделение	Потребление, г	Выделение %
Сайгаки	самец	Латук татарский (листья, побеги)	756	338	10.4	10.3	99.5	137.7
	самец	Вяз мелколистный (листья)	1047	450	4.3	4.2	97.7	107.5
Овцы	самка	То же	968	391	3.97	3.93	99.5	99.6
	самка	Вяз мелколистный (побеги с листьями)	1076	461	10.97	10.78	98.3	—
Лошадь Пржевальского	самка	То же	1238	506	12.63	11.73	92.9	—
	самец	Зеленые злаки (пырей) и осоки	11440	5865	184.2	196.5	106.7	2195
		То же	8543	4390	137.5	146.6	106.6	1639
							1741	106.2

на лошади Пржевальского в вольерных условиях Биосферного заповедника «Аскания–Нова» (Позднякова и др., 2011). Опыты с сайгаками выполнены в августе 1995 г., с овцами – в начале октября 2000 г., с лошадью Пржевальского – в конце мая – начале июня 1996 г. Во всех случаях исследования проведены на двух животных (у лошади Пржевальского и сайгаков – самец и самка, у овец – самки) в условиях стойлового (или вольерного) содержания. Учетный период продолжался 5 суток, ему предшествовал подготовительный (2 суток). Корм давался вволю, при этом для обеспечения постоянства содержания кремния и лигнина в рационе в каждом случае использован однородный по составу корм. У сайгаков в одном варианте кормом служили вегетирующие побеги и листья латука татарского (*Lactuca tatarica*), в другом – листья вяза мелколистного (*Ulmus rufnila*). Согласно ранее проведенным исследованиям оба вида относятся к предпочтаемым сайгака-

ми кормам (Абатуров и др., 1982). Овец в течение опыта кормили молодыми побегами с зелеными листьями вяза мелколистного. В обоих случаях выбор вида корма определялся возможностями обеспечить животных необходимым количеством хорошо поедаемого однотипного корма. Лошади были обеспечены свежескошенной осоково-злаковой зеленой травой (Позднякова и др. 2011). Количество съеденного корма было пересчитано на сухую массу, для чего определена влажность даваемого корма и несъеденного остатка путем сушки в сушильном шкафу при 90 °С до постоянного веса. Сбор фекалий в процессе этого опыта у сайгаков и овец проведен с помощью калосборных сетчатых мешков, навешиваемых на животных на весь период опыта. Фекалии извлекались из мешков несколько раз в сутки и взвешены после сушки при 90 °С в термостате до постоянного веса. В опытах с лошадьми Пржевальского фекалии были собраны с пола (земли), взвешены и после сушки образца в термостате и пересчитаны на сухой вес. В дальнейшем в образцах съеденного корма и фекалий определены содержание лигнина и суммы растворимого и органогенного кремния, рассчитаны степень возврата этих веществ с фекалиями, их усвоение и переваримость сухого вещества.

Определение абсолютного количества этих веществ в суточной массе потребленного корма и выделенных фекалиях показало, что они практически не усваиваются в процессе пищеварения и, как правило, в близком к исходному количестве возвращаются с фекалиями (табл. 4). Возврат кремния у сайгаков изменялся в пределах 97.7–99.5%, у овец – 92.9–98.3% от потребленного. Возврат лигнина у сайгаков не был столь же однороден: в двух случаях он составил 98.1 и 98.3 %, в одном – 92.9%. У лошадей выделение как кремния, так и лигнина несколько превышало потребление с кормом (106.6–107.4%), что скорее всего связано с ошибками определения уровня потребления корма и выделения фекалий у полудиких лошадей при их стойловом содержании. Это особенно касается трудностей учета фекалий в стойле, что приводит к занижению их количества. Следует отметить, что такие же завышенные величины возврата лигнина были получены в других исследованиях, проведенных на различных сельскохозяйственных животных (Ellis et al., 1946; Ely et al., 1954; Streeter, 1969 и др.).

Следует еще раз отметить, что возврат кремния с фекалиями при химическом анализе образцов стандартным методом (с озолением образца) часто оказывается сильно завышенным. Так в опытах с овцами и бычками его выделение во многих случаях было значительно выше (на 10% и более), чем потребление (Ефимов, 1935; Gallup et al., 1945; Jones, Handreck, 1965). Считается, что такой результат вызван дополнительным поступлением кремния в корм с почвой и пылью. В то же время, если опыт проводился в условиях, когда загрязнение почвой было исключено, превышения выделения кремния над потреблением не наблюдалось. Характерно, что при использовании метода, исключающего попадание кристаллического кремния почвы, возврат кремния по данным опыта с овцами был близок нашим данным (96.5–100%) (Jones, Handreck, 1965).

**Сравнение переваримости, определенной разными методами.** Коэффициенты переваримости, полученные тремя сравниваемыми методами (балансовым, по лигнину и по кремнию) близки между собой. Максимальная разница между величинами переваримости отдельных кормовых растений, полученными балансовым методом и по кремнию, у всех исследованных животных не превысила 3.2%, балансовым методом и по лигнину – 3.6% (см. табл. 5). При этом наибольшие различия наблю-

Таблица 5. Переваримость корма (%), определенная разными методами (Абатуров и др. 2003)

Животное	Пол	Кормовое растение	Балансовый метод	Метод инертных индикаторов	
				Кремний	Лигнин
Сайгаки	Самец	Латук татарский (листья, побеги)	55.4	55.2	54.7
	Самец	Вяз мелколистный (листья)	57.2	56.1	55.9
	Самка	То же	59.8	56.7	58.5
Овцы	Самка	Вяз мелколистный (побеги с листьями)	57.1	56.4	–
	Самка	То же	59.1	56.0	–
Лошадь Пржевальского	Самец	Зеленые злаки (пырей) и осоки	48.7	51.9	52.3
	Самка	То же	48.6	51.8	51.6

дались у лошади Пржевальского, что связано с отмеченными выше трудностями проведения кормового опыта при стойловом содержании этих животных.

Таким образом, исследования показали, что животные, если и усваивают кремний и лигнин, то в очень небольшом количестве, их основная масса практически полностью выделяется наружу с фекалиями. Все это дает возможность использовать лигнин и кремний в качестве индикаторов переваримости растительных кормов при условии применения описанных выше модифицированных методов их химического анализа.

### **Определение количества потребленного корма**

Для определения массы потребляемого корма пасущимся животным необходимо знать количество откладываемых непереваренных остатков (фекалий). При работе с домашними или прирученными дикими млекопитающими наиболее прост и надежен учет выделения фекалий калосборными сетчатыми мешками, навешиваемыми на пасущихся животных (см. рис. 2).

Совсем иначе учитывается отложение фекалий дикими вольноживущими млекопитающими. Очевидно, первые оценки количества потребленного корма диким млекопитающим в естественной среде обитания, рассчитанные по количеству выделенных фекалий, были выполнены О.И. Семеновым-Тян-Шанским (1948). Путем зимнего тропления суточного наследа лосей (*Alces alces L.*) в Лапландском заповеднике (Кольский полуостров) он определил вес отложенных за сутки фекалий и, учитывая переваримость корма у жвачных копытных (по литературным данным для жвачных), оценил суточное потребление корма в естественных природных условиях. Таким же способом было определено выделение фекалий вольноживущими зубрами на Кавказе (Северо-Осетинский заповедник) в зимний период (Казьмин, Смирнов, 1992). Однако применение этого способа в летнее время исключено. Непригоден и непосредственный сбор фекалий при прямом визуальном наблюдении за пасущимися животными в темное время суток. Поэтому суточную массу откладываемых фекалий нами предложено оценивать путем определения суточного числа дефекаций и средней массы фекалий за одну дефекацию. Число дефекаций устанавливается

путем хронометрирования интервала между последовательными дефекациями при непрерывном наблюдении за отдельно пасущимся животным. По среднему интервалу между дефекациями рассчитывается число дефекаций в сутки. Этот метод был впервые применен для оценки суточной массы откладываемых фекалий дикими вольноживущими зебрами и газелями в национальном парке Нечиссар в Эфиопии (Abaturov et al., 1995; Абатуров и др., 1996). Наблюдения в этом случае вели с расстояния не далее 100 м от пасущегося животного, поведение животных при этом оставалось естественным. Длительность наблюдений различалась, но не превышала 12 ч (от рассвета до наступления темноты). Для определения среднего веса фекалий их собирали сразу же после каждой дефекации у животного, находящегося под наблюдением, определяли вес их свежей массы и одновременно отбирали образец для определения влажности и последующего пересчета отложенных фекалий на абсолютно сухую массу путем сушки при 90 °C до постоянного веса. Этот же образец использовали в дальнейшем для химического анализа. Следует помнить, что для отбора и сушки образцов следует использовать водонепроницаемый материал (алюминиевые или стеклянные сосуды, бюксы, чашки Петри, алюминиевую фольгу и проч.), в противном случае при использовании бумажных пакетов растворимые химические соединения (кремний, лигнин) из влажного помета животных, впитываются и остаются в стенах пакета, что заметно снижает их содержание в анализируемом образце фекалий. Суточное выделение фекалий у зебр, газелей, у лошади Пржевальского и остальных подопытных копытных рассчитывали по числу дефекаций за сутки и среднему весу фекалий за одну дефекацию. В частности интервал между дефекациями у лошади Пржевальского равнялся 127 мин, у зебр – 94, у газелей – 161 мин, т.е. число дефекаций в сутки у животных составило соответственно 11; 15 и 9 (табл. 6). Средняя сухая масса фекалий (за одну дефекацию) у лошади Пржевальского 339 г, у зебр 270 г, у газелей 76 г. Таким образом, за сутки зебры откладывали 4,15 кг/особь фекалий (в сухой массе), лошади Пржевальского 3,86, газели – 0,67 кг/особь.

В итоге, полученные данные по суточному количеству выделяемых фекалий и переваримости потребляемого корма по-

Таблица 6. Определение суточного выделения фекалий вольнопасущимися взрослыми особями лошади Пржевальского (заповедник Аскания-Нова), зебры и газели Гранта (Национальный парк Нечиссар, Эфиопия). (Абатуров и др., 1996; Позднякова и др. 2011)

Животное	Интервал между дефекациями		Число дефекаций за сутки	Масса фекалий (сухой вес)			
	n	минуты		за 1 дефекацию		за сутки, кг/особь	
				n	г/особь		
Лошадь Пржевальского	12	126.6 ±12.2	11.4 ±1.1	15	339.0 ± 33.9	3.86 ± 0.34	
Зебра	28	93.6±6.9	15.4±1.1	55	269.7±11.2	4.15±0.35	
Газель Гранта	8	161,3±26.6	8.9±1.5	36	75.8±4.9	0.67±0.12	

Таблица 7. Определение суточного потребления корма пасущимися млекопитающими

Животное	Район обитания	Дата	Переваримость рациона, %	Суточное выделение фекалий, кг/особь (сухая масса)	Суточное потребление корма, кг/особь (сухая масса)
Сайгак	Степи северного Прикаспия	28.08–04.09.1996	67.4±3.5	0.38±0.01	1.17±0.12
Овцы	Степи северного Прикаспия	30.09–05.10.2000	51,8±0.05	0.73±0.04	1.51±0.05
Газель Гранта	Луга Эфиопии	6.09–0.12.1991	60.9±5.9	0.67±0.12	1.71±0.31
Зебра	Луга Эфиопии	06.09–10.12.1991	42.4±4.9	4.15±0.35	7.2±0.62
Лошадь Пржевальского	Степи Аскания-Нова	06.06–08.06.1996	53.0±0.27	3.86±0.34	8.20±0.43

зволяют определить количество потребленного корма (табл. 7). Суточное потребление у свободно-пасущихся животных (C, г/особь, сухой вес) рассчитывается по формуле:

$$C = F \times 100 / (100 - D),$$

где F – суточное выделение фекалий (г/особь, сухой вес), D – коэффициент переваримости (%). Пасущийся сайгак на естественном пастбище в полупустыне потреблял 1170 г растительной

массы в сутки при переваримости корма 67%, овцы там же – 1500 г с переваримостью 52%, газели на луговом пастбище в Национальном парке Эфиопии – 1700 г с переваримостью 61%, зебры там же – 7,2 кг с переваримостью 42 %, лошадь Пржевальского в степях Аскания-Нова – 8,2 кг с переваримостью 53% (табл. 7).

Изложенные методы количественной оценки показателей питания свободнапасущихся млекопитающих не требуют непосредственного контакта с животными и позволяют оценивать основные показатели питания: состав потребляемых растений, их переваримость, количество потребляемого корма и, в итоге, обеспеченность кормом, баланс энергии и питательных веществ у животных при свободной пастьбе в естественной среде их обитания.

Среди большого количества непрямых методов оценки переваримости давно применяется определение переваримости с помощью инертных веществ (лигнина, кремния и др.), химически связанных с органическим веществом в тканях кормовых растений. Использование модифицированного анализа кремния, который оценивает лишь органогенный кремний, включенный в органический материал растительных тканей, позволяет исключить ошибки, вызываемые загрязнением корма кристаллическим (минеральным) кремнием из окружающей среды, поступающим с почвой, пылью. Кроме того, модернизация химического анализа лигнина в кормовых растениях и фекалиях животных повышает точность результатов в растительных образцах разного происхождения.

Количество кремния или лигнина, потребленного с кормом и выделенного с фекалиями, различается незначительно, т.е. эти химические вещества в процессе пищеварения усваиваются в очень небольшом количестве и почти полностью выделяются с непереваренными остатками, что позволяет использовать их в качестве маркеров переваримости. Результаты определения коэффициента переваримости этими методами сходны с результатами, полученными традиционным балансовым методом. Соотношение величин лигнина или органогенного кремния в образцах поедаемого корма и в соответствующих ему фекалиях, собранных на местах пастьбы, отражают уровень переваримо-

сти поедаемой растительности у вольнотасуящихся животных.

Оценка суточного количества фекалий, выделяемых пасущимися животными с учетом переваримости потребленного ими корма, дает возможность установить суточную величину потребления растительности в условиях свободной пастьбы на естественном пастбище. В итоге такие данные позволяют получить основные качественные показатели питания пастбищных животных в конкретных условиях обитания.

## **РАСТИТЕЛЬНЫЕ КОРМОВЫЕ РЕСУРСЫ**

Положительный энергетический и материальный баланс у растительноядных млекопитающих, как уже отмечено выше, достигается в условиях полноценного питания, а оно в свою очередь непосредственно зависит от особенностей кормовой растительности на пастбище. Известна большая неоднородность питательной ценности растительной кормовой массы, диапазон которой меняется в огромных пределах: от высокопитательного органического материала, насыщенного легкоусвояемыми растворимыми углеводами (например, семена растений), до не-пригодного для усвоения без участия симбиотических микроорганизмов омертвевшего или одревесневшего растительного субстрата (ветошь травянистых растений, древесина), образованного устойчивыми к пищеварительным ферментам соединениями (целлюлоза, лигнин и др.). В целом обеспеченность пищей различных видов растительноядных млекопитающих зависит не только от обилия доступного корма в окружающей среде, но и не меньшей степени от питательной ценности (качества) кормовой растительной массы.

### **Физико-химические свойства и питательная ценность кормовой растительности**

Питательная ценность кормовой растительности связана с особенностями клеточной структуры растительного материала. Важнейшее значение принадлежит клеточной оболочке (клеточной стенке) и содержимому клетки (протоплазме). Клеточная оболочка образована трудно переваримыми углеводами, прежде всего целлюлозой и гемицеллюлозой, объединяемых понятием клетчатка. Она пронизана соединениями лигнина, кутина, солями кремнекислоты и кальция, которые придают клеточной стенке особую прочность и обеспечивает защиту клеточного содержимого растений. Клеточная стенка служит

основой формирования механических тканей (склеренхимы, колленхимы, склереидов), обеспечивающих прочность структурных органов растения. Клеточное содержимое (протопласт) представлено клеточной жидкостью с расположенным в ней органоидами и растворенными органическими и минеральными соединениями, в том числе растворимыми углеводами (сахароза, фруктоза, глюкозиды и т.д.), органическими кислотами, азотистыми соединениями (аминокислоты, алкалоиды), запасными веществами (крахмал, белки, жирные масла), являющимися основными источниками материального и энергетического питания животных.

Именно эти химические и механические параметры клеточной структуры растения формируют питательную ценность растительного корма, необходимую энергетическую и материальную обеспеченность животного, пригодность растительного материала для кормодобычи и переработки в процессе пищеварения. В свою очередь кормовые свойства растительного материала зависят от количества клетчатки с включенными в нее лигнином, соединениями кремния, кальция. Всем им свойственна значительная неоднородность в растительности пастбищ, что отражается на огромном разнообразии кормовых свойств и питательной ценности пастбищных растений. Наиболее различаются между собой по кормовому качеству семенные, древесно-кустарниковые и травянистые корма. Высокой кормовой ценностью, как известно, отличаются семенные (зерновые) корма, что связано с высоким содержанием в них растворимых углеводов (70–80%) и весьма низким – клетчатки (2–9%) (табл. 8).

Древесно-кустарниковые корма разделяются на несколько отдельных групп: ветки, листья, кора. Веточные корма (побеги без листьев) – основной корм лесных копытных в зимний период. Бросается в глаза прежде всего невысокое содержание в них протеина особенно зимой (не более 10%), относительно высокое содержание клетчатки (более 30%) и повышенное количество более питательных углеводов – БЭВ – до 50% и выше. Характерно, что в древесных и кустарниковых ветках, образованных в значительной степени одревесневшим растительным материалом, особенно велико количество лигнина (более 20%) – неусвояемой фракции растительных тканей.

Древесная и кустарниковая кора – распространенный корм многих млекопитающих – почти не отличается по количеству питательных веществ и кормовой ценности от живых веток (табл 8). У крупных деревьев используются только внутренние части коры – луб, одна из функций которого заключается в проведении и запасании пластических питательных веществ, и камбий с заболонью – новообразованным слоем древесины. Этот толстый насыщенный растворимыми углеводами слой живых тканей, даже если он расположен в комлевой части деревьев и надежно защищен твердой сухой коркой, активно используют в пищу многие виды млекопитающих, в частности лоси и зубры (Смирнов, 1986; Казьмин, Смирнов 1992), и особенно бобры, предварительно удаляющие грубую поверхностную корку (рис. 4 и 5).

Что касается травянистых кормов, то среди всего многообразия пастбищных трав основную кормовую массу образуют несколько семейств: злаковые (*Gramineae*), сложноцветные (*Compositae*), бобовые (*Leguminosae*), осоковые (*Cyperaceae*), маревые (*Chenopodiaceae*), зонтичные (*Umbelliferae*), крестоцветные (*Cruciferae*). По степени участия в травостое природных пастбищ первое место занимают злаки, на долю которых приходится около 25% всей учитываемой растительной кормовой массы (Ларин, Ларина, 1956). Злакам лишь немного уступают по массе сложноцветные, хотя в полупустынях и пустынях они составляют основу травостоя. Участие остальных из перечисленных семейств в кормовой массе не опускается ниже 2–3%. По питательной ценности указанные травы располагаются в следующем порядке. Наиболее питательны крестоцветные, бобовые и осоковые, за ними по убыванию следуют зонтичные, сложноцветные, маревые, злаки (Ларин, Ларина, 1956). Как видим, представители злаков, наиболее обильные по кормовой массе, оказываются на последнем месте по питательной ценности. Однако такие различия между видами разных семейств трудно улавливаются, так как маскируются сезонными изменениями химического состава и различиями между частями и органами растения. Разброс по биохимическому составу между видами внутри семейств и даже внутри отдельных видов в разные сезоны и в разных частях растения велик и перекрывает различия

Таблица 8. Химический состав кормовых растений (% на сухую массу)

Растение	Месяц	Фенофаза	Части растения	Сырой протеин	Сырой жир	Сырая клетчатка	БЭВ	Зола	Лигнин	Кремний
Семена (зерно)										
Ячмень	—	—	—	5.3-12.1	1.5-3.0	4.1-4.5	66.4-75.5	2.6-7.1	11.4	—
Пшеница	—	—	—	16.2-16.7	2.4-3.7	2.5-3.0	75.8-75.9	1.8-1.9	—	—
Рожь	—	—	—	14.0-14.6	1.8-2.2	2.4-2.5	78.6-79.7	2.0-2.1	—	—
Горох	—	—	—	25.0-25.4	1.6-2.2	4.9-6.2	62.6-65.4	2.8-3.2	—	—
Травы (семейство Злаки)										
Ковыль ( <i>Stipa capillata</i> )	Май	Кущение	Листья	16.9	3.9	26.4	44.9	7.9	—	1.67
Ковыль ( <i>Stipa grandis</i> ) Монголия	Сентябрь	Засыхание	Листья	10.43	2.43	32.19	45.84	9.11	18.04	1.43
Июль	Плодоношение	Листья	11.4	2.5	31.6	47.5	7.0	18.4	1.74	
Октябрь	Засыхание	Ветопль	9.7	2.4	32.5	47.5	8.5	22.4	1.89	
Декабрь	Зимний покой	Зеленые листья	11.1	2.5	32.1	46.2	8.1	—	1.84	
Апрель	Кущение	Листья	13.0	2.2	31.7	46.1	7.2	—	1.78	
Житняк пустынный ( <i>Agropyron desertorum</i> )	Июль	Засыхание	Зеленые листья	11.6	2.5	31.3	47.9	6.7	17.9	1.87
Ноябрь	Отава	Зеленые листья	9.8	2.5	32.1	46.7	8.7	19.7	1.92	

Травы (семейство Маревые)						
	Август	Плодоношение	Все растение	11.7	2.5	29.2
Рогач песчаный ( <i>Ceratocarpus arenarius</i> )	Август	Вегетация	Все растение	11.5	2.6	30.3
Бассия ( <i>Bassia sedoides</i> )	Август	Вегетация	Все растение	11.8	2.6	34.8
Прутняк простиртый ( <i>Kochia prostrata</i> )	Июнь	Вегетация	Верхушки	11.5	2.7	31.8
	Сентябрь	Цветение-плодоношение	Все растение	12.0	2.5	32.4
			Верхушки	12.7	2.6	33.2
Травы (семейство Крестоцветные)						
	Май	Бутонизация-цветение	Верхняя часть растения	14.1	2.8	30.5
Клоповник ( <i>Lepidium perfoliatum</i> )						45.8
Дескурайния ( <i>Descurainia Sophia</i> )	Май	Цветение	Верхняя часть растения	12.2	2.6	30.4
Травы (семейство Бобовые)						
	Май	Бутонизация	Все растение	17.6	2.9	28.4
Липперна степная ( <i>Medicago romana</i> )	Август	Плодоношение	Все растение	19.4	2.8	28.5

Травы (семейство Сложноцветные и Кермековые)

Грудница воло- систая ( <i>Galatella villosa</i> )	Июнь	Бутонизация	Верхушки	13.2	2.8	34.2	45.1	4.7	—	0.52
			Все расте- ние	12.9	2.7	36.5	41.9	5.9	—	0.97
Август	Цветение	Верхушки	12.9	2.5	36.9	41.9	5.8	—	0.79	
			Верхняя половина	12.4	2.8	34.1	43.7	7.1	17.1	0.91
Сентябрь	Плодоношение	Взрослое растение	14.1	2.6	29.2	48.8	5.4	—	1.14	
			Ювениль- ное расте- ние	13.1	2.6	31.1	46.0	7.1	—	0.87
Полынь австрий- ская ( <i>Artemisia austriaca</i> )	Декабрь	Зимний покой	Соцветия	12.1	2.5	30.7	48.6	6.0	—	0.82
			Листья	14.0	2.8	29.4	49.5	4.1	—	0.47
Кермек ( <i>Limonium sareptanum</i> )	Июнь	Бутонизация	Все расте- ние	11.4	2.6	33.4	44.4	8.2	—	1.22
			Молодые побеги	14.7	2.7	29.9	46.3	6.4	—	0.69
Сентябрь Цветение										

Деревья и кустарники								
	Июнь	Вегетация	Листья	18,2	—	—	—	24,8
Август	Вегетация	Ветви	11,12	2,33	29,40	49,10	8,05	19,57
Октябрь	Зимний покой	Ветви	9,75	1,30	29,25	51,50	8,43	18,73
Осина ( <i>Populus tremula</i> )	Декабрь Возраст 5-10 лет	Кора	9,33-9,17	2,27-2,30	29,14- 29,40	51,16- 51,74	7,70	20,80- 20,94
Октябрь	Возраст- 50 лет	Луб (внутренний слой коры)	9,11	2,12	31,70	47,92	9,15	21,14
Октябрь	Возраст- 50 лет	Камбий	8,90	2,24	31,85	48,46	8,55	21,25
Октябрь	Зимний покой	Ветви	9,43- 10,04	1,40-1,42	29,50-	51,33	7,90- 8,34	19,21- 19,33
Февраль	Зимний покой	Ветви	10,43	2,12	30,21	48,12	9,12	20,55
Август	Вегетация	Ветви	10,14	2,42	30,12	49,77	7,55	18,84
Ива козья ( <i>Salix caprea</i> )	Декабрь Зимний покой	Кора веток и стволика, молодые растения, диаметр – 1; 3; 5; 10 см	8,75-9,14	2,17-2,25	29,85- 30,17	51,61- 52,03	6,92- 7,20	20,25- 20,34
Август	Вегетация	Листья	16,0	—	—	—	—	18,4
Береза ( <i>Betula</i> <i>papyrifera</i> )	Август	Ветви	11,24	2,30	30,23	48,20	7,94	20,04
	Февраль	Зимний покой	Однолет- ние ветви	6,9	—	—	—	23,1
	Февраль	Зимний покой	Ветви	11,04	2,23	30,40	47,81	8,52

Ольха	Февраль	Зимний покой	ветви	10.17	2.27	31.87	46.58	9.11	19.14	1.14
Крушинка ломкая ( <i>Frangula alnus</i> )	Март	Зимний покой	Ветви	8.2	2.1	34.1	46.4	9.3	20.4	1.27
Август	Вегетация			10.27	2.51	30.10	49.68	7.44	19.41	1.07
Вяз мелколист- ный ( <i>Ulmus pumila</i> )	Август	Вегетация	Листья	12.8	5.2	8.4	68.3	13.7	—	—
Октябрь	Вегетация	Ветви с зелеными листьями	9.2-9.3	2.0-2.1	32.1-33.5	47.4-48.7	7.1-7.8	—	0.94- 1.09	
Ильм ( <i>Ulmus glabra</i> )	Февраль	Зимний покой	Ветви	9.33	2.30	30.04	49.22	9.11	20.21	1.30- 1.27
Рябина ( <i>Sorbus apicaria</i> )	Октябрь	Зимний покой	Ветви	9.07-9.92	1.28-1.38	29.17	51.44	8.43- 9.04	18.67- 18.94	1.22- 1.32
	Февраль	Зимний покой	Ветви	9.97	2.22	30.92	47.80	9.09	20.05	1.17

между семействами. У всех видов трав наиболее высокая питательная ценность наблюдается в начальных стадиях вегетации. По мере созревания растений заметно снижается содержание протеина, существенно уменьшается содержание легкорастворимых веществ и увеличивается концентрация трудноусвояемых фракций – клетчатки и лигнина (табл. 8). Например, у травяных растений на луговых пастбищах Африки (ЮАР, национальный парк Итоша) содержание протеина в корневых растениях большинства пастбищ от начальных стадий роста до созревания семян падает с 18 до 11% и при усыхании (в ветоши) – до 5% и ниже (Berry, Louw, 1982).

По удельному содержанию энергии разные растительные корма практически одинаковы. Небольшие различия связаны с колебаниями наиболее энергоемкой фракции – жира (38.1 кДж/г), на долю которой приходится лишь малая часть (не более 5%) растительной органической субстанции. Остальные фракции – протеин и все углеводы, которые в сумме



Рис. 4. Осины, окольцованные бобрами при выедании живых лубяных волокон и заболони из подкоркового слоя деревьев (Москва, лесопарк «Филатов луг», русло р. Зимёнка, май 2018 г.).



Рис. 5. Внутренние части коры – луб, и камбий с новообразованным слоем древесины, особенно привлекательны для растительноядных в качестве кормового ресурса. 20.07.2013.

Таблица. 9. Химический состав кормов сайгаков (% на сухую массу). Джаныбек, Волгоградская и Западо-Казахстанская области. По данным: Абатуров и др., 1982; 1998

Тип корма	Дата (год, месяц, день)	Сырой протеин	Сырой жир	Сырая клетчатка	БЭВ	Сырая зола	Энергия, кДж/т
Дробленое зерно ячменя	—	16.7	2.10	4.5	72.6	4.07	16.88
Люцерновое сено	—	12.5	3.09	27.6	46.9	9.14	16.84
Прутняк простертый (зеленые стебли)	1980 Май 5	11.3	1.19	24.5	54.0	8.70	16.47
Пырей ( <i>Agropyron</i> ) посевной (молодая зелень)	1980 Май 5	19.8	3.17	22.6	48.2	9.8	17.60
Листья вяза мелко-листного ( <i>Ulmus pumila</i> )	1996 Август 8	11.9	4.9	7.8	63.8	12.8	16.76
Листья вяза мелко-листного ( <i>Ulmus pumila</i> )	1998 Октябрь 04	11.17	2.24	27.73	53.72	5.14	17.34
Степные травы в рационе при вольной пастьбе	1996 Апрель 12–17	18.4	2.70	27.1	46.8	4.84	17.53
	2003 Май 26–29	14.8	2.80	29.6	46.4	6.20	17.29
	2003 Июнь 2–6	14.3	2.70	29.8	46.0	5.64	17.37
	1996 Июнь 21–26	14.2	2.77	32.1	45.1	5.76	17.35
	2003 Июль 7–30	12.6	2.60	30.5	46.9	7.42	17.04
	2004 Август 3–6	12.0	2.60	29.50	48.65	7.16	17.06
	1996 Август 28–31	12.7	2.54	32.9	45.7	6.16	17.22
	1996 Сентябрь 21–27	13.3	2.69	33.6	43.8	6.67	17.19
	1996 Декабрь 1–4	13.4	2.59	30.1	48.0	6.03	17.29

Сухие травы рациона на сгравленном пастбище	2003 Октябрь 10–12	9.6	2.79	33.7	46.1	7.73	17.00
Среднее	–	13.8 ± 0.67	2.75 ± 0.19	26.4 ± 2.28	49.9 ± 2.05	7.2 ± 0.56	17.14 ± 0.07

составляют основу всего растительного материала (более 95%), энергетически сходны (соответственно 18.4 и 17.6 кДж/г), что и определяет энергетическое равенство любого растительного субстрата (в нашем случае 17–19 кДж/г, в среднем  $17.14 \pm 0.07$ ) (табл. 9). Даже в крайне различающихся структурных частях и видах растений (зеленые листья, семена, стебли, корни и растительная ветошь) по некоторым оценкам содержание энергии весьма однородно и в среднем также равно 18.5 кДж/г с колебаниями от 16.3 до 21.2 кДж/г (Robbins, 1993).

По кормовым особенностям травяные пастбищные растения делятся на несколько отличающихся категорий. Наиболее отчетливо выделяются две группы пастбищных растений: злаковые травы (злаковники), включающие однодольные растения с условным обобщенным названием в научной литературе – злаки (Grasses), и разнотравье (Forbs или Browse), образованное в основном двудольными растениями (Holechek, 1984; Hofmann, 1989, Gordon, Prins, 2008). Разнотравье превосходит злаки по питательной ценности, в частности в листьях большинства видов пастбищного разнотравья ниже концентрация клетчатки, в то же время они заметно богаче злаковых растений по содержанию белков и в целом по многообразию синтезированных в растении соединений (вторичных метаболитов). Весьма важно, что среди последних многочисленны токсичные соединения, отсутствующие у большинства злаков. Листья злаков характеризуются повышенной механической прочностью тканей и клеточных стенок, что вызвано высоким содержанием клетчатки (целлюлозы), а также кремнезема и лигнина, инкрустирующих клеточную стенку и механические ткани. Листья злаков по этой же причине характеризуются повышенной механической прочностью и пониженной переваримостью по сравнению с разнотравьем. Для разнотравья характерна более высокая переваримость.

Все это вместе взятое в той или иной мере отражается на кормовом качестве растительного материала и, в итоге, на эффек-

тивности питания животных. Как будет показано ниже, отчетливо проявляется отрицательная зависимость переваримости потребленного корма от содержания в нем кремния и лигнина, придающим тканям растений повышенную прочность. У жвачных копытных со сложным многокамерным желудком уровень потребления в значительной мере зависит от механических свойств поедаемых растений. Повышенная прочность механической ткани отражается на их пищеварении. Функционирование четырехкамерного желудка требует максимального измельчения растительной ткани и дополнительных трат времени и энергии на пережевывание. При потреблении грубых волокнистых кормов с повышенной прочностью скорость прохождения пищи, а следовательно, и уровень потребления ограничиваются длительной задержкой кормовой массы в рубце, что иногда приводит к закупориванию каналов, поскольку в следующие отделы желудка могут проходить лишь размельченные частицы размером не крупнее 1–2 мм. Поэтому животное вынуждено большую часть времени тратить на пережевывание пищи, существенно снижая общее потребление. Вместе с тем давно замечено, что в случае потребления низкопитательных, но механически менее прочных и легко измельчаемых растений, размер потребления существенно увеличивается, компенсируя этим низкую переваримость корма.

## **ПЕРЕВАРИМОСТЬ КОРМОВОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ**

Выше мы отметили, что максимальное (до насыщения) потребление корма не отражает полноценности питания и не может свидетельствовать о достаточной обеспеченности животных кормом. Не столь важна величина потребленного корма, как его усвоенная часть, зависящая от переваримости. Переваримость – важнейший показатель кормового качества растительного корма, отражающий степень его усвоения. Существует пороговый уровень переваримости, ниже которого материальные и энергетические потребности организма не удовлетворяются даже при максимальном потреблении корма. Действительно, как будет показано ниже, оценка связи между переваримостью рационов и суточными приростами живого веса (привесами) тела сайгаков, свидетельствует, что такой порог у сайгаков наступает при коэффициенте переваримости корма 56–57%. Однако этот показатель переваримости обеспечивает лишь поддерживающий уровень энергетического баланса, при более низкой переваримости потребности животного в пище не удовлетворяются, что сопровождается потерями их веса

### **Факторы переваримости**

Известно, что переваримость растений зависит от соотношения в их клеточной структуре клеточных оболочек и содержимого клеток (Van Soest, 1982; Robbins, 1993). Клеточные оболочки, образованные клетчаткой (структурными углеводами, преимущественно целлюлозой), труднопереваримы и не поддаются перевариванию без участия симбиотических микроорганизмов. Обычно о переваримости сухого вещества корма судят по содержанию клетчатки. В свою очередь переваримость самой клетчатки зависит от концентрации в ней лигнина, кремнезема и других инертных соединений. Кремний и лигнин практически непереваримы, входят в состав kle-

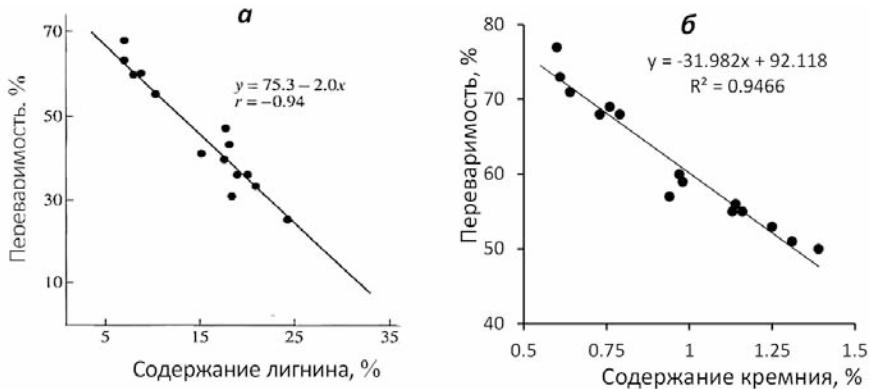


Рис. 6. Зависимость переваримости корма у лося (а) от концентрации лигнина в рационе (по: Schwartz et al., 1987; Schwartz, Renecker, 1997) и у сайгаков (б) от содержания органогенного кремния в рационе ручных сайгаков (Абатуров, 1999).

точных оболочек, обеспечивая их прочность и устойчивость, и тем самым изолируют и защищают содержимое клеток от воздействия пищеварительных ферментов. Именно лигнин и кремний непосредственно определяют степень переваримости клетчатки. Хорошо известна тесная отрицательная связь переваримости веточного корма лосей с концентрацией в нем лигнина (рис. 6). Такое же отрицательное влияние на переваримость растительных кормов, сравнимое по силе с лигнином, оказывает кремний (рис. 6). Известно, что переваримость под влиянием кремния снижается в соотношении три единицы на единицу кремния (Van Soest, Jones, 1968). Очевидно, именно прямому влиянию лигнина и кремния в клеточной стенке растительной ткани обязана известная отрицательная зависимость переваримости растительного корма от содержания в нем клетчатки.

Регрессионный анализ связи переваримости с концентрацией в корме кремния показал тесную отрицательную зависимость переваримости от кремния для разных пастбищных млекопитающих (рис. 7). Очевидно, что эта особенность присуща всем растительноядным млекопитающим независимо от специфики их пищеварительного аппарата и носит сходный линейный характер. Как видно из рисунка, для исследованных видов (сайгак, верблюд, лошадь Пржевальского), различающихся типами пищеварения, характерна практически одинаковая по величи-

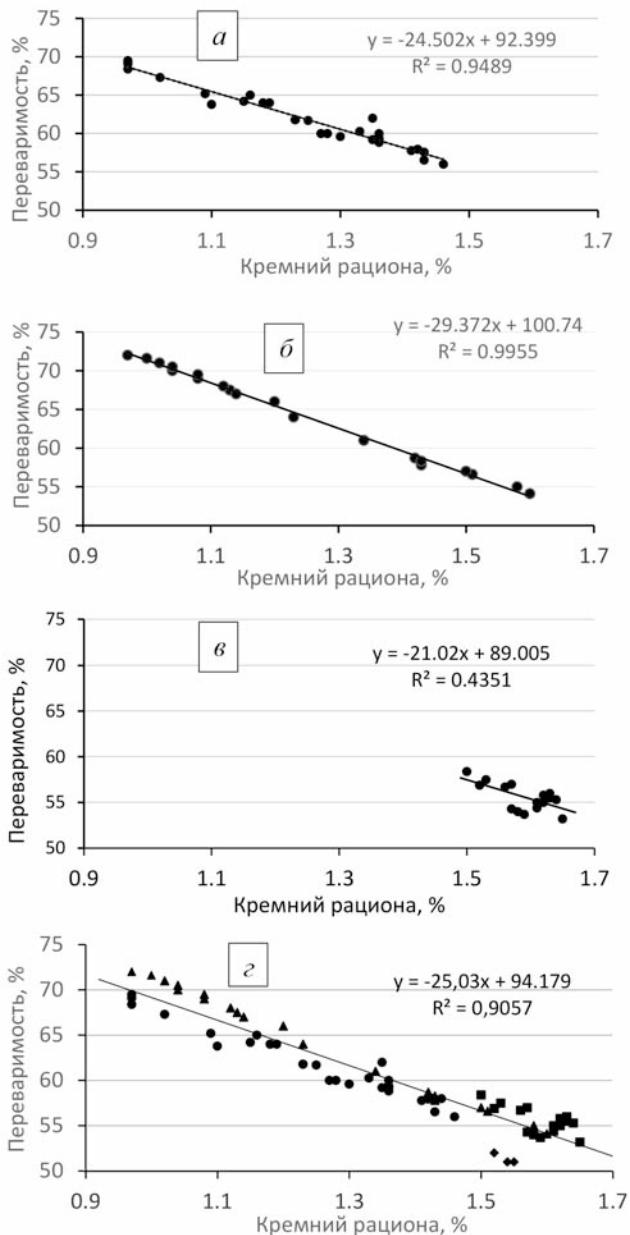


Рис. 7. Зависимость переваримости корма от содержания органогенного кремния в рационе свободногорасующихся сайгаков (а); верблюдов (б), лошади Пржевальского (в); объединенной группировки животных (г) на степном пастбище. Метки объединенной группировки: ▲ – верблюды, ● – сайгаки, ■ – лошади Пржевальского, ♦ – бизоньи (Абатуров и др., 2018; 2019).

нам отрицательная зависимость переваримости от концентрации кремния в съеденном корме. Эта зависимость описывается близкими по значениям уравнениями регрессии соответственно для сайгака (1), верблюда (2), лошади Пржевальского (3), а также для объединенной группировки этих животных (с включением бизона) (4):

$$y = -24.287x + 92.155 \quad (1)$$

$$y = -29.372x + 100.74 \quad (2)$$

$$y = -21.02x + 89.005 \quad (3)$$

$$y = -25.168x + 94.328 \quad (4),$$

где  $y$  – коэффициент переваримости потребленного корма,  $x$  – концентрация кремния в рационе животных (рис. 7). Легко убедиться, что при одинаковой концентрации кремния в рационе коэффициент переваримости у разных видов животных сходен. У кормовых растений с высокой средней концентрацией кремния (1.71%), которая, как будет показано ниже, свойственна злакам, переваримость корма у сайгаков, верблюдов и лошадей Пржевальского, согласно этим уравнениям, практически одинакова, соответственно 50.6%, 50.5%, 53.1%. Характерно, что на переваримости растений с пониженнной средней концентрацией кремния (0.98%), свойственной разнотравью, сказываются специфические особенности пищеварительной системы: переваримость хотя и повышена у всех видов, соответственно 68.4%, 72.0%, 68.4%, тем не менее у верблюдов, обладающих объемистым вместительным преджелудком (рубцом), заметно выше.

Важно отметить, что при разной концентрации кремния в рационе его содержание в фекалиях у всех видов сохраняется относительно неизменным и постоянным (табл. 10). У ручных (одомашненных) сайгаков при колебании кремния в рационе от 0.60 до 1.30% (т.е. более чем в 2 раза) его содержание в фекалиях изменялось в узком диапазоне – 2.25–2.67%. Хорошо заметно, что у представителей рода баранов (домашняя овца, алтайский горный баран) и особенно у лошадей (лошадь Пржевальского), потребляющих корма с более высоким содержанием кремния (т.е. более грубые), концентрация кремния в фекалиях также постоянна, но устойчиво выше, чем у ручных сайгаков (>3 %).

Таблица 10. Содержание органогенного кремния в рационе и фекалиях животных и расчетная переваримость рациона (% от сухой массы)

Ручные сайгаки в стойле			Дикий горный баран и овцы			Лошадь Пржевальского		
Кремний корма	Кремний фекалий	Переваримость	Кремний корма	Кремний фекалий	Переваримость	Кремний корма	Кремний фекалий	Переваримость
0.60	2.61	77	1.16	3.22	64	1.64	3.31	50
0.61	2.25	72	1.20	3.11	61	1.68	3.52	52
0.73	2.30	68	1.16	3.13	63	1.57	3.29	52
0.79	2.45	68	1.47	3.66	60	1.54	3.24	53
0.94	2.30	59	1.17	3.40	66	1.64	3.61	55
0.98	2.41	59	1.13	3.16	64	1.55	3.61	57
1.14	2.57	57	1.21	3.60	66	1.59	3.67	57
1.16	2.55	55	1.41	3.83	63	—	—	—
1.31	2.67	51	1.51	3.79	59	—	—	—
1.39*	3.31*	58.0 *	—	—	—	—	—	—
1.19*	3.37 *	64.7 *	—	—	—	—	—	—
1.27*	3.22 *	60.5*	—	—	—	—	—	—

Примечание: Приведены данные по кормлению ручных сайгаков, звездочкой выделены вольные свободнопасущиеся сайгаки на естественных пастбищах.

Важно отметить, что у вольноживущих диких сайгаков концентрация кремния в фекалиях в той же мере выше (>3%), чем у одомашненных, что свидетельствует о большей приспособленности пасущихся на свободе сайгаков к грубым кормам. Примечательно, что и переваримость кормов по этой причине у них заметно выше (табл. 10). Все это позволяет заключить, что переработка растительного материала в пищеварительном тракте ограничивается устойчивой пороговой концентрацией кремния в кормовом материале, практически одинаковой для разных видов, за исключением лишь, как отмечено выше, окультуренных (одомашненных) животных.

Кремний и лигнин в тканях растений несут опорную функцию и накапливаются в большем количестве в тех растениях

или в их отдельных структурных частях (стебли, крупные ветви, листья злаков и т.д.), которые испытывают наибольшую механическую нагрузку. Высоким содержанием лигнина отличаются веточные корма лесных копытных (>20%). У трав больше всего кремния и лигнина накапливается в скелетных частях (стебли и крупные побеги), меньше – в их листьях, молодых побегах и верхушках (см. табл. 8). Содержание кремния и лигнина меняется по сезонам: по мере созревания растения происходят их накопление в растительных тканях. Среди трав наибольшее содержание кремния, как будет показано ниже, свойственно злакам (до 2% и более), наименьшее бобовым (0.40–0.50%). Очевидно, чем больше кремния в растительных тканях, тем «грубее» кормовой растительный материал. Все это определяет сезонную изменчивость переваримости растений, вызывает различия переваримости разных частей растения (стебли, листья, молодые побеги) и разных видов растений. У лосей – типичных потребителей веточных кормов – переваримость рациона в летнее время, когда в питании преобладают листья и травы с низким содержанием лигнина, соответствует 50% и снижается зимой (декабрь-апрель) до 30% при потреблении веточного корма с более высоким содержанием лигнина (Regelin et al., 1987). Аналогичная закономерность отмечена в саваннах Африки у большого куду (*Tragelaphus strepsiceros*) – такого же потребителя веточного корма: во влажный сезон во время активной вегетации переваримость равнялась 61%, в сухой период года, когда прекращалась вегетация, снижалась до 43% (Oven-Smith, Cooper, 1989). У зеленоядных грызунов (*Microtus socialis*) при кормлении растениями, находящимися на разных стадиях вегетации, переваримость сухого вещества рациона последовательно снижалась по мере роста и созревания растений от 74 до 48% (Абатуров, Хашаева, 1995). Указанное ранее низкое кормовое качество злаков по сравнению с другими кормовыми растениями также связано с более высоким содержанием в них кремния. Сайгаки, как и следовало ожидать, с наименьшей эффективностью (40–50%) усваивают злаки, содержание кремния в которых превышает 1.60%, и с наибольшей эффективностью (более 70%) – бобовые (люцерну), характеризующиеся самой низкой концентрацией кремния

Таблица 11. Содержание органогенного кремния в разных видах и частях поедаемых растений и коэффициент их переваримости (июнь 1996 г.) (Абатуров, 1999)

Растение	Части растения	<i>Si</i> , %	Переваримость, %
Люцерна степная ( <i>Medicago romanica</i> )	Все растение (надземная часть)	0.52	79.5
	Все растение (надземная часть)*	—	72.0
Прутняк простертый ( <i>Kochia prostrata</i> )	Верхушки побегов	0.61	77.3
	Верхняя половина растения со стеблем	1.29	60.8
	Все растение (надземная часть)*	—	52.0
Грудница волосистая ( <i>Galatella villosa</i> )	Верхушки растения	0.52	79.5
	Верхняя половина растения со стеблем	0.74	74.2
	Все растение (надземная часть)	0.97	68.6
Кермек Гмелина ( <i>Limonium gmelini</i> )	Верхушки (соцветия)	0.82	72.2
	Листья	0.47	80.7
	Молодые побеги	0.69	75.4
	Все растение (надземная часть)	1.16	63.9
Житняк пустынный ( <i>Agropyron desertorum</i> )	Листья	1.97	44.3
Типчак ( <i>Festuca valesiaca</i> )	Листья	1.84	47.5
Острец ветвистый ( <i>Leymus ramosus</i> )	Листья	1.84	47.5.2
Мятлик луковичный ( <i>Poa bulbosa</i> )	Листья со стеблем	1.58	53.8

Примечание: коэффициент переваримости (*y*) рассчитан по уравнению регрессии:  $y = 92.155 - 24.287x$ , где *x* – содержание органогенного кремния в растительном образце корма (Абатуров, 1999). Звездочкой помечены образцы с переваримостью, определенной прямым балансовым методом.

(0.50%) (табл. 11). Сравнение переваримости разных структурных частей растения показало, что сайгаки лучше всего усваивают нежные части растения – листья, молодые побеги и верхушки растений с низким содержанием кремния (0.50–0.80%), хуже – целое растение со стеблем, отличающееся более высоким содержанием кремния (0.97–1.30%). Последнее объясняет, почему в балансовых опытах по определению переваримости при кормлении животных в клетках скошенными травами коэффициент переваримости, например, прутняка, который скашивался и поедался целиком, был всегда ниже (52%), чем у

свободнопасущихся животных (>70 %), рацион которых хотя и состоял почти полностью из прутняка, но включал исключительно его верхушки (Абатуров и др., 1982; Абатуров 1999).

### Сравнительная переваримость злаков и разнотравья

Как отмечено выше, злаковые травы отличаются повышенным содержанием кремния. Очевидно, это общее свойство злаковых растений. В выборке из 56 видов степных злаков и разнотравья, включающей 119 кормовых образца, средняя концентрация кремния в кормовой массе злаков была ощутимо выше, чем в разнотравье (соответственно 1.71% и 0.98%) (табл. 12). Следует заметить, что концентрация другого инертного соединения – лигнина, также используемого в качестве индикатора переваримости, в злаках лишь незначительно выше, чем в разнотравье (19.5% и 18.2%) (рис. 8). Более того, считается, что злаки вообще уступают разнотравью по содержанию лигнина (Clauss et al., 2008). Что касается кремния, то понятно, что его повышенное содержание в злаках служит причиной их пониженной переваримости. Совершенно очевидно, что эта особенность злаков в итоге отражается на переваримости потребляемого растительного корма.

Действительно, регрессионный анализ зависимости переваримости от обилия злаков в корме показал тесную отрицательную связь между этими показателями. Связь между долей злаков в потребленном корме и его переваримостью у сайгаков,

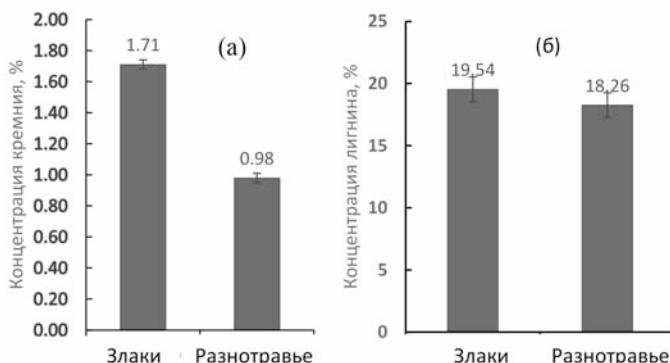


Рис. 8. Концентрация органогенного кремния (а) и лигнина (б) в кормовой растительной массе разнотравья и злаков (объяснение в тексте).

Таблица 12. Сравнительная концентрация органогенного кремния и лигнина в кормовой массе злаков и разнотравья на степных пастбищах (% от сухой массы)

Пастбищные растения	Число видов	Концентрация кремния (%)		Концентрация лигнина (%)	
		$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	<i>n</i>	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	<i>n</i>
Разнотравье	43	0.98 ± 0.03	88	18.2 ± 0.17	54
Злаки	13	1.71 ± 0.03	31	19.5 ± 0.21	24

верблюдов и лошадей Пржевальского описывается следующими уравнениями регрессии (рис. 9):

$$\text{у сайгаков } y = -0.1723 x + 67.185;$$

$$\text{у верблюдов } y = -0.1611 x + 70.58;$$

$$\text{у лошадей } y = -0.1143 x + 66.141,$$

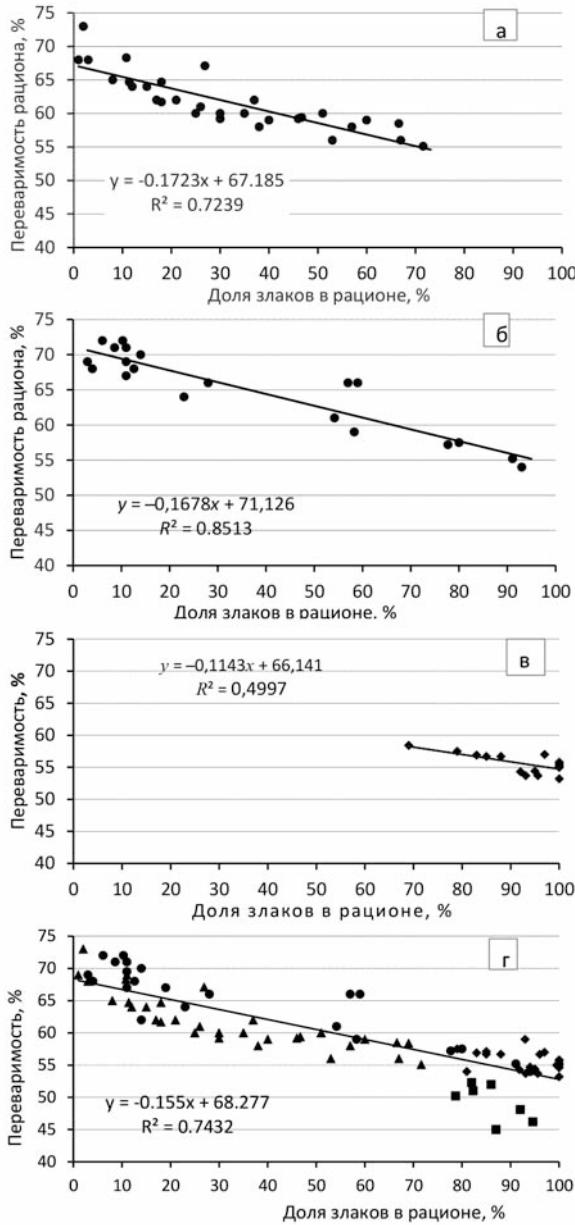
где *y* – коэффициент переваримости потребленного корма, *x* – доля злаков в потребленном корме.

Из уравнений следует, что при изменении доли злаков в составе рациона у всех сравниваемых видов линейно и почти в равной мере меняется переваримость съеденного корма. При равном увеличении доли злаков в питании (например, на 10%) переваримость рациона у жвачных (верблюдов и сайгаков) снижается одинаково (на 1.45–1.55%).

Как видим, каждый отдельный вид копытных по показателям переваримости отрицательно реагирует на обилие злаковых трав в потребляемом корме. Характерно, что эта связь практически не зависит от видовой принадлежности и пищевой обособленности животных. Для объединенной группы животных (сайгак, верблюд, лошадь Пржевальского, бизон), образующей единую выборку, эта связь, имеет тот же близкий по значению линейный характер, общий для всех видов (рис. 9). Линия регрессии и в этом случае отражает отрицательную зависимость переваримости от обилия злаков в питании и описывается общим уравнением, близким к предыдущим:

$$y = -0.155x + 68.277.$$

Характерно, что точки, относящиеся к бизонам и лошади Пржевальского, здесь располагаются отдельной группой в узкой области с наибольшей долей злаков в потребленной растительности и, соответственно, низкими величинами перевари-



**Рис. 9.** Связь переваримости корма с долей злаков в рационе сайгаков, верблюдов, бизонов и лошадей Пржевальского на степных пастбищах Северного и Северо-западного Прикаспия и Кумо-Манычской впадины в 1996–2016 гг. Уравнения регрессии для сайгака (а):  $y = -0.17x + 67.20$ ;  $R^2 = 0.72$ ;  $p < 0.01$ ;  $n = 30$ ; для верблюда (б):  $y = -0.168x + 71.13$ ;  $R^2 = 0.85$ ;  $p < 0.01$ ;  $n = 23$ ; для бизона:  $y = -0.32x + 77.23$ ;  $R^2 = 0.41$ ;  $p < 0.01$ ;  $n = 7$ ; для лошади Пржевальского (в):  $y = -0.11x + 66.14$ ;  $R^2 = 0.50$ ;  $p < 0.05$ ;  $n = 23$ , для объединенной группы всех видов (г):  $y = -0.155x + 68.3$ ;  $R^2 = 0.74$ ;  $p < 0.01$ ;  $n = 83$ .

ности, что объясняется избирательным потреблением ими злаков. Единый характер линии регрессии демонстрирует общий для травоядных характер зависимости величин переваримости от обилия злаков в их питании, независимый от структуры пищеварительного аппарата этих животных (многокамерный желудок животных со жвачным типом питания, моногастрический тип с заднекишечной ферментацией у нежвачных) и их пищевой специализации. Эти данные подтверждают одинаковую для всех исследованных животных пониженную питательную ценность (переваримость) злаков по сравнению с разнотравьем.

### **Утилизация корма и питательных веществ в пищеварительном тракте (на примере комплекса копытных африканской саванны)**

Представляет интерес последовательность переработки и утилизации корма в разных отделах пищеварительного тракта. Оценка химического состава содержимого разных отделов пищеварительного тракта нескольких видов диких африканских копытных (из добычи сафари-охотников) и слона (от браконьеров) позволила оценить эти показатели у диких растительноядных. Исследования проведены в Юго-Западной части Эфиопии (провинция Гамбела) с ноября 1986 по февраль 1987 гг. (Абатуров, 1993). Район исследований относится к приэкваториальной сухой зоне тропического пояса и расположен в междуречье Баро-Акобо, представляющем собой обширную бессточную слабодренированную низменность с периодическим избыточным увлажнением и заболачиванием в сезон дождей. Климат района с резко выраженным сухим (ноябрь-март) и влажным (апрель-октябрь) сезонами. Распространен саванновый тип ландшафта, в котором господствуют высокотравные злаковники с разреженным древостоем или отдельно стоящими деревьями. На возвышенных более дренированных участках обычны лесные сообщества с сомкнутым древостоем. В травянистой растительности доминируют следующие виды злаков: *Hyparrhenia cymbalaria*, *Hyparrhenia* sp.sp., *Panicum maximum*, *Cymbopogon giganteus*, *Setaria* sp., *Eragrostis tremula*, *Heteropogon contortus*, *Rottboelia exaltata*. Среди деревьев и кустарников в саванне наиболее обычны виды родов *Combretum*, *Acacia*, а так-

же *Lonchocarpus laxiflorus*, *Balanites aegyptiaca*, *Gardenia ternifolia*, *Stereospermum kunthianum*, *Ziziphus mauritana*, *Dichrostachis cinerea*, *Pilostigma thonningii*<sup>2</sup>. Злаковая растительность в сезон дождей формирует сплошные густые заросли высотой 3–4 м, которые в сухой период в ноябре–декабре прекращают вегетацию и полностью сгорают в результате огневых палов. Территория заселена богатым комплексом крупных растительноядных млекопитающих, включающим 15 видов. Нами исследованы слоны (*Loxodonta africana*), конгони (*Alcelaphus buselaphus*), топи (*Damaliscus korrigum*), ориби (*Ourebia ourebi*), редунка (*Redunca redunca*), бушбок (*Tragelaphus scriptum*). Для оценки содержания питательных веществ в кормовой растительности в местах пастьбы животных брали образцы поедаемых растений или их частей с последующим химическим анализом. Для взятия образцов фекалий и кормовой массы из желудков использовали животных, добытых охотниками. У убитого животного брали среднюю пробу кормовой массы из разных частей рубца (у жвачных) или из передней части желудка (у нежвачных). Одновременно из задней части прямой кишки отбирали образцы фекалий. Наблюдения за питанием слонов вели на постоянном кормовом участке семьи слонов, состоящей из двух взрослых особей и трех разновозрастных молодых. Участок располагался в типичной саванне. В конце января ночью слоны были убиты браконьерами, утром у слонов удалось взять образцы содержимого желудков и фекалий.

Степень утилизации сухого вещества и отдельных химических компонентов корма оценивали по соотношению инертных химических веществ в образцах корма. В качестве инертного вещества использовали концентрацию в образцах естественно содержащегося в кормовых растениях железа (*Fe*). Именно этот элемент был предложен впервые в качестве естественного маркера для оценки утилизации корма в пищеварительном тракте (Bergeim, 1926a, 1926b; Heller et al., 1928). Известно, что потребности организма в этом элементе малы и его усвоение не велико. Кроме того, для анализа утилизации кормовой массы в желудке

<sup>2</sup> Идентификация растений выполнена проф. В.Н. Павловым (заведующий кафедрой Геоботаники Биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова).

Таблица 13. Содержание основных питательных веществ в кормовой растительности (% от сухой массы),  $\bar{x} \pm S\bar{x}$

Кормовые растения. Сроки взятия образца	n	Сырой проте- ин	Сы- рой жир	Сырая клет- чатка	БЭВ	Зола	Fe
Отава злаков после пожа- ра. Январь 1987 г.	4	4.6 ± 0.41	3.3 ± 0.75	43.5 ± 1.42	35.6 ± 3.05	11.1 ± 1.64	0.020 ± 0.0022
Вегетирующие злаки <i>Hyparrhenia</i> spp. Влажный сезон. Цветение-плодоно- шение, август 1988 г.	4	4.8 ± 1.02	1.9 ± 0.18	45.0 ± 5.08	41.0 ± 4.13	8.2 ± 0.74	0.024 ± 0.0039
Гидрофильные вегетиру- ющие травы на болоте, январь 1987 г.	3	4.1 ± 0.10	1.9 ± 0.01	44.2 ± 1.74	38.1 ± 2.28	10.1 ± 0.51	0.032 ± 0.0087
Молодые листья и побеги деревьев ( <i>Combretum</i> spp.) после пожара. Январь 1987 г.	3	9.6 ± 0.83	10.9 ± 2.10	27.3 ± 2.81	42.3 ± 3.00	8.5 ± 3.08	0.018 ± 0.0027
Среднее для всей кормо- вой массы	14	5.6 ± 0.67	3.9 ± 1.1	40.6 ± 1.66	39.1 ± 1.66	9.6 ± 0.85	0.023 ± 0.0022

(рубце) дополнительно в качестве инертного маркера использовали содержание жиров. Известно, что жиры подвергаются в желудке наименьшим преобразованиям, а их всасывание в рубце исключено (Мак-Дональд и др., 1970; McDonald et al., 1969). Поэтому общее количество поступившего в желудок жира остается неизменным, что в этом случае делает его пригодным для использования в качестве инертного маркера.

Крупные растительноядные млекопитающие исследованной территории в сухой сезон в результате прекращения вегетации растений и выжигания надземной фитомассы имеют весьма ограниченный набор кормов, включающий зеленую отаву одного-двух видов злаков, молодую листву нескольких видов деревьев и кустарников, и частично вегетирующую растительность водоемов и болот. Химический анализ образцов растений показал, что питательность основных кормовых растений отличается характерными особенностями. Прежде всего бросается в глаза очень низкое содержание протеина. В злаковых травах независимо от стадии вегетации и видового состава концентрация сырого протеина колебалась в пределах всего 4,1–4,8% (табл. 13). Более высоким было содержание протеина в молодых

листьях деревьев (9,6%), но и эта величина ниже обычной для листьев деревьев. Для сравнения укажем, что в вегетирующих пастбищных травах Юго-Западной Африки (Намибия) содержание протеина составляло 17–20%, и лишь в сухой сезон после прекращения вегетации опускалось до 3–6% (Berry, Louw, 1982); в вегетирующих злаках умеренных зон даже на поздних стадиях (цветение–плодоношение) не опускается ниже 10%, а в молодых растениях достигает 20% (Ларин, Ларина, 1956). В листьях деревьев (ивовые, березовые, ильмовые) эта величина не бывает ниже 15%. Возможно, низкое содержание протеина в исследованных растениях связано с ежегодным выжиганием растительности после окончания вегетации, в результате чего из биологического круговорота регулярно выбывает азот, связанный в растительной органической массе, и вся экосистема обедняется доступными для растений азотистыми соединениями. Следует, однако, заметить, что низкое содержание протеина в пастбищных травах характерно для многих районов Африки и, возможно, является характерной чертой этого региона. Сравнение имеющихся данных из трех районов Африки (Кения, Танзания, Трансвааль) показало, что содержание протеина в пастбищных травах независимо от стадии вегетации колебалось здесь всего в пределах 2–10% (Berry, Louw, 1982).

Содержание сырого жира в травяной массе было обычным для злаков на данных фазах вегетации (1,9–3,3%), а в листьях деревьев оказалось даже более высоким (10,9% против 5–7% у большинства деревьев). Обычным было и содержание углеводов БЭВ и клетчатки, а также золы (табл. 13). Таким образом, кормовая растительность исследованной территории отличается весьма низкой протеиновой ценностью. Из всех исследованных групп кормов лишь молодые листья деревьев отличались достаточно высокой питательностью и существенно превосходили травяную фитомассу по всем показателям.

Изменение химического состава кормовой массы в желудках у двух групп животных – жвачных (бушбок, редунка, конгони, топи, ориби) и нежвачных (слон) – было неодинаковым. Известно, что в рубце жвачных кормовая масса подвергается значительной биохимической переработке. Прежде всего интенсивно перевариваются углеводы, до 70% которых преобра-

зуются симбиотическими микроорганизмами в растворимые и газообразные соединения и удаляются из рубца, всасываясь в кровь или теряясь в виде углекислого газа и метана (Мак-Дональд и др., 1970). Некоторая часть протеина корма может распадаться в рубце до амиака и всасываться в кровь. И наоборот, возможно обогащение содержимого рубца белками за счет ре-синтеза белка из мочевины, поступающей в рубец после распада белков в организме. Количество жиров остается в рубце неизменным, их окончательное переваривание и всасывание происходит в других отделах кишечника (Мак-Дональд и др., 1970). В рубце исследованных нами жвачных, как и следовало ожидать, произошли значительные изменения. Характерно, что эти изменения у всех жвачных были однотипны и сходны по масштабам, что указывает на их закономерный характер. Прежде всего бросается в глаза резкое увеличение концентрации азотистых соединений и уменьшение растворимых углеводов (БЭВ) по сравнению с кормовой растительностью (табл. 14). Существенно возросла и концентрация золы. Так, концентрация сырого протеина в рубце в среднем увеличилась в 2,8 раза и составила 16% (с колебаниями от 12 до 20%) против 5,6% в кормовой фитомассе. Концентрация углеводов из фракции БЭВ уменьшилась в 2 раза (с 39% у растений до 19% в рубце). Почти в 2 раза увеличилась концентрация золы (с 10 до 18%) (табл. 14). В то же время концентрация жира в рубце всех исследованных жвачных осталась практически без изменения (различия не велики и статистически недостоверны). То же касается и концентрации Fe, которое вместе с жиром использовано нами в качестве инертного маркера. Одинаковая концентрация этих инертных веществ в рубце и в кормовой растительности позволяет считать, что съеденная масса сухого вещества корма после поступления в рубец осталась практически без изменения за счет взаимной компенсации потерь и прибавки масс углеводов, протеина и золы. Соотношение инертных веществ (маркеров) в корме и в желудке при расчете степени утилизации пищи в желудке можно принять равным 1. Расчет показал, что содержание азотистых соединений в рубце всех исследованных жвачных почти одинаково возросло в среднем на 180% (с колебаниями у разных видов от 119 до 262%) (табл. 14). Таким образом, количе-

Таблица 14. Химический состав кормовой растительности, содержимого рубца жвачных и желудка слона в сухой сезон на пастбище в саванне Эфиопии (провинция Гамбелла) (% от сухой массы)

Объект	Дата	Сырой протеин	Сырой жир	Сырая клетчатка	БЭВ	Зола	Fe
Кормовая растительность ( $\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$ )	—	5.6 ± 0.67	3.9 ± 1.11	40.6 ± 2.44	39.1 ± 1.66	9.6 ± 0.85	0.023 ± 0.0022
Слон	18.01.1987	6.3	5.0	45.6	34.0	9.1	0.033
Бушбок	01.02.1987	12.3	5.7	40.3	27.9	13.8	0.033
Редунка	22.01.1987	15.6	3.6	45.2	16.2	19.5	0.025
Конгони	23.01.1987	15.9	4.2	43.8	15.6	20.6	0.017
Топи	22.01.1987	15.9	3.8	43.8	17.9	18.5	0.027
Ориби	24.01.1987	20.3	5.3	41.8	16.6	16.0	0.017
Кустарниковый дукер	21.01.1987	15.5	4.6	-	-	-	-
Все жвачные ( $\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$ )	—	15.9 ± 1.04	4.5 ± 0.34	43.0 ± 0.86	18.8 ± 2.30	17.7 ± 1.23	0.024 ± 0.0031

ство сырого протеина в кормовой массе рубца жвачных почти в 3 раза превысило его поступление с кормом. Очевидно, эта добавка обязана своим происхождением поступлению в рубец продуктов азотистого обмена, прежде всего мочевины, которая и создала обогащенную азотом среду в рубце Положительный баланс у жвачных (травоядных) свойственен и зольным веществам. При этом прибавка золы сверх поступившей с кормом составила 84%. Эта прибавка вызвана, очевидно, поступлением с кормом почвенных частиц при скусывании низких трав. У слонов, питающихся в этот период листьями деревьев, такой рост зольности отсутствует. Как и следовало ожидать, из всех питательных веществ лишь углеводы из фракции БЭВ подверглись в рубце значительной утилизации. В среднем половина (50%) всех поступивших с кормом углеводов этой фракции оказалась израсходованной (табл. 14). Что касается клетчатки, то ее количество остается в рубце практически без изменения у всех видов, что свидетельствует о повышенной устойчивости к воздействию симбиотических микроорганизмов этой фракции корма. Можно отметить лишь некоторую тенденцию к ее уве-

личению (от 40.6% в корме до 43.0% в рубце), однако это могло быть связано с ее более медленной эвакуацией из желудка. Если рассматривать баланс всего потребленного вещества, то оказывается, что около 20% потребленного корма утилизировано в рубце, т.е. усвоено организмом или теряется в виде продуктов жизнедеятельности микроорганизмов ( $\text{CO}_2$ , метан). Этот расход компенсируется поступлением из внутренней среды организма азотистых (10%) и зольных (8%) веществ непищевого происхождения, в результате чего общий баланс сухого вещества сохраняется практически неизменным (табл. 14). Следует учитывать, однако, что приведенные балансовые оценки носят приближенный характер, поскольку проведенный расчет не учитывает возможных изменений состава корма, вызванных разной скоростью эвакуации из рубца отдельных компонентов (Gaare et al., 1977).

У слонов, как и у всех нежвачных, имеющих простой желудок, не происходит ощутимого преобразования поступающего в него корма. Состав содержимого желудка по всем компонентам был близок к среднему составу потребляемых кормов (табл. 14). Некоторое обогащение протеином (6.3% вместо 5.6), жиром (5.0% вместо 3.9), если оно закономерно, могло быть вызвано преобладанием в пище слонов листвы деревьев, которая в отличие от злаков богаче протеином. Таким образом, содержимое желудков слонов достаточно полно отражает химический состав потребляемых кормов и может использоваться для характеристики их качества.

Химический состав фекалий у разных видов жвачных оказался достаточно однородным, что позволило усреднить их (табл. 15). Характерно, что эти данные существенно отличаются от имеющихся для других африканских копытных (антилопа гну, импала, блесбок) (Beggy, Louw, 1982; Klein, Fairall, 1986). Содержание протеина в фекалиях по нашим данным было значительно ниже (3–10% вместо 8–15%), а жира выше (3–7% вместо 2–3%). Существенные отличия были и в содержании БЭВ и клетчатки. Сравнение фекалий и корма показало, что по концентрации основных химических компонентов они мало отличаются друг от друга. Лишь концентрация БЭВ в фекалиях была существенно снижена, а золы и железа – увеличена (табл. 15). Соотношение

Таблица 15. Содержание химических веществ в кормовой растительности и фекалиях животных (% от сухой массы) (а ) и коэффициент переваримости корма (%) (б)

Объект	Сухое вещество		Сырой протеин		Сырой жир		Клетчатка		БЭВ		Зола		<i>Fe</i>
	<i>a</i>	<i>б</i>	<i>a</i>	<i>б</i>	<i>a</i>	<i>б</i>	<i>a</i>	<i>б</i>	<i>a</i>	<i>б</i>	<i>a</i>	<i>б</i>	
Кормовая растения ( $\bar{x} \pm S_x$ )	100	—	5.6 ± 0.67	—	3.9 ± 1.11	—	40.6 ± 2.44	—	39.1 ± 1.66	—	9.6 ± 0.85	—	0.023 ± 0.002
Слон	100	51	8.6	26	4.3	48	47.5	44	27.2	67	12.5	48	0.047
Бушбок	100	63	10.3	32	7.2	31	36.3	67	32.3	69	13.9	46	0.062
Редунка	100	40	3.6	62	3.4	47	51.0	14	15.9	76	26.2	-65	0.038
Конгони	100	50	5.9	47	4.4	44	46.5	43	15.1	81	28.1	-47	0.046
Топи	100	71	3.4	83	3.5	74	50.3	66	16.4	88	26.5	22	0.080
Всё животные ( $\bar{x} \pm S_x$ )	100	60	5.8 ± 1.6	58	4.6 ± 0.9	52	46.0 ± 3.9	54	19.9 ± 0.9	80	23.7 ± 3.28	0.3	0.057 ± 0.009

концентраций железа в корме и фекалиях было использовано нами для оценки переваримости. Расчет показал, что переваримость сухого вещества у жвачных достаточно высока и в среднем составляет 60% (с колебаниями у разных видов от 40 до 71%). Это соответствует известным для африканских копытных данным. Так в прямых балансовых определениях переваримости растительных кормов различными копытными, содержащимися в неволе (антилопы конгони и канна, газель Томпсона, кустарниковый дукер, овцы и крупный рогатый скот), эта величина колебалась у разных видов в сходных пределах: 50–66% (Arman, Hopcraft, 1975; Stanley Price, 1978).

Что касается отдельных компонентов, то наибольшая переваримость оказалась у БЭВ (80% с колебаниями у разных

видов 67–88%) (табл. 15), что соответствует их высокой утилизации в рубце. Достаточно высокой была видимая переваримость сырого протеина, жиров и клетчатки (соответственно 58; 52 и 54%). Эти данные близки ранее полученным в прямых балансовых определениях переваримости (Arman, Hopcraft, 1975; Stanley Price, 1978). Так, переваримость сырого протеина изменялась здесь у разных видов в пределах 51–61%, клетчатки – 15–50% (в нашем случае – 14–67%). Переваримость протеина у конгони по приведенным выше литературным данным и нашим составила соответственно 58; 59 и 47%, жира 51 и 44%, клетчатки 34; 57 и 43%. По нашим данным у большинства видов ощутимым было и усвоение золы (22–48%). Однако у некоторых (редунка, конгони) экскреция золы с фекалиями превысила поступление с кормом (отрицательный показатель переваримости, табл. 15), что, вероятно, связано с лиофагией животных. У слонов переваримость сухого вещества корма оказалась довольно высокой (51%) (табл. 15) и превышала известные экспериментальные данные для слонов (39–46%) (Benedict, 1936; Monfort, Monfort, 1979). Такая разница скорее всего объясняется различиями в качестве используемых кормов: если в нашем случае свободноживущие слоны потребляли в основном молодые злаки и листья деревьев, то в экспериментах им скармливались более грубые корма. Как и в случае со жвачными, наибольшая величина переваримости была свойственна БЭВ (67%). Переваримость жиров и клетчатки была обычной для растительноядных млекопитающих (48 и 44%), однако, низкой оказалась видимая переваримость протеина (26%). Приведенные материалы показали, что в условиях высокотравной саванны основные кормовые ресурсы крупных растительноядных млекопитающих в сухой наиболее неблагоприятный в кормовом отношении период года ограничены в основном отвой злаковых трав и молодыми листьями и побегами деревьев, отрастающими после выжигания сухой фитомассы в начале сухого сезона. По содержанию питательных веществ эти растительные корма не уступают таковым в наиболее благоприятный влажный сезон. Характерная особенность этой растительности – обедненность протеином даже на начальных стадиях вегетации (в травах не более 4,8%, в листьях деревьев не более 9,6%), что, по-видимому, является общим свойством рас-

тительности данной территории. Следует заметить, что среднее содержание протеина в этих кормах все же не опускается ниже критического для животных уровня (около 5%), установленного для диких копытных Африки (Berry, Louw, 1982). В рубце жвачных потребленный корм претерпевает значительные изменения и существенно отличается по своему химическому составу от кормовой растительности. К наиболее характерным изменениям относится значительное (двукратное) уменьшение количества БЭВ в результате их переработки и утилизации в рубце. У всех исследованных жвачных было утилизировано до 60% потребленных БЭВ, что соответствует известным данным для домашних животных (МакДональд, 1970). Очевидно, значительная доля утилизированной энергии используется симбиотическими микроорганизмами и теряется в виде метана и углекислого газа. Усвоение наиболее устойчивой фракции – клетчатки в рубце не велико, более того, ее количество в некоторых случаях даже увеличивается, что, возможно, объясняется более медленной эвакуацией этой трудно перерабатываемой фракции. Особенно заметно резкое (2–3-кратное) обогащение содержимого желудка азотистыми соединениями, которое, очевидно, связано с поступлением в желудок азота непищевого происхождения в виде продуктов азотистого метabolизма. Обогащение кормовой массы рубца протеином – известное явление и было показано в прямых экспериментах с использованием fistулы (Staines, Crisp, 1978). В нашем случае такое поступление достигало 180% от поступления с кормом. Очевидно, такой азот является важнейшим источником для поддержания положительного азотного баланса в организме животных в условиях значительной обедненности азотом кормовых ресурсов. Обогащение кормовой массы желудка характерно и для зольных веществ. В данном случае дополнительное поступление минеральных веществ вызывается литофагией животных, пасущихся на низкотравных после палов пастбищах. У слонов, представляющих нежвачных животных с простым желудком, содержимое желудка по концентрации основных химических компонентов не отличается от потребляемой растительности, и, таким образом, отражает его состав. Судя по составу этой массы питательность потребляемого слонами корма даже в не-

благоприятный период года была достаточно высока (содержание сырого протеина – 6,3%, жира – 5,0%, БЭВ – 34%). Нужно учитывать, что слонам доступны в это время высокопитательные свежие листья и побеги деревьев, отрастающие после выжигания травяной растительности. Оценка другого важнейшего показателя качества корма – переваримости – показала, что и по этому показателю потребляемый корм свободноживущих диких животных в сухой период года оказывается достаточно высокого качества. Переваримость сухого вещества у исследованных жвачных в среднем равнялась 60% и не уступала известным данным по переваримости высокопитательных кормов у животных в экспериментальных условиях в неволе. У слонов в естественных условиях переваримость составила 51% и оказалась даже выше, чем в условиях эксперимента в неволе, что связано с наличием высококачественных кормов и возможностью их выбора в естественной обстановке. Нужно учитывать, что получаемые примененным методом результаты могут иметь значительную погрешность, вызываемую прежде всего вариабельностью набора кормов, потребляемых пасущимися животными.

Изложенные данные позволяют заключить, что среди основных питательных веществ быстрее и полнее утилизируются в пищеварительном тракте растворимые углеводы, входящие в состав фракции безазотистых экстрактивных веществ (БЭВ). По оценкам переваримости корма у исследованных видов африканских жвачных (*Alcelaphus buselaphus*, *Damaliscus korrigum*, *Ourebia ourebi*, *Redunca redunca*, *Tragelaphus scriptum*) более половины БЭВ утилизировалось уже в рубце, а в целом их переваримость равнялась 80% (с колебаниями у разных видов от 70 до 88%) (Абатуров, 1993). Добавим, что у сайгаков переваримость углеводов (БЭВ) при питании разными растениями изменялась от 60 до 80% (Абатуров и др., 1998). У грызунов (общественная полевка *Microtus socialis*; гребенщиковая песчанка *Meriones tamariscinus*; хомяка Радде *Mesocricetus raddei*) усвоение растворимых углеводов изменялось почти в тех же пределах (52–86%) (Абатуров, Хашаева, 1995).

Следует напомнить, что эти данные отражают лишь видимую переваримость, которая из-за поступления в фекалии эндогенных продуктов метаболизма животного всегда ниже ве-

личины истинной переваримости. Это прежде всего касается протеина. Видимый коэффициент переваримости протеина, получаемый при определении переваримости, всегда существенно ниже его истинной величины, так как при расчетах искажается наличием в непереваренной кормовой массе азота непищевого происхождения, поступающего в фекалии из внутренней среды организма. Известно, что содержание этих форм азота в фекалиях является постоянной величиной относительно количества съеденного корма (Мак Дональд и др., 1970), что дает возможность вычленить количество обменного протеина в фекалиях и оценить истинную переваримость по соотношению между процентным содержанием протеина в рационе и массой видимого переваримого протеина в потребленном корме (Robbins et al., 1974; Robbins, 1983). Как следует из приведенного ниже уравнения регрессии, содержание обменного протеина в фекалиях сайгаков составляло 4.8 г/100 г потребленного корма, а среднее значение истинной переваримости – 95.6%. (рис. 10). Полученные значения истинной переваримости протеина и содержания обменного азота в фекалиях сходны с аналогичными данными для других копытных. У большинства жвачных количество обменного протеина в фекалиях колеблется в пределах 2–5 г/100 г потребленного корма (Esfeld, 1974; Robbins et al., 1974;

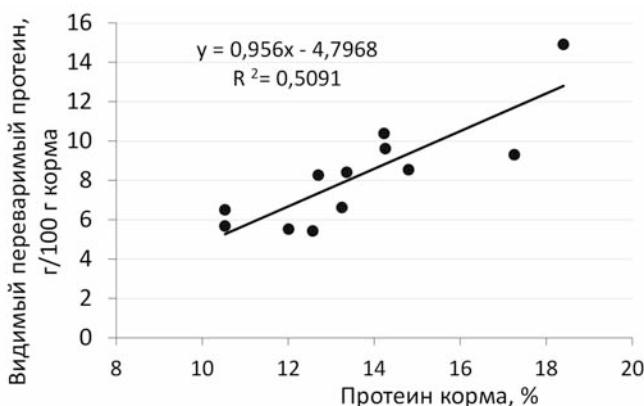


Рис. 10. Оценка количества обменного протеина в фекалиях и истинной переваримости протеина по соотношению между содержанием протеина в потребленном корме (%) и количеством видимого переваримого протеина в потребленном корме (г на 100 г корма).  $y = 0.956x - 4.7968$ ,  $R^2 = 0.5091$ ,  $F = 24.92$ ,  $p < 0.05$  (Абатуров и др., 1998, Abaturov, Subbotin, 2011).

Smith et al., 1975; Mould, Robbins, 1981; Schwartz et al., 1987b). В целом, истинная переваримость протеина у 5 видов жвачных Северной Америки (северный олень, лось, благородный олень, белохвостый олень, американский толсторогий баран) изменилась в пределах 74–100% (Schwartz, Hobbs, 1985). У сайгаков коэффициент истинной переваримости протеина менялся на разных кормовых рационах от 76 до 100%, тогда как видимая переваримость протеина этих же рационов была существенно ниже (от 54 до 81%) (Абатуров и др., 1998; Абатуров, 1999).

Клетчатка, как известно, перерабатывается в пищеварительном тракте при обязательном участии симбиотической микрофлоры. Жизнедеятельность симбиотических микроорганизмов сопровождается потерями энергии потребленного корма, выделяемой в виде метана и углекислого газа. У жвачных таким путем теряется от 2 до 10% переваримой энергии корма, у нежвачных копытных – менее 1% (Schwartz, Hobbs, 1985). В пищеварительном тракте домашних жвачных переваривается в среднем около 50% поступающей с кормом клетчатки (McDonald et al., 1969; Мак Дональд и др., 1970). У 5 видов диких жвачных африканской саванны (*Alcelaphus buselaphus*, *Damaliscus korrigum*, *Ourebia ourebi*, *Redunca redunca*, *Tragelaphus scriptum*), средний коэффициент переваримости клетчатки, как показано выше, составил 54% (с колебаниями у разных видов от 14 до 67%). Нежвачные копытные, у которых микробиальная переработка осуществляется преимущественно в слепой и толстой кишке, переваривают клетчатку обычно с меньшей эффективностью (Parra, 1978), хотя зебры (*Equus burchellii*) на лугах Эфиопии даже при питании грубой ветошью злаков переваривали ее на 57%, слоны (*Loxodonta africana*) в саванне Африки – на 44%, бегемот (*Hippopotamus amphibius*) там же – 45% (Абатуров, 1993; Abaturov et al., 1995; Абатуров и др., 1996).

Грызуны, у которых также присутствует кишечная симбиотическая микрофлора, способны достаточно эффективно перерабатывать клетчатку. Было показано, что переваримость целлюлозы в травах и злаковом сене у полевок (*Microtus pennsylvanicus*) достигает 33–34% (Johannigsmeier, Goodnight, 1969; Keys, VanSoest, 1970). У трех видов исследованных нами грызунов (общественная полевка *Microtus socialis*, требенциковая песчанка *Meriones*

*tamariscinus*; хомяк Радде *Mesocricetus raddei*) высокая эффективность переваривания клетчатки (66–79%) была свойственна хомяку, более низкая наблюдалась у общественной полевки и гребенщиковой песчанки (13–59%) (Абатуров, Хашаева, 1995).

Весьма важно учитывать, что на величину переваримости большое влияние оказывают различные химические соединения, прежде всего многие метаболиты растений, включающие токсичные вещества, что сказывается на переваримости независимо от состава питательных веществ в кормах. Тормозят процесс переваривания эфирные масла, фенольные соединения, танины, терпены и другие вещества, содержащиеся в листьях многих трав, деревьев и кустарников. Сюда же относятся токсины белкового происхождения (лектины и др.). Все они значительно осложняют переваривание и утилизацию растительных кормов животными и ограничивают потребление корма (Скопин, 2003).

## **СВЯЗЬ ПОТРЕБЛЕНИЯ КОРМА С РАЗМЕРАМИ ТЕЛА ЖИВОТНЫХ**

При увеличении обилия корма достигается уровень насыщения, величина потребления становится максимальной и относительно постоянной. Максимальное потребление зависит прежде всего от размерных величин пищеварительного аппарата животных. Поскольку масса и объем органов пищеварения в соответствии с известным принципом подобия организмов меняется пропорционально относительно массы тела разных по размеру животных, можно было бы ожидать, что и уровень потребления корма обладает той же пропорциональностью по отношению к размерам животных. Однако, в данном случае связь между этими параметрами имеет иной характер. Хорошо известно, что основные биологические процессы в живых организмах, в том числе потребление и усвоение корма (пищеварение), связаны с массой тела животных непропорциональной зависимостью, отражающей особенности их аллометрии (Kleiber, 1932; Шмидт-Нильсен, 1987; Demment, 1982; Дольник, 1982; 2002; Demment, Van Soest, 1985; Heusner, 1992; Van Soest, 1996). Эта связь реализуется через поверхность отдельных органов животного, в нашем случае отделов пищеварительного аппарата, от которых зависит скорость ферментации пищи и всасывания питательных веществ. В этом случае потребление должно соотноситься с массой тела зависимостью со степенью, равной 0.667 (Шмидт-Нильсен, 1976; 1982, Дольник, 1978; 1982). Однако у большинства разных по массе тела млекопитающих потребление корма ( $c$ ) коррелирует с массой тела ( $m$ ) в степени близкой 0.75 (более точно – 0.73). В данном случае условно принято, что  $M^{0.75}$  – обменная живая масса тела, отражающая ее аллометрический уровень (МакДональд и др., 1970).

Регрессионный анализ соотношения величин потребления пищи и массы тела 44 видов растительноядных млекопитающих с диапазоном массы тела от 18 г (домовая мышь) до 4 т (африкан-

ский слон) позволил оценить эту связь (Абатуров, Лопатин, 1987). Размах вариации величин потребленного корма был в пределах 1.6 г до 42 кг на одну особь, при этом относительная величина потребления в расчете на 100 г массы тела имела максимум у мелких животных 38.2 г и закономерно уменьшалась до 1.06 у крупных.

Анализ показал, что общая связь потребления сухого вещества корма ( $R$ , г/особь в сутки)<sup>3</sup> с массой тела взрослых животных ( $G$ , г) описывается логарифмическим уравнением (рис. 11):

$$\lg \cdot R = 0.776 \lg G - 0.556 \pm 0.0323.$$

При этом коэффициент корреляции  $r = 0.988 \pm 0.273 \cdot 10^{-2}$ , а среднеквадратическое отклонение угла наклона уравнения регрессии равно  $0.209 \cdot 10^{-1}$ .

Для переваренного корма ( $P$ , г/особь·сутки) в этом случае уравнение имеет вид:

$$\lg \cdot P = 0.732 \lg G - 0.591 \pm 0.269 \cdot 10^{-1}.$$

Коэффициент корреляции  $r = 0.988 \pm 0.273 \cdot 10^{-2}$ , а среднеквадратическое отклонение угла наклона уравнения регрессии равно  $0.217 \cdot 10^{-2}$ .

В данном случае наклон линии регрессии, характеризующий связь потребления с массой тела, имеет степенной показатель 0.776 и, таким образом, ощутимо отличается от теоретического соотношения массы тела и его поверхности (0.667). В этом случае подтверждается отсутствие полной функциональной связи потребления с поверхностью пищеварительного аппарата. Характерно, что поправка на переваримость несколько уменьшает наклон этой зависимости (0.732), приближая его к теоретически ожидаемому.

Приведенные данные характеризуют большую группу животных с широким диапазоном массы тела и разными типами пищеварения. Разделение на две отдельные размерные группы существенно меняет картину. Для группы мелких животных (20 г – 8 кг), включающей преимущественно грызунов, уравнение для потребленного корма приобретает вид:

$$\lg \cdot R = 0.698 \lg G - 0.388 \pm 0.338 \cdot 10^{-1},$$

что соответствует равенству  $R = 0.554 G^{0.698}$ .

<sup>3</sup> Обозначения по оригиналу источника.

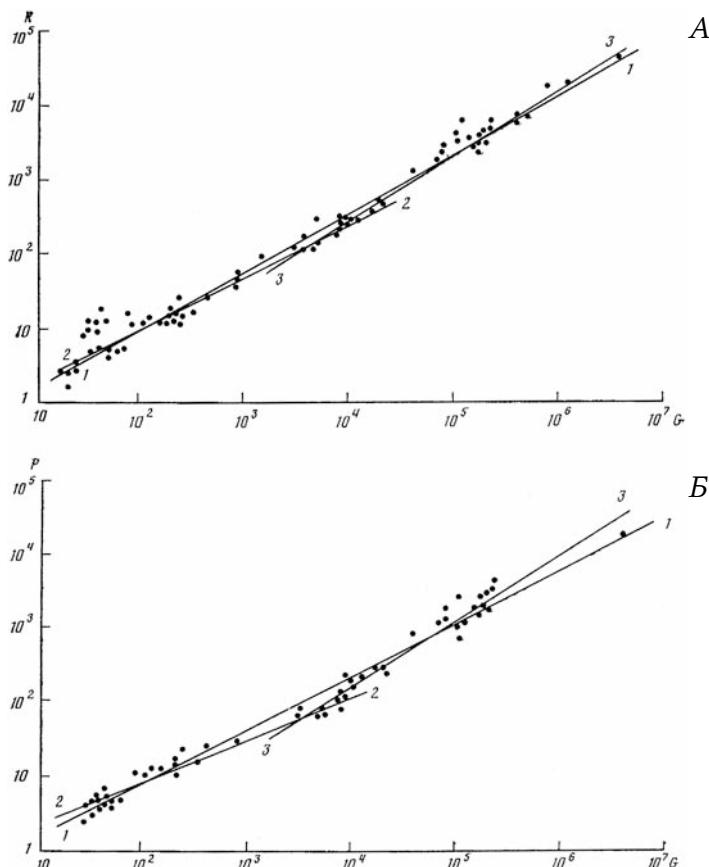


Рис. 11. Зависимость количества *A* – потребленного (*R*), *B* – переваренного (*P*) корма от массы тела (*G*) растительноядных млекопитающих. 1–1 – общая для всех млекопитающих, включенных в выборку (наклон для потребленного корма – 0.776, для переваренного – 0.732); 2–2 – для мелких животных массой 17.8–6300 г. (наклоны 0.698 и 0.613); 3–3 – для крупных млекопитающих массой 3.8–3995 кг (наклоны 0.861 и 0.888) (Абатуров, Лопатин, 1987).

При этом коэффициент корреляции  $r = 0.955 \pm 0.131 \cdot 10^{-1}$ , среднеквадратическое отклонение угла наклона равно  $0.279 \cdot 10^{-1}$ .

Для переваренного корма в этом случае уравнение имеет сходный вид:

$$\lg P = 0.613 \lg G - 0.327 \pm 0.109 \cdot 10^{-1},$$

коэффициент корреляции  $r = 0.982 \pm 0.634 \cdot 10^{-2}$ , а среднеквадратическое отклонение угла наклона уравнения регрессии равно  $0.845 \cdot 10^{-1}$ .

Как видим, для потребленного корма у мелких животных наклон линии регрессии значительно уменьшился (до 0.698) и стал близко соответствовать стандартной связи массы и поверхности любого тела (0.667). Более того, для переваренной доли корма он оказался даже положе (0.613).

У группы крупных млекопитающих (4 кг – 4 т), включающих преимущественно копытных, эта зависимость описывается уравнением

$$\lg \cdot R = 0.861 \lg G - 0.961 \pm 0.194 \cdot 10^{-1}, \\ \text{или } R = 0.149 G^{0.861}$$

при этом коэффициент корреляции  $r = 0.980 \pm 0.664 \cdot 10^{-2}$ , среднеквадратическое отклонение угла наклона равно  $0.229 \cdot 10^{-2}$ .

Для переваренного корма у крупных животных уравнение имеет вид:

$$\lg \cdot P = 0.888 \lg G - 1.335 \pm 0.24 \cdot 10^{-1}.$$

Коэффициент корреляции  $r = 0.974 \pm 0.9 \cdot 10^{-2}$ , а среднеквадратическое отклонение угла наклона уравнения регрессии равно  $0.27 \cdot 10^{-1}$ . Крутизна наклона как потребленного, так и переваренного корма здесь значительно возросла по сравнению с предыдущими случаями (соответственно до 0.861 и 0.888, т.е. явно сместились в сторону зависимости от массы, характеризующейся наклоном с показателем 1).

Из приведенных данных следует, что связь между потреблением корма и массой тела у мелких млекопитающих подчиняется правилу поверхности, т.е. при увеличении размеров тела у этих животных величина потребления нарастает в соответствии с ростом поверхности; у крупных животных эта зависимость статистически достоверно отличается от вышеприведенной и занимает промежуточное положение, отражающее связь потребления как с объемом, так и с поверхностью. Очевидно, у мелких млекопитающих, большинство которых относится к грызунам, основная переработка потребленного корма связана с секреторной активностью органов пищеварения и осуществляется преимущественно в зоне контакта пищевой массы с поверхностью желудка и кишечника. Таким образом, как всасывание питательных веществ, так и переработка, а в итоге потребление пищи у этих животных является функцией поверхности пищеваритель-

ного аппарата. Емкость (вместимость) органов пищеварения, отражающая объемные характеристики тела, по-видимому, не играет заметной роли в установлении уровня потребления и усвоения пищи, что подтверждается также и эмпирическими наблюдениями. Так у малого суслика (*Spermophilus pygmaeus*), желтогорлой мыши (*Apodemus flavicollis*), белой мыши (*Mus musculus*), рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) наполнение желудка в активный период суток не бывает максимальным и скорость поступления пищи в желудок определяется скоростью ее усвоения, которая стабильна и видоспецифична (Абатуров, Кузнецов, 1976). Например, у малого суслика в период дневной активности скорость прохождения пищи (сухой массы) через желудок поддерживается на уровне 2 г/ч., при этом наполнение желудка не превышает 4 г, хотя желудок может вместить 16 г пищевой массы. Круглосуточный характер активности мышевидных грызунов обеспечивает равномерное поступление пищи в желудок, стабильную скорость ее переработки и усвоения. Очевидно, у большинства видов этих животных скорость потребления и прохождения пищи поддерживается на уровне скорости переработки пищи и всасывания питательных веществ, что исключает нерациональное накопление пищевой массы в пищевом тракте, которое накладывало бы ограничение на двигательную активность этих высокоподвижных животных.

Вместе с тем у грызунов с двухфазным суточным ритмом активности (с дневной или ночной активностью) такой характер потребления и переработки пищи нарушается. У малого суслика в дневное время поступление пищи определяется, как отмечено выше, скоростью ее переработки и усвоения и равно 2 г/ч, что обеспечивает потребление за 12 часов активного периода 24 г пищи. В ночное время количество потребленного корма зависит от количества, накопленного в желудке непосредственно перед ночевкой, т.е. от разовой вместимости желудка, которая составляет в среднем 8–10 г (максимально 16) (Абатуров Кузнецов, 1976). Очевидно, в данном случае в ночное время при отсутствии двигательной активности потребление определяется не только поверхностью пищеварительного аппарата, но и его объемом (емкостью).

Изложенные данные подтверждают зависимость потребления пищи мелкими млекопитающими (грызунами) от размера

поверхности пищеварительного тракта, которая ограничивает количество усвоенной и потребленной пищи. При этом соответствие скоростей потребления и усвоения позволяет животным избегать невыгодного для них увеличения массы тела, вызываемого накоплением в желудке кормовой массы.

Иная картина свойственна крупным растительноядным млекопитающим. Более крутой наклон, характеризующий связь между потреблением и размером тела, свидетельствует о большом влиянии на уровень потребления объемных параметров тела. Совершенно очевидно, что увеличение крутизны наклона свидетельствует о более высоком потреблении и усвоении пищи на единицу обменной массы по сравнению с мелкими животными, что вызвано или нарушением подобия животных по относительным размерам их органов пищеварения, или различиями функционирования пищеварительных органов. Подобие у этих животных, как известно, сохраняется, хотя иногда и не в полной мере (Дольник, 1982; Варшавский и др., 2017). Функционирование же органов пищеварения изменчиво. Крупные, преимущественно жвачные млекопитающие в результате максимального наполнения объемистого рубца большой кормовой массой получили возможность ее дополнительной переработки во всем объеме посредством симбиотических микроорганизмов. По-видимому, именно это обеспечивает более крутой наклон линии регрессии у крупных животных при сохранении подобия животных по относительным размерам органов пищеварения. Очевидно, чем вместительнее рубец, тем большая масса корма подвергается активной переработке симбиотическими микроорганизмами и позволяет животным успешно использовать слабопереваримые корма.

Таким образом, крупные, преимущественно жвачные млекопитающих в результате максимального наполнения объемистого рубца большой кормовой массой получили возможность ее дополнительной переработки во всем объеме посредством эндосимбиоза. Очевидно, чем вместительнее рубец, тем большая масса корма подвергается активной переработке симбиотическими микроорганизмами и позволяет животным успешно использовать более грубые слабопереваримые корма. Однако в этом случае накопление большой массы корма в рубце сопря-

жено с дополнительными тратами энергии на двигательную активность, что вызывает рост потребной энергии организма.

Очевидно, и мелкие растительноядные млекопитающие (грызуны) могли бы пойти по этому же пути, максимально наполняя желудочно-кишечный тракт. Как отмечено выше, наполнение желудка, например, у малого суслика (*Spermophilus pyrtaeus*) в дневной наиболее напряженный с высокой подвижностью период суточной активности не превышает 2 г кормовой массы (сух. вес), тогда как максимальное наполнение (в ночной неактивный период) достигает 15–16 г (Абатуров, Кузнецов, 1976). Очевидно, максимальное наполнение желудка ограничивает подвижность мелких животных и невыгодно для них<sup>4</sup>. Проигрывая в эффективности использования грубых кормов и, следовательно, в освоении растительных кормовых ресурсов, мелкие млекопитающие выигрывают в подвижности. У крупных млекопитающих максимальное наполнение желудочно-кишечного тракта, достигающее у некоторых из них 20% массы тела, сопряжено с дополнительными тратами энергии на двигательную активность, что вызывает рост потребной энергии организма, из-за чего возникает дефицит энергии (Дольник 1982). Однако эти потери компенсируются более интенсивным потреблением, эффективным усвоением грубых кормов и более полным использованием пастбищных кормовых ресурсов (Абатуров, Лопатин, 1987). Дефицит двигательной активности, связанный с лишним весом, для крупных растительноядных млекопитающих не столь важен, как для мелких (Дольник, 1982).

Считается, что с увеличением веса тела животных скорость расхода энергии возрастает более интенсивно, чем скорость поступления энергии в организм, за счет чего и возникает отмеченный дефицит потребной энергии, особенно ощущаемый у крупных животных (Дольник, 1982). Однако изложенные выше данные показали, что у крупных животных поступление переваримой энергии возрастает с той же скоростью (наклон 0.888), что и потребная мощность (0.833). Очевидно, благодаря этому

<sup>4</sup> В вечернее время удается наблюдать забавную картину. Суслики перед уходом на ночевку в гнездовую нору настолько переполняют желудок кормовой массой и тем самым увеличивают объем тела, что с трудом и заметной задержкой пролезают в свою нору.

компенсируется характерный для крупных животных дефицит энергии.

Следует заметить, что отмеченное выше постоянство величины потребления корма при насыщении не является абсолютным и размер максимального потребления варьирует в определенном диапазоне в зависимости от особенностей растительного корма, специфики работы пищеварительного аппарата, физиологического состояния животного (Абатуров, Холодова, 1989). Известно, что у жвачных животных со сложным многокамерным желудком уровень потребления в значительной мере зависит от механических свойств поедаемых растений. При потреблении грубых волокнистых кормов скорость прохождения пищи, а следовательно, и уровень потребления ограничиваются длительной задержкой кормовой массы в рубце, поскольку в следующие отделы желудка могут проходить только размельченные частицы размером не крупнее 1–2 мм. Поэтому животное вынуждено большую часть времени тратить на пережевывание пищи, существенно снижая общее потребление. При потреблении слабопереваримых, но механически менее прочных и легко измельчаемых растений, размер потребления существенно увеличивается, компенсируя этим низкую переваримость корма. У сайгаков массой тела 30–40 кг суточное потребление корма при уровне насыщения колебалось от 1060 до 1900 г/особь (сух. массы) или от 80 до 117 г/кг  $M^{0.75}$ , т.е. в весьма большом диапазоне (Абатуров, 1999). Увеличение потребления корма, компенсирующее низкую переваримость некоторых кормов, наблюдается и у грызунов. В частности, у полевок (*Microtus ochrogaster*, *M. californicus*) и сибирского лемминга (*Lemmus sibiricus*) уровень потребления корма в условиях насыщения изменялся в зависимости от переваримости корма от 150 до 200 мг/г веса тела (Batzli, Cole, 1979). Рост потребления корма происходит и при увеличении физиологических потребностей животного, в частности в периоды размножения (особенно во время лактации). У самок сайгаков потребление корма в период лактации увеличивалось в 1.5 раза, у самок рыжей полевки – почти в 2 раза (Абатуров и др., 1982; Кузнецов, Михайлин, 1985). Однако во всех случаях увеличение уровня потребления возможно только в ограниченных пределах и не всегда достигает масштабов роста потребностей.

Из изложенного в данном разделе материала следует вывод о том, что в силу особенностей аллометрии разных по размеру животных базовой основой количества потребляемой ими пищи выступает относительная величина поверхности пищеварительного тракта, что в наиболее полной форме проявляется у мелких млекопитающих с малыми размерами тела. Ферmentation, расщепление кормовой органики, всасывание питательных веществ и в итоге потребление и усвоение пищи у них в большей мере зависит от скорости переработки пищи в зоне контакта пищевой массы со слизистой оболочкой органов пищеварения, т.е. является функцией их поверхности. У крупных млекопитающих, переработка пищи у которых осуществляется во всем объеме пищевой массы, интенсивность потребления и усвоения зависит не только от поверхности кишечника и желудка, но в большей степени от вместимости (емкости) желудка, из-за чего уровень потребления более связан с емкостью (объемом) органов пищеварения.

Таким образом, у крупных и мелких растительноядных млекопитающих связь между потреблением корма и массой тела различна: для мелких (в основном грызунов) степенной показатель равен 0.698, что близко отражает соотношение массы и поверхности любого тела; для крупных (преимущественно для копытных) – 0.861 (Абатуров, Лопатин, 1987). У мелких млекопитающих (грызунов) величина потребления в большей мере является функцией поверхности пищеварительного аппарата и зависит от скорости переработки пищи в зоне контакта пищевой массы со слизистой оболочкой органов пищеварения. У крупных млекопитающих интенсивность потребления в большей мере зависит от вместимости (объема) органов пищеварения.

## **ПЕРЕВАРИМОСТЬ КОРМОВОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И АЗОТНЫЙ БАЛАНС ОРГАНИЗМА КАК МЕРА ОБЕСПЕЧЕННОСТИ ЖИВОТНЫХ ПИЩЕЙ**

Обеспеченность животных кормом зависит не только от количества потребленного корма, но прежде всего от его усвоенной массы, которая определяется величиной переваримости. Существует пороговый уровень переваримости, ниже которого материальные и энергетические потребности организма не удовлетворяются даже при обилии корма и его максимальном потреблении. (Gwynne, Bell, 1968; Bell, 1971; Sinclair, 1974; StanleyPrice, 1978; Berry, Louw, 1982; Pellew, 1984; Eisfeld, 1985; Абатуров, Магомедов, 1988; Owen-Smith, Cooper, 1989; Абатуров и др., 1996). Вольноживущие растительноядные млекопитающие чувствительны к изменению питательной ценности кормовой растительности, особенно к таким ее свойствам как переваримость и обеспеченность азотом (Eisfeld, 1974; 1985; Robbins et al., 1974; Smith et al., 1975; Mould, Robbins, 1981; Sinclair et al, 1982; Regelin et al., 1987; Schwartz et al., 1987b ; Jiang, Hudson, 1992). Существуют нижние пределы переваримости и количества усваиваемого азота в кормовой растительности, которые отражают пороговое качество корма (переваримости, содержания протеина) и служат показателями пригодности пастбища для полноценного питания животных.

Для оценки необходимых уровней переваримости и обеспеченности азотом в потребляемом корме проведены специальные опыты по кормлению ручных сайгаков различными по питательности растительными кормами. Опыты были выполнены при кормлении животных в балансовых клетках и в условиях пастбища на естественном пастбище. Все показатели питания, энергетического и азотного баланса приведены к обменному весу тела животного ( $\text{кг}M^{0.75}$  живого веса тела).

## **Пороговые уровни переваримости растительного корма на пастбищах**

В опытах по оценке питания сайгаков показатели питания заметно варьировали в зависимости от типа корма (табл. 16). Переваримость менялась от 50% (прутняк) до 75–77% (смесь зерна и трав, весенние травы при вольной пастьбе), суточное потребление сухого вещества корма в летнее время варьировало от 45 г/кг $M^{0.75}$  (пырей посевной) до 117 г/кг $M^{0.75}$  (смесь зерна с травой или сеном, летние травы при вольной пастьбе). Следует заметить, что низкий показатель потребления пырея посевного (45 г/кг $M^{0.75}$ ) даже в условиях питания вволю до насыщения объяснялось высокой полевой влажностью скармливаемых весенних растений (до 80%), что при пересчете весьма большого объема и сырой массы съеденного корма на сухую массу демонстрировало весьма низкие величины потребления (Абатуров и др., 1982). Таким образом, если исключить из выборки пырей посевной, потребление сухого вещества корма в опытах находилось в пределах 63–105 г/кг $M^{0.75}$  в сутки. Суточное поглощение обменной (переваримой) энергии изменялось в летнее время в пределах 470–1270 кДж/кг $M^{0.75}$ . В зимнее время суточное потребление сухого вещества корма и обменной энергии было существенно ниже (до 42 г/кг $M^{0.75}$  и 380 кДж/кг $M^{0.75}$ ) (табл. 16).

Для установления трат энергии для поддержания жизнедеятельности и на образование привеса проанализировано соотношение этих величин (рис. 12). Величины поглощенной обменной энергии ( $y$ ) и привесов тела ( $x$ ) у животных в клетках и при вольной пастьбе практически одинаковы. Таким образом, в единственном варианте расходы энергии на жизнедеятельность и на образование привеса описывается уравнением регрессии:

$$y = 10.46 x + 719.1 \text{ (рис. 12).}$$

Значения коэффициентов  $a$  и  $b$  (в уравнении регрессии  $y = bx + a$ ) равно соответственно 719.1 и 10.46. Таким образом, траты энергии на поддержание (при нулевом привесе), составляют у сайгаков в летнее время 719 кДж/кг $M^{0.75}$ . Зимой эта величина значительно ниже: по данным зимних оценок (в клетках и на пастбище) она приблизительно равна 400–500 кДж/кг $M^{0.75}$  (табл. 16). По существующим оценкам для других видов диких

Таблица 16. Показатели питания и суточный привес сайгаков в кормовых опытах в клетках и на пастбище (Абатуров и др., 1982; 1998)

Состав корма	Дата	Пол	Вес тела, кг	При-вес, г/ особь в сут- ки	Пере- вари- мость, %	Потребление в сутки		
						сухого веще- ства		Обмен- ной энергии кДж/ кгМ <sup>0.75</sup>
						г/ особь	г/ кгМ <sup>0.75</sup>	
Теплый период периода года								
Степные травы и зерно ячменя*	Май 13–19	самец	34.2	164	75	1280	90.8	1118
	Июль 7–15	самец	34.7	250	68	1505	105.2	1046
Люцерновое сено и зерно ячменя*	Август 1–6	самка	22.4	150	64	843	81.8	767
	Май 6–12	самец	32.8	229	73	993	72.4	962
	Сентябрь 19–26	самец	39.4	-42.8	70	1253	79.8	853
		самка	32.2	0	68	952	70.4	797
Степные травы*	Октябрь 18–24	самец	32.0	–	54	1165	86.6	822
Пырей посевной*	Май 12–20	самец	28.8	-102	64	637	51.4	611
		самка	25.5	-73	66	511	45.2	537
Прутняк простертый*	Июнь 13–18	самец	29.9	-14	53	1037	81.0	685
	Июнь 1–7	самка	26.8	-80	52	744	63.0	470
	Июнь 4–9	самка	23.0	-138	49	700	66.7	472
Листья вяза мелколистного*	Август 10–15	самка	27.3	0	57	948	79.7	839

\*Кормление в обменных клетках.

жвачных (*Odocoileus hemionus*, *Capreolus capreolus*, *Cervus elaphus*, *Alces alces*, *Rangifer tarandus*, *Antilocapra americana*) усредненная величина энергии поддержания взрослых животных в состоя-

Смесь трав при вольной пастьбе**	Апрель 12–17	самка	20.0	–	77	986	104.2	1270
	Май 26–29	самец	32	166	59	1060	78.8	704
	Июнь 2–6	самец	35	562	68	1398	97.2	993
	Июнь 21–24	самка	22.3	530	73	1054	102.7	1179
	Июль 27–30	самец	36.0	-262	51	796	54.2	409
	Август 3–6	самец	41.0	150	56	1901	117.3	948
	Август 28–31	самка	26.4	250	68	1207	104.1	1099
	Сен- тябрь 21–27	самка	20.5	80	57	854	89.0	822

#### Холодный период периода года

Дро- бленный ячмень и люцерн- ное сено*	Январь 25–31	самец	36.3	4.8	71	702	47.4	504
	Январь 4–8	самец	34.5	20	71	699	49.2	521
Степные травы при вольной пастьбе**	Де- кабрь 1–4	самка	27.2	-100	56	503	42.3	380

\*\*Пастьба на естественном пастбище.

ний покоя (отдых лежа) летом варьирует в пределах 523–655 кДж/кг $M^{0.75}$ , зимой – 467–597 (Hudson, Christopherson, 1985). Отметим, что сходные величины расходов обменной энергии характерны для молодых (неразмножающихся) коз (с массой тела 35–40 кг) – 590–630 кДж/кг $M^{0.75}$  (Нормы и рационы..., 2003). У сайгаков при внесении поправки на пастбищную активность, которая в разные сезоны меняется в пределах 1.18–1.24 (Абатуров и др., 1998), потребности в энергии в состоянии покоя в теплый период года равны 599 кДж/кг $M^{0.75}$ , зимой – 419 кДж/кг $M^{0.75}$  и, таким образом, мало отличаются от известных для других видов диких и домашних жвачных. Характерно, что траты

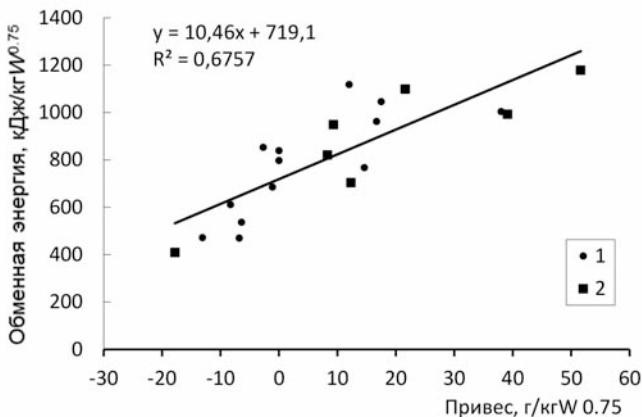


Рис. 12. Соотношение ( $y = bx + a$ ) между суточным поглощением сайгаками обменной энергии ( $y$ , кДж/кг $M^{0.75}$  в сутки) и привесом тела животных ( $x$ , г/кг $M^{0.75}$  в сутки) в теплый период года по данным балансовых опытов в клетках (1) и в условиях пастбища (2):  $y = 10.46x + 719.1$ ;  $r = 0.8220$ ;  $F = 37.50$ ;  $P < 0.0001$ . Стандартная ошибка ( $m$ ):  $a = 34.17$ ,  $b = 1.70$ .

на жизнедеятельность зимой в 1.3–1.5 раза меньше, чем летом, что объясняет зимнюю гипофагию и сезонное изменение уровня основного обмена сайгаков. Следует подчеркнуть, что зимняя гипофагия у сайгаков проявлялась при избытке предпочитаемого корма.

Из уравнения регрессии, отражающего связь между привесом тела и потребленной обменной энергией (рис. 12), следует, что для образования 1 г привеса (обменной массы) сайгаки затрачивают 10.46 кДж обменной энергии сверх поддерживающего уровня. Следует отметить, что эта величина расходов на привес отличается от имеющихся для других животных. Известно, что уwapити (*Cervus elaphus*) она колеблется у взрослых животных разного пола и в разные сезоны от 26 до 55 кДж/г привеса, и лишь у телят оказывается ниже – 16 кДж/г (Simpson et al., 1978; Fennelly et al., 1981; Suttie et al., 1987; Jiang, Hudson, 1992).

Итак, суточные траты обменной энергии на жизнедеятельность при нулевом балансе веса тела, соответствующие энергии поддержания пасущихся животных, у сайгаков равны 719 кДж/кг $M^{0.75}$  в теплое время года и до 500 кДж/кг $M^{0.75}$  зимой. На 1 г/кг $M^{0.75}$  привеса (обменной массы) расходуется 10.46 кДж/кг $M^{0.75}$  обменной энергии сверх поддерживающего уровня. В природных по-

пуляциях у сайгаков рост массы тела наблюдается только в теплые времена года (Банников и др., 1961; Абатуров и др., 1982). При этом у 1–2-летних еще растущих животных увеличение веса тела за 5 теплых месяцев (май–сентябрь) в среднем достигает 10 кг/особь, т.е. около 65 г/особь в сутки ( $6 \text{ г}/\text{кДж}M^{0.75}$ ). Из приведенного выше уравнения следует, что в этом случае среднегодовые суточные траты энергии (на поддержание и рост) составляют 782 кДж/кГМ $^{0.75}$ . Отметим, что в этом случае 1 г/кГМ $^{0.75}$  привеса сайгаков требует общих расходов 130 кДж/кГМ $^{0.75}$  обменной энергии в сутки. Заметим, что согласно нормам для откорма шерстномясных пород овец 1 г прироста веса растущих животных массой 37 кг требовались затраты 88.5 кДж/кГМ $^{0.75}$  обменной энергии, у животных весом 21 кг – 48.4 кДж/кГМ $^{0.75}$  (Нормы и рационы..., 2003).

Для расчета трат энергии у сайгаков на лактацию необходимые данные (суточное количество молока, калорийность) отсутствуют. Однако, исходя из имеющихся данных для овец, суточная потребность в обменной энергии лактирующих самок в первые 10 недель лактации близка 1000–1020 кДж/кГМ $^{0.75}$  (Потребность жвачных..., 1968; Мак-Дональд и др., 1970). Сходные величины расходов обменной энергии в период лактации характерны для коз шерстных и пуховых пород (массой тела 40 кг) – 1057 кДж/кГМ $^{0.75}$  (Нормы и рационы..., 2003). Как видим, траты на

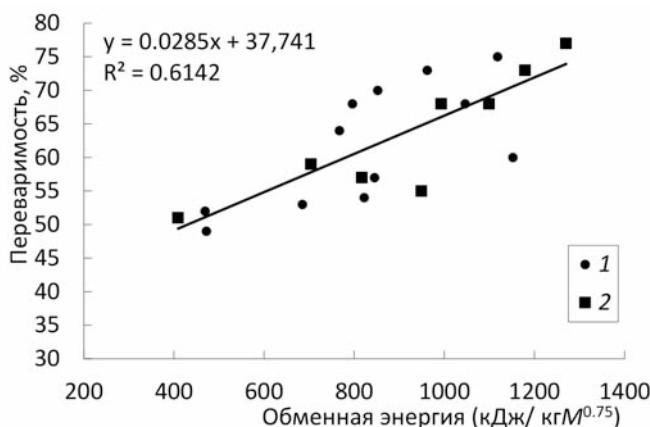


Рис. 13. Соотношение ( $y = bx + a$ ) между видимой переваримостью корма ( $y$ ) и потребленной сайгаками обменной энергией ( $x$ , кДж/кГМ $^{0.75}$ ) в теплый период года по данным балансовых опытов в клетках (1) и в условиях вольной пастбибы (2):  $y = 37.741 + 0.0285x$ ;  $r = 0.7837$ ;  $F = 28.654$ ;  $p < 0.00004$ . Стандартная ошибка ( $m$ ):  $a = 4.80$ ,  $b = 0.005$ .

лактацию превышают обычные траты на образование привеса и лишь в редких случаях близки их максимальным величинам.

Величина поглощенной обменной энергии зависит в основном от двух показателей: от количества потребленного корма и от его переваримости. Поскольку потребление корма ограничивается насыщением пищеварительного аппарата и поэтому относительно постоянно, основное влияние на величину поглощенной обменной энергии оказывает переваримость, зависящая от свойств растительности и варьирующая в больших пределах. Анализ соотношения переваримости рациона ( $y$ ) и потребления обменной энергии ( $x$ ) показал, что их связь описывается уравнением регрессии (рис. 13):

$$y = 0.029x + 37.74.$$

Из уравнения следует, что указанные выше траты обменной энергии на поддержание ( $719 \text{ кДж}/\text{кг}M^{0.75}$ ) без учета расхода на рост могут быть обеспечены только при переваримости корма не ниже 58.6%. Именно этот уровень переваримости следует считать пороговой величиной, отражающей нижний предел качества корма, необходимого для поддерживающего уровня энергетического баланса пасущегося неразмножающегося животного. Следует, однако, особо отметить, что эта оценка получена в экспериментах при содержании одомашненных животных в загоне (стойле) и кормлении их рационами с добавкой комбикормов. Как будет показано ниже, у пасущихся животных на естественных пастбищах для поддерживающего уровня энергетического баланса достаточна более низкая переваримость (56–57%), что отражает естественный характер питания животных.

Для обеспечения среднего суточного привеса тела (роста) животных ( $6 \text{ г}/\text{кг}M^{0.75}$ ), который, как показано выше, требует потребления с учетом энергии поддержания в теплый период года в среднем  $782 \text{ кДж}/\text{кг}M^{0.75}$  в сутки обменной энергии, переваримость корма согласно данному уравнению должна быть не ниже 60.4%.

Более высокие траты обменной энергии на лактацию ( $1050 \text{ кДж}/\text{М}^{0.75}$ ) в соответствии с приведенным уравнением требуют увеличения переваримости корма до уровня выше 68.2%.

Таким образом, пороговый уровень переваримости потребленного корма для взрослых неразмножающихся сайгаков, необходимый для обеспечения положительного энергетического баланса, в нашем случае составляет 58%, а с учетом роста и лактации выше 60–68% соответственно

## **Обеспеченность протеином и пороговые концентрации протеина в корме**

Для оценки потребностей в азоте использованы показатели потребления и переваримости протеина, полученные в экспериментах как со свободнопасущимися животными, так и в опытах по кормлению в клетке (табл. 17). Поддерживающие потребности в азоте расчитывали как сумму фекального обменного азота, определенного нами экспериментально, и эндогенного азота мочи. Величину обменного фекального азота определяли путем регрессионного анализа соотношения между содержанием протеина в рационе (%) и количеством видимого переваримого протеина в потребленном корме (г/100 г корма) (Robbins, 1983; Абатуров и др., 1998; Абатуров, 1999). Величина эндогенного азота мочи принята равной 0.12 г/кг $M^{0.75}$  живого веса тела (Потребность жвачных..., 1968; Eisfeld, 1974; Robbins et al., 1974; Robbins, 1983; Schwartz et al., 1987b и др.). Для определения потребностей в протеине на рост и лактацию использовали известные данные для овец (Потребность жвачных..., 1968; Мак-Дональд и др., 1970; Нормы и рационы..., 2003).

Оценку пороговых уровней концентрации протеина в корме выполняли путем анализа линейной регрессии между суточным потреблением переваримого протеина на единицу обменной массы тела (г/кг $M^{0.75}$ ) и концентрацией протеина в рационе (%).

У сайгаков обменный протеин фекалий, рассчитанный из соотношения величин протеина в рационе ( $x$ ) и видимого переваримого протеина в потребленном корме ( $y$ ), у свободно-пасущихся животных был равен 4.797 г/100 г сухой массы съеденного корма (см. рис. 10). Следовательно, для взрослого животного живым весом 20–27 кг (в разные сезоны) и потребляющего 1200 г сухого вещества в сутки (Абатуров и др., 1998) суточное содержание обменного протеина в фекалиях равнялось 57.6 г/особь,

Таблица 17. Показатели потребления и переваримости протеина у сайгаков в условиях свободной пастьбы и в опытах по кормлению в клетках (1996–2005 гг.) (Абатуров и др., 1998; 2005; Abaturov, Subbotin, 2011)

Корм	Дата	Содержание, %		Перевари-мость, %		Суточное потребление		
		в раци-оне	в фе-кали-ях	види-мая	ис-тин-ная	Протеин рациона, г/особь	Переваримый протеин	г/кг $W^{0.75}$
						г/ особь	г/кг $W^{0.75}$	
Пастбищ-ные травы (свободная пастьба)**	12–17. IV	18.4	15.0	81	100	181.4	181.4	19.19
	26–29. V	14.8	15.3	58	90	156.9	141.2	10.50
	2–6.VI	14.3	14.6	67	100	199.4	199.4	13.85
	20–24. VI	14.2	14.0	73	98	150.0	147.0	14.33
	27–30. VII	12.6	14.6	43	81	100.1	81.1	5.52
	3–5. VIII	12.0	14.4	46	85	228.3	194.1	12.04
	28–31. VIII	12.7	14.1	65	92	153.3	141.0	12.12
	21–26. IX	13.3	15.7	50	76	113.2	86.0	8.92
	1–4.XII	13.4	11.2	63	89	67.2	59.8	5.00
Латук та-тарский* ( <i>Lactuca tatarica</i> )	2–17. VIII	17.3	17.8	54	74	130.5	96.6	9.93
Листья вяза мелколист-ного ( <i>Ulmus pumila</i> ) *	»	10.5	11.0	54	88	110.3	97.1	9.94
	»	10.5	9.8	62	96	101.9	97.8	9.95

\* Питание в обменных клетках. \*\*Пастьба на естественном пастбище.

или в пересчете на азот 9.22 г/особь (0.71 г/кг $M^{0.75}$ ). Вместе с эндогенным азотом мочи 0.12 г/кг $M^{0.75}$  это составляет 0.83 г/кг $M^{0.75}$  азота в сутки (5.19 г/кг $M^{0.75}$  протеина), что соответствует суточным поддерживающим потребностям сайгака в азоте (протеине) в теплый период года. Эти величины близки имеющимся в литературе оценкам поддерживающей потребности в азоте для дру-

тих жвачных ( $0.41\text{--}0.82 \text{ г/кг}M^{0.75}$ ) (Robbins, 1983). Согласно нормам кормления шерстных и пуховых пород коз неразмножающимся животным массой 35–40 кг требуется такое же ( $4.4\text{--}4.5 \text{ г/кг}M^{0.75}$ ) количество протеина в сутки ( $0.70\text{--}0.72 \text{ г/кг}M^{0.75}$  азота) (Нормы и рационы., 2003).

Известно, что траты на отложение азота в тканях тела во время роста и образования привеса у взрослых животных равны 2.5% на единицу привеса (Потребности жвачных ..., 1968). Учитывая поправку на биологическую ценность азота корма, согласно которой эффективно используется в организме только около 70% всосавшегося азота корма (Потребность жвачных..., 1968; Мак-Дональд и др., 1970), легко рассчитать, что на образование 1 г привеса необходимо 0.0357 г переваримого азота ( $0.223 \text{ г}$  протеина). При среднем суточном увеличении веса тела на протяжении теплого периода года, равном, как показано выше, 65 г/особь, средние потребности в переваримом протеине должны быть равны  $6.50 \text{ г/кг}M^{0.75}$  в сутки.

Количество поглощенного переваримого протеина зависит от трех показателей: количества потребленного корма (см. табл. 16), концентрации протеина в корме и переваримости протеина (табл. 17). У свободно пасущихся животных при колебаниях истинной переваримости протеина от 74 до 100% суточное потребление переваримого протеина варьировало в пределах  $5.00\text{--}19.19 \text{ г/кг}M^{0.75}$  живого веса тела (табл. 17). Корреляция между суточным потреблением переваримого протеина ( $x$ ) и процентным содержанием протеина в потребленном корме ( $y$ ) была высокой ( $r = 0.81$ ), а соотношение между этими величинами описывалось уравнением регрессии (рис. 14):

$$y = 0.584x + 6.172.$$

Из уравнения следует, что для обеспечения пасущегося животного поддерживающим количеством переваримого протеина, равным, как показано выше,  $5.19 \text{ г/кг}M^{0.75}$ , концентрация протеина в растительном корме должна быть не менее 9.2%. Именно эта величина отражает минимальный (пороговый) уровень содержания протеина в корме, который обеспечивает поддерживающий азотный баланс пасущегося животного. При учете других потребностей (на рост, линьку) этот уровень выше: при

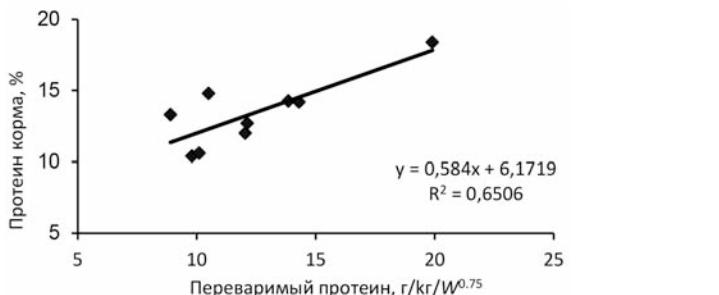


Рис. 14. Оценка соотношения ( $y = bx + a$ ) между содержанием протеина в потребленном корме (рационе) пасущихся сайгаков ( $y$ , %) и суточным потреблением переваримого протеина ( $x$ , г/кг $M^{0.75}$ ):  $a = 6.172 \pm 2.237$ ;  $b = 0.584 \pm 0.1584$ ;  $R^2 = 0.6506$ ;  $r = 0.81$ ;  $F = 13.03$ ;  $P < 0.0086$ .

среднегодовом приросте веса тела, когда потребности составляют 6.50 г/кг $M^{0.75}$ , он должен быть не ниже 9.97%. В отдельных случаях, когда привес достигал 530 г/особь в сутки, потребности в переваримом протеине (16.72 г/кг $W^{0.75}$  суммарно для привеса и поддержания жизни) могли быть удовлетворены только при содержании протеина в рационе не ниже 15.9%. Существенно возрастают потребности в протеине во время лактации животных. Если использовать данные для коз (Потребности жвачных., 1968; Мак-Дональд и др., 1970), потребности в переваримом протеине составят 14.0 г/кг $M^{0.75}$ . В этом случае содержание протеина в потребляемом корме не должно быть ниже 14.3%.

\*\*\*

Итак, изложенные на примере сайгаков данные характеризуют минимальные (пороговые) потребности животных в энергии и протеине для разных физиологических нужд животных и отражают основные показатели качества (переваримости, содержания протеина) кормовых ресурсов, обеспечивающие эти потребности (табл. 18). Для обеспечения энергетических трат на поддержание жизни (суммарные траты энергии на поддержание в состоянии покоя и на пастищную активность) взрослым неразмножающимся сайгакам требуется кормовая растительность с переваримостью не ниже 57–58% и содержанием протеина не ниже 9%. При данном уровне качества могут обеспечиваться только минимальные поддерживающие потребности

Таблица 18. Пороговые показатели качества корма, необходимого для обеспечения физиологических потребностей сайгака в энергии и протеине

Компоненты бюджета энергии и протеина	Потребности		Пороговые показатели качества потребляемого корма	
	Обменная энергия, МДж/кгМ <sup>0.75</sup>	Переваримый протеин, г/кгМ <sup>0.75</sup>	Минимальное содержание протеина, %	Минимальная переваримость, %
Энергия поддержания у пасущихся сайгаков	0.719	5.19	9.2	56.3
Энергия поддержания и рост	0.782	6.50	9.8	60.4
Энергия поддержания и лактация	1.050	14.0	14.3	68.2

животных, не включающие траты на другие жизненно необходимые процессы. Полноценное устойчивое функционирование популяции, включающее рост и размножение, требует более высоких показателей качества потребляемого корма. Действительно, с учетом потребностей на рост переваримость съеденного корма должна быть >61%, содержание протеина >9.8%, а с учетом расходов на размножение, в частности на лактацию, переваримость корма должна превышать 68%, содержание протеина >14%. Близкие данные порогового качества корма ранее были получены для европейской косули (*Capreolus capreolus*) (Eisfeld, 1974; 1985). Для взрослых неразмножающихся животных минимальная переваримость корма здесь также равнялась 60%, содержание протеина 5.5%, для молодых растущих животных требовалась более высокая переваримость – до 75%, а для лактирующих самок еще выше.

Переваримость большинства кормовых пастбищных растений сайгаков обычно оказывается ниже указанных критических величин: у прутняка даже в период активной вегетации (июнь) – 49–52%, у скошенной смеси степного разнотравья в мае-июне – 54% (Абатуров и др., 1982). Характерно, что в опытах по кормлению при содержании сайгаков в клетках питание этими растениями сопровождалось отрицательным энергетическим балансом и потерями веса тела животных. Вместе с тем

при питании теми же травами в условиях свободной пастьбы переваримость рациона всегда выше (60–77%), а энергетический баланс положительный (Абатуров и др., 1998). Высокая переваримость в этом случае объясняется прежде всего избирательностью питания, свойственной пасущимся животным. При свободной пастьбе они выбирают исключительно наиболее питательные растения или их самые питательные части: (верхушки побегов с бутонами или семенами, молодые боковые побеги и отдельные листья) (Абатуров и др., 1998). Совершенно очевидно, что эти части растений отличаются повышенным пищевым качеством, в частности высокой переваримостью, косвенным свидетельством которой служит пониженное содержание кремния в тканях этих частей (см. табл. 11). Кремний, как показано выше, отрицательно связан с переваримостью. В случаях, когда в кормовых опытах в условиях свободной пастьбы основную часть рациона (60%) составлял прутняк, избирательное поедание только его верхушек с концентрацией кремния 0.61% обеспечивало высокую переваримость (до 73%) (Абатуров и др., 1998). При кормлении скошенным прутняком в клетках, где вынужденно поедалось все растение с концентрацией кремния >1.29%, переваримость составляла всего 52%. То же происходило и при кормлении другими степными травами. Сайгаки в пастбищных опытах почти полностью исключали из питания злаки (Абатуров и др., 1982; 1998). Их переваримость, как было показано выше, весьма низка (см. табл. 11), что, очевидно, и служит основной причиной их слабой поедаемости сайгаками.

Что касается требований к обеспеченности животных азотом, то растительность сухостепной и полупустынной зон, в пределах которых располагается основной ареал популяции сайгака, практически во все сезоны года характеризуется повышенным уровнем протеина (~14%) (Абатуров и др., 1998), достаточным для поддержания нормального функционирования популяции с учетом всех нужд в протеине. Как правило, он превышает уровень, необходимый для удовлетворения минимальных потребностей сайгака, или, по крайней мере, не опускается ниже его (табл. 18). Особенностью растительности полупустыни является большое видовое разнообразие, включающее как типично пустынные, так и степные виды, разнообразие жизненных форм

растений, состоящее из травянистых форм, кустарничков и полукустарничков, для многих из которых характерна длительная и даже круглогодичная вегетация. В целом последовательная смена вегетирующих видов в данных условиях обеспечивает животных большую часть года зеленым кормом с достаточно высоким содержанием протеина. Эта особенность растительности полупустыни отличает ее от других растительных типов, в частности от луговых формаций (степные злаковники), для которых характерна короткая сезонная (весенне-летняя) вегетация, сменяющаяся полным отмиранием надземной фитомассы и превращением ее в ветошь с низким содержанием протеина и слабой переваримостью. Именно такая картина отмечается в луговых (саванновых) растительных сообществах Африки, где снижение содержания протеина в травяной растительности в сухой сезон до 4–5% служит причиной острого азотного дефицита у пастбищных животных (Sinclair, 1974; Arman, Hopcraft, 1975; Berry, Louw, 1982; Stanley Price, 1978; Abaturov et al., 1995). Очевидно, именно этими особенностями следует объяснять ограничение ареала сайгака полупустынной зоной с эпизодическим выходом в степную.

Оценивая отношение популяции сайгаков к состоянию и качеству растительных кормовых ресурсов в теплое время года, можно заключить, что при пониженном качестве корма, когда переваримость потребляемой фитомассы не превышает 57–58%, обеспечивается лишь поддерживающий уровень энергетического баланса животных. Жизнес способными остаются только взрослые, прекратившие рост, животные. При этом у особей популяции не обеспечен ни рост, ни другие продукционные процессы, включающие накопление жировых запасов. Это состояние кормовой растительности можно считать критическим. В данном случае на уровне выживания могут существовать только взрослые животные. Более высокое качество с переваримостью 61% обеспечивает положительный энергетический баланс особей и удовлетворяет потребности в росте и других продукционных процессов. Однако данный уровень переваримости недостаточен для воспроизведения популяции, в частности для энергоемких затрат, связанных с размножением: беременностью, лактацией, выкармливанием потомства. Полное обеспе-

чение жизнеспособности популяции, включающее основные компоненты энергетического баланса, в том числе затраты на воспроизведение популяции и выкармливание приплода, требует максимального качества корма с переваримостью не ниже 68%.

Что касается протеина и азотного баланса, то минимальное (критическое) содержание протеина в корме для поддержания жизнедеятельности и роста должно быть не ниже 9%. Практически все растения в условиях полупустыни в разные сезоны содержат более высокое количество протеина и, таким образом, качество корма по протеину почти всегда превышает критический уровень. Лишь в период лактации, когда потребности животных в протеине резко возрастают, содержание протеина в растениях может не достигать необходимого порогового уровня 14%.

Таким образом, для полноценного функционирования популяции переваримость растительных кормов в периоды выкармливания приплода, роста, накопления жировых запасов перед зимним периодом со скучными кормовыми запасами должна быть не менее 68%, а содержание протеина не ниже 14%. И лишь в отдельные периоды, когда отсутствует необходимость роста и накопления жировых запасов, нет затрат, связанных с репродуктивными процессами, животные могут существовать при более низких показателях: переваримость может быть снижена до 57–58%, содержание протеина в пастбищном корме до 9%.

## **КОРМОВАЯ ИЗБИРАТЕЛЬНОСТЬ И ОБЕСПЧЕННОСТЬ ПИЩЕЙ НА ПАСТБИЩАХ РАЗНЫХ ТИПОВ**

Отличительная особенность растительных кормовых ресурсов – неоднородность и изменчивость их питательной ценности (качества), что в итоге отражается на непостоянстве (изменчивости) пищевой обеспеченности животных и неустойчивости их популяций. Растительный покров даже в пределах одного пастбища отличается большим разнообразием слагающихся его растительных сообществ, каждое из которых обладает разным по качеству набором кормовых растений. Для понимания особенностей выбора животными тех или иных пастбищных участков, необходимо знание реакции животных разной кормовой специализации на различающиеся по кормовому качеству растительные сообщества, из которых складывается растительный покров пастбища.

### **Обеспеченность пищей на пастбищах с растениями разной питательной ценности**

Наблюдения за пастьбой сайгаков на комплексном сухостепном и полупустынном пастбище показали, что при большом наборе кормовых растений (более 100 видов) сайгаки исключительно поедают только несколько видов, при этом выбирают лишь их наиболее питательные части, преимущественно верхушечные побеги, молодые побеги с листьями. Такая особенность пастьбы степных копытных была давно замечена А.Н. Формозовым: «Несмотря на способность питаться значительным числом видов растений, степные копытные в каждом районе обитания используют относительно ограниченный набор кормов. Из них излюбленными являются 10-20 видов, причем нередко животными поедаются только некоторые части растений...» (Формозов, 1976, стр. 290–291).

## **Пастбищные участки с разными типами растительности.**

Реакция животных на разные по кормовому качеству растения была изучена на примере экспериментальной пастбибы ручных сайгаков на равнинной территории в северной части Прикаспийской низменности, где сформирован специфический контрастный по свойствам комплексный растительный покров. Здесь типично степная мезофитная разнотравно-дерновиннозлаковая растительность на темноцветных каштановых и черноземовидных почвах по микрозападинам и падинам (элементах микро- и мезорельефа) чередуется с пустынными сообществами гало- и ксерофильных полукустарничков, злаков и разнотравья на сильнозасоленных солонцовых почвах по микроповышениям (Каменецкая, 1952; Гордеева, Ларин, 1965). Сравнивались три отличающиеся друг от друга пастбищные растительные группировки: (1) комплексное сообщество с неоднородной пустынно-степной разнотравно-злаковой растительностью без выпаса скота; (2) сообщество в обширном локальном плоском понижении (падине) с однородной дерновиннозлаковой растительностью; (3) пастбище с комплексным пустынно-степным растительным покровом на последней стадии пастбищной дигressии (около скотоводческой фермы) (Абатуров и др., 2005). Животные на каждом участке содержались на привязи, ограничивающей пастбище пределами конкретного растительного сообщества.

Для пустынно-степного разнотравно-злакового пастбищного участка без выпаса скота свойственно наибольшее разнообразие растительности, включающее мезофильные степные разнотравно-злаковые растительные сообщества по понижениям микрорельефа (по микrozападинам) и ксерофильные (сухостепные и полупустынные) травяно-кустарничковые сообщества по микроповышениям (рис. 15). Последние сложены преимущественно растительными сообществами с доминированием длительновегетирующих видов (прутняк стелющийся *Kochia prostrata*; черная полынь *Artemisia pauciflora*; солянка лиственничная *Salsola laricina*; петросимония трехтычинковая *Petrosimonia triandra* и др.), эфемеров и эфемероидов (мятлик луковичный *Poa bulbosa*, тюльпаны *Tulipa* spp., клоповник пронзеннолистный *Lepidium perfoliatum*, бурачок пустынный *Alissum desertorum* и др.). Эфемеры и эфемероиды достигают максимума фитомассы, плодоно-

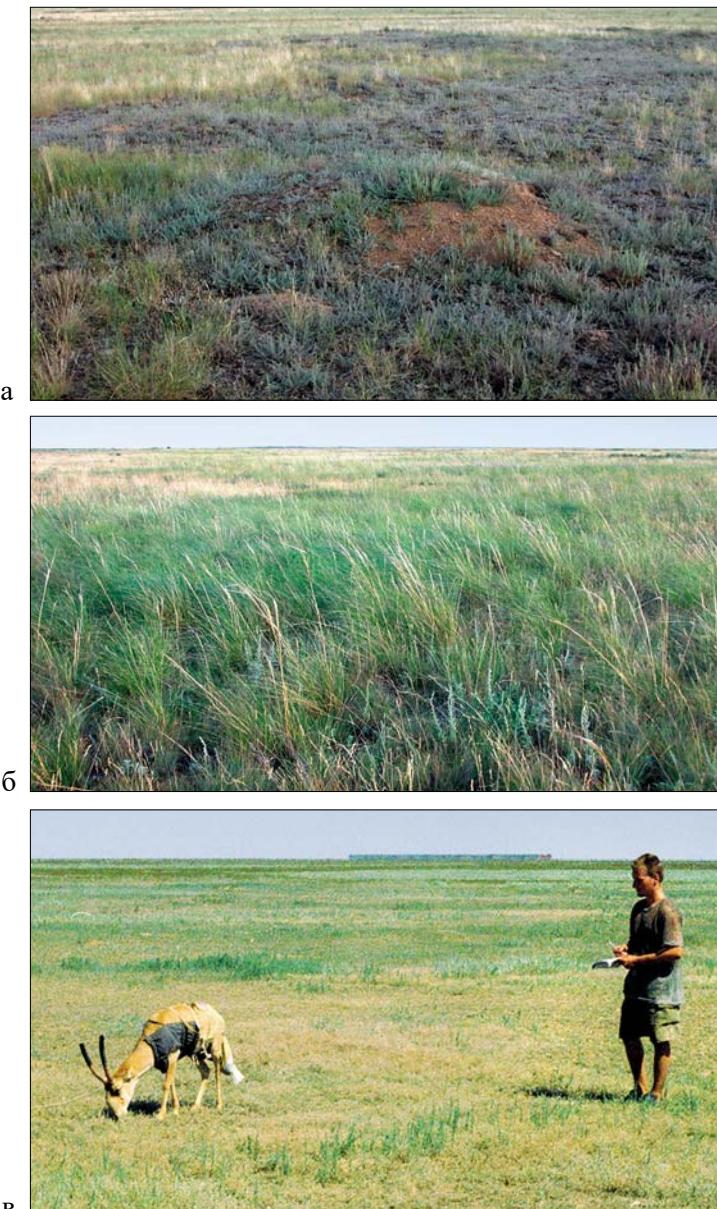


Рис. 15. Экспериментальные пастбищные участки пустынно-степной растительности Северного Прикспия (Джаныбекский стационар РАН). а. Комплексная пустынно-степная разнотравно-злаковая растительность без выпаса скота (июнь 1987 г.); б. Степное однородное дерновиннозлаковое растительное сообщество в падине без выпаса скота (июль 2002 г.); в. Пасущийся сайгак на участке комплексной пустынно-степной разнотравно-злаковой растительности в условиях сильного пастбищного сбоя (август, 2002 г.).

сят и заканчивают вегетацию уже в конце весны – начале лета, у длительно вегетирующих видов максимум нарастания фитомассы наблюдается только в августе–сентябре и в это время они находятся еще в фазе бутонизации или активного цветения. Зеленая фитомасса здесь достаточно велика и в разные сезонные сроки в годы исследований (1996–2003 гг.) изменялась от 107 до 159 г/м<sup>2</sup> (сухой вес). Здесь же обычны сообщества, включающие житняк пустынnyй (*Agropyron desertorum*), пижму тысячелистниковую (*Tanacetum achilleifolium*), грудницу волосистую (*Galatella villosa*), кермек сарептский (*Limonium sareptanum*) и в меньшей степени другие виды – представители степных и пустынных группировок. Злаки рано (к середине лета) завершают вегетацию, тогда как такие характерные и массовые степные виды как грудница волосистая, кермек сарептский и полынь австрийская продолжают вегетировать до осени и формируют в это время основную фитомассу. Зеленая фитомасса в этих сообществах в разные сезонные сроки изменялась от 89 до 192 г/м<sup>2</sup> (сухой вес). В характерных и распространенных здесь же степных разнотравно-злаковых степных группировках по микропонижениям (западинам) господствуют ковыли (*Stipa* sp. sp.), типчак (*Festuca valesiaca*), житняк гребенчатый (*Agropyron cristatum*), люцерна степная (*Medicago romana*), подмаренник русский (*Galium ruthenicum*) и другие степные виды. У большинства видов этой группировки активная вегетация и максимальное нарастание фитомассы приходится на начало– первую половину лета и к середине лета почти все они заканчивают вегетацию, находятся в фазе плодоношения, надземная часть усыхает и представлена ветошью. Лишь ковыль–волосатик (*Stipa capillata*) как поздневегетирующий вид в июле–августе только зацветает и продолжает вегетацию. Зеленая фитомасса здесь достигает наибольших величин и в разные сезонные сроки колебалась от 381 до 427 г/м<sup>2</sup> (сух. вес).

Число поедаемых видов растений на этом пастбищном участке, как и следовало ожидать, достигало наибольших величин (около 29 видов за время проведения эксперимента) (табл. 19). Однако основу потребляемых растений (рациона) в начале лета образуют всего несколько видов: люцерна степная, клоповник пронзеннолистный, грудница волосистая и дескурайния Софии. На их долю приходилось более 70% всего рациона

сайгаков. Характерно, что в это время в питании представлены растения как степного комплекса (люцерна, наголоватка многоцветковая, грудница), так и пустынного (клоповник, дескурайния). Позднее по мере завершения вегетации рано цветущих растений (клоповник, дескурайния и др.) набор поедаемых видов сокращается, но в питании появляются длительновегетирующие виды (прутняк, солянка лиственничная, горец отклоненный). Доля прутняка в рационе к середине лета достигает почти 30%, а к сентябрю прутняк абсолютно преобладает в рационе (60%) (табл. 19). Характерно, что на этом пастбищном участке с обилием хорошо поедаемых (предпочитаемых) видов в рационе сайгаков практически совсем отсутствовали злаки, господствующие во многих ассоциациях. Коэффициент переваримости высокий (59–71%) во все сроки исследований, что обеспечивалось на этом пастбище постоянным наличием вегетирующего (зеленого) разнотравья.

На пастбищном участке в падине с однородной степной дерновиннзлаковой растительностью доминируют, в отличие от предыдущего участка, более мезофильные степные виды (рис. 15). В год исследований (2002 г.) здесь обычны типчак (*Festuca valesiaca*), и ковыль-волосатик (*Stipa capillata*), тонконог гребенчатый (*Koeleria cristata*), житняк гребенчатый (*Agropyron cristatum*), лапчатка двувильчатая (*Potentilla bifurca*), люцерна степная (*Medicago romanica*), подмаренник русский (*Galium ruthenicum*) и другие степные виды. В начале лета (2–6 июня) зеленая фитомасса достигла пика ( $216 \pm 9.5 \text{ г}/\text{м}^2$ ). Среди поедаемых растений в период их активной вегетации (2–6 июня) в рационе сайгаков абсолютно преобладает лапчатка двувильчатая (67% рациона), занимавшая в фитоценозе по массе лишь третье место (8% общей фитомассы) (табл. 19). Активно поедаются также люцерна степная и полынь австрийская (12–13% рациона), несмотря на их весьма низкое обилие в фитоценозе (1–2% общей фитомассы). Участие в рационе этих трех видов превышает 90%. Как и в предыдущем случае сайгаки во все сезоны полностью избегают поедания злаковых растений, несмотря на их абсолютное доминирование в этом фитоценозе. В целом для этого участка в раннелетний период вегетации характерна весьма активная и успешная пастьба сайгаков с выбором преимуще-

*Таблица 19.* Пеодаемые растения и их доля в рационе сайгака на пастбищных участках с разными типами растиельности (Абагуров и др., 2005)

Пустынно-степной разнотравно-злаковый без выпаса скота		Степной дерновиннозлаковый со слабым выпасом скота		Степной дерновиннозлаковый со слабым выпасом скота		Пустынно-степной разнотравно-злаковый в условиях пастбищного скотоводства (3-5 августа)	
Начало лета (26-29 мая)	Лето (19-25 июня)	Конец лета (28-31 августа)	Начало лета (2-6 июня)	Вторая половина лета (27-31 июля)	Доля в рационе, % n = 5	Состав рациона n = 5	Доля в рационе, % n = 5
Состав рациона n = 3	Состав рациона n = 5	Состав рациона n = 5	Состав рациона n = 5	Состав рациона n = 5	Состав рациона n = 5	Состав рациона n = 5	Состав рациона n = 5
Люцерна степная	31 ± 4.1	Прутник простертый	28 ± 5.2	Прутник простертый	60 ± 9.8	Лапчатка двуцветная	67 ± 3.5
Перечник пронченно-листный	28 ± 8.3	Люцерна степная	26 ± 4.8	Грудинка волоносистая	18 ± 6.7	Люцерна степная	13 ± 1.7
Грудинка волоносистая	13 ± 2.6	Грудинка волоносистая	25 ± 2.6	Люцерна степная	2 ± 0.7	Польнья австрийская	12 ± 2.6
Дескуранния Софии	10 ± 3.3	Кермек сарептский	8 ± 0.9	Кермек сарептский	3 ± 0.6	Пижма тысячелистниковая	2 ± 1.4
Кермек сарептский	7 ± 2.4	Горец отклоненный	6 ± 1.0	Горец отклоненный	2 ± 2.0	Наголоватка многоцветковая	2 ± 2.0
Наголоватка многоцветковая	5 ± 4.1	Мятлик луковичный	2 ± 0.6	Польнья австрийская	6 ± 2.7	Житняк гребеневидный	2 ± 0.9

Оноса разноцветная	1 ± 0.7	Горец птичий	2 ± 1.9	Солянка лиственничная	3 ± 1.5	Оноса разноцветная	1 ± 0.3	Ковыль-волосатик	1	Типчак	2.4 ± 1.8
Пижма тысячелистниковая	1 ± 0.2	Другие (13 видов)	3	Лапчатка двуцветная	2 ± 1.8	Тонконог гребенчатый	1 ± 0.6	Люцерна степная	1	Солянка лиственничная	0.6 ± 0.2
Подмаренник русский	1 ± 0.7	—	—	Петров-смолния трехтычинковая	1 ± 1.2	—	—	Тонконог гребенчатый	1	—	—
Другие растения (15 видов)	3	—	—	Бурачок пустынный	1 ± 0.4	—	—	Пижма тысячелистниковая	1	—	—
—	—	—	—	Житняк пустынный	1 ± 0.7	—	—	Смолевка волжская	1	—	—
—	—	—	—	Пижма тысячелистниковая	1 ± 0.4	—	—	—	—	—	—

ственno лапчатки двувильчатой, которая находилась в фазе бутонизации – начале цветения.

Радикально меняется отношение сайгаков к пастищной растительности на этом участке во второй половине лета после окончания вегетации основной части растений. К концу июля в растительности абсолютно доминировал ковыль-волосатик, который активно вегетировал и создавал зеленый аспект на фоне остальных уже закончивших вегетацию и засохших видов (рис. 15). У немногочисленной здесь полыни австрийской лишь ювенильные растения оставались зелеными, а взрослые экземпляры были представлены крупными полузаохшими генеративными стеблями. Общая надземная

фитомасса оставалась высокой ( $215 \text{ г/м}^2$ ), но была представлена или зелеными растениями ковыля-волосатика ( $118 \text{ г/м}^2$ ), или уже закончившими вегетацию, засыхающими или засохшими растениями других видов. Животные оказались в весьма сложном положении. Сайгаки вынужденно потребляли преимущественно полынь австрийскую *Artemisia austriaca* (58%), которая была представлена в основном растениями с грубыми генеративными побегами, при этом обилие полыни было невысоким ( $7.1 \text{ г/м}^2$  или 3.3% общей фитомассы). Отсутствие предпочитаемых растений заставило сайгаков поедать и злаки, прежде всего типчак (24%), представленный в данный период ветошью с небольшим включением зеленых листьев. По-видимому, потребление грубых плохо переваримых кормов отрицательно сказывалось на скорости переработки потребленной массы в желудке: кормовая масса долго задерживалась в рубце, закупоривала межкамерные проходы, что приводило к продолжительной жвачке и снижению длительности пастьбы. Характерно, что все это происходило при обилии зеленых листьев активно вегетирующего ковыля-волосатика (в фазе выхода в трубку-колошения), который не поедался животными (табл. 19).

Таким образом, на этом степном участке высокий коэффициент переваримости (68%) был только в первой половине лета, когда вегетируют хорошо поедаемые виды весеннего степного разнотравья. Во второй половине лета (конец июля), когда окончили вегетацию и засохли большинство видов степного разнотравья, коэффициент переваримости ощутимо снизился (до 51%). Активно вегетирующий и обильный в это время ковыль-волосатик не поедался животными и не мог положительно повлиять на успешность питания сайгаков.

Особое положение занимает третий (из сравниваемых) участок с комплексной пустынно-степной растительностью на последней стадии пастбищной дигрессии, расположенный рядом со скотоводческой фермой (300–400 м от водопойного колодца и загонов для животных). В результате постоянного вытаптывания копытами и пастбищного стравливания в растительности абсолютно преобладали сорные (рудеральные) однолетники: бассия очитковидная (*Bassia sedoides*), рогач песчаный (*Ceratocarpus arenarius*), горец птичий (*Polygonum aviculare*), местами

марь (*Chenopodium* spp.) (рис. 15в). Несмотря на непрерывное выедание животными, зеленая масса этих растений была достаточно велика: на микроповышениях с полупустынными сообществами – 207 г/м<sup>2</sup>, в микропонижениях с разнотравно-злаковой растительностью – 129, в ксерофильных сухостепных сообществах – 98 г/м<sup>2</sup> (средневзвешенная масса 1060 г/м<sup>2</sup>) (сухой вес) (Абатуров и др., 2005). Все растения активно вегетируют, что обеспечивается их постоянным общипыванием животными. Пастьба сайгака на участке с растительностью на стадии пастбищного сбоя была успешной. Среди поедаемых растений абсолютно преобладали доминирующие на этом участке рогач песчаный (55%), бассия очитковидная (13%) и полынь австрийская (12%), обычно слабо поедаемые скотом (табл. 19). Пониженным был коэффициент переваримости (55%), что указывает на невысокую питательную ценность этихrudеральных затоптанных животными растений во второй половине лета (табл. 20). Тем не менее ткани этих растений отличаются слабой механической прочностью, легко измельчаются во время жвачки, что обеспечило весьма ощутимый рост потребления (117 г/кг $M^{0.75}$ ) и частично компенсировать этим пониженную переваримость (табл. 20).

**Обеспеченность пищей и состояние животных на сравниваемых пастбищах.** В итоге суточное потребление корма в разных растительных сообществах колебалось в широких пределах: 796–1901 г/особь сухой массы (табл. 20). В расчете на единицу обменного веса тела животного ( $M^{0.75}$ ) максимальное суточное потребление фитомассы (117.3 г/кг $M^{0.75}$ ) было в условиях пастбищного скотоводства с однолетниковой (сорной) растительностью, минимальное (54.2 г/кг $M^{0.75}$ ) – на участке со степным злаковым типом растительности во второй половине лета. Соотношение величин поглощенной обменной энергии на разных участках оказалось иным: наибольшее суточное поглощение обменной энергии (1039–1068 кДж/кг $M^{0.75}$ ) было в комплексном пустынно-степном сообществе и на участке со степной разнотравно-дерновиннозлаковой растительностью в начале лета (993 кДж/кг $M^{0.75}$ ). Наименьшее поглощение обменной энергии (409 кДж/кг $M^{0.75}$ ) характерно для этого же степного участка, но во второй

*Таблица 20.* Показатели питания (переваримость, суточное потребление корма и энергии) и состояния животных (суточный привес тела) у сайгаков в зависимости от типа растительности на пастбищах (Абатуров и др., 2005)

Пастбище и время года	Дата	Животное		Фекалии г/особы в сутки (сухая масса)	Переваримость рациона, %	Потребление корма в сутки		Суточный привес тела	
		Пол	Масса тела, кг			г/кг $M^{0.75}$	Переваримая энергия, кДж/кг $M^{0.75}$	г/особь	г/кг $M^{0.75}$
Пустынно-степное без выпаса скота: начало лета	26–29 мая	Самец	32	431 ± 7.4	59	1060	78.8	704.0	166
	19–26 июня	Самка	22	285 ± 9.4	71	990	97.5	1038.8	530
	28–31 августа	Самка	26	386 ± 10.6	68	1206	104.7	1067.8	250
	конец лета								21.7
Степное со слабым выпасом скота: начало лета	2–6 июня	Самец	35	453 ± 18.0	68	1398	97.2	992.9	562
	27–30 июля	Самец	36	391 ± 31.8	51	796	54.2	409.0	–262
	вторая половина лета								39.1
Пустынно-степное на стадии пастбищного сбоя, вторая половина лета	3–5 августа	Самец	41	865 ± 56.6	55	1901	117.3	948.8	150
	на луга								9.25

половине лета, что связано как с низкой величиной переваримости рациона, так и пониженным валовым потреблением корма на этом пастбище (табл. 20). Высокая величина поглощенной обменной энергии оказалась на участке с рудеральной растительностью в условиях пастбищного сбоя ( $949 \text{ кДж/кг}^{0.75}$ ), что при невысокой переваримости рациона объясняется повышенной величиной валового потребления корма, компенсирующей низкую переваримость.

Из полученных результатов следует, что степные пастбища с преобладанием дерновинных злаков не могут обеспечить полноценного питания сайгаков и мало пригодны для их устойчивого обитания. Лишь в короткий период весной и в начале лета такие пастбища за счет вегетирующего разнотравья обладают высокими кормовыми качествами, но быстро, уже к середине лета, из-за завершения его вегетации и отсутствия длительновегетирующих разнотравья (семейства маревых) становятся непригодными для сайгаков. Преобладание в составе таких фитоценозов дерновинных злаков, прежде всего ковылей, особенно поздневегетирующего ковыля-волосатика – наименее переваримого из всех ковылей – значительно ухудшает кормовое качество этих пастбищ или делает их непригодными для постоянного обитания сайгаков.

И, наконец, пастьба сайгаков в экстремальных условиях с растительностью в условиях пастбищной дигрессии (скотобой) и абсолютным доминированием на пастбище рудеральных однолетних растений обеспечивает удовлетворительное питание сайгаков. Даже крайняя пастбищная деградация растительности не вызывает ощутимого ухудшения кормовой обеспеченности. Сайгаки предпочитают многие сорные растения, не поедаемые домашними животными (Абатуров и др., 1982). В данном случае рудеральные растения, в обилии разрастающиеся на последних стадиях пастбищной дигрессии, успешно поедаются и усваиваются сайгаками даже на поздних фазах вегетации, обеспечивая положительный энергетический баланс животных. Весьма важно, что постоянное облизывание растений пасущимися животными делает вегетацию в этих условиях более продолжительной, что опять же положительно влияет на питание животных. Подобная ситуация наблюдается не только в условиях

пастбищного эксперимента, но обычна и в реальных условиях обитания сайгаков. Такая картина наблюдалась на пастбищах Калмыкии в 70-х гг. 20 века, когда значительное превышение допустимого поголовья овец привело к повсеместной деградации пастбищ и господству отмеченных выше рудеральных растений в основных местах обитания сайгаков. Именно в эти годы Калмыцкая популяция сайгаков находилась в наилучшем состоянии: численность, плодовитость, упитанность животных достигали максимального уровня (Близнюк, Букреева, 2000).

Из вышеизложенного следует, что степные пастбища, на которых господствуют дерновинные злаки, особенно ковыли, характеризуются низким кормовым качеством, не обеспечивают сайгаков полноценным питанием и мало пригодны для них. Следует отметить, что видовой состав растительности на таких пастбищах зависит от интенсивности пастьбы копытных животных. Пастьба скота на степных пастбищах при увеличении интенсивности вызывает последовательную смену дерновиннозлаковой растительности на сообщества с господством ксерофильных кустарничков и полукустарничков, однолетних и двухлетних рудеральных растений (полынь австрийская, горец птичий, рогач песчаный и др.) (Высоцкий, 1915; Лавренко, 1940; Горшкова, 1973 и др.). Примечательно, что такая смена растительности, достигающая пастбищного сбоя, положительно скаживается на жизни степных грызунов (суслики, тушканчики и др), на что в свое время впервые обратил внимание А.Н. Формозов (Формозов, 1929). Позднее было установлено, что пастьба скота – необходимое условие благополучия также и популяций степного сурка (*Marmota bobak*) (Середнева, Незговоров, 1977; Бибиков и др., 1990; Токарский и др. 2006). Как замечено выше, положительный эффект пастьбы отражается на жизни и более крупных травоядных, таких как сайгак. Понятно, что в относительно недавние исторические времена, когда восточно-европейские степи плотно заселяли кочевые народы (печенеги, половцы и др.), пастьба их миллионных стад и табунов лошадей, крупного и мелкого рогатого скота и верблюдов, подробно описанная в литературе (Кириков, 1983; Плетнева, 1990), обеспечивала успешное освоение сайгаками занятых кочевниками степных пространств вплоть до горных Карпат, низовий Дуная

и Днестра (Динесман, Савинецкий, 2000). И наоборот, исключение пастьбы скота, сопровождающееся восстановлением степной дерновинно-злаковой растительности, сделало эти степные территории непригодными для их обитания. Представляется очевидным, что ареалы распространения и численности сайгаков непосредственно связаны с пастбищными преобразованиями растительности.

Возникает необходимость затронуть вопрос о причинах широко обсуждаемого падения численности сайгака, произошедшего в конце 20 и начале 21 веков по всему его ареалу. Причины депрессии в полной мере не установлены, традиционно ее связывают с нелегальной (браконьерской) добычей сайгаков. Однако эта проблема гораздо сложнее и ее решение не столь однозначно, независимо от браконьерства существуют и другие причины, в том числе естественные. Хорошо известно, что именно в эти годы происходило коренное преобразование растительности в основных местах обитания калмыцкого сайгака, вызванное климатическими сменами, снижением поголовья скота (овец) и выразившееся в формировании фитоценозов с абсолютным доминированием ковылей (Мяло, Левит, 1996; Неронов, Чабовский, 2003; Золотокрылин, Виноградова, 2007). Это дает основание полагать, что именно экспансия ковыльных фитоценозов в Калмыкии послужила одной из причин ухудшения состояния популяции сайгака. Изложенные выше данные о том, что дерновинно-злаковые фитоценозы с доминированием ковылей не обеспечивают полноценного питания сайгаков и мало пригодны для их обитания, указывают именно на такой вариант событий. Совершенно очевидно, необходима не только борьба с браконьерством, но и сохранение нормального пастбищного режима на этих землях. Напомним еще раз, что в 70-е гг. 20 века, когда на этих пространствах господствовали пастбищные фитоценозы с доминированием ксерофильных полукустарничков, рыхло-дерновинных злаков, эфемеров и эфемероидов, многихrudеральных однолетников, численность сайгаков достигала наибольших величин, несмотря на интенсивную промысловую эксплуатацию популяции.

Таким образом, среди требований сайгаков к качеству пастбищных кормовых ресурсов обязательным является наличие

в составе пастбищных фитоценозов набора представителей разнотравья с высокой переваримостью, продолжительная вегетация растений, охватывающая как засушливый летний период, так и холодный позднеосенний и даже зимний периоды. Такими свойствами в наибольшей степени обладают пустынно-степные фитоценозы, распространенные в зоне сухих степей и полупустынь. Большое видовое разнообразие растительности таких фитоценозов, включающее как пустынные, так и степные типы, обилие хорошо поедаемых двудольных растений (разнотравья), которые включают большой набор длительно вегетирующих видов (с весны до поздней осени), обеспечивают сайгаков полноценным питанием почти во все сезоны года и делают такие пастбища оптимальными для постоянного обитания сайгаков.

Степные пастбища с господством дерновинных злаков, особенно ковылей, характеризуются низким кормовым качеством для сайгаков. Низкая переваримость доминирующих видов (дерновинных злаков) и короткий цикл вегетации большинства видов, завершающийся уже к середине лета, делают эти пастбища мало – или совсем непригодными для постоянного обитания этих животных.

Особое место в ряду пригодных для сайгаков местообитаний занимают пастбища домашнего скота. Даже сильное пастбищное воздействие домашнего скота, приводящее к смене естественных фитоценозов на растительность с господством рудеральных однолетников (рогач песчаный, бассия очитковидная, марь белая и др.), не вызывает ощутимого ухудшения пищевого качества пастбищных фитоценозов и кормовой обеспеченности сайгаков.

### **Выбор пастбищ животными разной кормовой специализации**

С разной способностью растительноядных млекопитающих усваивать различные по переваримости растительные корма связано их разделение по типам питания и пищевой специализации. Моногастрические виды, в частности представители сем. Лошадиных с характерной для них заднекишечной ферментацией потребленного корма, успешно поедают и даже предпочтуют грубые кормовые растения. В то же время для многих

видов жвачных копытных со сложным четырехкамерным же-  
лудком более привлекательно разнотравье с легко измельча-  
емым и хорошо перевариваемым растительным материалом.  
Связанный с этим различный выбор кормов такими видами  
млекопитающих обеспечивает их разобщение при совместной  
пастьбе и исключает кормовую конкуренцию. Особенно выра-  
зительно эта трофическая особенность травоядных проявилась  
на луговых саванновых пастбищах Эфиопии (Абатуров и др.,  
1996; Abaturov et al., 1995).

### ***Пастбищные млекопитающие и их кормовые ресурсы.***

На равнинном плато Нечиссар (Национальный парк Нечис-  
сар), расположенном в приэкваториальной сухой зоне тропи-  
ческого пояса с резко выраженным сухим (ноябрь-февраль) и  
влажным (март-октябрь) периодами, растительный покров об-  
разован чистыми злаковниками с абсолютным господством  
*Botriochloa radicans*, *Chrysopogon plumulosus*, *Cenchrus ciliaris*,  
*Sehima nervosum*, небольшим количеством мелких деревьев и  
кустарников (*Acacia senegal*, *Dichrostachys cinerea*). Многочислен-  
ны луковичные (*Mariscus* spp., *Anthericum* spp.). По берегам озер  
среди злаков преобладают *Panicum repens*, *Cynodon aethiopicus*,  
*Sporobolus consimilis*, *S. spicatus* и др. В сухой сезон раститель-  
ность на больших площадях пройдена огнем, и растительный  
покров на гарях представлен разреженной низкотравной ота-  
вой зеленых злаков, редкими всходами луков и молодыми  
зелеными побегами акаций с крайне малой живой (зеленой)  
надземной массой (88–148 кг/га) (Абатуров и др. 1996). Исследо-  
ванная злаковая равнина заселена комплексом крупных траво-  
ядных млекопитающих, среди которых абсолютно доминируют  
по численности два вида: зебра (*Equus burchelli* Gray.), газель  
Гранта (*Gazella granti* Brooke). Малочисленен искусственно все-  
лённый сюда хартбист (*Alcelaphus buselaphus* Pall.), по берегам  
озер обычен бегемот (*Hippopotamus amphibius* L.).

Растительность негоревших участков состоит в основном из  
злаков, при этом в сухой сезон представлена ветошью с незна-  
чительным участием зеленых (верхушечных) частей. На гарях  
суммарная кормовая масса (зелень и ветошь) в период наблю-  
дений была низкой, всего около 230–240 кг/га сухой массы, тог-

Таблица 21. Состав и запасы кормовой растительности ( $\text{г}/\text{м}^2$ , сухая масса,  $\bar{x} \pm S_x$ ) на плато Нечиссар в сухой сезон 1991 г. (Абатуров et al., 1995; Абатуров и др. 1996)

Фракция	Растение	Горелые участки (n = 10)			Негорелые участки (n = 5)	
		11–14.XI	22–24.XI	6–8.XII	15.XI	4.XII
Зелень	Злаки	1.7 ± 2.17	11.1 ± 1.8	8.4 ± 1.77	40.3 ± 3.09	20.9 ± 1.30
	Луковичные	0.1 ± 0.04	0.04 ± 0.03	0.1 ± 0.1	0	0.02 ± 0.02
	Бобовые (акации)	0.1 ± 0.03	0.2 ± 0.15	0.1 ± 0.01	0.01 ± 0.01	0
	Коммелиновые.	0.01 ± 0.03	0.03 ± 0.01	0.03 ± 0.02	0	0.01 ± 0.01
	Прочие виды	0.9 ± 0.27	0.4 ± 0.09	0.2 ± 0.09	0.2 ± 0.13	0.1 ± 0.05
	Всего	14.8 ± 2.12	11.8 ± 1.26	8.8 ± 1.73	40.6 ± 3.03	21.0 ± 1.30
Ветошь	Злаки: свежая ветошь	9.4 ± 1.4	11.5 ± 1.11	14.7 ± 1.95	235.6 ± 22.17	232.2 ± 48.0
	старая ветошь	0	0	0	93.8 ± 16.46	108.0 ± 20.22
	Прочие виды	0	0.2 ± 0.14	0.1 ± 0.03	0.45 ± 0.30	0.31 ± 0.24
	Всего	9.4 ± 1.4	11.7 ± 1.14	14.8 ± 1.94	329.9 ± 34.99	340.5 ± 46.41

да как на негорелых участках многократно выше – 3600–3700 кг/га (табл. 21). В последнем случае кормовая масса состояла в основном из ветоши (90%), на гарях преобладала зелень, доля которой постепенно снижалась от 61% до 37%. В прибрежных участках озерной долины доминировали крупностебельные злаки (*Cynodon aethiopicus*, *Sporobolus consimilis*, *S. spicatus*, *Panicum repens*). Все они находились в состоянии вегетации, но были сильно поедены бегемотами.

Химический анализ показал, что низкой питательностью отличаются злаки. Даже в молодой зеленой отаве злаков (на гаря) среднее содержание протеина не превышало 9,6%, а в ветоши на негорелых участках – всего 4,8% (табл. 21). Для тех же злаков, особенно для ветоши, характерны повышенное содержание

Таблица 22. Химический состав основных кормовых растений (% на сухую массу,  $\bar{x} \pm s_i$ ) (Ababurov et al., 1995; Абабуров и др. 1996)

Растение	<i>n</i>	Сырой протеин	Сырой жир	Сырая клетчатка	Лигнин	БЭВ	Сырая зола
Злаки: зеленая отава свежая ветошь	3	9.6 ± 0.93	1.39 ± 0.12	25.7 ± 0.13	16.7 ± 1.02	34.2 ± 2.91	12.3 ± 1.14
	3	4.8 ± 0.11	1.14 ± 0.08	31.0 ± 0.35	25.3 ± 0.97	26.1 ± 0.58	11.6 ± 0.27
Луковичные (листья)	3	15.2 ± 0.87	1.0 ± 0.06	19.4 ± 0.47	11.2 ± 3.73	37.1 ± 1.89	15.8 ± 0.97
Бобовые: листья и молодые побеги акаций на гарях	1	28.6 21.0	2.8 1.1	4.9 9.4	7.2 26.3	47.6 32.8	8.9 8.9
<i>Dichrostachys cinerea</i> (листья)	1						
Прибрежные вегетирующие злаки	3	9.6 ± 0.9	1.1 ± 0.2	30.2 ± 2.2	16.3 ± 1.2	34.5 ± 2.2	8.4 ± 0.8

жение клетчатки (до 36%) и лигнина (до 25%) и пониженная, по сравнению с другими растениями, концентрация углеводов (БЭВ) – до 26% (табл. 22). Значительно более высокая питательная ценность характерна для листьев луков и особенно акаций: содержание протеина достигало 29%, БЭВ – до 48%, клетчатки – не более 9,4%. Характерно, что содержание лигнина в побегах акации (*Dichrostachys cinerea*) оказалось высоким (до 26%) и не уступало даже ветоши злаков.

Таким образом, в сухой сезон на исследованных луговых пастбищах кормовая масса весьма велика (более 3 т/га), однако почти вся представлена низкопитательной ветошью злаков, содержание протеина в которой не превышает 5%, т.е. находится на уровне, критическом для диких жвачных Африки (Berry, Louw, 1982). Несколько улучшает положение растительность на гарях, где содержание протеина у отдельных растений достигает 29%, однако запасы вегетирующей кормовой фитомассы здесь низки и не превышают 150 кг/га. Следует отметить довольно высокую питательность постоянно вегетирующих прибрежных злаков – основного кормового ресурса бегемотов. По составу питательных веществ они не уступали молодой отаве злаков на гарях (табл. 22).

Таблица 23. Фракционный состав потребленного корма (%,  $\bar{x} \pm S_x$ ) (Abaturov et al., 1995; Абатуров и др. 1996)

Растения	Зебра n = 6	Хартбист n = 2	Газель n = 7	Бегемот n = 2
Равнинные злаки: Зеленые листья Ветошь	11 ± 4.9 89 ± 4.9	16 ± 5.6 84 ± 6.0	33 ± 8/8 0	0 0
Луковичные (листья)	0	0	12 ± 5.6	0
Бобовые:				
Листья и молодые побеги акаций на гарях Дихростахис ( <i>Dichrostachys cinerea</i> ) (листья)	0 0	0 0	22 ± 6.4 29 ± 10.3	0 0
Прибрежные злаки (листья и стебли)	0	0	0	70
Корни и побеги прибрежных кустарников	0	0	0	30
Прочие виды	0	0	3 ± 1.3	0

Среди исследованных млекопитающих к потребителям злаков относятся зебра и хартбист (Hansen et al., 1985). В нашем случае их пища также была ограничена почти исключительно злаками. При этом, согласно данным микроскопического анализа фекалий, основная масса съеденного корма приходилась на ветошь (84–89%) и меньшая (11–16%) на зелень (табл. 23). Высокая селективность питания характерна для газели (Hansen et al., 1985), что подтвердилось визуальными наблюдениями за пасущимися животными и анализом фекалий. Эти животные потребляют исключительно вегетирующие зеленые растения или их части. Из злаков поедаются лишь молодые зеленые листья на гарях, основная же кормовая масса состоит из высокопитательных листьев акаций и луков (суммарно 63%). Ветошь злаков в питании газели полностью отсутствует (табл. 23). Вегетирующие листья и стебли злаков составляют основу питания бегемотов, но значительная доля (30%) приходится также на побеги кустарников и корни растений (табл. 23). В целом за счет высокой избирательности газель Гранта значительно превосходит остальных животных по питательной ценности потребляемой пищи.

**Переваримость и уровень потребления корма.** Как и следовало ожидать, низкая перевариость (42%) сухого вещества потребляемого корма была у зебры (табл. 24). Именно такая

величина переваримости по имеющимся данным свойственна зебрам (Bodenstein et.al., 2000), в нашем случае питающейся исключительно ветошью злаков. Высокая переваримость (61%) у газели, потребляющей корма высокого качества: листья разнотравья, бобовые (акации), луки (табл. 24).

Среднее суточное выделение фекалий одной взрослой особью пасущихся зебр, судя по частоте дефекаций и средней массе фекалий за одну дефекацию, составило 4.1 кг (табл. 25). Следовательно, при установленной переваримости корма (42%) среднесуточное потребление пищи одним животным равняется 7.2 кг (сухой вес) (Абатуров и др., 1996). Эта величина близка норме (7.8–10.5 кг), свойственной взрослым особям зебры (Ngethe, 1976; Bodenstein et.al., 2000). Очевидно, доступность и обилие корма (до 3 т/га) обеспечивает достаточный объем потребления, компенсирующий низкую переваримость этого корма, что отмечалось для африканских копытных и ранее (Bell, 1971).

У газелей отложение фекалий взрослыми самцами и самками, существенно различающимися по размерам тела, не одинаково (соответственно 988 и 570 г в сутки), поэтому и суточное потребление корма различно и составило соответственно 2.5 и 1.4 кг (табл. 25). В эксперименте при кормлении ручных животных средняя масса потребленного корма газелями Гранта (вес 42 кг) была заметно ниже –1020 г (Spala, Sprachel, 1987). Следует обратить внимание на то, что высокий уровень потребления в нашем случае наблюдается в условиях весьма низкого запаса пастбищных кормовых ресурсов (150 кг/га) в местах кормежки (на гарях).

*Таблица 24. Коэффициент видимой переваримости сухой массы и составных частей потребляемой пищи (%),  $\bar{x} \pm S_x$  (Abaturov et al., 1995; Абатуров и др. 1996)*

Животное	n	Сухое вещество	Сырой протеин	Сырой жир	Сырая клетчатка	БЭВ	Сырая зола
Зебра	4	$42 \pm 4.9$	$35 \pm 4.1$	$-16 \pm 11.6$	$57 \pm 0.4$	$88 \pm 1.4$	$-10 \pm 3.2$
Хартбист	2	$51 \pm 4.2$	$48 \pm 4.6$	$47 \pm 1.4$	$94 \pm 0.3$	$89 \pm 0.2$	$-47 \pm 0.1$
Газель Гранта	3	$61 \pm 5.9$	$74 \pm 4.0$	$35 \pm 4.7$	$77 \pm 3.7$	$94 \pm 2.2$	$-3 \pm 9$
Гиппопотам	1	45	64	39	57	56	14

Таблица 25. Суточное отложение фекалий и уровень потребления корма взрослыми особями зебр и газелей ( $\bar{x} \pm S$ ) (Abaturov et al., 1995; Абатуров и др. 1996)

Животное	Интервал между дефекациями		Число дефекаций за 1 сутки на 1 особь	Отложение фекалий (сухая масса)		Потребление корма, кг/особь за сутки (сухая масса)
	n	мин		за 1 дефекацию г/особь	За сутки кг/особь	
Зебра (самцы и самки)	28	93 ± 6.9	15.4 ± 1.1	55	269.7 ± 11.2	4.15 ± 0.35
	самцы	4	-	9	111.2 ± 6.7	0.99 ± 0.17
	самки	4	-	27	64.0 ± 4.1	0.57 ± 0.10
Газель	Самцы	8	161 ± 26.6	8.9 ± 1.5	36	75.8 ± 4.9
	и самки					0.67 ± 0.12
						1.7 ± 0.31

Примечание. Интервал между дефекациями у самцов и самок газели не различается (самцы – 103–245 мин., самки – 85–286 мин.)

**Баланс энергии и протеина у пасущихся животных.** Учеты форм активности, от которых зависят траты энергии, показали, что у зебр и газелей в течение 12-часового светлого времени суток траты времени на основные формы активности приблизительно одинаковы (табл. 26). Основная часть времени у обоих видов расходуется на пастьбу (53–56%), на отдых – от 1/4 до 1/3 всего бюджета времени (24–31%) (Abaturov et al., 1995). С учетом доли разных форм активности и затрат на лактацию потребности в энергии у взрослых нелактирующих зебр средним весом 270 кг были значительно ниже, чем у лактирующих – 48 МДж вместо 68 (табл. 27). У газелей более крупные по размерам самцы расходуют энергии больше, чем взрослые нелактирующие самки (20 МДж вместо 13), и почти одинаково с лактирующими (табл. 27). Сопоставление энергетических трат с потребленной и усвоенной энергией показывает, что у зебр, несмотря на большой объем потребленной энергии, ее усвоенное количество не во всех случаях покрывает потребности. У самцов и нелактирующих самок

Таблица 26. Бюджет времени зебр и газелей по категориям активности (%) (Abaturov et al., 1995; Абатуров и др. 1996)

Животное	Категории активности			Поправка к энергии поддержания	
	Пастьба	Ходьба	Отдых		
Зебра, самцы и самки	56	20	24	1.62	
Газель	Самцы	53	23	24	1.65
	Самки	54	15	31	1.54

Таблица 27. Баланс энергии взрослых особей зебр и газелей Гранта (МДж/особь в сутки) (Abaturov et al., 1995; Абатуров и др. 1996)

Животное	Вес тела, кг	Потребленная энергия			Энергетические потребности	
		Валовое потребление энергии	Переваримая энергия корма	Обменная энергия корма	Самцы и нелактирующие самки	Лактирующие самки
Зебра, самцы и самки	270	114.1	55.0	50.6	48.1	68.3
Газель	Самцы	80	41.1	27.9	24.3	19.5
	Самки	50	23.7	16.1	14.0	12.8
						19.1

количество потребленной обменной энергии равно потребностям (51 и 48 МДж), но у лактирующих самок траты заметно превосходят поступление обменной энергии (соответственно 68 и 50 МДж) (табл. 27). У самцов и нелактирующих самок газелей траты полностью покрываются потребленной обменной энергией, но у лактирующих особей расход энергии все же незначительно превосходит поступление (соответственно 19 и 14 МДж (табл. 27).

Иначе складывается баланс протеина. У зебр, потребляющих низкопротеиновый корм, количество потребленного переваримого протеина значительно ниже потребностей не только у лактирующих самок, но даже у самцов и нелактирующих самок (134 г вместо потребных 340–700 г) (табл. 28). У газелей, использующих богатые протеином корма, потребление переваримого протеина неразмножающимися особями значительно превосходит потребности, но у лактирующих эти потребности все же удовлетворяются не в полной мере (соответственно 250 и 197 г).

Таблица 28. Баланс протеина взрослых особей зебр и газелей Гранта (г/особь в сутки) (Abaturov et al., 1995; Абатуров и др. 1996)

Животное		Вес тела, кг	Валовой протеин потребленного корма	Переваримый протеин		
				Потребление	Потребности	
					Самцы и нелактирующие самки	Лактирующие самки
Зебра, самцы и самки		270	383	134	392	704
Газель	самцы	80	458	342	86	—
	самки	50	264	197	68	250

Полученные данные подтверждают существующие представления о том, что положительный баланс энергии и протеина в сухой сезон сохраняется лишь у видов с высокой селективностью питания. У животных, основу питания которых в этот период составляет растительная ветошь, отрицательный баланс энергии и особенно протеина обычное явление (Sinclair, 1974, 1975, StanlyPrice, 1978; Pellew, 1984, Owen-Smith, Cooper, 1989). Что касается исследованных травоядных, то взрослые неразмножающиеся зебры в сухой сезон имеют возможность получать достаточное количество энергетически полноценного корма даже на этом пастбищном участке с низкопитательным кормом. В то же время они испытывают в этот период острый белковый дефицит. Очевидно, то же характерно и для хартбистов, использующих в пищу те же злаковые низкопротеиновые корма. Это хорошо согласуется с результатами исследования питания хартбистов, полученными ранее (Stanly Price, 1978). Важно отметить, что сказанное относится лишь к неразмножающимися взрослым особям. Для лактирующих животных характерен отрицательный баланс и энергии и протеина.

\*\*\*

Изложенные материалы свидетельствуют, что исследованные луговые пастбища в сухой сезон разделяются на два резко различающиеся по кормовым свойствам типа: луговые злаковые сообщества с абсолютным преобладанием растительной массы в состоянии ветоши и гари (пройденные огнем сообщества) со скучной, но высокопитательной отавой разнотравья и побега-

ми бобовых (акации). Первые обладают высоким запасом кормовой растительности (более 3 т/га), однако с крайне низкой питательной ценностью, что выражается, в частности, в весьма низком содержании протеина (5%). Обилие этого корма обеспечивает для таких типичных злаковоядных копытных, как зебра, максимальное потребление, которое в значительной мере компенсирует его низкую питательность. Взрослые неразмножающиеся особи даже в сухой сезон получают здесь достаточное количество энергетически полноценного корма и тем самым поддерживают положительный энергетический баланс. Однако низкое содержание протеина даже при максимальном уровне потребления не удовлетворяет потребности в азоте, и зебры в этот период испытывают азотный дефицит, который наиболее ярко проявляется у лактирующих самок.

Иной характер питания свойствен газели Гранта, пасущейся исключительно на гарях. Несмотря на низкие запасы доступного газелям корма, суточное потребление пищи было достаточно высоким (1.5–2.5 кг/ особь) и превышало обычный уровень потребления (1.2–1.8 кг), свойственный этим животным. В результате активной пищевой избирательности основу потребляемых кормов у них занимают высокопroteиновые виды и части растений с повышенным уровнем переваримости. В результате эти животные не только поддерживают положительный энергетический баланс, но и удовлетворяют потребности в протеине. Важно отметить, что такой рацион возможен только на гарях, которые выступают в качестве основной кормовой стации этих животных. Благодаря наличию гарей с молодой отавой высокопитательных растений газель Гранта обеспечена достаточным количеством энергии и протеина. Можно полагать, что наличие гарей – необходимое условие обитания газелей в данных условиях. Однако для лактирующих животных в этот сухой сезон года характерен отрицательный баланс и энергии, и протеина, что, по-видимому, является общим свойством свободноживущих млекопитающих в естественной природной обстановке (Pellew, 1984; Eisfeld, 1985).

Таким образом, разделение травоядных млекопитающих по типам и специализации питания служит условием более полного кормового освоения пастбищной растительности, карди-

нально различающейся по питательной ценности. Обильные по массе, но грубые и низкпитательные корма в виде ветоши злаков, успешно используются для питания зебрами, обладающими специфическим пищеварительным аппаратом, пригодым для усвоения грубых кормов. И наоборот, особенности питания газели гранта – высокоизбирательного представителя жвачных – обеспечивают эффективное использование пастбищ со скучной по массе, но легкопереваримой растительностью.

## **СОВМЕСТНАЯ ПАСТБА ЖИВОТНЫХ**

С кормовыми особенностями пастбищной растительности и различной способностью животных ее утилизировать связано деление растительноядных млекопитающих по типам питания и пищевой специализации. Среди копытных выделяют три группы, различающиеся спецификой питания: высокоизбирательные потребители разнотравья, т.е. легкоусвояемых растительных кормов; менее избирательные потребители преимущественно злаковых растений с более низкой питательной ценностью; и большая группа животных с промежуточным выбором кормовых растений (Holechek, 1984; Hofmann, 1989; 1991). Такая специализация имеет адаптивную природу, связанную со спецификой функционирования пищеварительного аппарата различных по типам питания животных. Известно, что млекопитающие с разной морфологией пищеварительного аппарата неодинаково реагируют на разные по кормовому качеству растения. Лошади с характерной для них заднекишечной ферментацией потребленного корма, успешно поедают и даже предпочтуют грубые кормовые растения, в том числе злаки (Salter et al., 1979; Абатуров и др., 1996; Menard et al., 2002; Позднякова, 2011). Для многих видов высокоизбирательных жвачных, в том числе верблюдов, обладающих сложным многокамерным желудком, более привлекательно разнотравье. В группе высокоизбирательных жвачных при свойственном им избирательном потреблении легкоусвояемых кормов (листьев и молодых побегов двудольных растений) в первую очередь используется высокопитательное содержимое клеток, которое пропускается в жидкой форме непосредственно в съчуг, а относительно небольшое количество грубой растительной массы, содержащей целлюлозу и гемицеллюлозу, после лишь непродолжительной ферментации в рубце подвергается более глубокой бактериальной обработке в объемистой слепой кишке (Hofmann, 1991). Рубец у них менее развит и, очевидно, не может справляться с

большой массой грубого волокнистого материала. Потребители грубых кормов способны перерабатывать и усваивать целлюлозу и гемицеллюлозу клеточных оболочек (клетчатку) благодаря крупным размерам рубца, где клетчатка сбраживается микроорганизмами более продолжительно и полно. Рубец в этом случае имеет крупные размеры и вместителен, а слепая кишка развита слабее. Таким образом, рубец у них несет большую нагрузку и позволяет перерабатывать более грубую массу.

Совершенно очевидно, млекопитающие с разной спецификой пищеварения неодинаково реагируют на разные по кормовому качеству растения, что служит причиной различий в выборе потребляемых растений и выраженной избирательности питания. Избирательность питания особую важность приобретает в многовидовых сообществах пастбищных животных при их совместной пастьбе. Видовое разнообразие пасущихся животных оказывает решающее влияние на эффективность освоения растительных кормовых ресурсов пастбища и отражается на экологических последствиях такой пастьбы.

### **Состав и структура растительных сообществ на пастбище**

Проведено сравнение питания нескольких видов млекопитающих: двугорбого верблюда (*Camelus bactrianus*), сайгака (*Saiga tatarica*), американского бизона (*Bison bison*), лошади Пржевальского (*Equus przewalskii*), а также домашней (*E. caballus*). Все животные паслись на степной пастбищной территории, расположенной в подзоне сухих разнотравно-дерновиннозлаковых степей на землях вольерного комплекса Ассоциации «Живая природа степей» в Ростовском государственном заповеднике. Территория вольерного комплекса имеет сложную геоморфологическую структуру и неоднородна по составу растительных сообществ. В разнотравно-дерновиннозлаковом растительном покрове пастбища злаки превосходили разнотравье по массе: на долю злаков в летнее время (июнь) приходилось около 60% общей массы, разнотравья – 40% (табл. 29).

Целинная растительность пастбища сложена растительным комплексом, состоящим из нескольких компонентов: однолетников дерновиннозлакового с разнотравьем на каштановых почвах, лерхополыинного на солонцах, разнотравно-злаково-

Таблица 29. Видовой состав и средняя надземная фитомасса на пастбище сайгаков и лошадей Пржевальского в 2015–2016 гг. (г/м<sup>2</sup> сухой массы,  $\bar{x} \pm S_x$ ,  $n=32$ ) (Абатуров и др., 2019)

Растения	Апрель		Июнь, июль		Сентябрь-Октябрь	
	Г/м <sup>2</sup>	%	Г/м <sup>2</sup>	%	Г/м <sup>2</sup>	%
Злаки, осоки						
<i>Stipa</i> sp.sp.	9.4 ± 6.9	6.6 ± 4.8	36.8 ± 17.8	18.1 ± 10.2	24.1 ± 9.8	12.9 ± 6.11
<i>Festuca valesiaca</i>	10.0 ± 3.5	7.0 ± 2.4	7.9 ± 2.1	3.9 ± 1.2	3.8 ± 1.5	2.0 ± 0.9
<i>Bromus inermis</i>	19.5 ± 19.5	12.1 ± 12.1	27.9 ± 27.9	13.7 ± 13.7	26.2 ± 26.2	14.1 ± 14.1
<i>Agropyron desertorum</i>	31.5 ± 19.9	22.2 ± 13.4	40.7 ± 30.1	20.0 ± 17.2	46.5 ± 19.0	25 ± 15.8
<i>Elytrigia repens</i>	6.1 ± 4.8	4.3 ± 3.4	4.6 ± 3.8	2.2 ± 2.1	1.0 ± 0.8	0.5 ± 0.5
<i>Poa bulbosa</i>	13.1 ± 6.6	9.2 ± 4.6	11.1 ± 2.3	5.5 ± 1.3	4.0 ± 3.2	2.2 ± 2.0
<i>Carex stenophylla</i>	7.8 ± 6.4	5.5 ± 3.2	3.7 ± 3.0	1.8 ± 1.7	0.3 ± 0.3	0.2 ± 0.2
Прочие злаки	6.9 ± 3.2	4.8 ± 2.2	1.1 ± 0.8	0.5 ± 0.4	0.4 ± 0.2	0.3 ± 0.1
Всего (злаки, осоки)	104.3 ± 23.9	62.7 ± 16.8	133.8 ± 35.4	65.9 ± 20.2	106 ± 21.8	57.0 ± 13.6
Разнотравье						
<i>Lepidium perfoliatum</i>	0.2 ± 0.2	0.1 ± 0.1	0.1 ± 0.1	0.05 ± 0.05	0	0
<i>Kochia prostrata</i>	0	0	1.3 ± 1.0	0.7 ± 0.5	0	0
<i>Campborosma monspeliaca</i>	0	0	1.6 ± 1.3	0.9 ± 0.7	0.2 ± 0.2	0.1 ± 0.1
<i>Lamium amplexicaule</i>	1.0 ± 0.7	0.7 ± 0.5	0.1 ± 0.1	0.05 ± 0.05	0	0
<i>Atriplex tatarica</i>	1.0 ± 0.8	0.7 ± 0.6	2.4 ± 2.0	1.2 ± 1.1	0.6 ± 0.5	0.3 ± 0.3
<i>Bassia sedoides</i>	0	0	0.9 ± 0.7	0.5 ± 0.4	0	0
<i>Medicago romana</i>	1.0 ± 0.8	0.7 ± 0.5	0.1 ± 0.1	0.05 ± 0.05	0	0
<i>Lapulla squarrosa</i>	0.2 ± 0.1	0.1 ± 0.07	0.6 ± 0.2	0.3 ± 0.1	0.3 ± 0.2	0.1 ± 0.1

<i>Polygonum perfoliatum</i>	0	0	0.4 ± 0.1	0.2 ± 0.05	0.47 ± 0.4	0.3 ± 0.2
<i>Descurainia sophia</i>	4.1 ± 3.3	2.9 ± 2.3	0	0	0	0
<i>Erophila verna</i>	2.2 ± 1.2	1.5 ± 0.8	0.4 ± 0.3	0.2 ± 0.1	0	0
<i>Achillea millefolium</i>	0.3 ± 0.2	0.2 ± 0.1	0	0	0	0
<i>Sisymbrium loeselii</i>	2.2 ± 1.7	1.5 ± 1.2	0.2 ± 0.1	0.1 ± 0.05	0.43 ± 0.35	0.2 ± 0.2
<i>Artemisia austriaca</i>	10.9 ± 7.0	7.7 ± 4.9	6.8 ± 4.4	3.4 ± 2.5	24.3 ± 9.9	13.1 ± 6.1
<i>Artemisia lerchiana</i>	12.2 ± 10.0	8.6 ± 7.0	28.5 ± 19.4	14.0 ± 11.1	27.6 ± 20.6	14.8 ± 12.8
<i>Galatella villosa</i>	1.2 ± 0.9	0.8 ± 0.6	11.4 ± 5.6	5.6 ± 3.2	24.9 ± 13.8	13.4 ± 8.6
<i>Carduus acanthoides</i>	8.4 ± 3.6	5.9 ± 2.5	6.1 ± 2.85	3.0 ± 1.6	1.2 ± 0.95	0.6 ± 0.6
Прочее разнотравье	14.9 ± 3.6	10.5 ± 2.5	8.0 ± 3.0	3.9 ± 1.7	0.06 ± 0.05	0
Всего (разнотравье)	62.0 ± 13.4	37.3 ± 9.4	68.9 ± 21.1	33.4 ± 12.1	80.1 ± 33.8	43 ± 21.0
Всего	166.3 ± 27.4	100	203 ± 41.2	100	186 ± 40.2	100

го на лугово-каштановых почвах. В однолетнико-дерновиннозлаковом с разнотравьем фитоценозе доминируют злаки: житняк пустынный *Agropyron desertorum*, овсяница валлисская *Festuca valesiaca*, ковыль Лессинга *Stipa lessingiana*. Среди эфемеров – неравноцветник кровельный *A. tectorum*, веснянка весенняя *Erophyla verna*, крестовник весенний *Senecio vernalis*. Разнотравье представлено преимущественно видами семейства зонтичных (малабайла душистая *Malabaila graveolens*, пряногс противозубной *Prangos odontalgica*). Надземная масса фитоценоза – 160–310 г/м<sup>2</sup>. В лерхополынном фитоценозе доминирует полынь Лерха *Artemisia lerchiana*, весной обilen эфемероид мятылик луковичный *Poa bulbosa*, летом и осенью – камфоросма монспелийская *Camphorosma monspeliacaca*, кохия стелющаяся *Kochia prostrata*. Надземная масса лерхополынного фитоценоза 53–80 г/м<sup>2</sup>. В разнотравно-злаковом фитоценозе на лугово-каштановых почвах доминируют многолетние злаки: ковыль Лессинга *S.*

Таблица 30. Состав рациона верблюдов, лошади Пржевальского и сайгаков в разные сезоны 2015–2016 гг. (%;  $\bar{x} \pm S_x$ ) (Абатуров и др., 2019а)

Растение	Апрель			Июнь, июль			Сентябрь–Октябрь		
	Верблюды (n=7)	Лошади (n=4)	Сайгаки (n=4)	Верблюды (n=7)	Лошади (n=7)	Сайгаки (n=4)	Верблюды (n=6)	Лошади (n=6)	Сайгаки (n=4)
Злаки Осоки									
<i>Stipa</i> sp.sp.	28 ± 8.1	12 ± 3.5	1 ± 0.65	0.3 ± 0.3	28 ± 8.9	0	0	30 ± 7.6	0
<i>Festuca valesiaca</i>	21 ± 4.9	63 ± 3.5	22 ± 4.4	0.8 ± 0.5	27 ± 5.8	1.5 ± 5.1	3 ± 2.0	36 ± 1.8	14 ± 4.1
<i>Bromus inermis</i>	11 ± 1.9	12 ± 2.6	0	9 ± 5.8.	6 ± 2.7	0	6 ± 2.25	3 ± 1.7	6 ± 0.9
<i>Agropyron desertorum</i>	7 ± 3.3	10 ± 2.3	8 ± 0.96	5 ± 2.7	7 ± 3.7	3 ± 1.4	0	11 ± 6.1	6 ± 2.2
<i>Koeleria</i> sp.	1 ± 1.10	0	1 ± 0.65	3 ± 1.9	5 ± 2.6	0	1 ± 0.96	2 ± 1.5	0
<i>Elytrigia repens</i>	1 ± 0.7	1 ± 1.0	0	0.3 ± 0.3	2 ± 0.8	0	1 ± 0.6	0	0
<i>Leymus</i> sp.	2 ± 1.0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Poa bulbosa</i>	1 ± 0.61	1 ± 1.0	0	0	1 ± 1.0	0	0	1 ± 1.3	0
<i>Carex stenophylla</i>	5 ± 1.4	1 ± 1.1	6 ± 2.5	1 ± 0.3	9 ± 2.6	0	1 ± 0.72	13 ± 3.7	0
Всего (злаки, осоки)	77 ± 10.4	100 ± 6.3	38 ± 5.2	19 ± 6.7	85 ± 12.2	18 ± 5.3	11 ± 3.1	96 ± 10.9	26 ± 4.7
Разнотравье									
<i>Galium</i> sp.	1 ± 0.5	0	0	2 ± 1.2	5 ± 1.5	3 ± 1.1	0	0	7 ± 0.6
<i>Lepidium perfoliatum</i>	0	0	0	0.4 ± 0.4	2 ± 1.7	0	0	0	0
<i>Kochia prostrata</i>	0	0	0	31 ± 10.3	63 ± 3.4	29 ± 12.2	1 ± 1.3	48 ± 6.6	
<i>Chenopodium</i> sp.	2 ± 1.6	0	0	4 ± 2.4	0	4 ± 2.2	0	0	
<i>Camphorosma monspeliacana</i>	7 ± 1.3	0.75 ± 0.65	2 ± 1.3	0	1 ± 0.86	1 ± 0.8	0	11 ± 3.8	
<i>Lamium amplexicaule</i>	8 ± 3.5	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Atriplex tatarica</i> .	2 ± .3	0	1 ± 0.65	33 ± 7.3	5 ± 1.5	29 ± 11.7	0	0	
<i>Limonium gmelini</i>	0	0	0	0.3 ± 0.3	0	0	0	0	3 ± 1.8

<i>Bassia sedoides</i>	0	0	0	1 ± 0.7	1 ± 0.6	2 ± 1.1	0	0
<i>Medicago romanaica</i>	0	0	0	1 ± 1.0	0	0	0	0
<i>Lapulla squarrosa</i>	0	0	0	4 ± 2.6	0	0	0	0
<i>Salsola</i> sp.	3 ± 2.1	0	0	3 ± 2.0	0	10 ± 6.0	2 ± 1.2	0
<i>Suaeda</i> sp.	0	0	0	0	0	5 ± 2.3	0	5 ± 1.8
<i>Polygonum</i> sp.	0	0	0	0.5 ± 0.5	0	4 ± 2.0	0	0
<i>Descurainia sophia</i>	0	0	25 ± 9.6	0	0	0	0	0
<i>Serratula</i> sp.	0	0	0	0	0	2 ± 2.0	0	0
<i>Erophila verna</i>	0	0	27 ± 8.2	0	0	0	0	0
<i>Achillea millefolium</i>	0	0	9 ± 1.2	0	0	0	0	0
<i>Sisymbrium loeselii</i>	0	0	0	0	6 ± 1.8	0	0	0
Всего (разнотравье)	23 ± 3.0	0.75 ± 0.65	64 ± 12.8	81 ± 12.5	83 ± 4.8	89 ± 9.4	3 ± 1.8	74 ± 8.0

*lessingiana*, ковыль волосовидный *S. capillata*, житняк гребневидный *Agropyron pectinatum*, типчак *F. valesiaca*, пырей ползучий *Elytrigia repens*. Разнотравье представлено тысячелистником обыкновенным *Achillea millefolium*, чертоплохом колючим *Carduus acanthoides*, полынью австрийской (*A. austriaca*). Надземная фитомасса – 150–390 г/м<sup>2</sup> (Абатуров и др., 2019).

Одна из специфических особенностей пастбища связана со значительным участием в растительном покрове залежных типов растительности, сформированных на месте бывших (заброшенных) пашен (рис. 16). Растительный покров залежей представлен преимущественно бурьянистыми однолетниковыми растительными сообществами, в которых доминируют неравноцветник кровельный *Anisantha tectorum*, дескуранния Софии *Descurainia Sophia*, клоповник пронзенолистный *Lepidium perfoliatum*, гульянник Лезеля *Sisymbrium loeselii*, крестовник весенний *Senecio vernalis*, лебеда татарская *Atriplex tatarica*, выюнок полевой *Convolvulus arvensis*, трехреберник продырявленный *Tripleurospermum perfo-*



Рис. 16. Пастьба верблюдов на степной бурьянистой залежи с однолетниковой сорной растительностью (вольерный комплекс «Ассоциация Живая природа степей» в Ростовском государственном заповеднике) (Июль 2015 г.).

*ratum*, сокирки полевые *Consolida regalis*, бассия очитковидная *Bassia sedoides*, горец отклоненный *Polygonum patulum*. Надземная масса однолетниковых сообществ 300–400 г/м<sup>2</sup> (Абатуров и др., 2019).

#### **Сравнительный выбор кормовых растений пасущимися животными**

Сравниваемые виды копытных во все периоды исследований кардинально различались по составу потребляемых растений. В питании лошади Пржевальского полное преимущество принадлежало злакам, доля которых в составе рациона варьировала в пределах 85–100%, при этом наиболее активно поедались овсяница валиская (типчак) и ковыли с долей в рационе соответственно до 30–62% (табл. 30). Преимущество злаков в питании сочеталось с их избирательным потреблением во все сезоны (суммарный индекс избирательности (ИИ) во все сезоны 1.3–1.5) (табл. 31).

Верблюды и сайгаки радикально отличаются от лошадей по отношению к злакам. Участие злаков в составе рациона верблюдов в летнее и осенне время не превышало 11–19%, при этом верблюды в это время явно избегали их потребление (ИИ 0.5–06). Лишь весной в начальный период вегетации молодые растения

*Таблица 31. Индекс избирательности (ИИ) в питании верблюдов, лошади Пржевальского и сайгаков по сезонам 2015–2016 гг (Абагуров и др., 2019).*

Растения	Весна (апрель)			Лето (июнь–июль)			Осень (сентябрь–октябрь)		
	Верблюды	Лошади	Сайгаки	Верблюды	Лошади	Сайгаки	Верблюды	Лошади	Сайгаки
<b>Злаки Осоки</b>									
Ковыли ( <i>Stipa</i> sp.sp.)	4.2	1.8	0.15	0.1	1.5	0	0	2.3	0
Типчак ( <i>Festuca valesiaca</i> )	3.2	9	3.14	0.8	6.9	3.3	2.7	9.2	6.0
Костер безостый ( <i>Bromus inermis</i> )	0	1	0	0	0.4	0	0	0.2	0.59
Житняк ( <i>Agrocyron</i> sp.sp.)	0.4	0.5	0.36	0.3	0.3	0.18	0	0.6	0.24
Тонконог ( <i>Koeleria cristata</i> )	0	0	0	0	5	0	0	2	0
Пырей ( <i>Elytrigia repens</i> )	1.1	0.2	0	0.4	0.9	0	10	0	0
Мятлик ( <i>Poa bulbosa</i> )	0.5	0.1	0	0	0.2	0	0	0.5	0
Осока ( <i>Carex stenophylla</i> )	4.5	0.2	1.1	1.7	5.0	0	10	7.2	0
Прочие виды злаков	1.1	0	0.06	20	20	0	5.3	0.3	0
ВСЕГО (Злаки Осоки)	1.2	1.5	0.5	0.5	1.3	0.26	0.6	1.5	0.47
<b>Разнотравье</b>									
Подмаренник ( <i>Galium verum</i> )	0.3	0	0	20	1	0	3	0	0
Клоповник ( <i>Lepidium perfoliatum</i> )	0	0	0	1.3	0	40	0	0	0
Прутняк ( <i>Kochia prostrata</i> )	0	0	0	11.1	17	90	10	1	48
Камфоросма ( <i>Camphorosma</i> sp.)	0	0.75	2	0	0	1.1	5	0	110
Яснотка ( <i>Lamium</i> sp.)	13.3	0	0	0	0	0	0	0	0
Лебеда ( <i>Atriplex</i> sp.)	0.3	0	1.42	2.3	0	3.5	1.2	0	7.5
Кермек ( <i>Limonium gmelinii</i> )	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Бассия ( <i>Bassia sedoides</i> )	0	0	0	10	0	2.0	9.7	0	0
Липучка ( <i>Lapulla</i> sp.)	0	0	0	3.3	0	0	0	0	0
Солянка ( <i>Salsola</i> sp.)	3	0	0	0	2	0	0	2	0
Горец ( <i>Polygonum</i> sp.)	0	0	0	5	0	0	20	0	0
Дескурайния ( <i>Descurainia</i> sp.)	0	0	8.6	0	0	0	0	0	0
Веснянка ( <i>Erophila</i> sp.)	0	0	18	0	0	0.4	0	0	0
Тысячелистник ( <i>Achillea millefolium</i> )	0	0	45	0	0	0	0	0	0
Гульник ( <i>Syimbrium</i> sp.)	0	0	0	0	0	60	0	0	2.15
Прочие виды разнотравья	0.1	0	0.04	0.2	0	0.14	0.8	0	0.27
ВСЕГО (Разнотравье)	0.4	0.75	2.07	1.25	0.5	2.1	1.1	0.1	1.78

*Примечание.* Индекс избирательности – величина отношения (частное от деления) доли растения в составе рациона животного к его доле в надземной фитомассе на пастбище.

злаков с успехом поедались верблюдами: участие злаков в питании в это время достигало 77% при их отчетливом предпочтении (ИИ 1.2).

Сайгакам явное отрицательное отношение к злакам свойственно во все сезоны. Доля злаков в питании варьировала у них в пределах 18–38%, при этом животные избегали их выбор (ИИ злаков – 0.3–0.5). Лишь типчаку среди злаков на данном пастбище отдавалось безусловное предпочтение (ИИ 3.1–6.0). Выше уже было показано, что злаки, для сайгаков – грубый, трудно переваримый корм, и они явное предпочтение отдают разнотравью. Тем не менее, на исследованном пастбище, где в растительных сообществах злаки господствовали (57–65%), а разнотравье уступало им по обилию (35–40%), сайгаки вынужденно потребляли злаки, поэтому доля злаков в питании на этом пастбище достаточно ощутима (табл. 30).

По отношению к разнотравью реакция животных диаметрально

*Таблица 32.* Состав кормовой растительности на пастбище и в рационе животных и оценка избирательности питания (ИИ) бизонов, верблюдов и домашних лошадей в летний сезон (ионь) на естественном степном пастбище долины Маныча в 2012-2013 гг. (Абатуров и др., 2015). ( $\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$ )

Растения	Надземная фитомасса на пастбище (сухая масса) $n = 12$		Состав рациона (%) и показатель избирательности питания					
	кг/га	%	Бизон $n = 23$		Верблюд $n = 3$		Лошадь $n = 3$	
			%	ИИ	%	ИИ	%	ИИ
<b>Злаковые</b>								
Житняки	325 ± 141	18.3 ± 7.9	22.0 ± 2.7	1.2	10.7 ± 1.9	0.6	34.5 ± 13.4	1.9
Овсяницы	131 ± 39	7.4 ± 2.2	36.5 ± 5.5	4.9	3.3 ± 3.3	0.4	34.5 ± 11.9	4.7
Ковыли	218 ± 155	12.3 ± 8.7	22.1 ± 4.5	1.8	0	0	12.1 ± 5.5	1.0
Прочие злаки	385 ± 141	21.5 ± 7.9	1.9 ± 1.4	0.1	0	0	0	0
Всего (злаки)	1059 ± 251	59.6 ± 14.2	82.5 ± 7.7	1.4	14.0 ± 3.8	0.2	81.1 ± 18.7	1.4
<b>Разнотравье</b>								
Лебедя татарская	122 ± 64	6.9 ± 3.6	0	0	19.9 ± 5.1	2.9	0	0
Бассия очитковицкая	100 ± 42	5.6 ± 2.5	0	0	43.0 ± 1.8	7.7	0	0
Прочее разнотравье	497 ± 178	28.0 ± 10.0	17.5 ± 3.5	0.6	23.1 ± 6.6	0.8	18.9 ± 2.0	0.7
Всего (разнотравье)	719 ± 216	40.4 ± 12.0	17.5 ± 3.5	0.4	86.0 ± 8.5	2.1	18.9 ± 2.0	0.4
Всего	1778 ± 232	100	100	—	100	—	100	—

противоположна. Если лошади практически исключают виды разнотравья из питания и их суммарная доля в рационе не превышает 16%, то у верблюдов и сайгаков разнотравье во все сезоны составляет основу питания. Доля разнотравья в питании сайгаков и верблюдов достигает 81–89%, при этом у сайгаков не опускается ниже 64% (табл. 30). Преобладание разнотравья в рационе сочетается с его повышенной избирательностью, суммарный ИИ у сайгаков не опускается ниже 1.78, у верблюдов лишь весной в начале вегетации опускается ниже 1.0 и уступает злакам (табл. 31). Среди разнотравья наибольшую долю в питании верблюдов и сайгаков занимает кохия стелющаяся (до 30–60%) и лебеда татарская (у верблюдов до 30%). Выбор этих растений объясняется их высокой привлекательностью (ИИ до 30–60).

Преимущественное потребление злаков согласно данным, полученным на том же пастбище, но в иные годы (июнь 2012–2013 гг.), свойственно бизонам (Абатуров и др., 2015; Казьмин и др., 2015) (табл. 32). Основу рациона бизонов в это время, как и лошади домашней, составляли злаки – 83%, в том числе овсяница валлисская – 37%, ковыль лессинга и житняки по 22%. Доля разнотравья невелика и не превышала 18%. (табл. 32). Аналогичное преобладание злаков в питании бизонов отмечено на том же пастбище позднее в 2018 г. (Джапова и др., 2020). В летнем рационе на их долю здесь приходилось 67% потребляемых растений, в осеннем – 84%. Доля разнотравья была ниже, летом и осенью соответственно 32 и 15%. Среди видов злаковых растений, преобладающих в рационе бизонов в летний сезон, были виды житняка (*A. desertorum*, *A. pectinatum*) с суммарной долей в рационе 22%, ковылей (*S. lessingiana*, *S. capillata*) 14%; мятыника луковичного (*Poa bulbosa*) – 12%, типчака (*Festuca valesiaca*) – 9%, костра безостого (*Bromopsis inermis*) – 6%. Характерно, что преимущество злаков в питании сочеталось с их избирательным потреблением (индекс избирательности злаков ИИ – 1.4) (Джапова и др., 2020).

Отметим, что абсолютное преобладание злаков в питании – характерное свойство бизонов. В прериях Северной Америки в районах естественного обитания бизонов злаки служат основой их питания. В разных типах прерий злаки всегда преобладали в корме, их доля в составе рациона превышала 90%, соответственно доля разнотравья была <10% (Peden, 1974; Reynolds, 1976; Lat-

ter, Gates, 1991; Coppedge et al., 1998; Steuter, Hidinger, 1999; Fortin et al., 2002).

Характерно, что домашние лошади, пасущиеся на этом же пастбище совместно с бизонами и верблюдами (2012–2013 гг.), по составу поедаемых растений не отличались от охарактеризованного выше питания Лошади Пржевальского. Доля злаков в их питании также была не ниже 80%, в том числе на овсяницу и житняки приходилось по 35%, на ковыли 12%. Разнотравье, как и у бизонов, значительно уступало злакам по участию в питании, на их долю приходилось всего 19% потребленных растений (табл. 32). Интересно, что летний рацион (июнь) вольноноживущих (одичавших) домашних лошадей на сопредельной территории – острове Водном – аналогичен: злаки занимали 81.9%, а разнотравье в целом – 18.2% (Казьмин и др., 2013).

Рацион верблюдов по составу поедаемых растений здесь (2012–2013 гг.), как и в описанном выше случае, кардинально отличается от рациона лошадей и бизонов. Верблюды в той же степени поедали преимущественно разнотравье, суммарная доля видов которого в рационе составила 86% (табл. 32). Примечательно, что в составе поедаемого разнотравья абсолютно преобладали непоедаемые лошадьми и бизонами рудеральные однолетники: бассия очитковидная (43%) и лебеда татарская (20%). Другие виды разнотравья в сумме занимали только 23%. Доля злаков в составе поедаемых верблюдами растений была минимальна и составила всего 14%, при этом они включали, главным образом, житняки (11%) и в меньшей степени овсяницу валлискую (3%). Среди поедаемых растений полностью отсутствовали ковыли.

Таким образом, различающийся характер участия злаков и разнотравья в питании сравниваемых видов млекопитающих свидетельствует об их разном отношении к этим группам кормовых растений (рис. 17). Для лошадей (домашней и лошади Пржевальского), отличающихся заднекишечным типом ферментации, и бизонов питание почти во все сезоны года ограничивается преимущественно злаками, участие которых в питании выше 80%. Разнотравье за небольшим исключением практически неощутимо в их питании (рис. 17). Примечательно, что злаки преобладают в питании Лошадей Пржевальского в разных зональных растительных сообществах от пустынь до

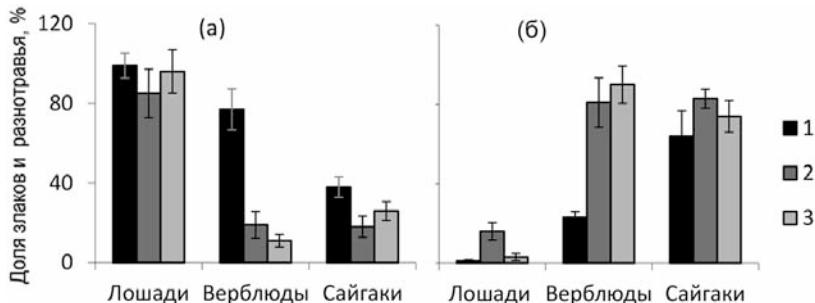


Рис. 17. Соотношение злаков (а) и разнотравья (б) в рационах свободногопасущихся лошадей Пржевальского, верблюдов, сайгаков на естественном степном пастбище в разные месяцы 2015–2016 гг. 1–3 – апрель, июнь–июль, сентябрь–октябрь соответственно.

лесных лугов (Slivinska, Kopij, 2011; Sen et al., 2017). У сайгаков – типичных жвачных со сложным многокамерным желудком, наоборот, доля злаков в рационе заметно ограничена и питание во все сезоны обеспечивается в основном разнотравьем. Верблюды более разнообразны в выборе корма. Злаки доминируют в весенне время, однако в летнее и особенно в осенне время полное господство в питании, как и у сайгаков, занимает разнотравье, участие злаков резко снижается (рис. 17). Важно отметить, что среди разнотравья большая доля в питании верблюдов, в отличие от сайгаков, приходится на сорные бурьянистые однолетние растения, господствующие на залежах – заброшенных пашнях (рис. 16).

### Переваримость кормов

Выше было показано, что переваримость растительного корма отрицательно коррелирует с содержанием кремния в съеденной растительности. Эта особенность свойственна широкому кругу растительноядных, и носит общий линейный характер (см. рис. 7). Концентрация кремния наиболее высока в злаках, что непосредственно отражается на их более низкой переваримости по сравнению с разнотравьем (см. рис. 8). Понятно, что с обилием злаков в потребленном корме отрицательно связана его переваримость. Действительно, оценка зависимости переваримости корма от доли злаков в потребленном корме, показала тесную отрицательную связь между этими значениями. При изменении количества злаков ( $x$ ) в составе рациона раз-

ных видов растительноядных линейно и в равной мере меняется переваримость ( $y$ ) съеденного корма (см. рис. 9). Эта связь у исследованных животных на данном конкретном пастбище (Асоциация «Живая природа степи») описывается следующими уравнениями регрессии:

$$\begin{array}{ll} \text{у верблюдов} & y = -0.1678 x + 71.126; \\ \text{у сайгаков} & y = -0.1613 x + 65.587; \\ \text{у лошадей} & y = -0.1143 x + 66.141. \end{array}$$

Сравнение переваримости корма, потребленного свободно пасущимися животными в разные сезоны, показало, что более низкие и относительно постоянные величины переваримости (46–57%) во все сезоны свойственны лошадям и бизонам (табл. 33). Именно у них, как показано выше, в питании абсолютно преобладают злаки, чем и вызвана более низкая переваримость их рациона. Характерно, что преимущество злаков в их питании связано не только с их обилием в составе пастбищной растительности, а прежде всего с их предпочтением (ИИ 1.3–1.5), несмотря на их пониженную переваримость.

Более высокая переваримость рациона была у избегающих злаки (ИИ 0.2–0.6) верблюдов (67–69%) и сайгаков (60–64%) – избирательных потребителей разнотравья (ИИ 1.1–2.1). Лишь в раннее весеннее время (апрель) величны переваримости у того и другого вида оказались заметно сниженными (56–58%), что вызвано повышенным в этот период потреблением ими злаков.

Так или иначе, увеличение злаков в питании вызывает у животных сходное или близкое к этому снижение переваримости рациона. Тем не менее, отношение к злакам у сравниваемых видов кардинально различается. При пастьбе на одинаковых пастбищах лошади Пржевальского и бизоны исключительно на 80–100% выбирают для питания более привлекательные для них злаки, несмотря на их низкую переваримость. Сайгаки и верблюды, наоборот, избирательно снижают долю злаков в питании, обеспечивая этим рост переваримости рациона.

### **Суточное потребление корма**

Одновременный учет отложения фекалий и переваримости корма позволяет определить суточное потребление корма

Таблица 33. Переваримость потребленного корма верблюдами, лошадьми Пржевальского, бизонами и сайгаками при свободной пастьбе в разные сезоны ( $\bar{x} \pm S_x$ ) (2015–2016 гг). (Абатуров и др., 2015; 2019; Казьмин и др., 2016)

Животные	Месяцы	Содержание органогенно-го кремния, %		Переваримость съеденного корма, %
		в рационе (n = 7)	в фекалиях (n = 6)	
Верблюды	Апрель	1.50 ± 0.20	3.43 ± 0.019	56.2 ± 5.8
	Июнь, июль	1.15 ± 0.18	3.49 ± 0.01	67.0 ± 5.1
	Сентябрь, октябрь	1.09 ± 0.19	3.53 ± 0.019	69.1 ± 5.34
Лошади Пржевальского	Апрель	1.64 ± 0.10	3.61 ± 0.03	54.6 ± 2.8
	Июнь, июль	1.55 ± 0.21	3.61 ± 0.03	57.1 ± 5.7
	Сентябрь, октябрь	1.59±0.23	3.67 ± 0.01	56.7 ± 6.21
Сайгаки	Апрель	1.39 ± 0.18	3.31 ± 0.02	58.0 ± 5.4
	Июнь, июль	1.19 ± 0.1	3.37 ± 0.01	64.7 ± 2.9
	Сентябрь, октябрь	1.27 ± 0.12	3.22 ± 0.02	60.5 ± 3.7
Бизоны	Май	1.59	3.1 ± 0.02	48.1 ± 0.3
	Июнь-Июль	1.63	3.0 ± 0.02	45.6 ± 0.4
	Ноябрь	1.53	3.1 ±0.1	50.2 ± 1.1

(табл. 34). Количество потребляемого корма различно в разные сезоны года, при этом максимальное количество сухой массы корма верблюды и лошади Пржевальского потребляли в летне-осенне время (соответственно 20–26 и 7–13 кг/особь в сутки,) и значительно меньше (соответственно 8 и 5 кг) в зимне-весенне (апрель), что для лошади Пржевальского было отмечено ранее (Kuntz et. al., 2006; Казьмин и др., 2019). В данном случае зимнее снижение интенсивности питания верблюдов и лошадей, отражает характерную для копытных умеренных широт (северный олень, лось, вапити, сайгак и др.) зимнюю гипофагию. Характерно, что в Аскании-Нова суточное потребление пищи Лошадьми Пржевальского на естественном пастбище изменялось в зависимости от качества корма от 7 до 11 кг/особь (сухая масса) (Позднякова и др., 2011).

В пересчете на энергетические показатели по нашим данным свободно пасущиеся верблюды потребляли в расчете на обменный вес тела ( $M^{0.75}$ ) более 1.661 МДж/кг $M^{0.75}$  обменной энергии в сутки, лошади Пржевальского практически столько

Таблица 34. Суточное потребление корма верблюдами, лошадьми Пржевальского и бизонами в разные сезоны ( $\bar{x} \pm S_x$ ) (Абагутров и др., 2018; 2019; Казьмин и др., 2016)

Показатели	Верблюды		Лошади Пржевальского		Бизоны				
	Апрель	Июнь-Июль	Сентябрь-Октябрь	Апрель	Сентябрь-Октябрь	Май	Июнь-Июль	Ноябрь	
Переваримость рациона, %	56.2±5.8	67.0±5.1	69±5.34	54.6±2.8	57.1±5.7	56.7±6.2	50.0±0.7	48.7±1.6	50.8±0.6
Суточное отложение фекалий, кг (сухая масса)	3.5±0.2	6.5±0.6	8.0±1.0	2.1±0.2	3.1±0.2	5.6±0.6	3.5±0.6	4.9±1.6	3.1±0.2
Суточное потребление корма, кг/особь (сухая масса)	7.99±0.9	19.7±2.35	25.8±3.79	4.6±0.50	7.2±0.85	12.9±2.0	6.7±1.2	9.0±3.0	6.2±0.4
Суточное потребление корма г/кг $M^{0.75}$ (сухая масса)	53.2±6.0	131.0±15.6	171.5±25.2	56.8±6.1	88.9±10.5	159.2±24.7	—	—	—
валовая	0.910±0.1	2.242±0.3	2.936±0.4	0.972±0.1	1.521±0.2	2.725±0.4	—	—	—
переваримая	0.511±0.05	0.1502±0.2	0.2025±0.3	0.530±0.05	0.869±0.1	1.545±0.2	—	—	—
обменная	0.419±0.04	1.232±0.16	1.661±0.24	0.488±0.046	0.799±0.09	1.421±0.18	0.66	0.88	0.60

же – 1.421 МДж (табл. 34). Известно, что большинство диких жвачных (*Capreolus capreolus*, *Cervus elaphus*, *Alces alces*, *Rangifer tarandus*, *Antilocarpa americana* и др.) расходуют на жизнедеятельность в состоянии покоя в летний период от 0.51 до 0.90 МДж/кг $M^{0.75}$  энергии (Hudson, Christopherson, 1985). Рабочие (домашние) лошади в покое (без работы) расходуют столько же – 0.67 МДж/кг $M^{0.75}$ , в условиях легкой работы – 0.87 МДж/кг $W^{0.75}$  (Калашников, Клеймленов, 1985). У верблюдов и лошадей Пржевальского в нашем случае в теплое время года потребляемая обменная энергия достигала 1.4–1.6 МДж/кг $M^{0.75}$  в сутки, т.е. значительно превышала отмеченные показатели потребной энергии, свойственные большинству копытных. У верблюдов эти величины примерно равны известным нормам кормления подсосных, т.е. лактирующих верблюдиц (Бугдаев, 2000; Арилов и др., 2003).

Очевидно, при современном состоянии степного пастбища свободно пасущиеся верблюды в полной мере обеспечены полноценным кормом, чему способствует обилие современных залежных забурьяненных площадей на месте заброшенных пашен, не используемых другими пастбищными животными. Лошади Пржевальского также обеспечены кормом в результате преимущественного питания низкопереваримым злаковым кормом, господствующим в современных степях. Безусловно, заднекишечный тип пищеварения позволил лошади Пржевальского компенсировать низкую переваримость этого корма ростом его валового потребления и обеспечил специализацию лошадей именно на этой группе растительных кормов.

Что касается сайгаков, то обращает на себя внимание неустойчивая динамика переваримости потребляемых сайгаками кормов на данном конкретном пастбище (Вольерный комплекс – Ассоциация «Живая природа степи», Ростовская обл.). Доля злаков в растительности этого пастбища повышена и заметно варьирует по сезонам в пределах 57–65%. Этим в настоящее время обусловлены относительно невысокие и непостоянные показатели переваримости корма, меняющиеся от 58% весной и 61% осенью до 65% летом. Эти величины переваримости лишь частично достигают значений, необходимых для поддержания жизни (57%), роста (61%) и не достигают величины, необходимой для лактации (68%). Можно полагать, что такие пастбища по обеспеченности сайгаков полноценным питанием находятся на близком к критическому состоянию. Важно отметить, что положительное влияние на кормовую обеспеченность сайгаков безусловно оказывают совместно обитающие на этом же экспериментальном пастбище лошади Пржевальского. Специализация лошадей на питании злаками, ограничивает обилие злаков на пастбище, способствует росту разнотравья, улучшая этим кормовое качество пастбищной растительности для сайгаков.

Особое внимание обращает на себя сходство питания лошади Пржевальского и бизона. Приведенные данные показывают (см. табл. 32), что при совместной пастьбе на одном и том же изолированном пастбище показатели питания бизона и домашней лошади (состав кормов, избирательность, переваримость) одинаковы, несмотря на коренные различия в строении и функци-

нировании их пищеварительного аппарата. Оба вида на данном пастбище в летнее время – типичные злаковоядные животные: злаки абсолютно преобладают в составе рациона, при этом их доля в рационе и бизона, и лошади одинакова – 81–83%. Каждому из них свойственно явное предпочтение злаков (ИИ – 1.4). Среди злаков в одинаковой степени привлекательна овсяница валлисская. Несмотря на ее весьма низкое участие в составе пастбищной растительности (7.4%), ее доля в составе их рациона наибольшая – 36–37%, а показатель избирательности питания (ИИ) наивысший (4.7–4.9). В то же время, и бизоны, и лошади на этом пастбище в равной мере избегают потребления разнотравья, показатель избирательности которого всего 0.4. Важно отметить также, что предпочтение в выборе злаков и их абсолютное преобладание в составе рациона – хорошо известная особенность питания и лошадей, и бизонов. Это общее свойство большинства представителей рода лошадей (*Equus*) (Abaturov et al., 1997; Menard et al., 2002; Позднякова и др., 2011; Odadi et al., 2011; Clauss, 2013). В аналогичных описанных выше местообитаниях в долине Маныча (остров Водный) при равном соотношении злаков и разнотравья в растительности пастбища состав рациона вольноживущей одичавшей группировки лошадей в летнее время был тем же: доля злаков в рационе составляла 82-83% (Казьмин и др., 2013а). Строгая избирательность, выражаясь в преимущественном потреблении злаков и пренебрежении разнотравьем, в той же мере свойственна бизонам. В разных типах прерий Северной Америки злаки преобладали в питании бизонов, их доля в составе рациона обычно превышала 90 %, соответственно доля разнотравья была <10% (Peden et al., 1974; Richmond et al., 1977; Hawley et al., 1981; Coppedge et al, 1998; Steuter, Hidinger, 1999).

Полное сходство между бизонами и лошадьми в нашем случае наблюдалось и в эффективности усвоения (переваримости) потребленного корма. Коэффициент переваримости рациона у того и другого животного был практически одинаков – 49–51%. Такой пониженный уровень переваримости, очевидно, свойственен как представителям лошадиных (зебры, лошадь Пржевальского, домашняя лошадь, ослы), обладающих заднекишечным типом ферментации, так и вольноживущим бизонам, основу питания которых тоже составляют злаки (Казьмин и др.,

2013, Джапова и др., 2020). Очевидно, в нашем случае лошади и бизоны на данном конкретном пастбище по всем показателям занимают одну и ту же кормовую нишу. Однако при всем этом эффективность использования запасов пастбищной растительности и особенности энергетического баланса у них различны. Выше мы отметили, что лошади в сходных условиях на аналогичном пастбище поглощают 116 МДж/особь в сутки обменной энергии ( $1.20 \text{ МДж}/\text{кг}^{0.75}$  веса тела), что в полной мере обеспечивает их энергетические потребности. Бизоны при той же массе тела (450 кг) потребляют заметно меньше: 89 МДж/особь в сутки ( $0.91 \text{ МДж}/\text{кг}^{0.75}$  веса тела), что соответствует только поддерживающему уровню их энергетического баланса, недостаточному для удовлетворения всех физиологических потребностей животных (Казьмин и др. 2016). Очевидно, при равных кормовых условиях лошади более эффективны в использовании кормовых запасов. Как известно, моногастрическая структура пищеварительной системы и заднекишечный тип ферментации пищи позволяет лошадям потреблять и пропускать через пищеварительный тракт большие объемы корма, что компенсирует пониженнную переваримость. Это обеспечивает лошадям преимущество в использовании кормовых ресурсов пастбища перед бизонами, уровень потребления корма которыми лимитируется большими затратами времени и энергии на пережевывание (измельчение) грубых, в данном случае злаковых кормовых растений и длительную задержку корма в преджелудке (рубце) (Duncan et al., 1990).

### **Причины разобщения в выборе злаков и разнотравья**

Из вышеизложенного видно, что для таких представителей жвачных как сайгаки и верблюды свойственно явно отрицательное отношение к питанию злаками. Участие злаков в составе рациона верблюдов в летнее и осеннеое время не превышало 11–19%, при этом они явно избегали их потребление (ИИ 0.5–06). Сайгаки избегали потребление злаков во все сезоны. Доля злаков в их питании в разные сезоны менялась в пределах 18–38% при явном пренебрежении их выбора (ИИ 0.3–0.5). Пониженное участие злаков в питании обеспечило сайгакам и верблюдам более высокую

переваримость, которая достигала 65%. Именно по этой причине сайгаки и верблюды отдают явное предпочтение разнотравью. При вынужденном преимущественном питании злаками сайгаки вообще нежизнеспособны (Абатуров и др., 2005).

И наоборот, совсем иное отношение к составу кормовых растений у бизонов и лошадей Пржевальского, пасущихся на тех же пастбищах. Доля злаков в их рационе во все сезоны максимальна – 80–100%. Преобладание злаков в питании объясняется не только их обилием в составе пастбищной растительности, но и их предпочтением (ИИ во все сезоны 1.4–9.4). Оба вида избирательно обеспечивают господство злаков в питании и почти полностью избегают потребление разнотравья, несмотря на пониженное кормовое качество (низкую переваримость) злаков по сравнению с разнотравьем. Чем же вызван столь неоднозначный и во многих случаях, казалось бы, нерациональный выбор кормовых растений?

Современные знания о питании растительноядных дают основание полагать, что различия в предпочтении животными злаков и разнотравья связаны не только с обычными показателями питательности растений, но и с такой важной особенностью многих видов кормовых растений, как их токсичность. В настоящее время хорошо известно, что различные растения в процессе вегетации синтезируют токсичные соединения, уменьшающие их пригодность для питания (Owen-Smith, 1988). Совершенно очевидно, что животные по-разному реагируют на токсические свойства кормовых растений, с чем связаны различия в выборе объектов питания (Freeland, Janzen, 1974; Lindroth, 1989; McArthur et al., 1991; Bryant et al., 1992; Скопин, 2003).

Разнотравье и злаки кардинально отличаются по токсическим свойствам. Хорошо известно, что разнотравье богато токсичными метаболитами, тогда как в злаках они практически отсутствуют (Owen-Smith, 1988; Скопин, 2003). Поэтому объяснение причин различного отношения травоядных к выбору злаков или разнотравья для питания связано с различием токсических свойств этих растений. Как показано выше, многие копытные, в нашем случае бизоны и лошади Пржевальского, выбирают для питания преимущественно менее питательные, слабопереваримые, но зато лишенные токсичности и безопасные злаковые

растения и почти полностью избегают потребления обогащенного токсинами разнотравья. Пониженную переваримость они компенсируют повышенным потреблением низкпитательного корма, что обеспечивается особенностями заднекишечного типа пищеварения лошадей, и активизации рубцового пищеварения крупных жвачных (бизонов) с увеличенным объемом преджелудка (рубца). Подобные особенности питания характерны не только для копытных, но известны для многих видов грызунов. У двух видов полевок (*Microtus ochrogaster*, *M. californicus*) и сибирского лемминга (*Lemmus sibiricus*) потребление легкопереваримых видов разнотравья сопровождалось низким потреблением и потерями веса тела, тогда как потребление слабопереваримых злаков компенсировалось их повышенным потреблением (Batzli, Pitelka, 1975; Batzly, Cole, 1979). Такая же картина прослежена при изучении питания полевки Брандта (*Lasiopodomys brandti*) в Монголии (Сухчулун, Абатуров, 2009). В данном случае оценка связи между количеством потребленного корма и переваримостью показала, что злаки и разнотравье по этим параметрам отчетливо различаются. Для злаков была характерна низкая переваримость, но высокий уровень потребления. При питании разнотравьем, несмотря на более высокую переваримость, снижалось потребление корма, что сопровождалось отрицательным балансом массы тела. Полевки в данном случае не удовлетворяли потребности в корме.

Сайгаки и верблюды используют или даже предпочитают в питании более питательное, но токсичное разнотравье и, наоборот, избегают потребления злаков из-за их пониженной питательности (переваримости). При вынужденном преимущественном питании злаками, как показано выше, эти животные нежизнеспособны. Однако при питании разнотравьем для нейтрализации токсинов необходимы защитные адаптации организма к токсическому действию обильных в этих растениях токсичных метаболитов. В противном случае велик риск отрицательных последствий, который широко распространен в популяциях сайгаков. Как известно, многие копытные млекопитающие для защиты от действия токсичных метаболитов кормовых растений широко используют лиофагию (Паничев, 1990; 2011). В частности, сайгаки активно поедают глину с содержащимися в



Рис. 18. Видимые следы литофагии сайгаков (поедание глины). Калмыкия Черные земли, май 2006 г.

ней активными минеральными сорбентами (глинистый минерал смектит) (рис. 18). Примечательно, что этот минерал активно используется с той же целью в медицине и обычен в аптеках в виде известного лекарственного препарата «Смекта».

#### **Видовое разнообразие пастбищных животных – условие устойчивого функционирования степных экосистем**

Изложенные данные однозначно свидетельствуют, что в сложной по структуре и неоднородной по качеству степной разнотравно-дерновиннозлаковой растительности млекопитающие с разной морфологией пищеварительного аппарата неодинаково реагируют на различающиеся по кормовому качеству растения, что во многом определяет их деление по типам питания и пищевой специализации. Возникает адаптивная консортивная связь между каждым видом животного и определенной группой растений, от которой зависит полноценное питание этого вида и благополучие его и растительного сообщества. Две группы растений – злаки и разнотравье, слагающие кормовую фитомассу степных пастбищ и разделяющиеся по кормовому качеству, относительно равны по участию в растительном покрове и в питании растительноядных млекопитающих. Тем не менее отноше-

ние к злакам и разнотравью, к их участию в питании у разных видов коренным образом различается.

Лошади Пржевальского – облигатные потребители злаковых растений, во время пастьбы целенаправленно выбирают злаки, их рацион на 80–100% состоит из злаков, несмотря на их низкую (57%) переваримость. Тем не менее, лошади Пржевальского в полной мере обеспечены полноценным питанием, поскольку их пищеварительный аппарат способен компенсировать низкую переваримость увеличением валового потребления низко переваримого злакового корма.

Остро и отрицательно реагируют на обилие злаков сайгаки. В отличие от лошадей они избегают потребления злаков. Непостоянство обилия злаков в растительности пастбища служит причиной неустойчивой доли злаков в питании и изменчивой переваримости потребляемого сайгаками корма, которая при увеличении обилия злаков на пастбище и в питании периодически опускается до критических уровней, не обеспечивающих физиологические потребности животных (поддержание жизни, рост, лактация).

Положительное влияние на условия питания сайгаков оказывают лошади Пржевальского, питающиеся исключительно злаками и избегающие потребления разнотравья. Тем самым они не только не оказывают конкурентного давления на кормовую обеспеченность сайгаков, но, наоборот, поддерживают необходимый для сайгаков состав кормовой растительности.

Питание верблюдов в той же степени отрицательно связано с обилием злаков в питании. Но в отличие от других пастбищных животных верблюды с успехом используют в качестве пастбища многочисленные в настоящее время залежные земли, возникшие на месте бывшей пашни. Господствующие на залежах однолетние бурьянистые растения, непригодные для других травоядных, обеспечивают верблюдов высокопитательными (с переваримостью до 68%) видами разнотравья.

Разнообразие пастбищных растений по их кормовому качеству требует такого же разнообразия видов животных, способных в полной мере освоить разнородный кормовой ресурс. На примере четырех видов пастбищных млекопитающих и двух групп степных пастбищных растений (злаков и разнотравья) хорошо видно, что даже такой небольшой набор взаимо-

действующих компонентов необходим для сбалансированного функционирования пастбищной экосистемы. Лошади способны ограничиваться питанием грубыми кормами, т.е. слабопереваримым злаковым компонентом пастбищной растительности, непригодным для многих растительноядных, в данном случае сайгакам и в значительной мере верблюдам. В свою очередь сайгаки приспособлены к питанию преимущественно разнотравьем, которое в данном случае избегают лошади. Эту же функцию берут на себя верблюды, но дополнительно к этому в отличие от большинства растительноядных млекопитающих они обладают способностью осваивать растительные ресурсы бурьянистых растительных сообществ, формирующихся на нарушенных по тем или иным причинам почвах и непригодных большинству животных.

Таким образом, особую важность различная специализация (избирательность) питания приобретает в условиях совместной пастьбы видов животных с разными типами пищеварения. С нею связаны важнейшие экологические последствия такой пастьбы как для самих популяций животных, так и для пастбищной экосистемы в целом. С одной стороны, она отражает разделение животных по экологическим нишам и ограничивает конкуренцию между совместно обитающими видами, с другой выступает важным фактором сохранения видового разнообразия пастбищной растительности. Монодоминантное стадо пастбищных животных вызывает угнетение и даже утрату на пастбищах наиболее поедаемых видов растений, ведет к господству менее поедаемых, низкпитательных и даже ядовитых растений, что резко снижает кормовое качество пастбищ и кардинально меняет видовой состав растительного покрова. В многовидовых полночлененных сообществах пастбищных животных за счет различий в выборе разных по качеству кормовых видов этот отрицательный эффект исключается, воздействие на состав растений выравнивается, сохраняется и даже увеличивается видовое разнообразие пастбищной растительности.

Совместная пастьба растительноядных млекопитающих, специализированных на питании различными по видовому составу и кормовому качеству растениями, оказывается важным экологическим фактором, отражающимся не только на обеспе-

ченности животных кормом, но и в целом на структуре и функционировании всей пастбищной экосистемы. В данном случае совместная пастьба сообщества млекопитающих, состоящего из видов с различной кормовой специализацией, обеспечивает равномерное трофическое воздействие на видовое разнообразие пастбищной растительности. Трофическая нагрузка со стороны лошадей на злаки, а верблюдов и сайгаков на разнотравье распределялась между злаками и разнотравьем во всем разнотравно-злаковом сообществе поровну. Это, с одной стороны, обеспечивает равные позиции и злаков, и разнотравья в пастбищной растительности и тем самым сохраняет биологическое разнообразие всего растительного сообщества; с другой – сохраняет кормовую пригодность пастбища для каждого из различающихся по кормовой специализации совместно пасущихся видов животных.

И наоборот, пастьба видов с одинаковыми кормовыми требованиями к пастбищной растительности, что среди изученных нами сообществ свойственно лошадям и бизонам, экологически не оправдано, так как приводит к господству непоедаемых или мало поедаемых видов растений и к одновременному угнетению и конкурентному исключению набора растений, привлекательных для обоих видов. Следует ожидать, что оба вида в данном случае обречены на конкуренцию за пищу и в итоге на вытеснение одного из них. Очевидно, пастбищное совмещение видов, одинаковых по кормовому предпочтению, как в рассматриваемом конкретном случае – искусство явление и, по-видимому, отсутствует в естественных природных системах. Действительно, бизон, в отличие от лошадей, в описанном нами случае – чуждое для европейских пастбищ животное, завезенное из материковой Северной Америки с иными кормовыми условиями. В обозримое геологическое прошлое (постплейстоценовый период) эти два вида на всем доступном для их жизни пространстве не обитали совместно. Области их распространения располагались на разных, изолированных друг от друга материках (Северная Америка, Евразия). Можно предполагать, что именно по причине конкурентно обусловленного обитания бизоны в процессе постплейстоценовых глобальных перестроек не смогли закрепиться на степных пространствах Евразии, занятых лошадьми.

## **ПРИГОДНОСТЬ СТЕПНЫХ ПАСТБИЩ ДЛЯ САЙГАКОВ ПРИ СМЕНАХ СОСТАВА И КОРМОВОГО КАЧЕСТВА РАСТИТЕЛЬНОСТИ**

Современные изменения климата, ослабление антропогенной пастбищной нагрузки в степных регионах России и Казахстана вызвали коренные изменения растительного покрова, которые ярко выразились в росте обилия злаков в растительных сообществах. Эти изменения особенно заметно проявились в северной и северо-западной части Прикаспийской низменности (Мяло, Левит, 1996; Золотокрылин, 2003; Неронов, Чабовский, 2003; Новикова и др., 2004, 2010; Золотокрылин, Виноградова, 2007; Ларионов и др., 2008; Джапова и др., 2013). В растительности этого степного региона к концу 1990-х гг. стали абсолютно господствовать злаки, заметно уменьшилось участие разнотравья. Столь радикальное преобразование растительного покрова отразилось на кормовом качестве пастбищной растительности, питании, обеспеченности пищей и состоянии популяций травоядных животных. Напомним еще раз, что травяная пастбищная растительность по кормовым свойствам условно разделяется на злаки и разнотравье, различающиеся питательной ценностью (Grasses и Forbs или Grass и Browse), (Holechek, 1984; Hofmann, 1989; Калашников и др., 2003; Gordon., Prins, 2008). Представители злаков, включающие преимущественно виды однодольных травянистых растений (*Monocotyledones*), отличаются пониженней переваримостью. Виды разнотравья, относящиеся к двудольным (*Dicotyledones*), более переваримы (Van Soest, Jones, 1968; Holechek, 1984; McNaughton *et al.*, 1985; Clauss *et al.*, 2008). Понятно, что от соотношения количества злаков и разнотравья в потребленном корме (в рационе) зависит его переваримость и, соответственно, обеспеченность пищей пасущихся животных.

Чтобы понять, как влияет меняющийся состав пастбищной растительности на питание животных, на обеспеченность пи-

щей и жизнеспособность популяций растительноядных млекопитающих нужны точные знания о реакции животных на кормовые особенности изменившейся растительности. Проясним эту ситуацию на примере коренного обитателя степных регионов – сайгака (*Saiga tatarica*). Относительно недавно сайгаков считали типично степными животными. В.В. Кучерук относил их к степному фаунистическому комплексу, занимающему степные пространства с доминированием в растительном покрове дерновинно-злаковых многолетних растений (Кучерук, 1959). Согласно современным взглядам, сайгаки относятся к обитателям сухих степей, полупустынь и северных пустынь, за пределы которых выходят лишь во время сезонных миграций (Афанасьев, 1960; Банников и др., 1961; Слудский, 1963; Жирнов, 1998). Очевидно, для правильной оценки пригодности тех или иных местообитаний для сайгака, а также для прогноза динамики его численности при сменах растительности необходимо знать состав поедаемых растений и реакцию животных на их кормовое качество. Известно, что спектр потребляемых сайгаками кормовых растений в различных местообитаниях достаточно велик, насчитывает более сотни видов и включает почти все степные и пустынные виды, в том числе большой набор токсичных растений (Жирнов, 1998). Только в Калмыкии к поедаемым сайгаками растениям отнесено 109 видов (Близнюк, Бакташева, 2001).

### **Сопряженная динамика пастбищной растительности и питания сайгаков**

Для анализа особенностей питания в меняющихся условиях степной природной зоны используем материалы изучения кормовых ресурсов и питания сайгаков на степных равнинах в северном и северо-западном Прикаспии, проводимого нами в период 1996–2018 годов. Отметим, что была выполнена сопряженная оценка состояния (видового состава и надземной массы) пастбищной растительности, состава рациона и переваримости потребленного сайгаками корма, состояния (динамики веса тела) особей популяции (Абатуров и др., 1997; 1998; 2005; 2008; 2019; Ларионов и др., 2008).

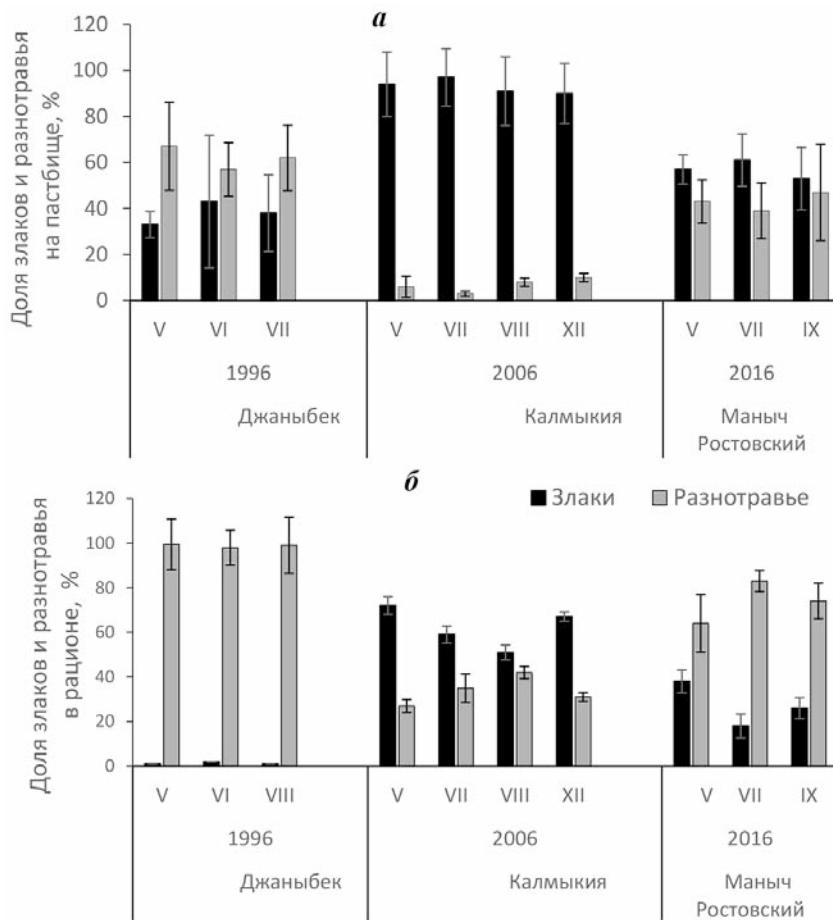


Рис. 19. Соотношение злаков и разнотравья в растительности пастбища (а) и в составе рациона сайгаков (б) (Абатуров и др., 1998; Ларионов и др., 2008; Абатуров Джапова, 2015; Абатуров и др. 2019).

Северная и северо-западная часть Прикаспийской низменности – это область сухих степей и пустынь. Зональным типом растительности на ее большей части до конца 1990-х гг. были ксерофитно-разнотравные сообщества (*Kochia prostrata*, *Tanacetum achilleifolium*, *Artemisia pauciflora*, *A. lerchiana* и др.) со значительным участием степных злаков: житняков, ковылей, типчака и др. (*Stipa* spp., *Festuca valesiaca*, *Agropyron pectiniforme*, *A. fragile*, *A. desertorum* и др.). В то время в составе растительных сообществ неизменно преобладало разнотравье. Еще в середине 1990-х гг. (1996 г.) на равнинных территориях северного Прика-

спия на долю разнотравья приходилось >57% надземной фитомассы, доля злаковых не превышала 43% (рис. 19). С конца 1990-х гг. произошло преобразование растительности, проявившееся в экспансии и абсолютном доминировании в растительном покрове злаковых сообществ (рис. 20). В сухих степях Калмыкии многочисленные сообщества, представленные разнотравьем с преобладанием полыней (*A. lerchiana*, *A. pauciflora*), прутняка (*Kochia prostrata*) и других растений, сменились злаковыми: колывильными, житняковыми, эфемероидными (*Poa bulbosa*) и однолетниковыми (*Anisantha tectorum*, *Eragrostis minor*). Доля массы злаков в растительности Черных земель Калмыкии в 2006 г. превысила 90%, тогда как на долю разнотравья большую часть года приходилось <10% (рис. 19). В последние годы заметно изменилось соотношение злаков и разнотравья на степном пастбище в озерной долине Маныча, что выразилось в некотором снижении доли злаков и относительном выравнивании количества злаков и разнотравья в пастбищной растительности (в 2015–2016 гг. доля злаков в разные сезоны 57–66%, рис. 19).

Примечательно, что отмеченное преобразование степной растительности совпало по времени и масштабам с глубокой депрессией популяции сайгаков, начавшейся также в 1990-х гг. по всей степной и полупустынной зоне и продолжающейся уже в течение последней четверти века практически по всему ареалу сайгака.

Смена растительности выразилась в резком уменьшении в растительных сообществах массы разнотравья и увеличении

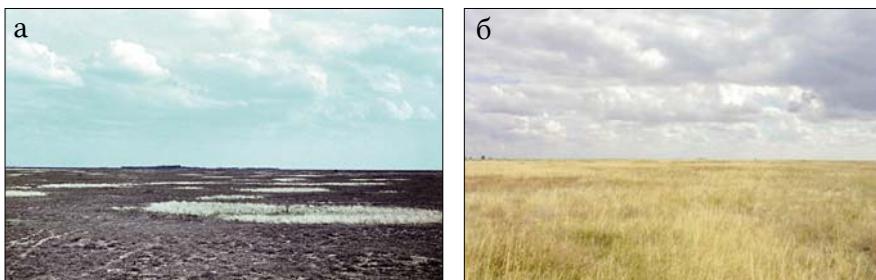


Рис. 20. Облик растительного покрова в степи северного Прикаспия во второй половине 20 и в начале 21 веков на территории Джаныбекского стационара РАН с одной точки обзора (Конюшкова и др., 2013), а – сентябрь 1971 г. (фото Абатурова Б.Д.); б – сентябрь 2005 г. (фото Т.В. Питеркиной).

доли злаков, в том числе ковылей с низкой питательной ценностью. Изменение состава надземной фитомассы отразилось на питании животных, прежде всего на таких избирательных потребителях разнотравья, как сайгаки. Если в прошлом (1996 г.), как отмечено выше (см. табл. 19) сайгаки избирательно потребляли преимущественно разнотравье, в основном маревые, сложноцветные, бобовые (*Kochia prostrata*, *Salsola laricina*, *Ceratocarpus arenarius*, *Galatella tatarica*, *G. villosa*, *Artemisia* spp., *Medicago romanica*), при этом доля злаков в составе рациона не превышала 2%, то после трансформации пастбищной растительности в сторону господства злаков в 2006 г. на пастбищах Черных земель Калмыкии в составе рациона сайгаков почти во все сезоны преобладали злаки. Их доля в рационе занимала >50%, в отдельные сезоны достигала 72% (рис. 19). Отметим, что в этом случае, несмотря на предельно низкое участие разнотравья в надземной фитомассе (<10%), его доля в рационе лишь немного уступала злакам и колебалась в разные сезоны от 27 до 42%, что свидетельствует о высокой кормовой избирательности сайгаков. Заметим, что при некотором снижении обилия злаков на пастбище в долине Маныча их участие в питании сайгаков хотя и оставалось повышенным, тем не менее заметно снизилось и не превышало 18–38% (рис. 19).

Таким образом, за указанный период (1996–2019 годы) при всех сменах растительности доля злаков в составе растительного покрова степных пастбищ варьировала в диапазоне 33–97%, в составе рациона сайгаков изменялась в пределах 1–72%. Соответственно и коэффициент переваримости рациона менялся от 55% до 73%.

### **Обилие злаков как мера кормовой пригодности пастбища**

Напомним еще раз, что для обеспеченности животных пищей не столь важна общая величина потребленного корма, как его усвоенная часть, зависящая от его переваримости. Переваримость – важнейший показатель качества корма, с которым связано состояние животных, вес их тела, рост, продуктивность, размножение. Как было отмечено выше, при снижении переваримости корма спокойно пасущихся сайгаков законо-

мерно уменьшается прирост веса их тела в соответствии с уравнением:

$$y = 26.54x - 1493.3,$$

где  $y$  – суточный привес тела животного,  $x$  – коэффициент переваримости потребленного корма (рис. 21). При переваримости ниже 56.3%, как следует из уравнения, потребности животного в усвоенной пище не удовлетворяются, привес становится отрицательным, что выражается в потерях массы тела и свидетельствует об отрицательном материальном и энергетическом балансе животного. Очевидно, именно средняя перевариость 56.3% отражает пороговое значение переваримости, соответствующее поддерживающему уровню материально-энергетического баланса животного в состоянии спокойной пастьбы. Ниже этого порога потребности животного в усвоенной пище не удовлетворяются, что выражается в потерях массы тела (рис. 21). Расходы на другие физиологические нужды (рост, линька, беременность, лактация) значительно увеличивают энергетические потребности и, как было показано выше, требуют иных пороговых величин переваримости корма (см. табл 18). Для растущих особей требуется растительность с переваримостью не ниже 60%. В период лактации размножающихся самок положительный баланс энергии достигается только при высоком качестве корма с переваримостью не ниже 68%. Заметим, что сходная по величинам динамика переваримости (60–75%) для различных физиологических нужд была отмечена ранее у европейской косули (*Capreolus capreolus* L.) (Eisfeld, 1974; 1985).

Различные кормовые растения неодинаковы по уровню переваримости. Поскольку злаковые травы менее переваримы по сравнению с разнотравьем, рост их количества в потребляемом корме, как было показано выше, вызывает снижение его переваримости. Напомним еще раз, что переваримость рациона пасущихся сайгаков линейно изменяется в соответствии с изменением доли злаков в потребляемом сайгаками корме и описывается уравнением регрессии:

$$y = -0.1723x + 67.185,$$

где  $y$  – коэффициент переваримости потребленного корма,  $x$  – доля злаков в потребленном корме (рис. 21). Из уравнения сле-

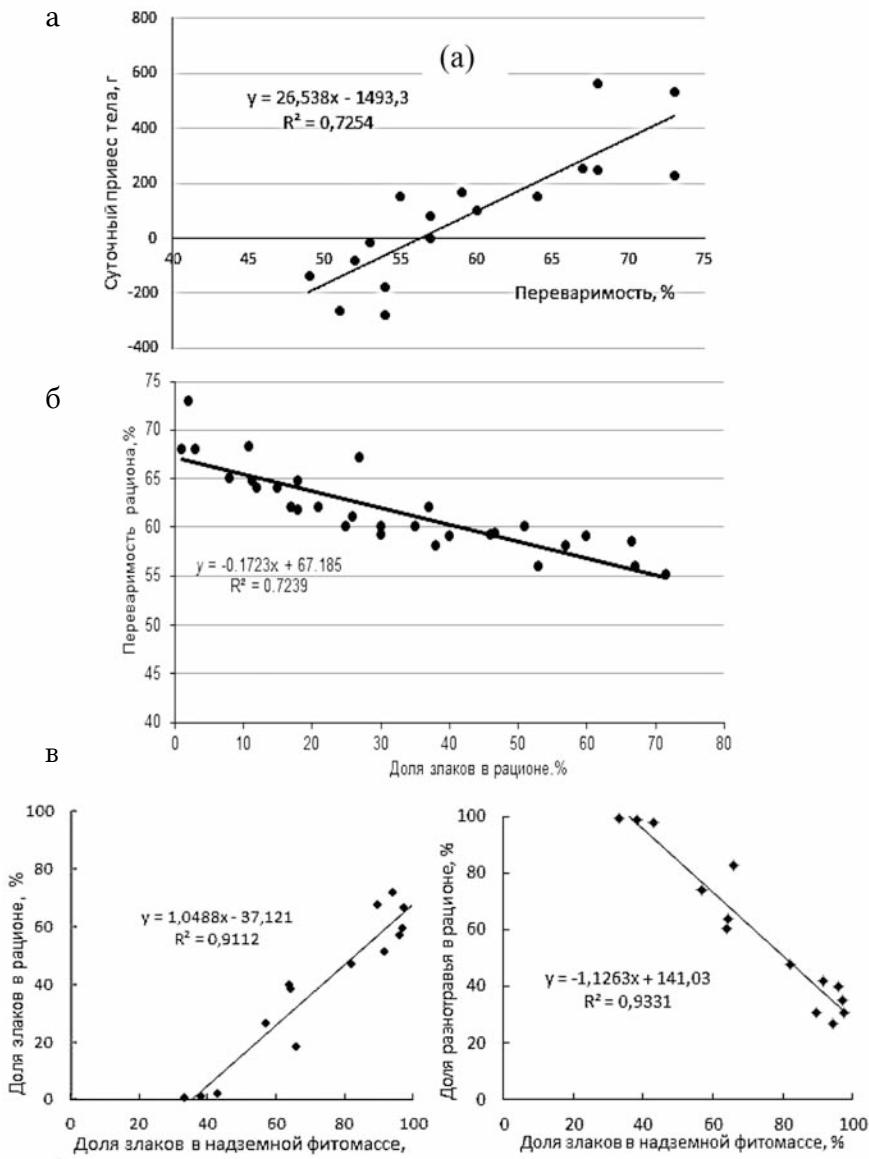


Рис. 21. Зависимость суточного привеса тела (а) пасущихся сайгаков от переваримости потребленного корма (значимость связей:  $F = 39,6$ ;  $p < 0,01$ ); переваримости рациона сайгаков (б) от доли злаков в составе потребленного корма на степных пастбищах Северного и Северо-Западного Прикаспия за период 1996–2016 гг. (значимость связей:  $F = 73,4$ ;  $p < 0,01$ ); доли злаков и разнотравья в рационе сайгаков (в) от обилия злаков в надземной фитомассе пастбища (значимость связей для злаков в рационе:  $F = 123,2$ ;  $p < 0,01$ ; для разнотравья  $F = 166,6$ ;  $p < 0,01$ ).

дует, что для трат на поддерживающем уровне с необходимой для этого, как показано выше, пороговой переваримостью 56.3%, доля злаков в потребленном корме не должна превышать 64%.

В свою очередь обилие злаков в потребленном корме сайгаков непостоянно и меняется при изменении доли злаков в надземной фитомассе пастбища. Очевидно, смена растительности в сторону увеличения количества злаков на пастбище влечет за собой рост доли злаков также и в потребляемом корме вместе с соответствующим снижением переваримости рациона. Однако остается неясным, насколько ощутима зависимость доли злаков в рационе от их обилия на пастбище. Справедливо считается, что при доминировании злаков на пастбище сайгаки в результате развитой у них кормовой избирательности способны поддерживать необходимое потребление высокопереваримого корма путем его выбора из остающегося на пастбище разнотравья, сохраняя тем самым достаточный уровень переваримости. Действительно, как мы отметили выше, несмотря на низкое участие разнотравья в надземной фитомассе на таких пастбищах, его доля в рационе тем не менее лишь немного уступает злакам, что как раз обязано высокой кормовой избирательности, свойственной сайгакам.

Регрессионный анализ связей количества злаков и разнотравья в рационе сайгаков и в растительности пастбища позволил оценить истинную зависимость потребления тех или других от обилия злаков на пастбище. Анализ показал тесную положительную связь доли злаков в питании с их обилием в растительности пастбища, которая описывается уравнением:

$$y = 1.049x - 37.12 \text{ (рис. 21)}$$

и, наоборот, отрицательную зависимость потребляемого разнотравья от обилия злаков на пастбище в соответствии с уравнением:

$$y = -1.126x + 141.03,$$

где  $y$  – соответственно доля злаков или разнотравья в потребленном корме,  $x$  – доля злаков в растительности пастбища.

Другими словами, увеличение доли злаков в растительности пастбища сопровождается последовательным линейным ростом доли злаков в потребляемом корме и, наоборот, в той

же мере постепенным снижением обилия в питании более переваримого и предпочитаемого разнотравья. Примечательно, что из полученных уравнений регрессии следует, что при уменьшении доли злаков в травостое пастбища до 30–35% и соответствующем увеличении до 65–70% обилия разнотравья, злаки почти полностью исключаются из питания (-6.07 – -0.41%), а доля разнотравья в рационе возрастает до 100% (107.24–101.60%), что отражает явное предпочтение разнотравья в питании сайгаков (рис. 21).

### Оценка кормовой пригодности пастбища

Изложенные выше результаты регрессионного анализа взаимоотношений сайгаков с пастбищными кормовыми ресурсами свидетельствуют о тесной зависимости кормовой обеспеченности сайгаков от состава растительности на пастбище и тем самым позволяют оценить степень пригодности различных типов степных растительных сообществ для полноценного питания для сайгаков. Используем для такой оценки перечисленные выше уравнения регрессии и корреляционные связи следующих показателей питания:

(1) доли злаков в рационе ( $y$ ) и их доли в травостое пастбища ( $x$ ):

$$y = 1.05x - 37.12;$$

(2) доли разнотравья в рационе ( $y$ ) и доли злаков на пастбище ( $x$ ):

$$y = -1.13x + 141.3;$$

(3) переваримости рациона ( $y$ ) и доли злаков в рационе ( $x$ ):

$$y = -0.172x + 67.19;$$

(4) привеса тела сайгака ( $y$ ) и переваримости рациона ( $x$ ):

$$y = 26.538x - 1493.3.$$

Введем для удобства следующие обозначения этих показателей:

$a$  – доля злаков в травостое пастбища,

$b$  – доля злаков в потребленном корме (в рационе),

$f$  – доля разнотравья в потребленном корме (в рационе),

$c$  – переваримость потребленного корма (рациона),

$c'$  – пороговый уровень переваримости,

$d$  – привес тела (рост) животного.

Подставив эти обозначения в указанные уравнения регрессии, связи между отдельными составляющими трофического комплекса можно обозначить следующими уравнениями:

$$b = 1.05a - 37.12; \quad (1)$$

$$c = -0.17b + 67.19; \quad (2)$$

$$d = 26.53c - 1493.3; \quad (3)$$

$$c = -0.18a + 73.58; \quad (4)$$

$$d = -4.5b + 287.5; \quad (5)$$

$$d = -4.79a + 458.8; \quad (6)$$

$$b = (67.20 - c') / 0.17; \quad (7)$$

$$a = (73.58 - c') / 0.18 \quad (8).$$

Использование этих уравнений дает возможность оценить связи между отдельными показателями всего трофического комплекса животных и растений. В частности, они позволяют оценить переваримость потребляемого корма непосредственно по доле злаков в растительности пастбища (4), привес тела по доле злаков в потребленном корме (5) или по доле злаков в растительности пастбища (6), а также определить минимальные (допустимые) величины обилия злаков в растительности пастбища (8), и в потребляемом корме (7), которые обеспечивают необходимый (пороговый) уровень переваримости для отдельных физиологических нужд (поддержание жизни, рост, лактация).

Оценим кормовое качество разных типов пастбищной растительности, используя эти уравнения. На степных пастбищах прошлых лет, т.е. до начала экспансии злаков, когда доля злаков в растительности в разные сезоны (май-август 1996 г., Джаныбек) была низка и варьировалась в разные сезоны в пределах 33–43% (табл. 35), участие злаков в питании сайгаков согласно уравнению (1) не превышало 8.0% или вообще было исключено (−2.5%). Рост (суточный привес тела) сайгаков, в зависимости от доли злаков на пастбище или в рационе, согласно уравнениям (5) и (6), был в этот период максимальным: 252–299 г/особь, т.е. значительно превышал минимальный уровень (65 г.), необходимый для роста молодых растущих особей (Абатуров 1999). В более поздние сроки (2006–2008 гг., Черные земли Калмыкии) доля злаков на пастбище резко возросла и изменилась в разные сезоны в пределах 92–97% (в теплые сезоны, табл. 35), уча-

Таблица 35. Расчет зависимости переваримости корма, доли злаков и разнотравья в рационе сайгаков от соотношения злаков в растительности пастбищ северной части Прикаспийской низменности

Годы и географический регион	Месяц	Доля злаков в растительности пастбища, % (1)	Доля в потребленном корме, %		Переваримость потребленной растительности, % (4)
			Злаки, (2)	Разнотравье (3)	
1996. Западный Казахстан, Джаныбек	Май	33.3 ± 5.7	-2.3	103.5	67.6
	Июнь	43.0 ± 28.8	8.0	92.6	65.8
	Август	38.4 ± 16.7	3.2	97.8	66.6
2006. Калмыкия Черные земли	Май	94.2 ± 14.0	61.7	35.0	56.57
	Июль	97.2 ± 12.5	64.8	31.6	56.0
	Август	91.7 ± 14.9	59.1	37.8	57.0
	Декабрь	89.8 ± 13.1	57.1	39.9	57.4
2016. Маныч, Ростовская обл.	Май	64.5 ± 16.8	30.5	68.4	61.9
	Июль	65.9 ± 20.2	32.0	66.8	61.7
	Сентябрь	57.0 ± 13.6	22.7	76.8	63.3

Примечание. В столбце (1) – данные фактических учетов надземной фитомассы на пастбище. В столбце (2) – расчетные данные по уравнению:  $b = 1.05a - 37.12$ . В столбце (3):  $f = -1.1263a + 141.3$ . В столбце (4):  $c = -0.18a + 73.58$ .

стие злаков в питании, согласно этому же уравнению (1), было максимальным и менялось по сезонам от 59% до 65%. Суточный привес тела сайгаков в этой ситуации согласно уравнениям (5) и (6) в разные сезоны был минимальным (18–22 г) или даже отрицательным (-5... -6 г). В более поздние сроки (2016 г., Маныч Ростовской обл.) при более низкой доле злаков в растительности пастбища 57–66% доля злаков в питании согласно уравнениям снижена и изменялась в пределах 23–32%. Привес тела по этим уравнениям возрос и равнялся 144–185 г.

Как отмечено выше, баланс энергии пасущегося животного на уровне поддержания жизни обеспечивается при переваримости корма ( $c'$ ) близкой 56%. В этом случае, согласно уравнению (7), жизнеспособность сайгаков на уровне поддержания жизни обеспечивается при доле злаков в рационе не выше 63%. Для этого необходимо, чтобы доля злаков в травостое пастбища, согласно уравнениям (8), не превышала 97%. Такие пастбища пригодны для жизни сайгаков только на уровне поддержания и не

обеспечивают ни роста, ни размножения. Для роста животных по этим же уравнениям (7 и 8) при необходимой для этого переваримости (с') 60% допустимая доля злаков в корме должна быть не выше 41.7%, а в растительности пастбища не более 75%. В условиях лактации при требуемой переваримости 68% злаки, согласно тому же уравнению (7), в потребляемом корме исключены (-4.7%) и потребляемый корм состоит полностью из разнотравья. В растительности пастбища в этом случае по уравнению (8) обилие злаков не должно превышать 31%.

Таким образом, вышеприведенные уравнения, отражающие зависимость между растительным кормовым ресурсом и питанием сайгаков, позволяют оценить обеспеченность сайгаков пищей, определить кормовую пригодность для них степных пастбищ, используя в качестве меры обилие злаков в растительности пастбища. Пригодность в данном случае зависит от соотношения злаков и разнотравья в кормовой пастбищной растительности и последовательно снижается при нарастании доли злаков в растительном покрове пастбищ. Пригодными для благополучного устойчивого обитания сайгаков с учетом всех необходимых форм жизнеобеспечения организма и популяции (размножение, лактация, рост, поддержание жизни и т.д.), обеспечивающими полноценное питание могут считаться пастбища с обилием злаков в надземной фитомассе не более 30%. Для отдельных физиологических нужд, в частности для обеспечения роста животных доля злаков на пастбище не должна превышать 75%, жизнеспособность особей на уровне поддержания (нулевой баланс) обеспечивается при доле злаков в пастбищной растительности не выше 95%. При превышении этих значений степные пастбища не обеспечивают полноценного питания сайгаков и становятся непригодными для их устойчивого обитания.

Экспансия злаковых сообществ, наблюдавшаяся в последнюю четверть века в степных регионах России и Казахстана, вызвала не только масштабную депрессию популяции сайгака, но и выразилась в участившихся случаях массовых падежей животных. Один из недавних массовых падежей, вызвавший гибель более 200 тыс. животных, произошел в мае-июне 2015 г в северных районах Казахстана (Кустанайская, Акмолинская и

Актюбинская области). По официальной версии причина гибели – пастеррелез (гемморогическая септицемия) – инфекционное заболевание, вызванное бактерией *Pasteurella multocida*. Однако эта версия до сих пор дискуссионна. Среди большого количества существующих версий о причинах массовой гибели сайгаков в Северном Казахстане остается неучтенной роль кормовой обеспеченности животных и пригодности пастбищ в местах гибели. Степная территория в Северной части Казахстана, в пределах которой произошел массовый падеж сайгаков, по существующему геоботаническому районированию относится к подзоне сухих типчаково-ковыльных степей (Природное районирование..., 1960), или к настоящей, засушливой разнотравно-дерновиннозлаковой степи (Титлянова и др., 2018). Именно здесь в разнотравно-ковылково-красноковыльной настоящей степи (Акмолинская обл., 51° 41' с.ш., 70° 59' в.д.) по оценкам 1976–1978 гг. в начальный период вегетации в мае–июне, т.е. в период, когда у сайгаков происходит массовое рождение и выкармливание приплода, в растительности господствуют дерновинные злаки, на долю которых приходилось в разные годы 65–74% надземной фитомассы (Титлянова и др., 2018). При таком количестве злаков в растительности пастбища, судя по приведенному выше уравнению, переваримость корма достигает всего 60–62%, что делает эти степные пастбища непригодными для сайгаков в период лактации и выкармливания приплода. Как отмечено выше, жизнеспособность животных в период лактации обеспечивается при переваримости корма не ниже 68%, что возможно при обилии злаков в растительности пастбища не выше 30%. На рассматриваемом конкретном пастбище с долей злаков 65–74% растительность не обеспечивает необходимый уровень питания кормящих (лактирующих) самок. Такое пастбище пригодно лишь для неразмножающейся части популяции в состоянии роста или поддержания жизни. Возможно, сайгаки в мае–июне в период весенней миграции оказались в пределах обширных по площади степных сообществ с господством дерновинных злаков (65–75%), превышающих их допустимое (пороговое) обилие (30%) в период выкармливания приплода. Скорее всего, такое состояние пастбищ с низкокачественным для сайгаков пастбищным кормом не обеспечило необходимого уровня питания

в период размножения сайгаков, вызывало ослабление лактирующих самок, способствовало активизации бактерии *Pasteurella multocida* и инфекционной септицемии, что при совместном действии того и другого фактора привело к массовой гибели животных (Абатуров и др., 2021).

Очевидно, современная экспансия злаковых растительных сообществ на степных территориях России и Казахстана привела к увеличению обилия злаков и их господству на степных пастбищах, снижению для сайгаков питательной ценности потребляемого корма. В итоге степные пастбища отдельных территорий становятся малопригодными или непригодными для сайгаков. В результате возникают ситуации, при которых животные оказываются необеспеченными полноценным питанием, что периодически вызывает их массовую гибель.

### **Динамика кормовой пригодности пастбищ и состояния популяции сайгаков**

Из изложенных данных следует, что обеспеченность сайгаков пищей и в целом пригодность для них степных разнотравно-дерновиннозлаковых пастбищ зависит от соотношения в пастбищной растительности количества злаков и разнотравья, различающихся питательной ценностью (переваримостью). Действительно, у сайгаков, обитавших до недавнего времени (1996 г.) в условиях господства на пастбищах высокопереваримого разнотравья и низкого участия (33–43%) менее переваримых злаков (табл. 35), коэффициент переваримости потребляемых ими кормов был высоким – 68–73%, достигал и даже превышал пороговый уровень переваримости, необходимый для размножения (68%) (рис. 22). Сайгаки были в полной мере обеспечены высококачественным пастбищным кормом, удовлетворяющим все физиологические нужды организма.

Иная картина наблюдается на тех же пастбищах, претерпевших в последние десятилетия коренные преобразования в сторону господства в растительном покрове злаковых растительных сообществ. На характерных в этом отношении пастбищах Черных земель Калмыкии с долей злаков на пастбищах 90–97% (табл. 35) сайгаки вынуждены потреблять преимущественно

злаки, т.е. более грубые корма низкой питательной ценности, доля которых в потребляемом корме, как показано выше, последовательно увеличивается в соответствии с ростом их обилия в растительности пастбища (табл. 35). В этих случаях коэффициент переваримости кормового рациона почти во все сезоны года не превышает 60% (57–60%) (рис. 22). Такая переваримость

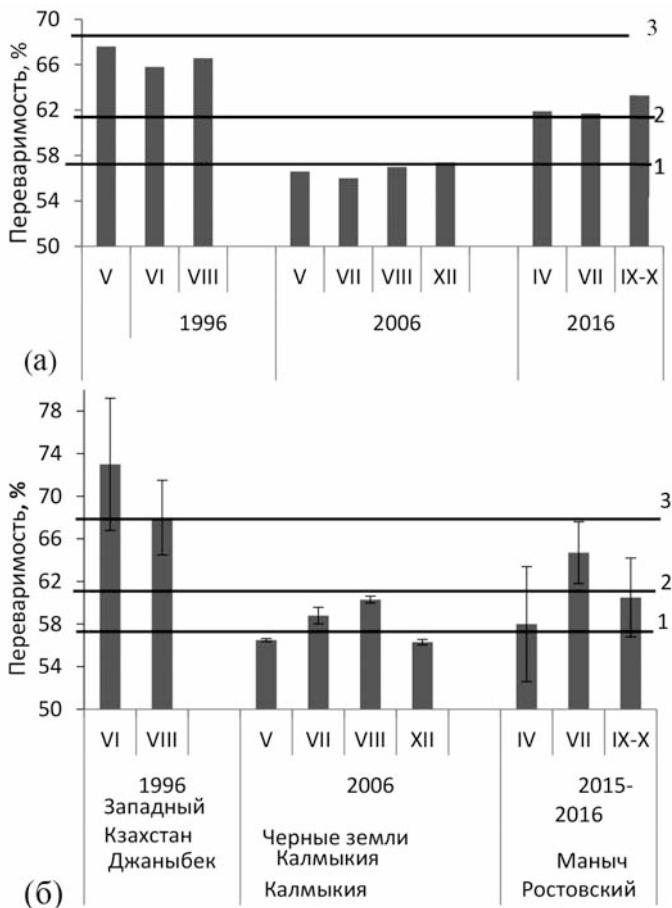


Рис. 22. Пороговые уровни переваримости корма (1–3), обеспечивающие потребности сайгаков на поддержание жизни (1), на рост (2), на лактацию (3) и фактическая переваримость (%) потребленного сайгаками корма на пастбищах полупустыни Северного и Северо-западного Прикаспия (Ларионов и др., 2008; Абатуров и др., 2019; Abaturov, Subbotin, 2011). (а) – расчетные данные по уравнениям регрессий между обилием злаков на пастбище и переваримостью потребленного корма для обобщенных пастбищ; (б) – данные учетов на конкретных пастбищах (Джаныбек, Черные земли, Маныч).

близка поддерживающему уровню энергетического баланса, не достигает порогового уровня, необходимого для обеспечения основных физиологических функций организма (рост, размножение, линька и др.), поэтому не может в полной мере обеспечить жизнеспособность популяции сайгаков.

Частичное восстановление прежнего состава растительности в более позднее время (2016 г., долина Маныча) с уменьшением доли злаков в растительном покрове пастбищ (57–66%) положительно отразилось на питании сайгаков (табл. 35). Снизилась доля злаков в потребляемом корме. Однако показатели переваримости не превысили пороговые значения переваримости и не достигают уровня (68%), необходимого для жизнеспособной популяции, что опять же связано с относительно высоким количеством злаковых растений в растительности пастбища. Можно полагать, что данное пастбище по обеспеченности кормом находится в близком к критическому для сайгаков состоянии.

Примечательно, что значения переваримости потребляемого корма, полученные расчетным путем на основе уравнений обобщенной (усредненной) группы всех исследованных пастбищ (рис. 22а), совпадают или близки с фактическими значениями тех же показателей питания (рис. 22б), полученным непосредственным учетом питания отдельно на каждом из этих пастбищ. В том и другом случае хорошо видно, что соотношение обилия злаков и разнотравья в составе пастбищной растительности определяет пределы кормового качества растительности, то есть ее переваримость, от которой зависит пригодность пастбища для сайгаков. При снижении коэффициентов переваримости ниже 68%, обусловленной ростом обилия злаков в растительном покрове, пригодность пастбищных местообитаний для сайгаков ухудшается.

Таким образом, современные смены климата, ослабление пастбищного хозяйства в степных регионах России и Казахстана вызвали коренные изменения состава и кормового качества растительности. При нарастании обилия злаков пригодность пастбищ и обеспеченность сайгаков полноценной пищей последовательно снижается. Резкое снижение доли высокопитательного разнотравья и увеличение обилия менее питательных злаков на пастбищах привело к уменьшению питательной цен-

ности (переваримости) потребляемого животными корма и сделало пастбища этих территорий малопригодными или непригодными для сайгаков.

Следует специально отметить, что отрицательная реакция на злаковые корма – широко распространенное явление среди многих видов растительноядных млекопитающих. В специальном эксперименте со сравнительным выпасом лошадей и овец на ковыльно-полынном пастбище в Казахстане пастьба овец, как и в отмеченном выше эксперименте с сайгаками, сопровождалась потерей веса тела каждого животного (Мадиев, 1973). Овцы в отличие от лошадей плохо поедали ковыль и, после того как на пастбище была съедена полынь, быстро снижали вес тела (107–126 г/особь в сутки) при вынужденном поедании ковыля. Этот эксперимент показал, что степные местообитания с доминированием таких злаков, как ковыли, мало пригодны для постоянного обитания даже таких хорошо адаптированных к грубым кормам жвачных, как овцы.

Примечательно, что сходная реакция на аналогичную смену состава пастбищной растительности была свойственна вымершим представителям плейстоценовой мегафауны в арктической области Земли (Willerslev et al., 2014). Проведенный авторами этого исследования подробный анализ динамики растительно-го покрова за последние 50 тыс. лет показал, что смена богатых видами тундровостепных разнотравных пастбищ в ледниковые периоды плейстоцена на злаковые после таяния ледника послужила причиной постепенного угасания и вымирания популяций плейстоценовой мегафауны: мамонта, шерстистого носорога, бизона. Злаковая растительность, сменившая во влажный послеледниковый период высокопитательное тундровостепное разнотравье, не обеспечила полноценного питания этих животных. Пастбища в итоге оказались непригодными для их устойчивого обитания.

Среди всего многообразия степных растительных сообществ от опустыненных степей и полупустынь до настоящих дерновиннозлаковых и луговых степей к наиболее пригодным для сайгаков относятся степные местообитания с наименьшим участием злаков в сообществе. При постепенном росте обилия злаков кормовое качество пастбищ поступательно ухудшается

и при полном господстве злаков, превышающем 95% в растительном сообществе, степные местообитания становятся непригодными в качестве пастбищ для сайгаков даже для поддерживающего энергетического баланса.

Совершенно очевидно, что в наиболее полной мере всем требованиям сайгаков к кормовому качеству степных пастбищ отвечают ксерофитные сухие степи, полупустыни и северные пустыни со свойственным для них повышенным обилием высокопитательного разнотравья и низким участием в растительности злаков. Настоящие дерновиннозлаковые и луговые степи не-пригодны для постоянного обитания сайгаков. Примечательно, что многие внешние факторы, нарушающие естественное злаковое состояние степных пространств, приводящие к пастбищной дигрессии, формированию залежей на месте пашни, климатическому опустыниванию степных пространств, оказывают положительное влияние на кормовое качество таких местообитаний и делает их пригодными в качестве пастбищ для сайгаков

Из всего изложенного следует важный вывод о том, что экспансия злаковых растительных сообществ по всем степным местообитаниям сайгака, произошедшая в конце XX и начале XXI веков, негативно отразилась на кормовой обеспеченности сайгаков и сделала пастбища этих территорий малопригодными или непригодными для сайгаков. Замена разнотравных растительных сообществ злаковыми на степных пространствах в пределах основного ареала сайгаков в конце XX в. и в начале XXI в. под влиянием антропогенных (ослабление пастбищного животноводства), климатических факторов, а также ставших обычными степных пожаров заметно снизила обеспеченность животных полноценным кормом, негативно отразилась на жизнеспособности сайгаков и сделала эти территории непригодными или малопригодными для их устойчивого обитания. Это и, возможно, вместе с распространенным в эти же годы браконьерством, послужило причиной катастрофического уменьшения численности животных и продолжающейся современной депрессии популяции, что особенно резко отразилось на российской части популяции в северо-западных областях Прикаспийской низменности (Волгоградская и Астраханская области и Республика Калмыкия).

## **ЗАКЛЮЧЕНИЕ**

Многовековой опыт животноводства позволил человечеству накопить громадный объем знаний о питании животных, прежде всего растительноядных млекопитающих, охватывающий все биологические особенности питания от морфологии, физиологии, биохимии, функционирования пищеварительного аппарата животных до знаний всей совокупности материально-энергетического баланса организма и полноценного питания всех видов и групп домашних (сельскохозяйственных) млекопитающих с учетом их разных физиологических нужд и качества потребляемых кормов. Детально изучено качество природных растительных кормов, обеспечивающих полноценное питание животных. Казалось бы, полностью отсутствует необходимость получения каких-либо новых знаний о питании животных. Однако объем этих знаний приложим преимущественно лишь к домашним, точнее сельскохозяйственным животным и мало или даже совсем не пригоден для понимания особенностей питания и обеспеченности пищей вольно живущих диких млекопитающих. Дело в том, что основные закономерности материально-энергетического баланса и полноценного питания сельскохозяйственных животных, с одной стороны, и популяций естественно обитающих диких млекопитающих, с другой, кардинально различны. Если у сельскохозяйственных животных обеспеченность пищей и полноценное питание находятся под полным контролем и управлением человека, то в популяциях диких млекопитающих в естественной природной среде показатели питания регулируются естественными природными (в том числе внутрипопуляционными) механизмами и находятся под контролем окружающей среды. Все это отражается на целях и методах получения необходимых знаний в том и другом случае. Исследования домашних животных и получаемые знания направлены прежде всего на получение

продукции животных или их физической работы, тогда как при изучении диких копытных – на познание природных механизмов устойчивости и динамики их популяций в условиях естественной природной среды. Для диких копытных в отличие от домашних в настоящее время практически отсутствуют точные количественные оценки их требований к качеству среды обитания, состоянию среды, в том числе удовлетворительные оценки количества и качества кормовых ресурсов и обеспеченности животных полноценной пищей.

Основная причина отставания – отсутствие надежных методов оценки показателей питания, применимых к диким вольно живущим и свободно пасущимся млекопитающим в естественных природных условиях. Возникает необходимость разработки и использования специальных методов, способных адекватно отражать специфику питания в соответствии с особенностями естественного растительного покрова и свободного кормодобывания (свободной пастьбы) на природных пастбищах и, как правило, отличных от стандартных зоотехнических методов, применяемых в животноводстве. Прежде всего необходимы точные пригодные методы оценки состава потребляемых кормовых растений, общего количества потребляемого корма, эффективности его усвоения (переваримости), оценки пригодности тех или иных растительных кормов, удовлетворяющих разные физиологические потребности диких вольноживущих млекопитающих. Понятно, что зоотехнические методы, используемые в животноводстве и применяемые обычно в условиях стойлового содержания животных, требующие прямого контакта с животным, непригодны для изучения питания вольно пасущихся диких млекопитающих в естественной среде обитания. Пригодные для этого методы или отсутствуют, или не отражают в полной мере реальные показатели питания в естественной природной среде. Это касается, в частности, оценки суточного потребления корма пасущимися животными и переваримости поедаемого корма. Широко применяющийся метод оценки переваримости *in vitro* путем использования искусственно приготовленных биохимических сред, имитирующих ферментацию корма в пищеварительном тракте, мало пригоден для оценки переваримости вольных животных в естественных природных условиях.

Существующие и ранее применяющиеся для этой цели методы определения переваримости по естественным инертным индикаторам (кремнекислоте или лигнину) до настоящего времени практически не используются из-за отсутствия методов химического анализа их органических форм в кормовом материале.

Однако появившаяся в последние годы модификация химического анализа органических форм кремния в растительном материале (Колесников, 2001; Гинс и др., 2012), позволяет использовать кремний в качестве индикатора переваримости растительных кормов. В итоге в настоящем исследовании вместе с вовлечением в работу уже существующих методов бесконтактных оценок показателей питания растительноядных млекопитающих предложена комплексная система методов количественной оценки основных показателей питания свободно пасущихся млекопитающих в естественных природных условиях. Весь комплекс этих методов основан на использовании аналитической информации, получаемой от образцов потребляемой растительности и откладываемых животными непереваренных остатков (фекалий). Эта система включает бесконтактные методы измерения состава потребляемых растений путем микрогистологического анализа фекалий; избирательности питания по соотношению потребленных видов растений в рационе животных и на пастбище; переваримости *in vivo* по инертным (непереваримым) химическим индикаторам – кремнекислоте и лигнину в потребленном растительном материале и в непереваренных остатках (фекалиях); количества (массы) потребляемого корма по массе выделенных животными фекалий.

Отличительная особенность питания растительноядных млекопитающих – большая неоднородность и изменчивость питательной ценности (качества) кормовой растительности, что в итоге отражается на непостоянстве пищевой обеспеченности животных и неустойчивости их популяций. В настоящее время в международной практике пастбищную кормовую растительность по кормовым свойствам разделяют на две основные группы, различающиеся питательной ценностью, а именно разнотравье (*forbs*), включающее в основном двудольные растения, и злаковые (*grasses*) травы, входящие в состав однодольных

(Holechek, 1984; Hofmann, 1989; Калашников и др., 2003; Gordon, Prins, 2008). Обе группы различаются прежде всего по основному важнейшему показателю питательной ценности – коэффициенту переваримости. Для большинства злаков характерно повышенное содержание кремнезема, инкрустирующего клеточную стенку и механические ткани, что служит причиной пониженной переваримости злаков. В листьях большинства видов пастбищного разнотравья ниже концентрация кремнезема, пониженная прочность механических тканей, и связанная с этим более высокая переваримость (Van Soest, Jones, 1968; Holechek, 1984; McNaughton *et al.*, 1985; Hofmann, 1989; Clauss *et al.*, 2008). Понятно, что от соотношения количества злаков и разнотравья в потребленном корме (в рационе) зависит его переваримость и, соответственно, обеспеченность пищей пасущихся животных.

Действительно, при увеличении доли злаков в питании разных видов пасущихся млекопитающих линейно и почти в равной мере снижается переваримость съеденного корма, что отражает отрицательную зависимость переваримости от доли злаков в потребленном корме. Характерно, что эта связь практически не зависит от видовой принадлежности и пищевой специализации животных и демонстрирует общую для травоядных отрицательную зависимость переваримости от доли злаков в питании животных.

В свою очередь доля злаков в питании (в рационе) тесно и линейно связана с обилием злаков в травостое пастбища. Эта особенность свойственна видам, обычно избегающим потребления злаков, и в частности сайгакам. Увеличение доли злаков в пастбищной растительности в этом случае сопровождается вынужденным линейным ростом доли злаков в потребляемом корме и отражает отрицательную зависимость переваримости от обилия злаков в растительности пастбищ.

Существует порог переваримости, ниже которого материальные и энергетические потребности организма не удовлетворяются даже при максимальном потреблении корма. На примере сайгаков показано, что траты организма на поддержание жизнедеятельности (при нулевом энергетическом балансе) обеспечиваются при переваримости не ниже 56–57%, при этом расходы на другие физиологические нужды (рост, лактация)

значительно увеличивают требования к переваримости корма. Для роста и продуктивные траты требуется растительность с переваримостью не ниже 61%. В период лактации положительный баланс энергии достигается только при высоком качестве корма с переваримостью не ниже 67–68%. Анализ корреляции переваримости корма с обилием злаков в пастбищной растительности показал, что у сайгаков в условиях лактации обилие злаков в растительности пастбища не должно превышать 31%. Для роста доля злаков в растительности пастбища не должна быть выше 75%. Жизнеспособность сайгаков на уровне поддержания жизни обеспечивается при обилии злаков в надземной фитомассе пастбища не выше 95%. Эти величины обилия злаков в степной пастбищной растительности отражают пригодность растительных сообществ для жизни сайгаков. Понятно, что произошедшее в последние десятилетия осложнение сухостепных и полупустынных пастбищ, выразившееся в радикальном доминировании злаков по всей степной зоне, отрицательно отразилось на пригодности степных местообитаний для сайгаков и привело к резкому сокращению их численности и распространения.

С большим разнообразием растительных кормовых ресурсов и различной способностью животных ее утилизировать связано разделение растительноядных млекопитающих по типам питания и пищевой специализации. Требования к среде обитания, особенно к качеству кормовых ресурсов у представителей разных типов питания разные, что служит причиной формирования характерной для всех растительноядных избирательности питания, выражющейся в выборе наиболее предпочитаемых и питательных видов растений.

Особую важность избирательность питания приобретает в многовидовых сообществах пастбищных животных при их совместной пастьбе. Как известно, на эффективность освоения растительных кормовых ресурсов на пастбищах решающее влияние оказывает видовое разнообразие пасущихся животных. Млекопитающие с разной спецификой пищеварения неодинаково реагируют на разные по кормовому качеству растения. Требования к качеству кормовых ресурсов у животных, различающихся кормовыми предпочтениями, неодинаковы,

что отражается на характере освоения многовидовым стадом пасущихся животных запаса кормовой растительности. Особенно заметно это проявляется в отношении животных к использованию запасов злаков и разнотравья, различающихся питательностью. Лошади Пржевальского – облигатные потребители злаковых растений, во время пастьбы целенаправленно выбирают злаки, их рацион на 80–100% состоит из злаков. Остро и отрицательно реагируют на обилие злаков сайгаки, которые избегают потребления злаков. Преимущественное потребление злаков свойственно бизонам. Основу их рациона, как и лошади, составляли злаки – 83%. Питание верблюдов отрицательно связано с обилием злаков в питании, но в отличие от других пастбищных животных верблюды используют в качестве пастбища широко распространенные в настоящее время залежные территории на бывшей пашне с господствующими на них бурьянистыми растениями.

Различная специализация (избирательность) питания приобретает важное экологическое значение не только к для самих животных, но и для пастбищной экосистемы в целом. С одной стороны, она отражает разделение совместно пасущихся видов по экологическим нишам и ограничивает конкуренцию между ними, и с другой, выступает важным фактором сохранения видового разнообразия пастбищной растительности. Монодоминантное стадо пастбищных животных вызывает угнетение и даже утрату на пастбищах наиболее поедаемых видов растений, ведет к господству менее поедаемых, низкопитательных и токсичных растений, что резко снижает кормовое качество пастбищ и кардинально меняет видовой состав растительного покрова. В многовидовых полночленных сообществах пастбищных животных за счет различий в выборе разных по качеству кормовых видов этот отрицательный эффект исключается, воздействие на состав растений выравнивается, сохраняется и даже увеличивается видовое разнообразие пастбищной растительности. Более того, совместная пастьба видов с разными типами питания выгодна для каждого из них. Это особенно заметно проявляется в совместной пастьбе сайгаков и лошади Пржевальского. Лошади, питающиеся исключительно злаками и избегающие потребления разнотравья, не только не оказывают

конкурентного давления на кормовую обеспеченность сайгаков, но наоборот, поддерживают необходимый сайгакам состав кормовой растительности. Этот положительный для сайгаков эффект ярко проявляется при совместной пастьбе с крупными копытными. Хорошо известно, что широкое распространение сайгаков по всей европейской части степной зоны в относительно недавние исторические времена несколько веков назад было обязано кочевым народам (печенеги, половцы) с их миллионными стадами крупного рогатого скота и табунами лошадей. Именно это обеспечивало сайгакам успешное освоение занятых кочевниками степных пространств и расселение сайгаков вплоть до горных Карпат, низовий Дуная и Днестра. И наоборот, исключение пастьбы животных, сопровождающееся восстановлением степной дерновинно-злаковой растительности, сделало эти степные территории непригодными для сайгаков. Представляется очевидным, что ареалы распространения и численности сайгаков непосредственно связаны с пастбищными и климатическими сменами растительности.

Пастьба видов с одинаковыми кормовыми требованиями к пастбищной растительности, свойственная лошадям и бизонам, экологически не оправданна. Пасущиеся виды в данном случае обречены на конкуренцию за пищу и в итоге на вытеснение одного из них. Очевидно, пастбищное совмещение видов, одинаковых по кормовому предпочтению, в данном случае лошадей и бизонов, – искусственное явление, в естественной природе не встречающееся. Действительно, в обозримое время области их распространения располагались все это время на разных, изолированных друг от друга материках (Северная Америка, Евразия). Возможно, полное сходство их кормовой специализации не позволило степным бизонам в процессе постплейстоценовых глобальных перестроек освоить степные пространства Евразии, занятые лошадьми и, наоборот, лошадям занять травяные равнины Америки.

В связи со сказанным возникает необходимость затронуть вопрос о причинах широко обсуждаемого в настоящее время падения численности сайгака, произошедшего в последние три десятилетия по всему ареалу. Причины депрессии в полной мере не установлены, традиционно ее связывают с нелегальной (бра-

коньерской) добычей сайгаков. Однако именно в эти годы происходило коренное изменение растительности, выразившееся в формировании фитоценозов с абсолютным доминированием ковылей, которое и послужило причиной современного ухудшения состояния популяции сайгака. Изложенные нами данные о том, что дерновинно-злаковые фитоценозы с доминированием ковылей не обеспечивают полноценного питания сайгаков и мало пригодны для их обитания, указывают на именно такой варианта событий. В 70-е годы прошлого века, когда на этих землях господствовали пастбищные фитоценозы с доминированием ксерофильных полукустарничков, рыхло-дерновинных злаков, эфемеров и эфемероидов, многихrudеральных однолетников, численность сайгаков достигала наибольших величин, несмотря на масштабную промысловую эксплуатацию популяции.

Важно отметить, что современный спад численности сайгака – не уникальное явление. За последние два столетия накопилось достаточно фактов, свидетельствующих, что периоды высокой численности вида всегда сменялись глубокими спадами как в отдельных регионах, так и по всему ареалу. Зафиксированный спад наблюдался в период с конца XIX до середины XX в., когда по так и не установленным причинам число животных по всему ареалу сократилось настолько, что сайгака считали вымирающим видом. Остались необъясненными и причины последующего восстановления популяции. По традиции утверждается, что сокращение связано с усилением браконьерства в послереволюционные годы, а восстановление – с эффективной охраной в советское время. Вместе с тем имеются иные трактовки его спада. Популяция XIX и начала XX в. испытывала изнуряющий стресс, вызванный паразитированием на животных кожного овода (*Pallasiomyia antilopum*). Зоолог К. Глич, исследователь сайгаков того времени, считал кожного овода главным бичом сайгаков. По его наблюдениям, «оводы кишили большими роями в степи и набрасывались на сайгаков, жизнь животных превращалась в ад. Табунки сайгаков, заметив приближающийся рой оводов, в панике разбегались, но насекомые догоняли их, животные вновь бросались в бегство <...> они кружили по степи до тех пор, пока приближающийся вечер не приносил им покоя» [цит. по: Цаплюк, 1982, с. 17]. Влияние овода было настоль-

ко заметным, что нашло отражение в художественной литературе. А.К. Толстой, участвовавший в середине XIX в. в охоте на сайгаков в приоренбургских степях, пишет в повести «Два дня в Киргизской степи»: «У всех сайгаков под кожей на спине были большие белые черви... Черви эти происходят от яиц, которые кладут к ним в шерсть какие-то насекомые. Все кожи, нами снятые, были на спине как будто прострелены крупной дробью». О.Э. Цаплюк считает, что массовое паразитирование личинок овода на сайгаках истощало животных, снижало их жизнестойкость (Цаплюк, 1982). Лишь в 20–30-е годы XX в. в связи с резким сокращением численности сайгаков паразит вымер, а начиная с 30-х годов XX в. его на сайгаках не находят совершенно.

И, наконец, добавим ко всему изложенному соображения о причинах широко обсуждаемых в настоящее время участившихся случаев массовой гибели сайгаков в местах их постоянного обитания. Повсеместная экспансия злаковых сообществ, наблюдавшаяся в последнюю четверть века в степных регионах России и Казахстана, отрицательно отразилась на европейско-азиатской популяции сайгака. Недавний массовый падеж сайгаков в 2015 г., получивший широкий международный резонанс, произошел в Северной части Казахстана, когда в течение короткого времени (вторая половина мая-начало июня) пало более 200000 животных, что ощутимо сократило и без того пониженное поголовье сайгаков. Наш опыт работы с сайгаками, позволяет дополнить официальную версию (гемморагическая септицемия) другим напрашивающимся объяснением массовой гибели сайгаков. Судя по природным особенностям мест гибели сайгаков, животные в мае-июне, в период весенней миграции из южнее расположенных регионов Казахстана оказались в пределах обширных по площади степных дерновиннозлаковых сообществ с долей дерновинных злаков 60–70% (Природное районирование..., 1960; Титлянова и др., 2018), значительно превышающей их допустимое обилие (30%) во время рождения и выкармливания молодняка. Сайгаки при таком состоянии пастбищ в период выкармливания приплода оказались необеспеченными полноценным питанием, что отрицательно отразилось на жизнеспособности лактирующих животных, способствовало развитию инфекционной септицемии и вызвало их массовую гибель.

И наконец, еще раз отметим, что в отечественной териологии остаются господствующими представления о независимости состояния популяций наземных растительноядных от трофических факторов, о преимущественной роли внутрипопуляционных и физиологических поведенческо-эндокринных регулирующих механизмов в динамике популяций. Считается, что общая масса доступной растительности в экосистемах значительно превосходит потребности животных в пище, и поэтому не может выступать ограничивающим фактором их численности и распространения. Действительно, почти всюду запасы фитомассы превышают необходимую для питания массу. Очевидно, обеспеченность пищей зависит не только от количества корма в окружающей среде, а в еще большей степени от его кормового качества. В наших экспериментах с пастьбой сайгаков было показано, что пастбища с максимальной фитомассой, но низкой по кормовому качеству, были непригодны для сайгаков, тогда как в условиях пастбищной деградации растительности животные в полной мере обеспечены кормом. Очевидно, именно качество пастбищной растительности выступает основным фактором пригодности пастбища для устойчивого обитания животных.

Следует особо отметить, что в основу всего изложенного материала заложена экологическая проблема функционирования степной экосистемы, которая по своей структуре и свойствам представляют собой естественное природное пастбище. По современным взглядам степные экосистемы претерпели глубокие преобразования под влиянием хозяйственной деятельности человека, прежде всего в результате многовековой пастьбы скота, повсеместной распашки земель. Считается, что пастьба животных – разрушительный фактор, вызывающий деградацию (опустынивание) степей. Между тем пастьба животных в степных природных регионах еще до появления в них человека, была обычным, естественным явлением, закономерным элементом функционирования степей. В прошлом это была пастьба диких травоядных млекопитающих, место которых в настоящее время преимущественно заняли домашние. Безусловно, формы жизнедеятельности диких и домашних неравнозначны, но по своей функциональной роли в экосистемах и силе воздействия на сре-

ду они сравнимы. Следует признать, что зональные экосистемы аридных регионов (степей и пустынь) представляют собой специфические природные образования, в функционировании которых господствующее положение занимают пищевые цепи пастищного типа, а основным системообразующим фактором выступают трофические взаимоотношения фитофагов (растительноядных животных) и растительности. Из взаимодействия этих двух главнейших компонентов (растений и животных) формируется пастищная система со своими особенностями функционирования и динамики. Понимание законов ее функционирования требует познания двух основных сторон взаимодействия растений и животных: влияния жизнедеятельности животных на степную растительность и на экосистему в целом, с одной стороны, и зависимости животного населения степей от растительности как его кормового ресурса, с другой. По своим масштабам и роли в природе пастьба животных может быть отнесена к важнейшим глобальным явлениям, без которых нельзя понять законы формирования, функционирования, динамики и устойчивости большинства наземных экосистем, господствующих в степных и пустынных регионах Земли.

Считается, что становление таких экосистем обязано именно жизнедеятельности фитофагов, прежде всего, растительноядных млекопитающих как диких в прошлом, так и одомашненных (сельскохозяйственных) в настоящее время. От жизнедеятельности растительноядных животных зависит структура степного растительного покрова, его продуктивность и в целом интенсивность биологического круговорота в экосистеме, сбалансированность процессов синтеза (накопления) и деструкции (утилизации) органического вещества в степной экосистеме. Как известно, функции редуцентов органического вещества в степных аридных условиях (в отличие от лесных гумидных) в значительной мере берут на себя пастищные млекопитающие и тем самым обеспечивают необходимый уровень биологического круговорота в степной экосистеме. В основе функционирования таких экосистем – трофические механизмы воздействия растительноядных животных на растительность.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абатуров Б.Д. Качество кормов и их усвоение некоторыми свободноживущими растительноядными млекопитающими в Африканской саванне (Эфиопия) в сухой сезон // Зоологический журнал. 1993. Т. 72. Вып. 1. С. 120-129.
- Абатуров Б.Д. Критические параметры качества растительных кормов для сайгаков (*Saiga tatarica*) на естественном пастбище в полупустыне // Зоологический журнал. 1999. Т. 78. Вып. 8. С. 999-1010.
- Абатуров Б.Д. Кормовые ресурсы, обеспеченность пищей и жизнеспособность популяций растительноядных млекопитающих // Зоологический журнал. 2005. Т. 84. № 10. С. 1251-1271.
- Абатуров Б.Д. Популяция сайгака в России и проблемы ее сохранения // Вестник Российской Академии Наук. 2007. Т. 77. № 9. С. 785-793.
- Абатуров Б.Д., Абатуров М.Ю. Оценка примеси почвы в съеденном корме и определение переваримости у вольноживущих травоядных млекопитающих по инертным элементам с поправкой на загрязнение почвой // Зоол. журн. 1993 .Т. 72. Вып. 2. С. 122-128.
- Абатуров Б.Д., Ларионов К.О., Джапова Р.Р., Колесников М.П. Качество кормов и обеспеченность сайгаков (*Saiga tatarica*) пищей в условиях восстановительной смены растительности на Черных землях Калмыкии // Зоологический журнал. 2008. Т. 87. № 12.
- Абатуров Б.Д., Джапова Р.Р., Казьмин В.Д., Аюшева Е.Ч., Джапова В.В. Сравнительные особенности питания лошади Пржевальского *Equus przewalskii*, двугорбого верблюда *Camelus bactrianus* и сайгака *Saiga tatarica* на степном изолированном пастбище // Известия РАН. Серия биологическая. 2019. № 6. с. 625–639.
- Абатуров Б.Д., Казьмин В.Д., Джапова Р.Р., Аюшева Е.Ч., Джапова В.В., Нохаева Д.В., Колесников М.П., Миноранский В.А., Кузнецов Ю.Е. Кормовые ресурсы, питание и обеспеченность пищей свободно пасущихся верблюдов (*Camelus bactrianus*) на пастбищах степной природной зоны // Зоологический журнал. 2018. Т. 97. № 3 С. 348–361.
- Абатуров Б.Д., Казьмин В.Д., Колесников М.П. Питание бизонов (*Bison bison*), верблюдов (*Camelus bactrianus*) и лошадей (*Equus caballus*) при совместной пастьбе на изолированном степном пастбище // Зоологический журнал. 2015. Т. 94. № 12. С. 1470-1478.
- Абатуров Б.Д., Колесников М.П., Лихнова О.П., Петрищев Б.И., Никонова О.А. Использование лигнина и кремния кормовой растительности в качестве индикаторов переваримости для количественной оценки потребления пищи свободнопасущимися сайгаками // Зоол. журн., 1997, т. 76, № 1, с. 104-113.
- Абатуров Б.Д., Колесников М.П., Никонова О.А., Позднякова М.К. Опыт количественной оценки питания свободнопасущихся млекопитающих в естественной среде обитания // Зоол. журн. 2003. Т. 82. №1. С. 104-114.
- Абатуров Б.Д., Кузнецов Г.В. Формирование вторичной биологической продукции малыми сусликами (*Citellus ruftaeus* Pall.) // Зоологический журнал. 1976. Т. 55. Вып. 10. С. 1526–1537.
- Абатуров Б.Д., Кузнецов Г.В., Магомедов М.-Р.Д., Петелин Д.А., Фекаду Кассайе. Оценка кормовой обеспеченности диких копытных в сухой сезон на луговых пастбищах Эфиопии // Зоол. журн. 1996. Т. 75. Вып. 3. С. 439–50.
- Абатуров Б.Д., Ларионов К.О., Колесников М.П., Никонова О.А. Состояние и обеспеченность сайгаков (*Saiga tatarica*) кормом на пастбищах с растительностью разных типов // Зоологический журнал. 2005. Т. 84. № 3. С. 377-390.

- Абатуров Б.Д., Лопатин В.Н.* Связь уровня потребления пищи с размерами тела у растительноядных млекопитающих // Журн. общ. биол. 1987. Т. 48. Вып. 6. С. 763-770.
- Абатуров Б.Д., Магомедов М.-РД.* Питательная ценность и динамика кормовых ресурсов как фактор состояния популяций растительноядных млекопитающих // Зоол. журн. Т. 67. Вып. 2. 1988. С. 223-234.
- Абатуров Б.Д., Петрищев Б.И., Колесников М.П., Субботин А.Е.* Сезонная динамика кормовых ресурсов и питание сайгака на естественном пастбище в полупустыне // Успехи современной биологии. 1998. Т. 118. Вып. 5. С. 564-584.
- Абатуров Б.Д., Скопин А.Е.* Злаки и разнотравье на степных пастбищах, их токсические свойства и сравнительная роль в питании растительноядных млекопитающих // Журнал общей биологии. 2019. Т. 80. № 3. С. 226-237.
- Абатуров Б.Д., Хашаева М.Г.* Усвоение зеленых растительных кормов грызунами разной пищевой специализации в зависимости от фазы вегетации кормовых растений // Зоол. журн. Т. 74. Вып. 4. 1995. С. 132-142.
- Абатуров Б.Д., Холодова М.В.* Изменчивость и оптимизация уровня потребления питательных веществ и энергии у растительноядных млекопитающих // Зоол. журн. Т. 68. Вып. 1 1989. С. 111-123.
- Абатуров Б.Д., Холодова М.В., Субботин А.Е.* Интенсивность питания и переваримость кормов у сайгаков // Зоол. журн. Т. 61. Вып. 12. 1982. С. 1870-1881.
- Арасимович В.В., Ермаков А.М.* Определение полисахаридов и лигнина // Методы биохимического исследования растений. Л.: Колос. 1972. С. 152-167.
- Арилов Л.Н., Бугдаев И.Э., Болаев Б.К.* Нормы кормления и рационы для верблюдов // Нормы и рационы кормления сельскохозяйственных животных / Ред. Калашников А.П., Фисинин И.В., Щеглов В.В., Клейменов Н.И. М.: Россельхозакадемия. 2003. С. 237-243.
- Афанасьев А.В.* Зоогеография Казахстана. Алма-Ата: Изд-во Академии наук Казахской ССР. 1960. 260 с.
- Банников А.Г., Жирное Л.В., Лебедева Л.С., Фандеев А.А.* Биология сайгака. М.: Изд. сельскохозяйственной литературы, журналов и плакатов. 1961. С. 1-336.
- Бибиков Д.И., Дёжкин А.В., Румянцев В.Ю.* // Бюлл. МОИП. Отд. биологич. 1990. Вып. 1. С. 15.
- Близнюк А.И. Бакташева Н.М.* Весеннее питание сайгаков, *Saiga tatarica*, калмыцкой популяции // Зоол. журн. 2001. Т. 80. № 6. С. 743-748.
- Бойко И.И. Скляров Л.А.* Методические рекомендации по определению переваримости сухого вещества кормов методом *in vitro* в модифицированном искусственном рубце. М.: ВИЖ, 1985. 23 с.
- Бугдаев И.Э.* Верблюдоводство / Ред. Арилов А.Н. Элиста: КалмГУ. 2006. 148 с.
- Варшавский А.А., Наумова Е.И., Жарова Г.К., Чистова Т.Ю., Варшавский А.А.* Взаимосвязь размеров тела и органов пищеварительного тракта у некоторых Муотоморфа: изометрия или аллометрия? // Изв. РАН.. Серия биологическая. 2017. №4. 418-426 с.
- Величко М.А., Мокеева Т.М.* О некоторых характерных особенностях строения и функции кишечника грызунов // Труды. Всес. ин-та защ. раст. Т. 2. 1949. С. 157-160.
- Владышевский Д.В.* Определение оптимальной плотности оленя и косули в лесах юго-западной части Союза // Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Т.1. Свердловск. 1968. С. 7-9.
- Владышевский Д.В., Ельский Г.М.* Некоторые закономерности зимнего питания оленя и косули // Экология популяций лесных животных Сибири. Новосибирск: Наука. 1974. С. 77-102.

- Воронов А.Г. Особенности кормового рациона некоторых грызунов // Зоол. журн. 1954. Т. 33. Вып. 1. С. 184-196.
- Воронцов Н.Н. Эволюция пищеварительной системы грызунов (мышеобразных) // Новосибирск: Наука. 1967. С. 142-154.
- Вуазен А. Продуктивность пастбищ. М.: Изд. иностранной литературы. 1959. 271 с.
- Высоцкий Г.Н. Ергения. Культурно-фитологический очерк. Тр. Бюро по прикладной ботанике. Пг., 1915. Т. 8. Вып. 10-11. С. 1113.
- Гаврилов В.М. Максимальный, потенциальный продуктивный и нормальный уровни метаболизма существования у воробынных неворобынных птиц // Зоол. журн. 1995. Т. 74. Вып. 3. С. 102-115. Вып. 4. С. 108-119.
- Гинс М.С., Колесников М.П., Гинс В.К., Кононков П.Ф. Методика анализа органической и минеральных (растворимой и полимерной) форм кремния в овощных культурах. М.: Российский университет дружбы народов. 2012. 38 с.
- Гордеева Т.К., Ларин И.В. Естественная растительность полупустыни Прикаспия как кормовая база животноводства. М.: Наука. 1965. С. 1-160.
- Горшкова А.А. Пастбища Забайкалья. Иркутск: Вост.-Сиб. книжн. изд-во, 1973. 160 с.
- Джапова Р.Р., Аюшева Е.Ч., Бембеева О.Г., Джапова В.В., Даутаева Ю.Н., Нохаева Д.В., Нониева З.А., Бамбушева Д.Б. Атлас эталонных образцов кутикулярной структуры эпидермиса различных видов растений степной и пустынной зон. Элиста: Изд-во Калм. ун-та, 2019. 94 с.
- Джапова В.В., Бембеева О.Г., Аюшева Е.Ч., Казьмин В.Д., Джапова Р.Р., Абатуров Б.Д. Кормовая избирательность полувольных бизонов (*Bison bison*) в дерновиннозлаковой степи долины западного Маныча // Аридные экосистемы. 2020. Т. 26. №4 (85). С. 59-65.
- Джапова Р.Р., Васькина Н.А., Халгинова Б.В. Антропогенная динамика растительного покрова в пустынной зоне на территории Республики Калмыкия // Современная ботаника в России. Т. 2. Систематика и география сосудистых растений. Сравнительная флористика. Геоботаника. Тольятти: Кассандра, 2013. С. 203-205.
- Динесман Л.Г., Савинецкий А.Б. Влияние пастбищной дигressии степей на млекопитающих Русской равнины // Зоол. журн. 2000. Т. 79. № 4. С. 388-396.
- Дольник В.Р. Энергетический обмен и эволюция животных // Успехи совр. биол. 1968. Т. 66. Вып. 2. С. 276-293.
- Дольник В.Р. Энергетический метаболизм и размеры животных: физические основы соотношения между ними // Журнал общей биологии. 1978. Т. 39. № 6. С. 805-818.
- Дольник В.Р. Биоэнергетика современных животных и происхождение гомойотермности // Журн. общ. биол. 1981. Т. 42. Вып. 1. С. 60-72.
- Дольник В.Р. Аллометрия морфологии, функции и энергетики гомойотермных животных и ее физический контроль // Журн. общ. биол. 1982. Т. 43. Вып. 4. С. 435-454.
- Дольник В.Р. Стандартный метаболизм у позвоночных животных: в чем причины различий между пойкилотермными и гомойотермными классами // Зоол. журн. 2002. Т. 81. № 6. С. 643-654.
- Жирное Л.В. Особенности размещения сайгаков по природным зонам и типы кочевок / Ред. Соколов В.Е., Жирнов Л.В. Сайгак. Филогения, систематика, экология, охрана и использование. М.: ИЭМЭЖ. 1998. С. 115-121.
- Золотокрылин А.Н., Виноградова В.В. Соотношение между климатическим и антропогенным факторами восстановления растительного покрова юговостока европейской России // Аридн. экосистемы. 2007. Т. 13. № 3-4. С. 17-26.
- Ефимов Ф.Ф. Определение переваримости кормов с помощью кремнекислоты // Проблемы животноводства. Вып. 9. 1935. С. 116-118.

- Ивлев В.С. Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат. 1955. 252 с.*
- Казьмин В.Д., Абатуров Б.Д., Демина О.Н., Колесников М.П. Кормовые ресурсы и питание полуводных бизонов (*Bison bison*) на степном пастбище долины западного Маныча // Зоологический журнал. 2016. Т. 95. № 2. С. 234-244.*
- Казьмин В.Д., Абатуров Б.Д., Джапова Р.Р., Аюшева Е.Ч., Джапова В.В., Нохаева Д.В., Миноранский В.А., Медянников И.Н. Показатели пастбищной экологии *Equus ferus przewalskii* (Equidae) в степях долины Западного Маныча (Юго-Восток Ростовской области, Россия) // Nature Conservation Research. Заповедная наука 2019. Вып. 4 (Suppl.2). С. 72-77.*
- Казьмин В.Д., Демина О.Н., Позднякова М.К., Розенфельд С.Б., Абатуров Б.Д. Современное состояние растительных кормовых ресурсов и избирательность питания вольноживущей лошади (*Equus caballus*) на степном острове озера МанычГудило // Зоологический журнал. 2013. Т. 92. № 2. С. 231-237.*
- Казьмин В.Д., Позднякова М.К., Колесников М.П., Абатуров Б.Д. Количественная характеристика питания вольноживущей лошади (*Equus caballus*) на острове Водный озера Маныч–Гудило // Зоологический журнал. 2013а. Т. 92. № 3. С. 337-345.*
- Казьмин В.Д., Смирнов К.А. Зимнее питание, кормовые ресурсы и трофическое воздействие зубра на лесные фитоценозы Центрального Кавказа // Бюл. Моск. Об-ва испытат. природы. Отд. Биол. 1992. Т. 97. Вып. 2. С. 26-35.*
- Калабухов Н.И. Сохранение энергетического баланса организма как основа процесса адаптации // Журн. общ. биол. 1946. Т. 7. № 6. С. 417-434.*
- Калабухов Н.И. Периодические (сезонные и годичные) изменения в организме грызунов, их причины и последствия. Л.: Наука, 1969. 249 с.*
- Калабухов Н.И. Спячка млекопитающих. М.: Наука. 1985. 260 с.*
- Калашников А.П., Клейменов Н.И., Баканов В.И., Венедиктов А.М., Викторов П.И., Герасимов Б.Л., Махаев Е.А., Хаданович И.В., Гребенюк А.З., Кошаров А.Н. и др. Нормы и рационы кормления сельскохозяйственных животных: Справочное пособие. Ред. Калашников А.П., Клейменов Н.И. М.: Агропромиздат. 1985. 352 с.*
- Каменецкая И.В. Естественная растительность Джаныбекского стационара // Тр. комплекс. науч. экспед. по вопросам полезащитного лесоразведения. Т. 2. М.: АН СССР, 1952. С. 101-162.*
- Кириков С.В. Человек и природа степной зоны. М.: Наука. 1983 125 с.*
- Колесников М.П. Формы кремния в растениях // Успехи биол. хим. 2001. Т. 41. С. 301-332.*
- Колесников М.П. Абатуров Б.Д. Формы кремния в растительном материале и их количественное определение // Успехи современной биологии. 1997. Т. 117. Вып. 5. С. 534-548.*
- Кряжимский Ф.В. Эколо-генетическая концепция адаптивных реакций гомойотермных животных. Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук / Институт экологии растений и животных УрО РАН. Екатеринбург, 1998.*
- Кузнецов Г.В., Михайлин А.П. Особенности питания и динамики численности рыхей полевки в условиях широколиственного леса // Млекопитающие в наземных экосистемах. М.: Наука. 1985. С. 126-165.*
- Куражковский Ю.М., Криницкий В.В. Химизм кормов и изучение питания растительноядных животных // Тр. Воронежского заповедника. Вып. 6. 1956. С. 43-60.*
- Кучерук В.В. Степной комплекс млекопитающих в фауне Палеарктики / Ред. Формозов А.Н. География населения наземных животных и методы его изучения. М.: Изд-во Академии Наук СССР. 1959. С. 45-87.*
- Лавренко Е.М. Растительность СССР. Т. 2. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 265 с.*

- Лавренченко Л.А., Орлов В.Н., Милишиников А.Н.* Систематика и распространение млекопитающих в междуречье Баро-Акобо//Эколого-фаунистические исследования в юго-западной Эфиопии. Москва: ИЭМЭЖ. 1989. С.72-94.
- Ларин И.В., Ларина В.К.* Общие выводы и заключения / Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР (Ред. Ларин И.В.) Москва-Ленинград: Изд. Сельскохозяйственной Литературы. Т. III. 1956. С. 687-800.
- Ларионов К.О.* Питание и обеспеченность сайгаков *Saiga tatarica* кормом в зависимости от особенностей растительности на пастбищах // Дисс.... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН. 2008. 129 с.
- Ларионов К.О., Джапова Р.Р., Розенфельд С.Л., Абатуров Б.Д.* Питание сайгаков (*Saiga tatarica*) на пастбищах Черных земель Калмыкии в условиях восстановительной смены растительности и остепнения // Зоол. журн. 2008. Т. 87. № 10. С. 1259-1269.
- Ларионов К.О., Никонова О.А., Абатуров Б.Д.* Суточная активность сайгаков и овец на полупустынном пастбище в Северном Прикаспии // Аридные экосистемы. 2010. Т. 16. № 5. С. 111-120.
- Магомедов М.-Р.Д.* Зависимость питания и состояния популяций тушканчиков от динамики кормовых ресурсов // Журн. общ. биол. Т. 50. Вып. 6. 1989. С. 824-834.
- Магомедов М.-Р.Д., Ахмедов Э.Г., Яровенко Ю.Я.* Дагестанский тур. М.: Наука. 2001. 138 с.
- Магомедов М.-Р.Д., Ахмедов Э.Г., Яровенко Ю.Я., Нурулаев Н.И.* Безоаровый козел в Дагестане. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2014. 120 с.
- Магомедов М.-Р.Д., Ахтаев М.-Х.Р.* Интенсивность питания и потребности в кормах и энергии гребенщиковой песчанки // Зоол. журн. 1990. Т. 69. Вып. 3. С. 96-104.
- Магомедов М.-Р.Д., Ахтаев М.-Х.Р.* Зависимость питания и состояния популяции гребенщиковой песчанки (*Meriones tamariscinus*) от динамики кормовых ресурсов // Зоол. журн. 1993 .Т. 72. Вып. 2. С. 101-111.
- Магомедов М.-Р.Д., Омаров К.З.* Интенсивность питания и энергетические потребности хомяка Радде в различные периоды жизнедеятельности // Экология. 1994. Вып. 4. с. 39
- Магомедов М.-Р.Д., Омаров К.З.* Особенности питания и состояния природной популяции хомяка Радде (*Mesocricetus raddei avaricus*) в агроландшафтах горного Дагестана // Зоол. журн. 1995. Т. 74. Вып. 3. С. 123-133.
- Магомедов М.-Р.Д., Субботин А.Е.* Изучение интенсивности питания тушканчиков // Зоол. журн., 1985. Т. 64. Вып. 5. С 731-737.
- Мадиев М.* Сравнительное использование полупустынных пастбищ лошадьми и овцами // Развитие овцеводства и коневодства в полупустынной зоне Центрального Казахстана / Под ред. Ермекова М.А. Алма-Ата: Кайнар, 1973. С. 128-131.
- Мак-Дональд П., Эдварде Р., Гринхалдж Дж.* Питание животных. М.: Колос. 1970. 504 с.
- Марченко З.* Фотометрическое определение элементов. М.: Мир. 1971/ С. 216-223.
- Мяло Е.Г., Левит О.В.* Современное состояние и тенденция развития растительного покрова Черных земель // Аридн. экосистемы. 1996. Т. 2. № 2-3. С. 145-152.
- Наумов Н.П.* Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.: Изд. АН СССР. 1948. 204 с.
- Наумова Е.И.* Функциональная морфология пищеварительной системы грызунов и зайцеобразных. М: Наука. 1981. 261 с.
- Наумова Е.И.* Эволюционные пути освоения грызунами растительной кормовой базы / Ред. И.А. Шилов. Экология в России на рубеже XXI века (наземные экосистемы). М.: Научный мир. 1999. С. 181-212.

- Неронов В.В., Чабовский А.В.* Черные земли: полупустыня вновь становится степью // Природа. 2003. № 2. С. 72-79.
- Новикова Н.М., Волкова Н.А., Хитров Н.Б.* Растительность солонцового комплекса заповедного степного участка в Северном Прикаспии // Аридн. экосист. 2004. Т. 10. № 22. С. 9-18.
- Новикова Н.М., Вышивкин А.А., Шадрина М.Б., Бухарева О.А.* Изменения растительности солонцового комплекса Джаныбекского стационара и его окрестностей при разной интенсивности выпаса // Аридн. экосист. 2010. Т. 16. № 5. С. 98–110.
- Нормы и рационы кормления сельскохозяйственных животных. Справочное пособие. 3-е издание переработанное и дополненное. Ред. Калашников А.П., Фисинин И.И., Щеглов В.В., Клейменов Н.И. Москва: . 2003. 456 с.
- Овсянников А.И.* Основы опытного дела в животноводстве. М.: Колос. 1976. 303 с.
- Омаров К.З., Чунков М.М.* Состояние популяций и особенности экологии хомяков рода *Mesocricetus* в условиях сокращения посевов зерновых в агроландшафтах горного Дагестана // Вестник Дагестанского научного центра РАН. 2019. № 76. С. 6-1.
- Паничев А.М.* Литофагия в мире животных и человека. М.: Наука. 1990. 224 с.
- Паничев А.М.* Литофагия: геологические, экологические и биомедицинские аспекты. М.: Наука. 2011. 149 с.
- Плетнева С.А.* Половцы. М.: Наука. 1990. 208 с.
- Позднякова М.К., Жарких Т.Л., Ясинецкая Н.И., Колесников М.П.* Количественная оценка питания полувольной группировки лошади Пржевальского (*Equus przewalskii*) в степном местообитании (заповедник “Аскания-Нова”) // Зоол. журн. 2011. Т. 90. № 3. С. 368-376.
- Попов В.Т., Рыбин Е.Т.* Метод определения переваримости кормов *in vitro* // Животноводство. 1983. № 8. С.37–38.
- Потребность жвачных животных в питательных веществах и энергии. 1968. М.: Колос. С. 1-414.
- Природное районирование Северного Казахстана. 1960. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 467 с.
- Пищеничный П.Д., Ворошилов М.Ф., Василенко А.М.* О методике определения переваримости кормов по кремнекислоте // Проблемы животноводства. 1935. Вып. 4. С. 160-163.
- Розенфельд С.Б.* Атлас микрофотографий кутикулярной структуры эпидермиса кормовых растений позвоночных фитофагов тундровой и степной зон Евразии (электронное издание). М.: Товарищество научных изданий КМК. 2011. Точка доступа: [http://www.sevin.ru/menus1/index\\_rus.html?..../news/501.html](http://www.sevin.ru/menus1/index_rus.html?..../news/501.html)
- Ронкин В.И., Савченко Г.А.* Зависимость пригодности местообитаний для степного сурка *Marmota bobak* (Rodentia, Sciuridae) от структуры растительного покрова // Зоол. журн. Т. 79. № 10. 2000. С. 1229-1234.
- Рошевский М.П., Черных Н.А.* Газообмен у северных оленей в зимних условиях // Изв. Коми филиала ВГО СССР. 1970. Т. 2. Вып. 3. С. 78–90.
- Сегаль А.Н.* Пастьбищный режим и периодика физиологических функций северного оленя // Северный олень в Карельской АССР. М.-Л.: Изд.АН СССР. 1962 а. С. 130-150.
- Сегаль А.Н.* Суточные и сезонные изменения газоэнергетического обмена у северного оленя // Вопросы экологии. 1962 б. Т.6. Киев. С.129-136.
- Сегаль А.Н.* Кожные температуры северного оленя // Уч. Зап. Петрозаводского университета. 1965. Т. 13. Вып. 2. С. 113-123.
- Сегаль А.Н.* Очерки экологии и физиологии американской норки. Новосибирск: Наука, 1975. 260 с.
- Сегаль А.Н.* Терморегуляция у северного оленя // Зоол. журн.1980. т.59. вып.11. С. 1718-1726.

- Сегаль А.Н. Сезонные различия метаболизма и терморегуляции у северного оленя // Зоол. журн. 1983. Т. 62. Вып. 3. С. 425-430.
- Сегаль А.Н., А.Н. Игнатов Ю.В. Теплоотдача с поверхности тела у северного оленя (*Rangifer tarandus* L.) // Зоологический журнал. 1974. Т.53. Вып.5. С. 747-755.
- Семенов-Тян-Шанский О.М. Лось на Кольском полуострове // Тр. Лапландского заповедника. Т. 2. М. 1948. С. 91-162.
- Середнева Т.А., Незговоров А.Л. Численность и продуктивность степного сурка (*Marmota bobac*) на пастбищных и заповедных территориях Украины// Зоол. журн. 1977. Т. 56. Вып. 8. С. 1216 1225.
- Скопин А.Е. Значение компонентов качественного состава кормовых растений диких животных. Киров: ВНИИОЗ. 2003. 203 с.
- Слудский А.А. Джуты в евразийских степях и пустынях // Материалы по фауне и экологии наземных позвоночных Казахстана. Алма-Ата: Изд-во Акад. Наук Каз. ССР. 1963. С. 5-88.
- Смирнов К.А. Использование лосем (*Alces alces*) кормовых ресурсов в южной тайге при высокой плотности популяции // Зоол. журн. 1986. Т. 65. Вып. 3. С. 436-443.
- Соколов А.Я., Кушнир А.В., Биоэнергетика северного оленя. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение. 1986. 97 с.
- Субботин А.Е. Экспериментальное изучение питания сайгаков (*Saiga tatarica*) в связи с особенностями кормовых ресурсов // Дисс.... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН. 2001. 144 с.
- Сухчулун Г., Абатуров Б.Д. Зависимость питания и обеспеченности кормом полевки Брандта (*Lasiodipodomys brandti*) от особенностей растительности // Зоол. журн. 2007. Т. 86. № 8. С. 999-1007.
- Сущеня Л.М. Количественные закономерности питания ракообразных. Минск: Наука и техника. 1975. 206 с.
- Титлянова А.А., Базилевич Н.И., Снытко В.А., Дубынина С.С., Магомедова Л.Н., Недефьева Л.Г., Семенюк Н.В., Тишков А.А., Тран Т.И., Хакимзянова Ф.И., Шатохина Н.Г., Кыргыс Ч.О., Самбуу А.Д. Биологическая продуктивность травяных экосистем. Географические закономерности и экологические особенности / 2-издание, исправленное и дополненное. Новосибирск: ИПА СО РАН. 2018. 110 с.
- Токарский В.А., Ронкин В.И., Савченко Г.А. Ключевые экологические факторы возрождения европейского подвида степного сурка в середине XX века и депрессии его численности на рубеже XX–XXIII веков // Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія: біологія. Вип. 3, № 729. 2006. С. 191-203.
- Федоров В.Д., Гильманов Т.Т. Экология. М.: Изд-во Московского университета. 1980. 464 с.
- Фрейденберг К. Лигнин / Биохимические методы анализа растений. М.: Изд-во Иностр. Лит. 1960. С. 520-538.
- Формозов А.Н. Скотобой, его значение для степной фауны и борьбы с вредителями // Природа. 1929. № 11. С. 990-991.
- Формозов А.Н. Звери, птицы и их взаимоотношения со средой обитания. М.: Наука. 1976. С. 1-309.
- Холодова М.В. Потребление и усвоение кормов дикими жвачными умеренных зон // Дис... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН. 1989. 189 с.
- Цаплюк О.Э. Возрождение сайгака. Алма-Ата: Кайнар, 1982. 108 с.
- Шилов И.А. Популяционный гомеостаз // Зоологический журнал. 2002. Т. 81. № 9. С. 1029-1047.

- Шмидт-Нильсен К.* Как работает организм животного. М.: Мир. 1976. 141. С.
- Шмидт-Нильсен К.* Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир. 1987. 159 с.
- Шмидт-Нильсен К.* Физиология животных. Приспособление и среда. Т.1. М.: Мир. 1982. 414 с.
- Шорыгин А.А.* Питание, избирательная способность и пищевые взаимоотношения некоторых Gobiidae Каспийского моря // Зоол. журн. 1939. Т. 18. Вып. 1. С. 27–53.
- Черных Н.А., Рощевский М.П., Новожилова Э.А.* Копытные животные в условиях Севера (Газоэнергетический обмен и сердечная деятельность). Л.: Наука. 1979. 173 с.
- Юргенсон П.Б.* Биологические основы охотниччьего хозяйства в лесах. М: Лесная промышленность. 1973. 176 с.
- Abaturov B.D., Gorbunov S.S., Koshkina A.I.* Features of fodder vegetation as a possible cause of saiga die-offs on steppe pastures // Arid Ecosystems. 2021. V. 11. No. 4. P. 395-401.
- Abaturov B.D., Fekadu Kassaye, Kuznetsov G.V., Magomedov M.-R.D., Petelin D.A.* Nutritional estimate of populations of some wild free-ranging African ungulates in grassland (Nechisar national park, Ethiopia) in dry season // Ecography. 1995. V. 18. No 2. P. 164-172.
- Abaturov B.D., Kolesnicov M.P., Likhnova O.P., Petrishchev B.I., Nikonova O.A.* Use of plant forage lignin and silica as digestibility indicators for a quantitative estimation of food consumption by free-ranging saigas // Russian Journal of Zoology. 1997 V.1. №1. P.110-117.
- Abaturov B.D., Subbotin A.E.* Forage quality thresholds for Saiga antelope in a semi-desert rangeland // Russian Journal of Theriology. 2011. V. 10. No 2. P. 71-81.
- Allden W.G.*, 1962. Rate of herbage intake and grazing time in relation to herbage availability // Proc. Austral. Soc. Anim. Prod. V. 4. P. 163-166.
- Allden W.G., Whittaker L.A.McD.* The determinants of herbage intake by sheep: the inter-relationship of factor influencing herbage intake and availability // Austral. J. Agr. Res. Vol. 21. 1970. P. 755-766.
- Arman P., Hopcraft D.* Nutritional studies on East African herbivores. 1. Digestibilities of dry matter, crude fibre and crude protein in antelope, cattle and sheep// Brit. J. Nutr. 1975. V.33. P.255-264.
- Arnold G.W.* The effect of the quantity and quality of pasture available to sheep on their grazing behaviour // Austral. J. Agr. Res. Vol. 11. 1960. P. 1034-1043.
- Arnold G.W.* Responses of lambs to differing pasture conditions // Proc. Austral. Soc. Anim. Prod. Vol. 5. 1964. P. 275-279.
- Arnold G.W.* Regulation of forage intake / Eds. Hudson R.Y., White R.G. Bioenergetics of wild herbivores. Florida: CRC Press, Inc. Boca Raton. 1985. P. 81-101.
- Arnold G.W., Campbell N.A.* A model of a ley farming system with particular reference to a sub-model for animal production // Proc. Austral. Soc. Anim. Prod. V. 9. 1972. P. 23-30.
- Arnold G.W. Dudzinski M.L.* The ethology of free-ranging domestic animals. Amsterdam: Elsevier. 1978. 198 p.
- Balch D.A., Balch C.C., Rowland S.J.* The influence of the method of the determination of lignin on the ligninratio technique for digestibility in the cow // J. Sci. Food Agr. 1954. V. 5. P. 584-588.
- Batzli G.O., Cole F.R.* Nutritional ecology of micro-tine rodents: digestibility of forage // J. Mammal. V. 60. 1979. P. 740-750.
- Batzli G.O. Jung H.-J.G., Guntenspergen G.* Nutritional ecology of microtine rodents: Linear foraging-rate curves for brown lemmings // Oikos. V. 37. № 1. 1981. P. 112-116.
- Batzli G.O., Pitelka F.A.* Vole cycles: test of another hypothesis // Am. Nat. 1975. V. 109. P. 482-487.

- Bell R.H.V.* A grazing ecosystem in the Serengeti // Sci. Amer. 1971. Vol. 225. P. 86 – 93.
- Benedict F.G.* Physiology of the elephant // Publ. Carnegie Inst. Wash. No 474. 1936. 3O2 p.
- Bergeim O.* A method for the study of food utilization or digestibility // J. Biol. Chemistry. 1926a. V. 70. P. 29-33.
- Bergeim O.* A method for the study of absorbtion in different parts of the gastrointestinal tract // Journ.Biol. Chemistry. 1926b. Vol.70. P. 47-50.
- Berry H.H., Louw G.N.* Nutritional measurements in a population of freeranging wildebeest in Etosha National park // Madoqua. 1982. Vol. 13. P. 101-125.
- Bodenstein V., Meissner H.H., Van Hoven W.* Food selection by Burchell's zebra and blue wildebeest in the Timbavati area of the Northern Province Lowveld // South African Journal of Wildlife Research. 2000. Vol. 30 (2). P 63-72.
- Bryant J.P.* Phytochemical deterrence of snowshoe hare browsing by adventitious shoots of four Alaskan trees // Science. 1981. V. 213. P. 889–890.
- Bryant J.P., Reichardt P.B., Clausen T.P., Provenza F.D., Kuropat P.J.* Woody plant–mammal interactions // Herbivores. Their interaction with secondary plant metabolites. San-Diego; N.Y.: Acad. Press. 1992. V. 2. P. 343-370.
- Chapius J.L., Bousses P., Pisanu B., Reale D.* Comparative rumen and fecal diet microhistological determinations of European mouflon // J. of Range Manage. 2001. Vol. 54 (3). P. 239-242.
- Clauss M., Kaiser T., Hummel J.* The Morphophysiological adaptations of browsing and grazing mammals // The Ecology of Browsing and Grazing. /. Eds Gordon I.J. and Prins H.H.T. Berlin Heidelberg: Springer. 2008. P. 47-88.
- Coppedge B.R., Leslie D.M., Jr. and Ja.H. Shaw.* Botanical composition of bison diets on tallgrass prairie in Oklahoma // Journal of Range Management. 1998. V. 51. № 4. P. 379-382.
- Cornelissen J.H.C., Quested H.M., Gwynn-Jones D., Van Logtestijn R.S.P., De Beus M.A.H., Kondratchuk A., Callaghan T.V., Aerts R.* Leaf digestibility and litter decomposability are related in a wide range of subarctic plant species and types // Functional Ecology. V.18. 2004. P.779-786.
- Demment M.W.* The scaling of ruminoreticulum size with body weight in East African ungulates. Afr. J. Ecol. 1982. Vol.20. P:43-47.
- Demment M.W., Van Soest P.J.* A nutritional explanation for body size patterns of ruminant and nonruminant herbivores // The American Naturalist. 1985. Vol. 5. No. 5. P. 641-672
- Ecology of Browsing and Grazing* (Editors: I.J. Gordon, H.H.T. Prins), Springer, 2008, 330 p.
- Duncan P.* Horses and Grasses. The Nutritional Ecology of Equids and Their Impact on the Camargue. N.Y.: Springer-Verlag. 1992. 287 p.
- Eisfeld D.* Protein requirement of roe deer (*Capreolus capreolus*) for maintenance // Intern. Congr. Game Biol. 1974, № 11. P. 133-138.
- Eisfeld D.* Feeding ecology in two different megaherbivore groups // Oikos. 1974. V. 116. P. 209-216.
- Eisfeld D.* Ansprüche von Rehen an die Qualität ihrer Nahrung // XXII Congr. Intern. Union of Game Biol. (Brussels). 1985 S. 1027-1034.
- Ellis G.M., Matrone G., Maynard L.A.* A 72-per cent sulfuric acid method for the determination of lignin and its use in animal studies // J. Anim.Sci. 1946. V. 5. № 3. P. 285-297.
- Ely R.E., Kane EA., Jacobson W.C., Moore L.A.* Studies on the composition of lignin isolated from orchard grass hay cut at stages of maturity and from corresponding feces // J. Dairy Sci. 1953. V. 36. P. 346-355.

- Fennessy P.F., Moore G.H., Gorson I.D.* Energy requirements of red deer // Proc New Zealand Soc. Anim. Prod. Vol.41. 1981. P. 167-173.
- Formosov A.N.* Mammalia in the steppe biocenose. Ecology. 1928. 9(4). P 449–460.
- Fortin D., Fryxell J.M., Pilot R.* The temporal scale of foraging decisions in bison // Ecology. 2002. V. 83. P. 970–982.
- Freeland W.J., Janzen D.H.* Strategies in herbivory by mammals: The role of plant secondary compounds // Am. Nat. 1974. V. 108. P. 269-289.
- Gaare E., Sorensen A., White R.G.* Are rumen samples representative of the diet? // Oikos. 1977. Vol. 29. P. 390-395.
- Gallup W.D.* A note on the determination of the digestibility of protein by Bergeims method // J. Biol. Chemistry. 1929. V. 81. P. 321-324.
- Gallup W.D., Hobbs C.S., Briggs H.M.* The use of silica as a reference substance in digestion trials with ruminants // J. Anim. Sci. 1945. V. 4 (1). P. 68-71.
- Gasaway W.C., Coady J.W.* Review of energy requirements and rumen fermentation in moose and other ruminants // Naturaliste canadien. Vol. 101. 1974. P. 227-262.
- Gordon I.J., Prins H.H.T. / Eds* / The ecology of browsing and grazing. Berlin, Heidelberg: Springer. 2008. 330 p.
- Gwynne M.D., Bell R.H.V.* Selection of vegetation components by grazing ungulates in the Serengeti National Park // Nature. 1968. Vol. 220. P. 390-393.
- Hudson R.J., Christopherson R.J.* Maintenance metabolism / Eds. Hudson R.Y., White R.G. Bioenergetics of wild herbivores. Florida: CRC Press, Inc. Boca Raton. 1985. P. 121-142
- Hansen R.M., Mugambi M.M., Bauni S.M.* Diet and trophic ranking of ungulates of the northern Serengeti // J. Wildl. Manage. 1985. Vol. 49. P. 823-829.
- Hawley, A.W.L., Peden D.G., Reynolds H.W., Stricklin W.R.* Bison and cattle digestion of forages from the Slave River Lowlands, Northwest Territories. Canada. J. Range. Manage. 1981. Vol. 34. P. 126-130.
- Hunter, R.F.* Hill sheep and their pasture: a study of sheep grazing in south east Scotland. Journal of Ecology. 1962. Vol.50. No 3. P. 651-680.
- Heller V.G., Breedlow C.H., Likely W.* A comparison of the Bergeim and standard methods of determining coefficients of utilization with suggested modifications // J. Biol. Chemistry. 1928. V. 79. P. 275-282.
- Henley S.R., Smith D.G., Raats J.G.* Evaluation of 3 techniques for determining diet composition // J.Range Manage. Vol 54 (5). 2001. P. 582-588.
- Heusner A.A.* Size and power in mammals // J. Exp. Biol. 1991. V. 160. P. 25-54.
- Hofmann R.R.* The ruminant stomach (stomach structure and feeding habits of East African game ruminants). Vol 2. East Afr. Monogr Biol. East African Literature Bureau. Nairobi. 1973. pp. 1-364.
- Hofmann R.R.* Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system // Oecologia. 1989. Vol. 78. P. 443-457.
- Hofmann R.R.* Die Wiederkauer // Biol. Unserer Zeit. 1991. Vol. 21, № 2. S. 73-80.
- Hofmann R.R., Stewart D.R.M.* Grazer or browser: a classification based on the stomach-structure and feeding habit of East African ruminants // Mammalia. 1972. Vol. 36. P. 226-240.
- Holechek J.L.* Comparative contribution of grasses, forbs, and shrubs to the nutrition of range ungulates // Rangelands. 1984. V. 6. P. 261-263.
- Holechek J.L., Gross B.D., Dabo S.M., Stephenson T.* Effects of sample preparation, growth stage and observer on microhistological analysis // J. Wildl. Manage. 1982. V. 46. P. 502-505.

- Holechek J.L., Vavra M., Pieper R.D.* Botanical composition determination of range herbivore diets: a review // Journal of range management. 1982. V. 35(3). P. 309-315.
- Hudson R.J., Christopherson R.J.* Maintenance metabolism / Eds. Hudson R.Y., White R.G. Bioenergetics of wild herbivores. Florida: CRC Press, Inc. Boca Raton. 1985. P. 121-142.
- Hudson R.J., Watkins W.G.* Foraging rates of wapiti on green and cured pastures // Can. J. Zool. V. 64. 1986. P.1705-1708.
- Irving L., Krog J.* Temperature of skin in the Arctic as a regulator of heat // J. Appl. Physiol. 1955. Vol. 7 (6). P.355-364.
- Jacobs J.* Quantitative measurement of food selection // Oecologia (Berl.).1974. Vol. 14. P. 413-417.
- Jiang Z., Hudson R.J.* Estimating forage intake and energy requirements of free-ranging wapiti (*Cervus elaphus*) // Can. J. Zool. 1992. Vol. 70. P. 675-679.
- Johanningsmeier A.G., Goodnight C.J.* Digestibility of nitrogen, cellulose, lignin, dry matter and energy in *Microtus pennsylvanicus* on *Poa pratensis* and *Agrostis stolonifera* diets // Agronomy Abstracts. 1969. V.61. P. 59.
- Johnson, D.H.* The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference // Ecology. 1980. Vol.61. P. 65-71.
- Johnstone-Wallace D.B., Kennedi K.* Grazing management practices and their relationship to the behaviour and grazing habits of cattle // J.Agr/ Sci. 1944. Vol.34. P. 190-197.
- Jones L.H., Handreck K.A.* The relation between the silica content of the diet and the excretion of silica by sheep // J. Agricult. Sci. 1965. V. 65. Part 1. P. 129-134.
- Keys J.E., Van Soest Jr. and P.J.* Digestibility of forages by the meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*) // J. Dairy. Sci. 1970. Vol. 53. P. 1502-1508.
- King E.I., Stacy B.D., Holt P.F., Jates D.M., Pickles D.* Colorimetric silico-molibdate method for silica determination in biological materials // Analyst. 1955. V. 80. P. 441.
- Kleiber M.* The fire of life. An introduction to animal energetic. N.Y.: Wiley. 1961. 454 p.
- Klein D.R., Fairall N.* Comparative foraging behavior and associated energetics of Impala and Blesbok // J. of applied ecology. 1986. V. 23. P. 489- 502.
- Kondo T., Watanabe T., Ohshita T., Kyuma T.* Physico-chemical characteristics of soluble lignin fractions released from forage grasses by ruminant digestion // Japan Agricultural Research Quarterly. 1998. V. 32. No 3. P. 187-195.
- Latter N.C., Gates C.C.* Diet and habitat selection of wood bison in relation to seasonal change in forage quantity and quality // Canadian Journal of Zoology. 1991. V. 69. P. 2677-2685.
- Lindroth R.L.* Mammalian herbivore-plant interactions // Plant-Animal Interactions / Ed. Abrahamson W.G. N.Y.: McGraw Hill B.C. 1989. P. 163-206.
- Lindroth R.L., Batzli G.O.* Plant phenolic as chemical defenses: Effects of natural phenolics on survival and growth of prairie voles (*Microtus ochrogaster*) // J. Chemical Ecol. 1984. V. 10. P. 229-244.
- Loehle C., Rittenhouse R.L.* An analysis of forage preference indices //Journal of Range Management. Vol. 35 (3). 1982, P. 316-319.
- Lundberg P., Dannel K.* Functional response of browsers: tree exploitation by moose // Oikos. 1990 Vol. 48. P. 378-384.
- McArthur C., Hagerman A.E., Robbins C.T.* Physiological strategies of mammalian herbivores against plant defenses // Plant Defenses against Mammalian Herbivory / Eds Palo R.T., Robbins C.T. Boca Raton: CRC Press. 1991. P. 103-114.
- McDonald P., Edwards R., Greenhalgh J.F.D.* Animal Feeding. Edinburg and London: Oliver and Boyd. 1969. 479 p.

- McEwan E.H.* Energy metabolism of barren ground caribou (*Rangifer tarandus* L.) // Can. J. Zool. 1970. Vol. 48 (2). P. 391-392.
- McEwan E.H., Whitehead P.E.* Seasonal changes in the energy and nitrogen intake in reindeer and caribou // Can. J. Zool. 1970. Vol. 48 (5). P. 905-913.
- McInnis M.L., Vavra M., Krueger W.C.* A Comparison of four methods used to determine the diets of large herbivores // J. Range Management. 1983. 36(3). P. 302-306.
- McMillin J.M., Seal U.S., Karns P.D.* Hormonal correlates of hypophagia in white-tailed deer // Federation Proceedings. 1980. V. 39(12). P. 2964-2968.
- McNaughton S.J.* Grazing as an optimization process: Grass-ungulate relationships in the Serengeti // The American Naturalist. 1979 V.113. No 5. P. 691-703.
- McNaughton S.J.* Ecology of a grazing ecosystem: The Serengeti // Ecological Monographs. 1985 V.55. P.259-294.
- Menard C., Duncan P., Fleurance G., Georges J.-Y., Lila M.* Comparative foraging and nutrition of horses and cattle in European wetlands // Journal of Applied Ecology. 2002. V. 39. P. 120-133.
- Milner-Gulland E.J., Bukreeva O.M., Coulson T., Luschekina AA., Kholodova M.V., Bekeno-vA., Grachev Iu.A.* Reproductive collapse in saiga antelope harems // Nature. 2003. V. 422. 13 March. P. 135.
- Moen A.N.* Seasonal changes in heart rates, activity, metabolism, and forage intake of white-tailed deer // Journal Wildlife Management. 1978. V. 42. № 4. P. 715-738.
- Mohammad A.G., Pieper R.D., Wallace J.D., Holechek J.L., Murray L.W.* Comparison of fecal analysis and rumen evacuation techniques for sampling diet botanical composition of grazing cattle // J. Range Management. 1998. Vol. 48(3). P. 202-205.
- Monfort A., Monfort N.* Rendement d'assimilation et bilan energetique chez les elephanttaux d'Afrique (*Loxodonta africana* Blumenbach) // Mammalia. 1979. Vol. 43. P. 543-557.
- Mould E.D., Robbins Ch.T.* Nitrogen metabolism in elk // J. Wildl. Manage. 1981. Vol. 45. № 2. P. 323-334.
- Newton I.E., Young N.E.* The performance and intake of weaned lambs grazing perennial ryegrass with and without supplementation // Anim. Prod. V. 18. № 2. 1974. P. 191-199.
- Ngethe J.C.* Preference and Daily Intake of Five East African Grasses by Zebras // J. Range Management. Vol. 29(6). 1976. P. 510-511
- Odadi W.O., Jain M., Van Wieren S.E., Prins H.H.T., Rubenstein D.I.* Facilitation between bovids and equids on an African savanna // Evolutionary Ecology Research. 2011. V. 13. P. 237-252.
- Owen-Smith R.N.* Megaherbivores: The Influence of Very Large Body Size on Ecology. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 1988. 369 p.
- Owen-Smith N., Cooper S.M.* Nutritional ecology of a browsing ruminant, the kudu (*Tragelaphus strepsiceros*), through the seasonal cycle // J. Zool. L. 1989. Vol. 219. P. 29-13.
- Parra R.* Comparison of foregut and hindgut fermentation in herbivores / Ed. Montgomery G.G. Ecology of arboreal folivores. Washington D.C.: Smithsonian Inst. Press. 1978. P. 205-229.
- Peden D.G., Van Dyne G.M., Rice R.W., Hansen R.M.* The trophic ecology of Bison bison L. on shortgrass plains // Journal of Applied Ecology. 1974. V. 11. P. 489-497.
- Pellew R.A.* Food consumption and energy budgets of the giraffe // J. Appl.Ecol. 1984. Vol. 21. P.141-150.
- Regelin W.L., Schwartz Ch.C., Franzmann A.W.* Seasonal energy metabolism of adult moose // Journal Wildlife Management. 1985. V. 49. P. 88-93.
- Regelin W.L., Schwartz Ch.C., Franzmann A.W.* Effects of forest succession on nutritional dynamics of moose forage // Swedish Wildlife Research Suppl. № 1. 1987. P. 247-263.

- Renecker L.A., Hudson R.J.* Seasonal foraging rates of free-ranging moose // *J. Wildl. Manage.* V. 50. 1986. P. 143-147.
- Renecker L.A., Schwartz Ch.C.* Food habits and feeding behaviour / Eds. Franzmann A.W., Ch.C. Schwartz. *Ecology and Management of the North American Moose*. Washington, L.: Smithsonian Institution Press. 1997. P. 403-440.
- Reynolds H.W.* Bison diets of Slave River Lowlands, Canada // M.Sc. Thesis. Colorado State University. Fort Collins. 1976. 66 p.
- Richmond R.J., Hudson R.J., Christopherson R.J.* Comparison of forage intake and digestibility by American bison, yak and cattle // *Acta theriologica*. 1977. V. 22. № 14. P. 225-230.
- Robbins Ch.T.* Wildlife feeding and nutrition. New York: Academic press. 1983. 343 p.
- Robbins Ch.T., Prior R.L., Moen A.N., Visek W.J.* Nitrogen metabolism of whitetailed deer // *J. Anim. Sc.* V. 38. № 1 1974. P. 186-191.
- Salter R.E., Hudson R.J.* Feeding ecology of feral horses in western Alberta // *J. Range Manage.* 1979. V. 32. № 3. P. 221-225.
- Scotcher J.S.B.* A review of faecal analysis techniques for determining the diet of wild grazing herbivores. // *Proc. Grassld. Soc. Afr.* Vol. 14. 1979. P. 131-136.
- Schwartz Ch.C., Hobbs N.T.* Forage and range evaluation / Eds. Hudson R.Y., White R.G. *Bioenergetics of wild herbivores*. Florida: CRC Press, Inc. Boca Raton. 1985. P. 25-52.
- Schwartz Ch.C., Regelin W.L., Franzmann A.W., Hubert M.* Nutritional energetics of Moose // *Swedish Wildlife Research*. 1987a. Suppl. 1. Part 1. P. 265-280.
- Schwartz Ch.C., Regelin W.L., Franzmann A.W.* Protein digestion in moose // *J. Wildl. Manage.* 1987b. Vol. 51, № 2. P. 352-357.
- Sen Z., Keremu A., Shanhui L., Yongjun Z., Def H.* Food patch particularity and foraging strategy of reintroduced Przewalski's horse in North Xinjiang, China // *Turkish J. Zool.* 2017. V. 41. P. 924-930.
- Silver H., Colovos N.F., Holter J.B., Hayes H.H.* Fasting metabolism of white-tailed deer // *J. Wildlife Manag.* 1969. Vol. 33(3). P. 490-498.
- Silver H., Colovos N.F., Holter J.B., Hayes H.H.* Effect of falling temperature on heat production in fasting white-tailed deer // *J. Wildlife Manag.* 1971. Vol. 35. P. 37-46.
- Simpson A.M., Webster A.J.F., Smith J.S., Simpson C.A.* The efficiency of utilization of dietary energy for growth in sheep (*Ovis aries*) and red deer (*Cervus elaphus*) // *Comparat. Biochem. Phisiol.* Vol. 69. 1978. P. 1166-1175.
- Sinclair A.R.E..* The natural regulation of buffalo populations in East Africa. IV. The food supply as a regulating factor, and competition // *East Afr. Wildl. J.* V. 12. 1974. P. 291-311.
- Sinclair A.R.E.* The resource limitation of trophic levels in tropical grassland ecosystems // *J. Animal Ecology*. 1975. V. 11. P. 265-271.
- Sinclair A.R.E., Krebs C.J., Smith J.N.* Diet quality and food limitation in herbivores: the case of snowshoe hare // *Can. J. Zool.* 1982. Vol. 60. P. 889- 897.
- Slivinska K., Kopij G.* Diet of the Przewalski's horse *Equus Przewalskii* in the Chernobyl exclusion zone // *Pol. J. Ecol.* 2011. V. 59. № 4. P. 841-847.
- Smith S.H., Holter J.B., Hayes H.H., Silver H.* Protein requirement of white-tailed deer fawns // *J. Wildl. Manage.* 1975. V. 39. № 3. P. 582-589.
- Spala P., Sprachal M.* The voluntary food intake of some African antelopes in captivity // *Zool. Garden N.F.* 1987. Vol. 57(1). P. 11-14.
- Staines B.W., Crisp J.M.* Observations on food quality in scottish red deer (*Cervus elaphus*) as determined by chemical analysis of the rumen contents // *J. Zool.* 1978. Vol. 185. P. 253-259.

- StanleyPrice M.R.* The nutritional ecology of coce's hartebeest (*Alcelaphus buselaphus cocei*) in Kenya // J. Appl. Ecol. 1978. Vol. 15. P. 33-49.
- Steuter A., Hidinger L.* Comparative Ecology of Bison and Cattle on MixedGrass Prairie // Great Plains Research: A Journal of Natural and Social Sciences. 9. University of Nebraska – Lincoln. 1999. P. 329-342.
- Stewart D.R.M.* Analysis of plant epidermis in faeces: a technique for studying the food preferences of grazing herbivores // Journal of applied ecology. 1967. Vol. 4. No 5. P. 83-111.
- Storr G.M.* Microscopic analysis of feces, a technique for ascertaining the diet of herbivorous mammals. Aust. J. Biol. Sci. 1961. V. 14. P.157-164.
- Stevens G., Nord F.E.* Investigations of lignin and lignification. X. The isolation and characterization of the native lignin from kiriwood // J. Am. Chem. Soc. 1952. V. 74. № 13. P. 3447-3448.
- Streeter Ch.L.* A review of techniques used to estimate the in vivo digestibility of grazed forage // Journal of Animal Science. 1969. V. 29. № 5. P. 757–768.
- Suttie J.M., Fennessy P.F., Veenvliet B.A., Littlejohn R.P., Fisher R.W., Corson I.D., Labes R.E.* Energy nutrition of young red deer (*Cervus elaphus*) hinds and a comparison with young stags // Proc. New Zealand Soc. Anim. Prod. Vol 47. 1987. P. 111-114.
- Thomas B., Armstrong D.G.* A study of some methods at present used for the determination of lignin // J. Agric. Sci. 1949. V. 39. Part 4. P. 335-345.
- Tilley J.M.A., Terry A.A.* Two-stage technique for the in vitro digestion of forage crops // J. Brit. Grassland Soc. 1963. Vol. 16. P. 104-111.
- Trudell J. White R.G.* The effect of forage structure and availability on food intake, biting rate, bite size and daily eating time of reindeer // J. Appl. Ecol. 1981. V. 18. P. 63-81.
- Van Soest P.J.* Nutritional ecology of the ruminant. Corvallis-Oregon: O & B Books. 1982. 374 p.
- Van Soest P.J.* Allometry and ecology of feeding behavior and digestive capacity in herbivores: a review // Zoo Biology. 1996. V. 15. P. 455-479.
- Van Soest P.J., Jones L.H.P.* Effect of silica in forages upon digestibility // J. Dairy Science. V. 51. № 10. 1968. P. 1644-1648.
- Vavra M., Rice R.W., Hansen R.M.* A comparison of esophageal fistula and fecal material to determine steer diets. J. Range Manage. 1978. V.31. P.11-13.
- Willerslev E., Davison J., Moora M., Zobel M., Coissac E., Edwards M.E., Lorenzen E.D., Vestergård M., Gussarova G., Haile J., Brochmann C., Taberlet P. et al.* Fifty thousand years of Arctic vegetation and megafaunal diet // Nature. 2014. V. 506. P. 47-51.
- Wickstrom M.L., Robbins Ch.T., Hanley T.A., Spalinger D.E., Parish S.M.* Food intake and foraging energetics of elk and mule deer // J. Wildl. Manage. V. 48. № 4. 1984. P. 1285-1301.

## **Содержание**

ПРЕДИСЛОВИЕ.....	3
ВВЕДЕНИЕ.....	9
КРИТЕРИИ ОБЕСПЕЧЕННОСТИ ПИЩЕЙ (ОБЩИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ).....	12
Зависимость питания от обилия растительного корма в окружающей среде .....	14
Роль качества растительного корма в обеспеченности пищей .....	18
Адаптации к недостатку и низкому качеству кормовых ресурсов:	
избирательность, зимняя гипофагия.....	24
Энергетический баланс и кормовая специфика растительноядных.....	26
МЕТОДЫ КОЛИЧЕСТВЕННОЙ ОЦЕНКИ ПИТАНИЯ СВОБОДНО- ПАСУЩИХСЯ РАСТИТЕЛЬНОЯДНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ЕСТЕСТВЕННОЙ СРЕДЕ ОБИТАНИЯ.....	31
Определение видового состава потребляемых растений.....	32
Избирательность питания.....	35
Определение переваримости потребленного корма.....	37
Определение количества потребленного корма.....	50
РАСТИТЕЛЬНЫЕ КОРМОВЫЕ РЕСУРСЫ .....	55
Физико-химические свойства и питательная ценность кормовой растительности .....	55
ПЕРЕВАРИМОСТЬ КОРМОВОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ.....	67
Факторы переваримости.....	67
Сравнительная переваримость злаков и разнотравья .....	74
Утилизация корма и питательных веществ в пищеварительном тракте (на примере комплекса копытных африканской саванны).....	77
СВЯЗЬ ПОТРЕБЛЕНИЯ КОРМА С РАЗМЕРАМИ ТЕЛА ЖИВОТНЫХ.....	91
ПЕРЕВАРИМОСТЬ КОРМОВОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И АЗОТНЫЙ БАЛАНС ОРГАНИЗМА КАК МЕРА ОБЕСПЕЧЕННОСТИ ЖИВОТНЫХ ПИЩЕЙ .....	100
Пороговые уровни переваримости растительного корма на пастбищах.....	101
Обеспеченность протеином и пороговые концентрации протеина в корме.....	107
КОРМОВАЯ ИЗБИРАТЕЛЬНОСТЬ И ОБЕСПЕЧЕННОСТЬ ПИЩЕЙ НА ПАСТБИЩАХ РАЗНЫХ ТИПОВ .....	115
Обеспеченность пищей на пастбищах с растениями разной питательной ценности .....	115
Выбор пастбищ животными разной кормовой специализации .....	128
СОВМЕСТНАЯ ПАСТБА ЖИВОТНЫХ .....	139
Состав и структура растительных сообществ на пастбище .....	140
Сравнительный выбор кормовых растений пасущимися животными .....	145
Переваримость кормов .....	151
Суточное потребление корма .....	153

Причины разобщения в выборе злаков и разнотравья.....	157
Видовое разнообразие пастбищных животных – условие устойчивого функционирования степных экосистем.....	160
ПРИГОДНОСТЬ СТЕПНЫХ ПАСТБИЩ ДЛЯ САЙГАКОВ ПРИ СМЕНАХ СОСТАВА И КОРМОВОГО КАЧЕСТВА РАСТИТЕЛЬНОСТИ..... 164	
Сопряженная динамика пастбищной растительности и питания сайгаков.....	165
Обилие злаков как мера кормовой пригодности пастбища.....	168
Оценка кормовой пригодности пастбища .....	172
Динамика кормовой пригодности пастбищ и состояния популяции сайгаков.....	177
ЗАКЛЮЧЕНИЕ .....	182
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	193

Научное издание

**Борис Данилович Абатуров**

## ПИТАНИЕ И КОРМОВЫЕ РЕСУРСЫ ДИКИХ РАСТИТЕЛЬНОЯДНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В СТЕПНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

М.: Товарищество научных изданий КМК, 2021. 208 с.

Отпечатано в ООО «Галлея-Принт».  
Москва, 5-я Кабельная ул., 2Б.  
Формат 60x90/16. Печать цифровая. Объем 15 уч.изд. л.  
Заказ № 1239. Тираж 100 экз.